

# Mutualistički odnosi u evoluciji

---

Ćukušić, Anđela

Undergraduate thesis / Završni rad

2019

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

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:520114>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2024-07-24**



Repository / Repozitorij:

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



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU  
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET  
BIOLOŠKI ODSJEK

MUTUALISTIČKI ODNOSI U EVOLUCIJI  
MUTUALISTIC RELATIONSHIPS IN EVOLUTION  
SEMINARSKI RAD

Andela Ćukušić

Preddiplomski studij biologije

(Undergraduate Study of Biology)

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

Zagreb, 2019.

# Sadržaj

1. Uvod .....	2
2. Fleksibilnost mutualizma.....	3
2.1. <i>Wolbachia</i> – parazit i mutualist.....	4
2.2. Utjecaj fleksibilnosti mutualizma na stabilnost odnosa .....	4
3. Uspostavljanje mutualizma.....	6
3.1. Utjecaj vertikalnog prijenosa na mutualizam.....	6
3.2. Utjecaj horizontalnog prijenosa na mutualizam.....	6
3.3. Geni koji „predodređuju“ mutualizam .....	7
4. Modelni mutualizam - <i>Yucca</i> moljac i <i>Yucca</i> biljka.....	8
4.1. Koevolucija <i>Yucca</i> moljca i <i>Yucca</i> biljke.....	8
5. Varanje u mutualizmu .....	10
5.1. Varanje <i>Yucca</i> moljca .....	10
5.2. Posljedice varanja i utjecaj na stabilnost.....	11
5.3. <i>Policing</i> varalica.....	12
5.3.1. <i>Policing</i> tehnike u odnosima gdje obje strane mogu eksploatirati mutualizam.12	
5.3.2. <i>Policing</i> tehnike u odnosima gdje jedna strana može eksploatirati mutualizam13	
5.3.3. Smanjuje li <i>policing</i> broj varalica? .....	14
6. Evolucijska stabilnost mutualizma .....	15
6.1. Asimetrična kompeticija kao faktor održanja stabilne populacije .....	15
6.2. Genetičke predispozicije za stabilnost .....	16
6.3. Budućnost istraživanja stabilnosti mutualizma .....	16
6.3.1. Istraživanja povezanosti tipa mutualizma i vjerojatnog evolucijskog pomaka .18	
6.3.2. Istraživanja utemeljena na fosilnim ostacima .....	18
6.3.3. Istraživanja karakteristika otpornih mutualista.....	18
7. Zaključak .....	19
8. Literatura .....	21
Sažetak .....	24
Summary.....	25

# 1. Uvod

Još je Darwin bio svjestan da za opstanak vrste, prilagodba na okoliš (vanjski uvjeti kao što su prisutnost hrane, klimatski uvjeti i slično) nije jedina važna, već da je koevoluiranje s drugim vrstama također veliki razlog za nastanak varijeteta (Darwin, 1875), što istraživanja interspecijskih odnosa čini bitnim za shvaćanje temeljnih evolucijskih mehanizama.

Općeprihvaćena je podjela na tri vrste interakcija: kompeticija, predacija i mutualizam (Boucher, James, & Keeler, 1982), gdje su kompeticija i predacija jasno definirani pojmovi, a mutualizam, iako razlučen od simbioze po svom nastanku 1870-ih godina, već 1893. botaničar Roscoe Pound spominje kao čest objekt zabuna (Pound, 1893). U istom radu, navodi se da simbiozu prvi definira DeBary kao intimniji mutualizam, suživot domaćina i parazita neovisan o dobiti ili gubitku, a mutualizam u biološkom smislu Van Beneden kao međusobnu asistenciju ili međuovisnost s jasnom dobiti na obje strane, iako pojam tad već postoji i u političkoj terminologiji. Značenje pojma mutualizam nije se mnogo mijenjao od utemeljenja do danas, kad se najčešće definira kao „recipročno pozitivne interakcija između parova vrsta“ (Bronstein, 2009).

Mutualizam je često prikazivan kao nestabilno i neodrživo stanje, u opasnosti od prijelaza u antagonistički oblik interspecijskih odnosa, ili u opasnosti od izumiranja uslijed djelovanja jedinki koje eksploatiraju suradnju. Pitanje o tome je li mutualizam stabilan intrigira biologe već dugo vremena, međutim još i danas postoje oprečna mišljenja, od kojih se neka prezentiraju u ovom radu.

Pored navedenog, predstavljena je tendencija mutualizma da prelazi u interspecijske odnose antagonističke prirode, zatim izrazita ovisnost o biotičkim i abiotičkim čimbenicima, kao i kretanje simbionta *Wolbachia* po parazitizam-mutualizam kontinuumu u različitim domaćinima, te utjecaj određenih evolucijskih i genetičkih mehanizama na mutualizam.

Iako je mutualizam predmet istraživanja jednako učestalo kao predacija i kompeticija, ne može se reći da smo upoznati s mutualizmom u jednakoj mjeri, budući da se većina radova orijentira na mutualizam kao značajku jednog proučavanog organizma, a ne interakciju u kojoj sudjeluju obje strane (Bronstein, 2004). U tom radu, Bronstein daje pregled dotadašnjih istraživanja poznatih o mutualizmu do 2004., te spominje nedostatak radova usredotočenih na varanje. Iz današnje perspektive, može se vidjeti da je evolucijska stabilnost mutualizma i utjecaj varanja na ugroženost mutualističkog odnosa tema koja sve više intrigira.

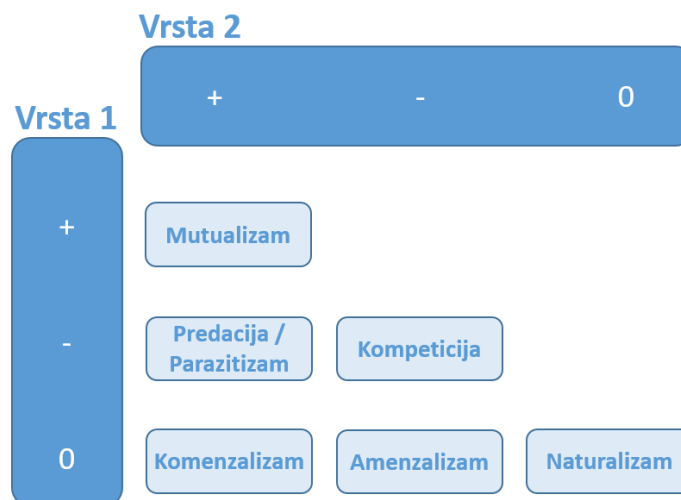
## 2. Fleksibilnost mutualizma

Mutualizam kao interspecijski odnos utemeljen na obostranoj dobiti teško se može smatrati fiksiranom pojavom. Omjer cijene i koristi akcija u mutualističkim odnosima lako variraju s promjenom okolišnih uvjeta ili s fazom razvoja jedinki, pa se i sam odnos može smatrati prolaznom suradnjom, ovisnom o mnogo varijabli.

Bronstein (1994) vjeruje kako se interspecijski odnosi trebaju gledati kao postupni prijelaz pozitivnih, neutralnih i antagonističkih rezultata (Slika 1), radije nego tablica +/-, +/+, -/- vrijednosti (Slika 2), te da je moguće promatranjem ekoloških varijabli doći do točne hipoteze u kojem smjeru će interspecijske interakcije evoluirati, ali i hoće li se evolucijski favorizirati adaptacije koje će voditi do mutualizma ili antagonizma.



