

Odnos predator - plijen: evolucijska utrka

Beneta, Dijana

Undergraduate thesis / Završni rad

2009

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:217:527234>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2024-11-04**



Repository / Repozitorij:

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



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

ODNOS PREDATOR - PLIJEN : EVOLUCIJSKA UTRKA

PREDATORS VERSUS PREY : EVOLUTIONARY RACE

Seminarski rad

Dijana Beneta
Preddiplomski studij biologije
(Undergraduate Study of Biology)
Mentor : Doc. dr. Zoran Tadi

Zagreb, 2009.

1. SADRŽAJ

1. Uvod	2
2. Prilagodbe predatora.....	3
2.1 Traženje i prepoznavanje plijena	3
2.2 Ulov i manipulacija plijena.....	4
3. Prilagodbe plijena	7
3.1 Kriptična obrana plijena	7
3.2 Mimikrija	9
3.3 Fitomimeza i kemijska zaštita	11
3.4 Aposematizam	11
4. Biljni svijet	13
4.1 Biljke predatori	13
4.2 Obrambene adaptacije biljaka	13
5. Evolucijski pritisak i adaptacija.....	15
5.1 Adaptacija	15
5.2 Prirodna selekcija	15
6. Utrka u naoružanju	18
6.1 Predatori protiv nesavršene kriptičnosti	18
6.2 Evolucija upozoravajuće obojenosti	20
6.3 Kompromis između upadljivosti i kriptičnosti	21
6.4 Ima li "utrka " kraj?.....	21
6.5 Evolucijska ravnoteža ili kontinuirana "trka u naoružanju"	22
6.5.1 Lotka-Volterra princip	22
6.5.2 Dinamika sustava	24
6.5.3 Populacijska ravnoteža.....	24
7. Paraziti gnijezda	25
7.1 Kako objasniti varijacije u stopi odbijanja tuđih jaja?	26
8. Literatura	27
9. Sažetak.....	28
10. Summary	30

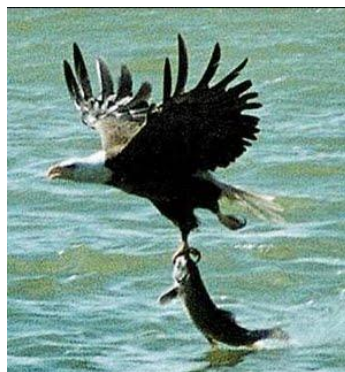
2. UVOD

Tijekom evolucije djelovanjem prirodne selekcije očekujemo povećanje sposobnost predatora pri uočavanju i ulovu plijena, ali s druge strane također očekujemo veću efikasnost plijena u izbjegavanju predatora. Kompleksne prilagodbe između predatora i plijena izravan su dokaz o njihovom suživotu te reflektira rezultat evolucijske utrke.

Po taksonomskoj klasifikaciji razlikujemo omnivore, biljojede (predatori na biljkama) i karnivore (prave predatore), a po funkcionalnoj klasifikaciji razlikujemo prave predatore koji ubiju plijen nakon napada (npr. vuk, karnivorne biljke, glodavci, kitovi, mravi), grazers koji oštećuju plijen (ovce, goveda – oni koji brste) i parazite (kao i biljojedi konzumiraju samo dio plijena, a njihovi učinci su također tipično štetni, no rjeđe letalni, *Cynipidae*-šiškarice) i parazitoide (skupina kukaca kod kojih je razvijeno ponašanje da ženka polaže jajašca u ličinke drugih kukaca, tako da ih pri tome ne ubijaju, već se njihove ličinke razvijaju usporedno s ličinkom domadara, *Ichneumonidae*-najeznice).

Nameću se tri pitanja: Što je početak “utrke u naoružanju” i kako “utrka” završava? (Zašto netko ne pobjedi?) te zašto predatori ne bi toliko evoluirali da istrijebe plijen ili plijen ne bi toliko evoluirao da ne dovede predatore do izumiranja? Plijen ne može odjednom razviti savršenu obrambenu adaptaciju. Vjerojatno na početku utrke i najmanja te nesavršena adaptacija omogućila je selektivnu prednost jedinkama. Bolja adaptacija predatora dovelo je do selekcije adaptacija plijena rezultirajući sve bolje i bolje obrambene adaptacije.

Predacija je dovela do evolucijski fascinantnih otkrića kao što su kriptičnost (kamouflažna obojenost), mimikrija, aposemantizam (upozoravajuća obojenost) te druge sposobnosti plijena da izbjegne predatora.