**Slika 1.** Interspecijski odnosi kao kontinuum  
(Izvor: Bronstein, 1994, str. 215)



**Slika 2.** Interspecijski odnosi kao tablica + i - vrijednosti  
(Izvor: Bronstein, 1994, str. 215)

Iako su i predacija i kompeticija podložni gradualnom prijelazu u drugu vrstu interspecijskog odnosa, mutualizam se može okarakterizirati najfluidnijim, najvjerojatnije zbog veće količine mogućih varijabli pri razmjeni resursa, koje povećavaju broj mogućih ishoda (Chamberlain, Bronstein, & Rudgers, 2014).

Mutualizam kao omjer cijene i koristi izvrsno je oslikan primjerom suživota afričke kukavice (*Clamator glandarius*) i crne vrane (*Corvus corone corone*), gdje kukavica ugura svoje mlade u gnijezdo vrane gdje se mladi zajedno othranjuju. Pritom se reproduktivni fitness vrana ne smanjuje, a kukavice izlučuju tvar koja odbija predatore. Ista takva dinamika afričke kukavice i svrake (*Pica pica*) kategorizira se kao parazitizam jer narušava fitness mladih svraka (Canestrari i sur., 2014).

## 2.1. *Wolbachia* – parazit i mutualist

U literaturi se navodi da je ponekad teško definirati o kojem se odnosu radi, posebno kod slučajeva kada jedna vrsta može biti i mutualist i parazit.

Bakterija *Wolbachia* je organizam koji najčešće u člankonošcima parazitira, a u nematodama je mutualist (Fenn & Blaxter, 2006). Međutim, ni tu se linija parazitizam/mutualizam ne može jasno povući jer sojevi bakterije *Wolbachia* mogu povećavati fitness domaćina (obje strane tada ostvaruju dobit – obilježje mutualizma) kako bi osigurale svoj opstanak. Tada je bakterija najčešće u isto vrijeme mutualist i reproduktivni parazit, tj. povećava fertilitet ženskih jedinki reproduktivnim manipulacijama i predstavlja tzv. „Jekyll i Hyde“ infekciju.

Reproduktivne manipulacije u člankonošcima nakon određenog praga infekcije (ekološki uvjeti se promijene) ne moraju više biti pozitivne, te ovaj nestabilni kratkotrajni mutualizam postaje parazitizam (Zug & Hammerstein, 2015).

## 2.2. Utjecaj fleksibilnosti mutualizma na stabilnost odnosa

Iz svega navedenog moglo bi se tvrditi da je mutualizam teško definirano, nekad prolazno stanje, ovisno o okolišnim faktorima i zakonima prirodne selekcije. Dakle, mutualizam će trajati samo onoliko dugo koliko obje strane imaju korist, te varira ovisno o kontekstu i lako prelazi u antagonistički odnos.

No, utječu li fleksibilnost i fluidnost mutualizma na njegovu stabilnost?

Primjer *Wolbachia* bakterije pokazuje iznimnu ovisnost o kontekstu, relativnu nestabilnost, i vjerojatan prijelaz u parazitizam, te iz tog razloga predstavlja izvrstan primjer za proučavanje utjecaja fleksibilnosti mutualističkog odnosa na njegovu održivost. Zug & Hammerstein (2015) uzimaju u obzir dinamičnost odnosa (zabilježeni pomak mutualizma u parazitizam, te parazitizma u mutualizam, ne samo u evolucijskom vremenu, već i ekološkom) te zaključuju kako s obzirom na tadašnja saznanja (2015. godina), evolucijska stabilnost ovakvog odnosa ostaje pitanje za buduća istraživanja, pitanje koje ni danas nije odgovoreno.

### 3. Uspostavljanje mutualizma

#### 3.1. Utjecaj vertikalnog prijenosa na mutualizam

Vertikalni prijenos je prijenos materijala s roditeljske jedinke na potomka. Pretpostavlja se kako tip prijenosa simbionta (jedinke u intimnom odnosu s domaćinom) ukazuje na moguć smjer evolucije interspecijskog odnosa, tj. čini mogućim predviđanje kretanja odnosa po parazitizam-mutualizam kontinuumu. Simbionti će ovisno o tome kako se prenose (vektorima, predacijom, vertikalno, horizontalno i tako dalje) napredovati prema težem obliku parazitizma ili prema mutualizmu. Vertikalno nasljeđivanje simbionta smatra se dobrim indikatorom moguće evolucije prema mutualizmu jer njihov opstanak ovisi o opstanku domaćina (Bull, Molineux, & Rice, 1991; Ewald, 1987).

Jedna od zabilježenih iznimki je već spomenuta bakterija *Wolbachia*, nasljedni simbiont koji se prenosi vertikalno, ali se u člankonošcima najčešće ponaša kao parazit (Zug & Hammerstein, 2015).

#### 3.2. Utjecaj horizontalnog prijenosa na mutualizam

Horizontalni prijenos simbionta pogoduje evoluiranju odnosa prema težem obliku parazitizma (Ewald, 1987), no horizontalni prijenos gena (HGT) omogućio je uspostavu mutualizma u *Wolbachia*-člankonožac odnosu, inače parazitske prirode.

Mutualistički sojevi bakterije *Wolbachia* u domaćinu stjenice *Cimex lectularius* - wCle, za razliku od *Wolbachia* sojeva parazitske prirode u drugim domaćinima koljena Arthropoda, imaju gene za cjeloviti put sinteze vitamina B7 te polovični put sinteze vitamina B1, neophodnih procesa za normalno funkcioniranje stjenice. Zauzvrat, domaćin *C. lectularius* pruža nastanjivi okoliš te „hranjivu podlogu“ za evoluciju i izmjenu materijala ko-simbionata.

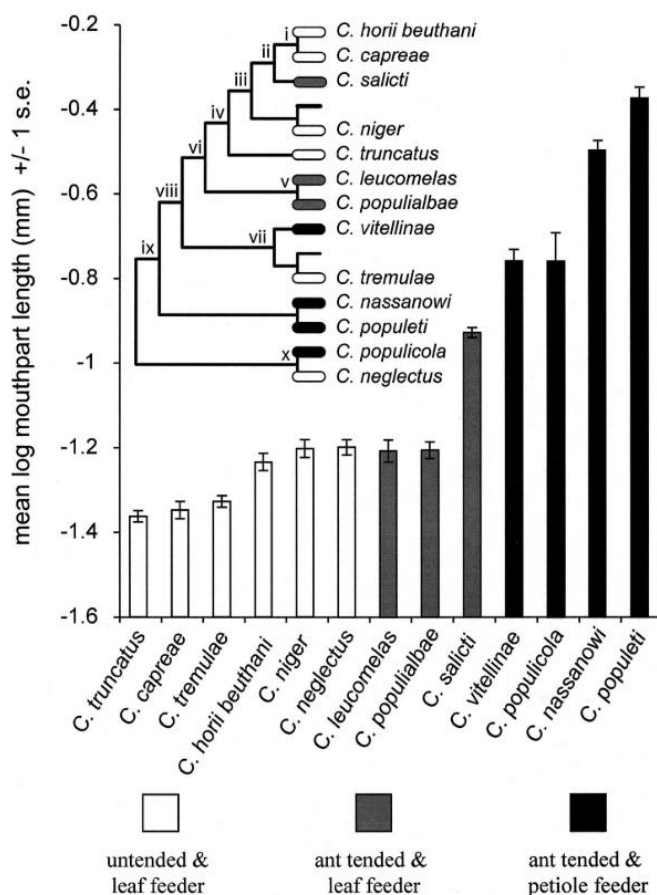
Najbliži predak bakterije wCle najvjerojatnije je horizontalnim prijenosom gena iz fakultativnog endosimbionta unutar istog domaćina (*Cardinium* ili *Rickettsia*) primio operon za sintetiziranje biotina potrebnog za stjenici neophodne biokemijske puteve, i time povećao fitness domaćina (Nikoh i sur., 2014). Horizontalnim prijenosom simbionta *Wolbachia* u pretka stjenice je ova interakcija postala moguća.



### 3.3. Geni koji „predodređuju“ mutualizam

Iako je javnosti blisko stajalište da je mutualizam proces koji se uspostavlja nizom evolucijskih adaptacija obje strane (smokva/osa i yucca/yucca moljac mutualizmi), odnos lisnih ušiju i mravi jasno ukazuju kako je uspostavljanje suradnje proces u nekim slučajevima ovisan o već postojećim svojstvima jedinke prije interspecijske interakcije (Shingleton, Stern, & Foster, 2005).

Na temelju morfoloških značajki – dužina hranidbenog aparata – moguće je odrediti vjerojatnost uspostavljanja mutualističkog odnosa. Vrste lisnih ušiju roda *Chaitophorus* koje zbog dužeg usnenog aparata nisu u mogućnosti izbjeći predatore u jednakom vremenu kao vrste s kraćim usnenim aparatom, naći će se u mutualizmu s mravima, dok je kraći hranidbeni aparat dobra indikacija lisnih ušiju koje neće ovisiti o mravima (Slika 3). Održavanju vrsta koje imaju manju šansu izbjeći predatora od drugih pripadnika istog roda pridonosi djelovanje mravi koji za uslugu zaštite zauzvrat dobiju nektar lisnih ušiju (Shingleton, Stern, & Foster, 2005).



**Slika 3.** Korelacija dužine usnenog aparata vrste lisne uši i stope stupanja u mutualistički odnos s mravima – kako preadaptacije djeluju na uspostavu mutualizma (Izvor: Shingleton, Stern, & Foster, 2005, str. 293)

## 4. Modelni mutualizam - Yucca moljac i Yucca biljka

Mutualizam Yucca moljca (vrste *Tegeticula* i *Parategeticula* iz reda *Lepidoptera*) i Yucca biljke (red *Asparagales*) primjer je obligatnog mutualizma - Yucca biljku (Slika 4) može oprašiti isključivo Yucca moljac (Slika 5), a ličinke moljca hrane se samo Yucca sjemenkama. Moljac se hrani nektarom i polaže jaja unutar cvijeta i zauzvrat vrši oprašivanje. Ličinke izlegnute iz jajašaca hrane se sjemenkama biljke, no ne u količini koja bi poništila beneficije oprašivanja (UW, 2013).



**Slika 4.** Yucca biljka s dva Yucca moljca  
(Izvor: UW, 2013)



**Slika 5.** Yucca moljac  
(Izvor: UW, 2013)

Na jednom cvijetu Yucca biljke dogodi se oplodnja ženske jedinke moljca koja potom s cvijeta skupi pelud od koje oblikuje strukturu koju može prenijeti sa sobom na njušku tučka sljedećeg cvijeta. Ako količina prisutnih feromona na odabranom cvijetu nije prevelika, tj. nije odloženo previše jajašaca, ženka ostavlja svoja oplođena jaja u plodnicu tučka i sama ostavlja svoju dozu feromona kako bi signalizirala sljedećoj ženki prisutnost jajašaca (UW, 2013). Previše jajašaca rezultirat će prevelikim brojem izlegnutih ličinki, te bi previše sjemenki Yucca cvijeta bilo pojedeno – mutualistički odnos bi poprimio antagonističku prirodu (Helzer, 2010).

### 4.1. Koevolucija Yucca moljca i Yucca biljke

Koevolucija, recipročan utjecaj dviju ili više vrsta na međusobne evolucijske prilagodbe, smatra se neizbježnom u bliskom interspecijskom suživotu (bilo to predacija, kompeticija ili mutualizam), a pogotovo izraženim procesom kod mutualizma.

Iako se odnos *Yucca* biljke i moljca, uz smokva/osa mutualizam, ukorijenio kao izvrstan primjer koevolucije u mutualizmu zabilježen još u 19. stoljeću, Pellmyr i Thompson (1992) otkrivaju kako su svojstva kao što su ekstremna specifičnost prema domaćinu, parenje na domaćinu, te polaganje jajašaca u plodnicu, prisutne i kod bliskih srodnika moljca *Tegeticula*. Oni su, za razliku od mutualista, s biljkom u antagonističkom odnosu, i pasivno oprašuju cvijet kada uzimaju nektar, dok *Yucca* moljci to rade aktivno. Autori time daju naslutiti kako svojstva iznimno bitna za ovaj mutualizam nisu isključivo rezultat koevolucije *Yucca* moljca i biljke.

U pregledu postojećih istraživanja, Pellmyr (2007) utvrđuje kako selekcija svojstava moljca i biljke može biti posljedica interakcije partnera ili faktora nepovezanih s interakcijom. Dakle, iako postoje primjeri koji podržavaju koevoluciju kao mehanizam karakterističan za mutualističke odnose (već spomenuta *Wolbachia*, te često obrađivan odnos smokve i osa), mutualizam *Yucca* moljca i biljke, koji desetljećima drži mjesto kao dobar model koevolucije mutualizma, također podržava tezu da, uz koevoluciju, stvaranju mutualizma pogoduju otprije postojeća svojstva.

## 5. Varanje u mutualizmu

Organizmi se smatraju „varalicama“ (direktan prijevod uvriježenog engleskog termina *cheaters*) kada primaju beneficije mutualizma, ali ne recipiraju. Međusobno korisnu suradnju mogu eksploatirati jedinke uključene u mutualizam koje ne daju zauzvrat koliko bi trebale i jedinke koje uspijevaju iskorištavati već utvrđeni mutualistički odnos između druge dvije jedinke (Sainero & del Rio, 1988).

Varanju pogoduju asimetrične dužine života - kratkoživuće vrste imaju veću stopu izmjene generacija i dugoživućim vrstama otežavaju prepoznavanje varalica, dok dugoživuće vrste lakše eksploatiraju vrste kratkog generacijskog vremena. Ako su obje strane dužeg životnog vijeka, i ako je individualno raspoznavanje visoko, očekuje se više ponovljenih susreta i stabilnija suradnja (Sainero & del Rio, 1988).