Slika 1. Oštar vid i pandže osigurali su orlu siguran ručak

3. PRILAGODBE PREDATORA

Predatori su slobodne heterotrofne vrste koje ubijaju druga živa bića da ih djelomično ili potpuno iskoriste za svoju prehranu. Ubijaju individue, a parazitiraju na vrsti kao cjelini. Predacija je interakcija u zajednici gdje jedna vrsta, predator, pojede drugu vrstu, plijen. To uključuje interakcije između 2 vrste životinja ili životinja i biljaka. To je vjerojatno najpoznatiji tip simbioze.

Predatori razvijaju posebne sposobnosti za lov : dobri trkači (gepard), velike kandže (lav) i pandže (orao), zubalo, mišiči, otrovi, posebne tehnike lova (mreže, lov u čoporu).



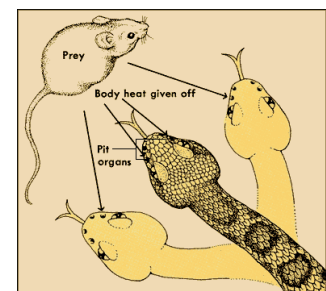
Slika 2. Predator (*Panthera leo*) ubija i konzumira plijen (*Syncerus caffer*).

3.1 Traženje i prepoznavanje plijena

Svaki predator stvara "sliku" plijena na temelju svojih osjetila (vid, sluh, njuh, dodir). Predatori imaju visokoosjetljiva osjetila koja koriste za pronalazak i prepoznavanje plijena kao što su osjetilne jamice zmija koje su osjetljive na toplinu ili kemijski senzori herbivornih insekata u njihovim antenama.



Slika 3. Osjetilne jamice čegrtuše



Slika 4. Detekcija plijena pomoću osjetilnih jamica



Slika 5. Smještaj receptora u antenama mrava *A. rudis* koj mu pomažu praćenje feromona. SEM (scanning electron microscope).

3.2 Ulov i manipulacija plijena

U ekologiji se koristi Michaelis-Menten-Monodova formula za specifičnu brzinu lova (t.j. broj ulovljenih organizama plijena po jednom predatoru u jedinici vremena), v . Ta brzina ovisi o koncentraciji plijena, A :

$$v = \frac{V A}{h + A}$$

V i h - konstante

V - najveća specifična brzina lova

$A=h$ - polusaturaciona koncentracija plijena

$$\text{Vrijednost plijena} = \frac{\text{energija}}{\text{traženje} + \text{manipulacija}}$$



Slika 6. Jedan od najsmrtonosnijih škorpiona *Leiurus quinquestriatus* (Ehrenberg, 1828)



Slika 7. Oštri visokospecijalizirani zubi su već milijunima godina obilježje jednog od najvećih predatora, morskog psa

Strukture poput kanda, zuba, žalaca ili otrovnih struktura omogućuju hvatanje, manipulaciju ili probavu plijena.



Slika 8. Kamufilirani predator čeka u zasjedi svoj plijen



CHEETAH, the world's fastest sprinter, is shown in two of the positions it assumes while running at top speed. Often clocked at 70 miles per hour, the cheetah is sixtimes half of the time during a chase and can speed to 60 m.p.h. from a standing position in seconds.

Slika 9. Brzina i zasjeda gepardu omogućuje ulov plijena

Predatori iskorištavaju svoju brzinu i spretnost pri lovu ili kamufažu koja im omogućuje zasjedu.

Pojedini predatori koriste posebne tehnike lova postavljajući zamke. Pauci pletu mreže kojima love plijen, mravlji lavovi (Neuroptera, Myrmeleonidae, Myrmeleon formicularis) su važni predatori mrava, iako se hrane i drugim manjim kukcima. Zanimljivi su zbog posebne metode lova - ličinka kopa lijevkastu jamu promjera oko 5 cm u pjeskovitom tlu u koju skliznu mravi i ostali plijen. Ako plijen pokuša pobjeći, mravolovac ga zasipa zrcnima pijeska. Predatori također koriste mimikriju da namame plijen kao što je slatkovodna aligatorska kornjača koja ima jezik koji oponaša crva te tako namami ribice.



Slika 10. *Macroclmys temminckii*

Najveća dvojba predatora je odluka da li da love sami ili u grupi jer svaka metoda ima svoje nedostatke i prednosti. Kod solitarnog lova pojedinac mora potrošiti više energije i vremena kako bi ulovili plijen, ali kad ga ulove ostaje samo njima. Grupni lov povećava

vjerojatnost ulova, ali se mora poštivati hijerarhija pa pojedinci na dnu dobiju manje obroke iako su se jednako trudili uloviti plijen. Grupni lovci napadaju veći plijen od sebe, dok solitarni predatori love manji plijen.

Aktivnost predatora	Adaptacije predatora	Obrambene adaptacije plijena
Traženje plijena	Poboljšan vid	Kriptičnost
	"slika" plijena	Polimorfizam
	Pretraga područja obitavanja plijena	Širenje područja obitavanja
Prepoznavanje plijena	Učenje	Mimikrija
Ulov plijena	Motoričke sposobnosti (brzina, spretnost...)	"startle" efekt
	"oružje" napada	"oružje" obrane
Manipulacija plijena	Sposobnosti obuzdavanja	Aktivna obrana
	Sposobnost detoksifikacije	Toksičnost

Tablica 1. Usporedba adaptacija predatora i plijena



Slika 11. Predator i plijen dijele istu volju za preživljavanjem. Ova slika pokazuje kako i neoprezan predator može postati plijen (Photo Credit: Sinevil2/Media-post.Net)

4. PRILAGODBE PLIJENA

Obrana plijena uključuje skrivanje, bijeg te fizičku ili kemijsku obranu. Drugi oblici obrane su adaptivna obojenost, kriptična obojenost koja zahtijeva samo mirnoću plijena kako ga predator ne bi uočio i mimikrija. Neke vrste koriste varljive oznake poput velikih lažnih očiju koje mogu zaprepastiti predatora i omogućiti bijeg. Neke prilagodbe aktivno odbijaju predatore (npr. miris tvora). Neki mravi akumuliraju toksine od biljaka koje jedu i postaju nekusne predatorima. Pojedini organizmi mjenjaju boju dlake ovisno o godišnjim dobima kao zečevi ili lisice.

4.1 Kriptična obrana plijena

Kriptična obrana je prilagodba organizama koji se vizualno ili zvučno prilagode okolini kako bi izbjegli svoje predatore jer ih oni ne mogu razlikovat od okoliša.



Slika 12. Kriptična obojenost

Primjer 1. Ptice (šojke) su predatori, a plijen su leptiri (sovice) u šumama sjeverne Amerike (Pietrewicz i Kamil, Sargent 1981.). Testirali su funkcionalnu hipotezu adaptacije. Prednja krila sovice su kriptično obojena i liče na koru drveta na kojima obitavaju, dok su stražnja krila često kričavo obojena narančasto, žuto ili crveno. Dok sovice miruju prednja krila prekrivaju stražnja i tako izbjegavaju predatore, ali ako se uznemire otkrivaju stražnja krila i kod predatora izazivaju " efekt iznenađenja " (eng. " startle " effect) zbog kojeg predator zastane na trenutak te omogućuje plijenu više vremena za bijeg.



Slika 13. Sovica (*Noctuidae*)

Primjer 2. Eksperiment sa šojkom

Šojki su prikazivani slajdovi na kojima su se nalazili crvi (šojkin omiljen plijen) na kriptičnoj pozadini i pozadini na kojoj su se isticali. Kada bi šojka prepoznala plijen kljucnula bi po ekranu. Eksperiment je pokazao da je uspješnost detekcije plijena bila iznimno visoka kada se plijen isticao na pozadini, dok je kriptičnost bila vrlo dobra zaštita za plijen. (Pietrewitz i Kamil, 1981.)

Unutar jedne populacije razvijaju su polimorfni oblici krila, tj. različita obojenost krila što je jedna od prilagodba izbjegavanja predatora jer predator stvara " sliku " plijena s tim uzorkom krila i ako bi cijela populacija imala isti uzorak prijetilo bi joj izumiranje, a u slučaju polimorfizma jedinice koje nemaju obojenja kao " slika " plijena imaju veću šansu izbjegavanja predatora.



Slika 14. Polimorfni oblici krila (*Catocala eogama*)

Primjer 3. Šojki su prikazivani slajdovi na kojima su prikazivani sovice s uzorkom A te slajdovi s uzorkom krila B. Šojka je pokazivala veći postotak detekcije kad su uzastopno bili prikazivani slajdovi samo sa jednim uzorkom nego kada su naizmjenice prikazivani slajdovi s dva uzorka krila.

4.2 Mimikrija

Mimikrija (grč. mimeomai - oponašam) je sposobnost pojedinih organizama da stalno, ili povremeno, prilagođavaju svoj izgled okolini kako bi se smanjila ugroženost, opasnost po život i povećale vjerojatnost opstanka. Najpoznatiji je primjer kameleona koji menja boju u skladu sa bojom a okoline u kojoj se nalazi. Prisutna je i u predatora i plijena.