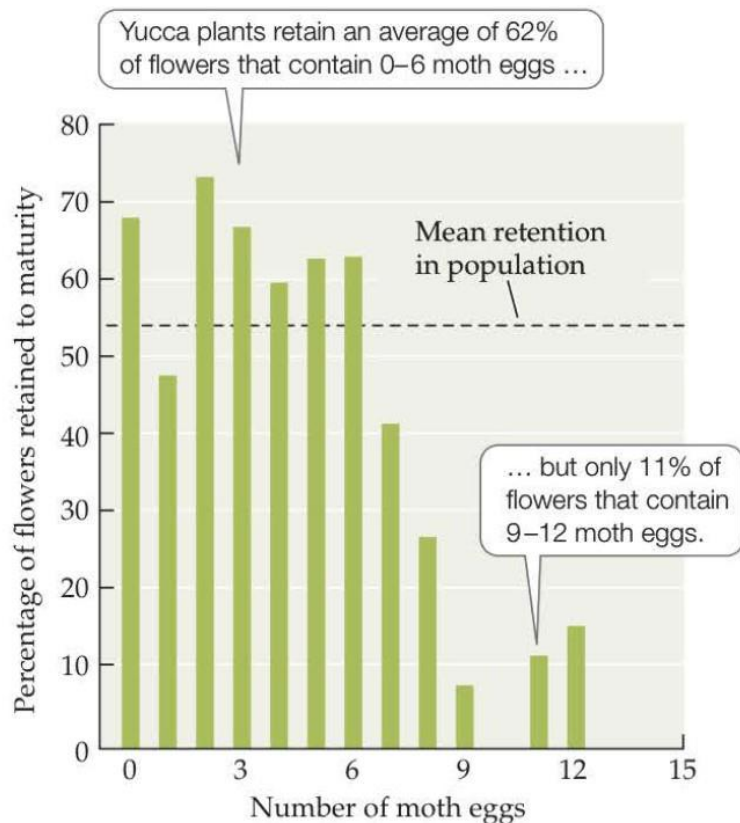
Pojave varanja zabilježene su u sve tri kategorije mutualizma (mutualizmi utemeljeni na transportu, zaštiti i prehrani) (Bronstein, 2001). Primjerice, kod mutualizma utemeljenog na transportu odvija se skupljanje nektara, ali ne i oprašivanje. Ovo funkcionira i kao primjer varanja kod prehrambenih mutualista ako se gleda iz perspektive insekta. Kod mutualizma utemeljenog na zaštiti, zabilježeni su čistači koji bi se trebali hraniti ektoparazitima na domaćinu, no preferiraju sluz samog domaćina.

### 5.1. Varanje *Yucca* moljca

Ženka *Yucca* moljca pomaže oplodnju *Yucca* cvijeta jer na taj način osigurava izvor hrane za svoje mlade; dva su načina na koji moljci mogu varati – polagati više jaja ili oprašivati manje (Frederickson, 2017).

Varalice, najvjerojatnije evoluirale iz pretka koji je vršio oplodnju u posebne vrste, eksploatiraju ovaj odnos jer svoja jaja polože nakon što je oplodnja već obavljena, dakle ne oprašuju. Jaja *Yucca* moljca uništiti će 26% sjemenki unutar cvijeta prehranom. Vrste koje eksploatiraju ovaj mutualizam polažu više jaja, rezultirajući uništavanjem 75-85% sjemenki (Pellmyr, Leebens-Mack, & Huth, 1996). *Yucca* biljke abortiraju cvjetove u kojima nije moguće razvijanje velikog broja sjemenki, tj. ne alociraju resurse u cvjetove u koje je položeno previše jajašaca (Slika 6) – u prosjeku, 62% cvjetova se razvije ako sadrže manje od šest jajašaca, a od cvjetova koji sadrže devet ili više jajašaca razvije se samo 11% (Bowman, Hacker, & Cain, 2017). Varalice zaobilaze ovakve prepreke, polažući jaja nakon što je prošao period u kojem se može abortirati.

Vjeruje se kako je razlog održivosti ovakvog iskorištavanja taj što u slučajevima u kojima je prisutna koegzistencija vrsta koje varaju i mutualista, dvije vrste ne čine sestrinski takson, te je specijaciji varalica prethodila promjena domaćina (engl. *host shift*) (Pellmyr i sur., 1996). Promjena domaćina podrazumijeva reproduktivnu izolaciju pa gen za varanje nema mogućnost prijenosa na vrste mutualiste koji će nastaviti uzdržavati ovu dinamiku.



**Slika 6.** Korelacija broja ostavljenih jajašaca Yucca moljca i Yucca cvjetova koji procvjetaju (Izvor: Bowman i sur., 2017, str. 347)

## 5.2. Posljedice varanja i utjecaj na stabilnost

Varalice ne trošeći svoje resurse i ne plaćajući cijenu dobivaju pogodnosti, što im daje evolucijsku prednost te bolju šansu za preživljavanje i razmnožavanje. Povećanjem broja varalica u odnosu na jединke koje poštuju utvrđeni odnos međusobne koristi s partnerom, pretpostavlja se negativan utjecaj na održanje mutualizma.

Ono što pridonosi otpornosti mutualizma je činjenica da varalice mogu najveću korist izvući kada ih je manje od pravih mutualista, a minimalnu korist dobivaju ako ima više varalica nego jedinke koje održavaju odnos. Mehanizmi kojima partneri kontroliraju broj varalica, te razlozi zbog kojih mutualizmi opstaju usprkos opasnostima, bit će dodatno spomenuti kasnije.

Vrijedi uzeti u obzir kako drastične promjene kojima se izlažu proučavane suradnje u laboratoriju, koje rezultiraju pomakom mutualizma prema parazitizmu, nisu uvjeti kakvi se često nalaze u prirodnom staništu. Uz to, recentna istraživanja također pokazuju kako mutualistički taksoni pokazuju veću stopu specijacije i/ili smanjenu stopu ekstinkcije, te se u zadnje vrijeme smatra da se mutualizmi češće razvijaju nego nestaju (Frederickson, 2017), namećući pitanje kolika su uistinu varalice prijetnja stabilnosti mutualizma.

### **5.3. Policing varalica**

Prihvaćena je ideja kako se mutualizam uspjeva evolucijski održati, usprkos opasnosti za stabilnost koju predstavljaju varalice, zbog sankcija domaćina prema varalicama. Frederickson (2013) koristi definiciju sankcija koju su Kiers, Rousseau, West i Denison (2003, str. 79) opisali kao „evolucionarni analog pojma „*policing*“, koji stabilizira interspecijsku suradnju“, gdje „*policing*“ kao svoje osnovno značenje ima „održavanje zakona i reda policijskom silom“.

Ovisno o simetričnosti mutualizma, tj. sposobnosti da obje jedinke provedu sankcije u jednakoj mjeri, ili pak samo jedna strana može eksploatirati suradnju, razlikuju se simetrični i asimetrični odnosi – pojašnjeno u nastavku.

#### **5.3.1. Policing tehnike u odnosima gdje obje strane mogu eksploatirati mutualizam**

Simetrični mutualizmi gdje obje strane imaju jednaku priliku varanja uspoređuju se s klasičnim scenarijem teorije igara pod nazivom *Prisoner's Dilemma*, u kojem dva odvojeno ispitivana zatvorenika imaju izbor priznati sve (u biološkom smislu: varati) ili braniti se šutnjom (u biološkom smislu: surađivati sa svojim mutualistom). Mogući scenariji su (Slika 7, prema Dugatkin, 1997): da oboje priznaju (obje strane ne daju svoj doprinos mutualizmu – mutualizam nije uspostavljen), oboje šute (ispoštuju uspostavljeni mutualizam), ili da jedna strana prizna i u zamjenu za svoju slobodu poveća kaznu partneru (jedinica koja vara čini štetu drugoj strani mutualizma – evolucijski neisplativ odnos).

*Prisoner's Dilemma* scenarij je gdje zatvorenici nisu u mogućnosti znati potez druge strane prije no što naprave svoju odluku, no kada se scenarij prilagođava biološkim uvjetima Dugatkin (1997) pretpostavlja se da odluke jedne stranke utječu na partnera. Tada se stvara mehanizam nazvan *Tit for Tat*, koji ukazuje na to da će sankcija biti prisutna kao odgovor na varanje, tj. svako iskorištavanje mutualizma, bit će popraćeno kaznom.