Tipovi mimikrije :

1. **Paralelna mimikrija** - različite vrste, čak nesrodne među sobom, imaju iste boje koje im služe za upozoravanje.
2. **Zaštitna mimikrija** - zaštitna ili Bates-ova mimikrija je karakteristična za životinje koje su česta meta predatora i one svojim izgledom imitiraju otrovne, nejestive vrste. Ta selekcija je primjer negativne selekcije koja je ovisna o učestalosti.



Slika 15. Model : *Danaus plexippus* sprema toksine u svom tijelu i nekusni su pticama. Ptice su naučile izbjegavati leptire s crno-narančastim krilima.



Slika 16. Oponašatelj : *Limenitis archippus* je ukusan pticama ali oponaša model i ptice ga ne jedu.

3. **Upozoravajuća obojenost** - vrste koje upozoravaju da su otrovne ili one koje ih imitiraju najčešće koriste upadljive boje poput narandžaste i crvene.
4. **Mimikrija predatora** – predatori mogu imitirati bezazlene vrste istog reda kako bi mogli lakše napadnuti plijen. Poznata je i pod nazivom agresivna

mimikrija ili Peckham-inova mimikrija. Mnogi pauzi koriste ovu adaptaciju oponašajući feromone kukaca te ih tako privlače sebi.

5. **Mertens-ova mimikrija** - ova mimikrija postoji kod koraljnih zmija. I otrovne i neotrovne vrste imitiraju umjereno otrovne koje neće ubiti predatora, pa će on naučiti izbjegavati takve zmije.



Slika 17. Oponašatelj - neotrovna mliječna zmija (*Lampropeltis triangulum*)



Slika 18. Oponašatelj – slabootrovna zmija *Erythrolamprus bizona*



Slika 19. Model – Jako otrovna koraljna zmija (*Micrurus sp.*)

6. **Müller-ova mimikrija** - različite vrste, čak nesrodne među sobom, imitiraju jedna drugu. Sve one su jednako meta predatora, pa tako svaka od njih ima manje žrtava.



Slika 20. *Heliconius sp.* Svi su neukusni

7. **Automimikrija** – imitiranje određenih dijelova svojeg tijela ili druge vrste te imitiranje suprotnog spola iste vrste.



Slika 21. Automimikrija gusjenice i leptira

4.3 Fitomimeza i kemijska zaštita

Fitomimeza je pojava oponašanja biljaka. Primjer su paličnjaci (Cheleutoptera) koji u pravilu nalikuju zelenoj ili smeđoj grančici i zbog toga su teško primjetljivi. Oni mogu imati i druge oblike tijela, npr. listova drveća. Kemijska zaštita plijena može biti vlastita (puckar) ili stečena (*Danaus*).

4.4 Aposematizam

Aposematizam (od grčkog *apo* - dalje i *sematik* - znak, značenje) ili upozoravajuća obojenost je možda najčešći oblik znakova upozorenja, koji upotrebljavaju mnoge vrste u svrhu zaštite od predatora. Bojeći svoje tijelo jarkim bojama, ove životinje su razvile sposobnost obeshrabrivanja potencijalnih predatora tako što jarke boje odbijaju neke potencijalne predatore smatrajući da se iz ovih *obojenih* životinja krije otrov ili neka druga vrsta opasnosti. Znakovi *upozorenja* mogu biti u formi boje, zvuka ili mirisa, kao i mnogim drugim perceptivnim karakteristikama. Aposematični signali su od koristi i grabežljivcu i plijenu, jer svi oni izbjegavaju potencijalnu opasnost. Aposematične osobine živih bića,

naročito onih koji su na nižim mjestima u lancu ishrane, su u suprotnosti sa široko prihvaćenom teorijom da se plijen gotovo uvijek skriva pred predatorima.

Aposematski način života može izmjeniti ponašanje i prilagodbe plijena jer aposematski plijen ne koristi više druge načine obrane kao što je bježanje i može energiju usmjeriti na nešto drugo (Primjer su *Heliconius* leptiri koju su razvili drugačije prilagodbe od svojih rođaka pa žive dulje, ulažu više energije u reprodukciju i više su selektivni kod biranja mjesta gdje će položiti jaja).