		Player 2	
		Cooperate	Cheat (Defect)
Player 1	Cooperate	R 1-year prison term	S 5-year prison term
	Cheat (Defect)	T 0-year prison term	P 3-year prison term

**Slika 7.** Scenarij *Prisoner's Dilemma* prilagođen biološkim uvjetima  
(Izvor: Dugatkin, 1997, str. 12)

Alternativno predloženi mehanizmi sankcioniranja su terminacija odnosa, zamjena partnera, provođenje kazne (Bshary & Grutter, 2005). Posljednja dva mehanizma su predstavljena u nastavku.

### 5.3.2. *Policing* tehnike u odnosima gdje jedna strana može eksploatirati mutualizam

Mutualizam može biti stabiliziran određenim mehanizmima i u slučajevima gdje obje stranke nemaju istu mogućnost iskorištavanja odnosa, asimetrični mutualizmi, kao što je suživot ribe *Labroides dimidiatus* i veće ribe čije ektoparazite uklanja. Ribe čistači mogu profitirati varanjem, a ribe čija se površina čisti (najčešće se nazivaju klijenti), ne mogu.

Varanjem se u ovom slučaju može smatrati činjenica da čistač preferira i konzumira sluz klijenta kao izvor hrane, više od ektoparazita koje uklanja, iako je sluz ribi potrebna za normalno funkcioniranje. Eksperimentalno je dokazano kako je korištenjem dva mehanizma – mijenjanjem partnera i agresivnim naganjanjem varalice (engl. *agressive chasing*) – moguće natjerati varalice da u kratkom vremenu nauče da je isplativiji izbor hrane onaj za koji imaju manju sklonost (Bshary & Grutter, 2005).

Mijenjanje partnera pokazuje se kao jednostavnija opcija za ribe koje imaju na raspolaganju više od jedne postaje za čišćenje, međutim za ribe s ograničenim životnim prostorom, sa samo jednom postajom za čišćenje, jedina opravdana opcija je naganjanje (Bshary & Grutter, 2002).

Naime, pokazalo se kako nakon naganjanja varalica sljedeća interakcija dviju jedinki ima nižu učestalost šokova nego što je prosječno. To bi značilo da su provedene sankcije učinkovite. Šokovi su definirani kao bolni trzaji cijelog tijela klijenta, a smatraju se dobrim indikatorom da se čin varanja dogodio (Soares, Bshary, Cardoso, & Côté, 2008) stoga smanjeni broj šokova ukazuje na smanjenje varanja.

### **5.3.3. Smanjuje li *policing* broj varalica?**

Pitanje koje Steidinger i Bever (2014) postavljaju je kako varalice opstaju ako su mehanizmi za borbu protiv njih učinkoviti, a moguć odgovor nalaze u činjenici da unutar iste vrste varira mogućnost sankcioniranja. Model koji su utvrdili pokazuje kako unutar populacije postoje jedinke koje imaju razvijene mehanizme (diskriminatori, engl. *discriminators*) i jedinke koje ih nemaju (davatelji, engl. *givers*).

Moguće je kako populaciju varalica održavaju jedinke koje nemaju na raspolaganju mehanizme kojima bi im mogli naštetiti. Davatelji imaju prednost nad diskriminatorima jer ne koriste resurse za održavanje mehanizama, no iskorištavanje varalica kontrolira rast populacije takvih jedinki. Diskriminatori smanjuju populaciju varalica u toj mjeri da postaje u evolucijskom smislu „preskupo“ održavati mehanizme diskriminacije, te evolucijsku prednost imaju davatelji, čija se populacija povećava, a time i populacija varalica.

Steidinger i Bever (2014) zaključuju kako je ovakva negativna povratna sprega najvjerojatnije način na koji se mutualizam stabilizira unatoč prisutnosti varalica kod mutualističkih odnosa koji nisu visoko specifični. Mutualizmi koji su rezultat dugotrajne koevolucije i visoke specifičnosti domaćina zahtijevaju prilagodbe predloženog modela i daljnja istraživanja.



## 6. Evolucijska stabilnost mutualizma

Gotovo nema literature koja se bavi stabilnošću mutualizma, a istovremeno ne propitkuje utjecaj varanja na stabilnost, te se može bez sumnje tvrditi da je glavna opasnost stabilnosti mutualizma varanje.

Napisano je mnoštvo radova u kojima se pružaju moguće hipoteze o tome kako se mutualizam stabilizira usprkos postojanju varalica, a neki od mehanizama su predstavljeni u nastavku.

### 6.1. Asimetrična kompeticija kao faktor održanja stabilne populacije

U obligatnom mutualizmu, usluga koju jedna vrsta (vrsta A) može pružiti partneru (vrsta B), te obrnuto, resurs je koji im je potreban kako bi stupili u mutualistički odnos. U slučaju da vrijedi da su resursi koji se pružaju partneru ograničeni na obje strane, bit će prisutna intraspecijska kompeticija s ciljem pridobivanja partnera.

Također vrijedi da one jedinke (vrste A) koje manje ulažu u odnos neće biti u prednosti pred onima koje ulažu više jer partner (B) diskriminira jedinke po količini nagrade koju prima i ovisno o toj količini dijeli svoje resurse.

Takva kompeticija, koja podrazumijeva postojanje nejednake podjele resursa, naziva se asimetrična kompeticija (Freckleton & Watkinson, 2001), i Ferrière i sur. (2002) smatraju kako je glavni faktor u održavanju stabilnosti mutualizma.

U njihovom modelu glavni faktor održavanja stabilnosti je stopa pružanja resursa, koja ne smije biti ni previsoka ni preniska, tj. kompetitivna asimetrija ne smije biti ni preslaba ni prejaka.

Preslaba asimetrija jedne strane (A), tj. nediskriminativno dijeljenje resursa, neće rezultirati potrebnom selekcijom kod partnera (B), i takav okoliš pogodovat će povećanju populacije varalica, što će smanjiti ukupnu stopu resursa pruženu zauzvrat vrsti A. Posljedično, kod vrste A, uslijed nedostatka potrebnih resursa za održavanje populacije, evolucijski će također prevladati varalice – mutualizam tako ne može biti održan pa je ekstinkcija neizbježna. Vrijedi i obrnuto.

S druge strane, prejaka asimetrija bi podrazumijevala preveliku diskriminaciju i kompeticiju za resurse, dok cijena odnosa ne bi postala prevelika, te se mutualizam ponovno pokazao kao neodrživ.

Ako je asimetrija na razini koja dopušta stabilnost, događa se ili daljnji nastavak već utvrđenog odnosa, ili evolucijsko grananje na varalice i mutualiste. Predloženi model u radu Ferrière i sur. (2002) najtočnije rezultate daje za aseksualno razmnožavanje. Prilagodbe modela za seksualnu reprodukciju daju predviđanja koja se slažu sa već spomenutim saznanjima da Yucca moljci usprkos dijeljenju genetičkih svojstava, ne tvore sestrinski takson s varalicama, te da se uistinu dogodilo grananje na vrste varalice i vrste mutualiste (Pellmyr i sur., 1996).

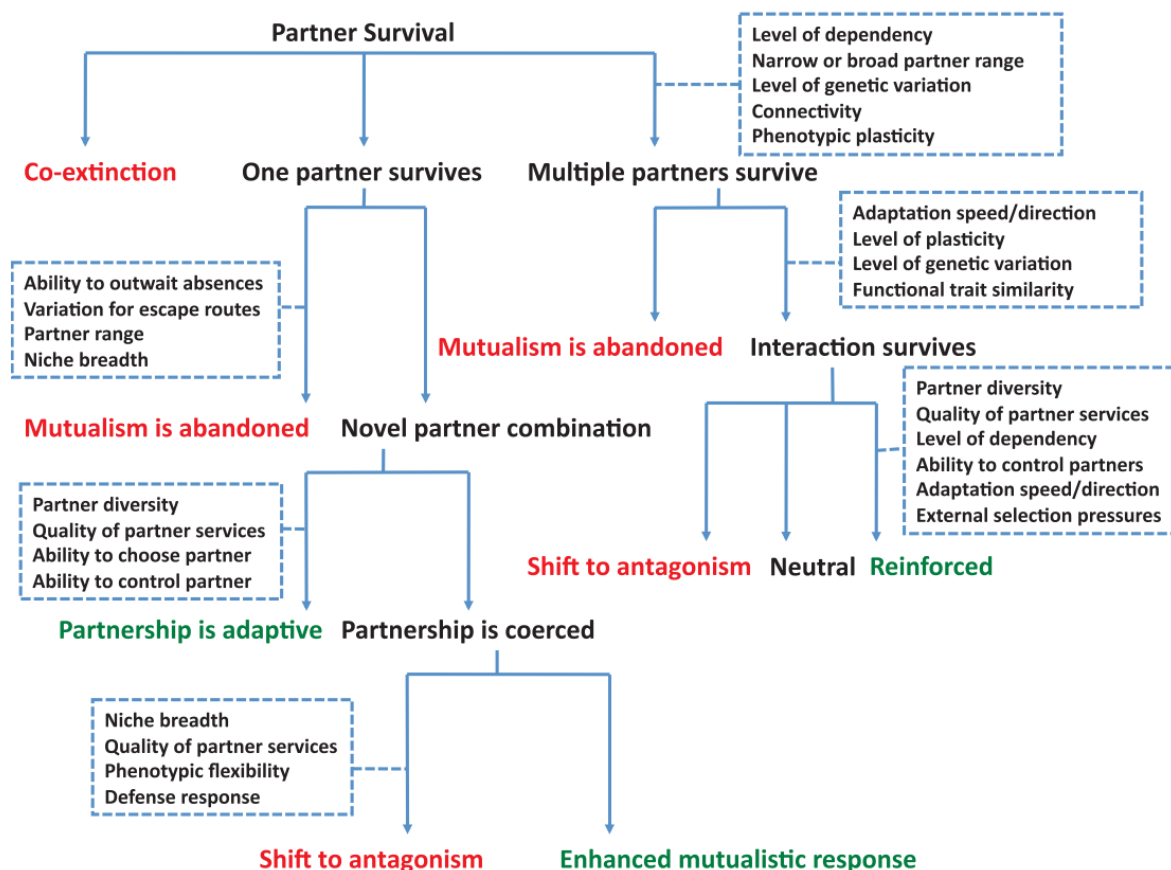
## **6.2. Genetičke predispozicije za stabilnost**

Moguće je da je nestabilnost mutualizma prividna i da su oni mutualizmi koji opstaju predodređeni za stabilnost i prije uspostave samog odnosa, te da ne postoji tolika opasnost izumiranja kako se pretpostavljalo pri počecima istraživanja fenomena varanja. Sukladno teoriji da su mutualizmi koji opstaju predodređeni za stabilnost, domaćini bi favorizirali jedinke koje daju veći doprinos, pomoću akcija koje možemo smatrati sankcijama, još na početku uspostave odnosa. Kod otprije spomenutih Yucca moljaca, činjenica da nedovoljno oprašeni Yucca cvjetovi ne pružaju dovoljno resursa za preživljavanje ličinki položenih u cvijet, ne može se smatrati sankcijom koja je rezultat koevolucije, već preadaptacijom koja kao rezultat ima stabilnost odnosa, jer je alokacija resursa proporcionalna količini peluda u cvijetu kod kritosjemenjača iznimno evolucijski staro svojstvo. Dakle, održavanje mutualizma ne ovisi nužno o evoluciji sankcija, već se neki mutualizmi mogu smatrati oduvijek stabilnima (Frederickson, 2013).

## **6.3. Budućnost istraživanja stabilnosti mutualizma**

Svaki postojeći organizam je direktno ili indirektno faktor u nekom mutualističkom odnosu, čime mutualizam postaje esencijalni dio svakog ekosustava, pa se u ovo vrijeme intenzivnog istraživanja klimatskih promjena počinje obraćati pažnja na ulogu mutualista na promjene u okolišu, i utjecaj promjena na pomake u dobro utvrđenim mutualizmima.

Pretpostavlja se par mogućih rezultata utjecaja klimatskih promjena (Kiers, Palmer, Ives, Bruno, & Bronstein, 2010): ko-ekstinkcija, prijelaz prema antagonizmu, prebacivanje na nove partnere, te napuštanje mutualizma, tj. izumiranje odnosa, ali ne i uključenih organizama, a može se tvrditi da svaki od njih utječe na uspostavljenu ravnotežu ekosustava. Navedeno je prikazano na Slici 8. Čimbenici koji determiniraju moguće scenarije navedeni su u kvadratima. Pozitivni ishodi za održanje mutualizma zelene su boje, a negativni crvene.



**Slika 8.** Shema potencijalnih evolucijskih scenarija mutualista pod utjecajem promjena uzrokovanih čovjekovim djelovanjem.

(Izvor: Kiers, Palmer, Ives, Bruno, & Bronstein, 2010, str. 1467)

Način na koji bi se mogla točnije prognozirati moguća budućnost ovakvih odnosa, i tako usmjeriti napore za očuvanje na pravo mjesto, jest stavljanje naglasaka na slijedeće pravce istraživanja: veze između evolucijskih pomaka i tipa mutualizma, povijesni podaci (fosilni nalazi) i razumijevanje karakteristika otpornih mutualizama. Za svaki od navedenih pravaca, dano je kratko pojašnjenje u nastavku rada prema pregledu istih autora.

Budući da potencijalni slomovi mutualističkih suradnji mogu ubrzati i povećati efekte klimatskih promjena, od velike je važnosti razviti efikasne strategije konzervacije mutualističkog interspecijskog odnosa (Kiers, Palmer, Ives, Bruno, & Bronstein, 2010).

### **6.3.1. Istraživanja povezanosti tipa mutualizma i vjerojatnog evolucijskog pomaka**

Na temelju tipa mutualizma (transportni/zaštitni/prehrambeni) istraživači analiziraju vjerojatnosti smjera pomaka interakcije. Primjerice, mutualizam gdje se hrana nudi u zamjenu za transport (najčešće mutualizmi gdje biljke nude hranu u zamjenu za transport peluda), češće će se prilagoditi drugom partneru nego što će evoluirati prema antagonističkom odnosu.

### **6.3.2. Istraživanja utemeljena na fosilnim ostacima**

Istraživanja koja bi pomogla razlikovati odgovor taksona bez simbionata, te onih vezanih u simbiotske odnose, na promjene sličnih razmjera u evolucijskoj prošlosti (uz pomoć fosilnih ostataka) pomogla bi dati uvide u moguće reakcije taksona u simbiotskim odnosima na trenutne globalne promjene.

### **6.3.3. Istraživanja karakteristika otpornih mutualista**

Kiers i sur. (2010) kao obilježja mutualizma koja dobro odgovaraju na antropogene utjecaje klasificiraju:

- nedostatak stroge ovisnosti (fakultativni mutualizmi imaju veću otpornost od obligatnih),
- brzu evoluciju (pravovremen odgovor na promjene u okolišu i u partneru),
- široke niše (mutualizmi koji povećavaju partneru mogućnost preživljavanja u novim nišama),
- strogu kontrolu partnera (bolje sankcije - odnos s partnerima koji donose veliku dobit),
- toleranciju (mogućnost preživljavanja inicijalnih troškova pri stupanju u novi mutualizam – veću toleranciju imaju dugoživući organizmi) i
- zaštitu od okolišne varijacije (stvaranje svojih puferiranih okoliša – na primjer mravi izoliranjem fungalnih vrtova).

Mutualizmi čiji sudionici imaju ove karakteristike imaju veću šansu održavanja usprkos globalnim promjenama.

## 7. Zaključak

Mutualizam je interspecijski odnos koji se može smatrati neizostavnim faktorom svakog ekosustava. Za razliku od simbioze, koja obuhvaća blizak suživot, neovisan o gubitku ili dobiti u odnosu, mutualizam podrazumijeva međusobnu dobit, te ima velik utjecaj na sve organizme uključene u odnos, za koje se često tvrdi da koevoluiraju.

Pogled na poznate interspecijske odnose (kompeticija/predacija/mutualizam/neutralizam) kao na kontinuum postupnog prijelaza iz jednog odnosa u drugi uslijed djelovanja biotičkih i abiotičkih čimbenika, najbolje predočava dinamičnu prirodu mutualizma, tj. tendenciju odnosa u kojem se ovisno o ekološkim uvjetima događaju pomaci prema antagonizmu. Konstantni pomaci u parazitizam-mutualizam kontinuumu kod simbioze bakterije *Wolbachia* i partnera iz koljena Arthropoda uzeti su kao primjer fluidnosti mutualizma i nestabilne prirode odnosa.

Prikazan je utjecaj vertikalnog i horizontalnog prijenosa simbionata na kretanje u parazitizam-mutualizam kontinuumu, a kao izuzetak od oba pravila naveden je mutualizam *Wolbachia*/člankonožac, upućujući na to da je mutualizam odnos mnogo varijabli za koji je gotovo nemoguće donositi točne prognoze. Vertikalni prijenos simbionata pogoduje prijelazu simbioze prema mutualizmu, a horizontalni prema parazitizmu, no *Wolbachia* u člankonošcima najčešće ima ulogu parazita, iako se prenosi vertikalno, a u domaćinu *Cimex lectularius*, koji također pripada koljenu Arthropoda, prenesena je horizontalno, no mutualist je.

U radu je dovedena u pitanje koevolucija kao određujući čimbenik za uspostavljanje i održavanje mutualizma i predstavljeni su rezultati istraživanja o tome da iznimno važnu ulogu imaju adaptacije neovisne o partneru (na primjer, dužina usnog aparata lisnih ušiju kao odlučujući čimbenik za uspostavljanje mutualizma s mravima, ili alokacija resursa proporcionalna količini peluda u cvijetu *Yucca* biljke kao svojstvo evolucijski starije od samog mutualizma s moljcima, no bitna pri sankcioniranju varanja i time održavanju stabilnosti). Na takav zaključak upućuje i činjenica da su se svojstva neophodna *Yucca* moljcu za održavanje mutualizma pojavila i kod bliskih srodnika koji ne oprašuju *Yucca* cvjetove.

Spomenuta je prisutnost varalica kao najveće prijetnje stabilnosti mutualizma, no mehanizmi sankcioniranja pokazali su se iznimno učinkovitim, te kao dostatno oružje u borbi protiv varalica. U prilog tezi da je mutualizam stabilan odnos unatoč prisutnosti varalica govori par predstavljenih fenomena: dokazana stabilna koegzistencija vrsta varalica i vrsta mutualista moljaca na *Yucca* cvijetu (stabilizirana reproduktivnom izolacijom varalica i mutualista), učinkovito sankcioniranje varalica (dokazano na primjeru sankcioniranja varanja čistača

*Labroides dimidiatus*), te asimetrična kompeticija (stabilizacija nejednakom podjelom resursa). Istraživanja su dokazala da je moguća čak i koegzistencija domaćina iste vrste, a različito razvijenih mehanizama sankcioniranja. Iako bi u teoriji ovakav sastav populacije bio neodrživ, negativna povratna sprega pokazala se kao mehanizam koji učinkovito stabilizira mutualističke odnose koji nisu visoke specifičnosti.

Zaključuje se kako hipoteza da je mutualizam nestabilan odnos nije u potpunosti neutemeljena (čemu govore u prilog istraživanja suradnji koje „lako“ prelaze u parazitizam), no da same varalice nisu nepremostiva prijetnja stabilnosti. U obzir se uzela i prijetnja stabilnosti koju donose globalne klimatske promjene i današnji konstantno mijenjajući ekološki uvjeti, te se konstatiralo da je borba za konzervaciju mutualističkih odnosa – borba protiv globalnih ekoloških promjena. Buduća istraživanja mutualističkih odnosa morat će gotovo sigurno uzeti u obzir i antropološki utjecaj na mutualizam, te utjecaj mutualista na održavanje ekosustava kakve poznajemo.

## 8. Literatura

- Boucher, D. H., James, S., & Keeler, K. H. (1982). The Ecology of Mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1), 315–347.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001531>
- Bowman, W. D., Hacker, S. D., & Cain, M. L. (2017). *Ecology*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Bronstein, J. L. (1994). Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(6), 214–217. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90246-1](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90246-1)
- Bronstein, J. L. (2001). The exploitation of mutualisms. *Ecology Letters*, 4(3), 277–287.  
<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00218.x>
- Bronstein, J. L. (2004). Our Current Understanding of Mutualism. *The Quarterly Review of Biology*, 69(1), 31–51. <https://doi.org/10.1086/418432>
- Bronstein, J. L. (2009). The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology*, Sv. 97, str. 1160–1170. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01566.x>
- Bshary, R., & Grutter, A. S. (2002). Asymmetric cheating opportunities and partner control in a cleaner fish mutualism. *Animal Behaviour*, 63(3), 547–555.  
<https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1937>
- Bshary, R., & Grutter, A. S. (2005). Punishment and partner switching cause cooperative behaviour in a cleaning mutualism. *Biology Letters*, 1(4), 396–399.  
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0344>
- Bull, J. J., Molineux, I. J., & Rice, W. R. (1991). Selection of benevolence in a host-parasite system. *Evolution*, 45(4), 875–882. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1991.tb04356.x>
- Canestrari, D., Bolopo, D., Turlings, T. C. J., Röder, G., Marcos, J. M., & Baglione, V. (2014). From parasitism to mutualism: Unexpected interactions between a cuckoo and its host. *Science*, 343(6177), 1350–1352. <https://doi.org/10.1126/science.1249008>
- Chamberlain, S. A., Bronstein, J. L., & Rudgers, J. A. (2014). How context dependent are species interactions? *Ecology Letters*, Sv. 17, str. 881–890.  
<https://doi.org/10.1111/ele.12279>
- Darwin, C. (1875). *On The Origin of Species by means of Natural Selection* (6th edn.).

London, UK.: Murray.

- Dugatkin, L. A. (1997). *Cooperation Among Animals : An Evolutionary Perspective: An Evolutionary Perspective* (Sv. 1). New York: Oxford University Press.
- Ewald, P. W. (1987). Transmission Modes and Evolution of the Parasitism-Mutualism Continuum. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 503(1), 295–306.  
<https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1987.tb40616.x>
- Fenn, K., & Blaxter, M. (2006). Wolbachia genomes: Revealing the biology of parasitism and mutualism. *Trends in Parasitology*, 22(2), 60–65.  
<https://doi.org/10.1016/j.pt.2005.12.012>
- Ferrière, R., Bronstein, J. L., Rinaldi, S., Law, R., & Gauduchon, M. (2002). Cheating and the evolutionary stability of mutualisms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1493), 773–780. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1900>
- Freckleton, R. P., & Watkinson, A. R. (2001). Asymmetric competition between plant species. *Functional Ecology*, 15(5), 615–623. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00558.x>
- Frederickson, M. E. (2013). Rethinking Mutualism Stability: Cheaters and the Evolution of Sanctions. *The Quarterly Review of Biology*, 88(4), 269–295.  
<https://doi.org/10.1086/673757>
- Frederickson, M. E. (2017). Mutualisms Are Not on the Verge of Breakdown. *Trends in Ecology and Evolution*, Sv. 32, str. 727–734. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.07.001>
- Helzer, C. (2010). The Yucca and its Moth. Preuzeto od  
<https://prairieecologist.com/2010/12/08/the-yucca-and-its-moth/>
- Kiers, T. E., Palmer, T. M., Ives, A. R., Bruno, J. F., & Bronstein, J. L. (2010). Mutualisms in a changing world: An evolutionary perspective. *Ecology Letters*, 13(12), 1459–1474.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01538.x>
- Kiers, T. E., Rousseau, R. A., West, S. A., & Denison, R. F. (2003). Host sanctions and the legume–rhizobium mutualism. *Nature*, 425(6953), 78–81.  
<https://doi.org/10.1038/nature01931>
- Nikoh, N., Hosokawa, T., Moriyama, M., Oshima, K., Hattori, M., & Fukatsu, T. (2014).



- Evolutionary origin of insect-Wolbachia nutritional mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(28), 10257–10262.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1409284111>
- Pellmyr, O. (2007). Yuccas, Yucca Moths, and Coevolution: A Review. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90(1), 35. <https://doi.org/10.2307/3298524>
- Pellmyr, O., Leebens-Mack, J., & Huth, C. J. (1996). Non-mutualistic yucca moths and their evolutionary consequences. *Nature*, Sv. 380, str. 155–156.  
<https://doi.org/10.1038/380155a0>
- Pellmyr, O., & Thompson, J. N. (1992). Multiple occurrences of mutualism in the yucca moth lineage. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89(7), 2927–2929.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.89.7.2927>
- Pound, R. (1893). Syntbiosis and Mutualism. *The American Naturalist*, Vol. 27(No. 318), 509–520.
- Sainero, J. M., & del Rio, C. R. (1988). The biology of mutualism: ecology and evolution. U *The biology of mutualism: ecology and evolution* (str. 192–213). New York: Oxford University Press.
- Shingleton, A. W., Stern, D. L., & Foster, W. A. (2005). The origin of a mutualism: a morphological trait promoting the evolution of ant-aphid mutualisms. *Evolution; international journal of organic evolution*, 59(4), 921–926.
- Soares, M. C., Bshary, R., Cardoso, S. C., & Côté, I. M. (2008). The meaning of jolts by fish clients of cleaning gobies. *Ethology*, 114(3), 209–214. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2007.01471.x>
- Steidinger, B. S., & Bever, J. D. (2014). The Coexistence of Hosts with Different Abilities to Discriminate against Cheater Partners: An Evolutionary Game-Theory Approach. *The American Naturalist*, 183(6), 762–770. <https://doi.org/10.1086/675859>
- UW. (2013). Yucca Moth (Family Prodoxidae). Preuzeto od Mrežne stranice University of Wisconsin-Milwaukee Field Station website: <https://uwm.edu/field-station/yucca-moth/>
- Zug, R., & Hammerstein, P. (2015). Bad guys turned nice? A critical assessment of Wolbachia mutualisms in arthropod hosts. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 90(1), 89–111. <https://doi.org/10.1111/brv.12098>

## Sažetak

Mutualizam je interspecijski odnos koji podrazumijeva međusobnu korist partnera, te je neizostavni faktor svakog ekosustava.

Cilj je ovog rada dati općeniti pregled mutualizma, od svojstava koja utječu na uspostavljanje odnosa, opasnosti koje prijete njegovoj održivosti, do mehanizama kojima se kontrolira održavanje, te mogućih budućih smjerova istraživanja teme stabilnosti mutualizama.

Naglasak rada je na propitkivanju stabilnosti mutualizma iz dva kuta – pobježen razmatranju a) utjecaja varalica na stabilnost i b) korelacije fluidnosti dinamike (pomaci u parazitizam-mutualizam kontinuumu u ekološkom vremenu) i stabilnosti. Varanje se pokazalo kao pojava koja se učinkovito stabilizira sankcijama protiv varalica, reproduktivnom izolacijom vrsta varalica i vrsta mutualista na istom domaćinu, te asimetričnom kompeticijom. Dinamična priroda mutualizma (pokazana na primjeru *Wolbachia*/člankonožac mutualizam), tj. iznimna ovisnost prirode odnosa o ekološkim čimbenicima, pokazala je da je mutualistički odnos ipak interakcija s previše varijabli da bi se donosile jasne hipoteze za evolucijsku budućnost odnosa.

Genetička svojstva prisutna prije uspostave mutualističkih odnosa, uz koevoluciju mutualista, također su se pokazala kao važan faktor u uspostavljanju odnosa i održavanju stabilnosti.

Dodatno, klimatske promjene su se pokazale kao značajna prijetnja održivosti mutualizma u budućnosti, čime se naglašava kako je bitno u budućnosti usmjeriti pažnju na konzervaciju mutualističkih odnosa, za dobro planeta i održivosti ekosustava kakve poznajemo.

## Summary

Mutualism is an interspecies relationship that implies the mutual benefit of partners and is an indispensable factor of any ecosystem.

The paper aims to give a general overview of mutualism, starting from the properties that affect the relationship, the dangers that threaten its sustainability, to the mechanisms for maintaining it, and possible future directions for research on the topic of mutualism stability.

The emphasis of the paper is on two different points of view on the stability of mutualism - a closer examination of a) the influence of cheaters on the stability, and b) correlations between the fluidity of the dynamics (shifts in the parasitism-mutualism continuum in ecological time) and stability. Cheating has proven to be a phenomenon that is effectively stabilized by sanctions against cheaters, reproductive isolation of cheaters and mutualist types on the same host, and asymmetric competition. The dynamic nature of mutualism (exemplified by the *Wolbachia*/arthropod mutualism), i.e., the extreme dependence of the nature of relationships on the environmental factors, has shown that mutualistic relationships are in fact interactions with too many variables to hypothesize their evolutionary future.

Genetic traits present before the establishment of mutualistic relationships have also proven to be, beside the co-evolution of mutualists, an important factor in establishing relationships and maintaining stability.

Furthermore, the climate change has proven to be a substantial threat to the sustainability of mutualism in the future, thus emphasizing the importance of focusing on the preservation of mutualistic relations in the future, for the good of the planet, and the sustainability of the ecosystems as we know it.