Slika 22. Morski paun (*Pterois volitans*) ima otrovne bodlje za obranu i upozoravajući je obojen



Slika 23. *Salamandra salamandra* i *Mantella baroni*

5. BILJNI SVIJET

5.1 Biljke predatori

Biljke mesožderke ili karnivorne su opremljene organima za hvatanje i probavu malenih životinja koje koriste kao izvor tvari i energije.. One ne mogu proizvesti tvari neophodne za život procesom fotosinteze te uobičajeno rastu na područjima siromašnim nitratima pa nedostatak nutrijenata nadoknađuju lovom na životinje i iskorištavanjem njihovih bjelančevina. U tu svrhu uslijedila je modifikacija listova kojima na aktivan (listovi su tako preobraženi da aktivnim pokretanjem uhvate i onesposobe plijen) ili pasivan način (životinja upadne u strukturu i utopi se) love svoj plijen. One privlače insekte (mirisom, bojom, nektarom), uhvate ga (npr. zamka u obliku vrča s glatkim i skliskim stjenkama, zamka u obliku školjke koja se može zatvoriti, zamka u obliku ljepljive trake), razgrade (npr. probavni enzimi, simbiotske gljive, bakterije) i apsorbiraju (apsorpcijskim dlakama) kao proteinsku hranu.



Slika 24. *Drosera capensis*



Slika 25. *Nepenthes sp.*



Slika 26. *Dionaea muscipula*

5.2 Obrambene adaptacije biljaka

Kako biljke ne mogu pobjeći od svojih predatora morali su razviti različitu kemijsku i mehaničku obranu od predatora. Mnoge biljke razvijaju sekundarne komponente koje čine njihovo tkivo neprobavljivo ili neukusno za herbivore. Također mogu stvarati hormone koji su analogni hormonima kukaca koji uzrokuju abnormalni rast kukaca koji na njima parazitiraju.

Obrana biljka može djelovati kao selektivni faktor za razvoj novih adaptacija predatora koji onda mogu poništiti obranu biljke te ju konzumirati.

Strukturalne promjene su dlake i trnje (efikasno samo za velike herbivore) , skleride izgrađene od Si što ih čini prekrutim za žvakanje te razne mikroskopske kukice i tvorbe. Kemijske adaptacije čine " hormoni "(luče određene spojeve koji oponašaju hormone svojih predatora), repelenti koji odbijaju predatore , alkaloidi i toksini (ubijaju predatore) te ograničavanje sadržaja amino-kiselina čime smanjuju svoju hranjivu vrijednost.



Slika 27. Sklerida lopoča koje oštećuju mehanička tkiva predatora



Slika 28. Trnje

6. EVOLUCIJSKI PRITISAK I ADAPTACIJA

6.1 Adaptacija

Adaptacija je svaka nasljedna karakteristika koja, u interakciji sa okolišem, omogućuje svojim nosiocima veći broj potomaka i/ili povećava preživljavanje. Prirodna selekcija *nije* mehanizam koji stvara adaptacije, već mehanizam koji korisnu karakteristiku (adaptaciju) favorizira i na taj način održava u populaciji i povećava njenu učestalost.

Adaptiranost (stanje u kome se nalazi jedinka ili populacija u uvjetima životne okoline) jedinki se procjenjuje preko njihove dugovječnosti, a populacija na osnovu veličine i/ili stope povećanja brojnosti. Dok adaptabilnost (sposobnost jedinki i populacija da ostanu ili postanu fenotipski (jedinke) i genetički (populacije) prilagođene promjenljivim uvjetima) kod jedinki se odnosi na fenotipsku plastičnost (sposobnost genotipa da u različitim sredinama stvori različite fenotipove), a kod populacija na prisustvo dovoljne količine genetičke varijabilnosti koja bi omogućila opstanak populacije u promjenjenim uvjetima.

Eksaptacije su karakteristike koje su u danim uvjetima “korisne” svojim nosiocima, ali nisu bile proširene u populaciji djelovanjem prirodne selekcije, ili su ranije bile “oblikovane” selekcijom za neku drugu ulogu (npr. perje kod ptica, peraja kod predaka Tetrapoda iz grupe *Sarcopterygii*).

6.2 Prirodna selekcija

Prirodna selekcija predstavlja neslučajno, diferencijalno preživljavanje i reprodukciju jedinki (genotipova) koje nose alternativne nasljeđene karakteristike.

Adaptivna vrijednost (mjera preživljavanja i reprodukcije jedinki (genotipova)) jednog genotipa ispoljava se preko fenotipa koji nastaje kao interakcija genotipa i okoline u kojoj se populacija nalazi. Pomoću relativne adaptivne vrijednosti (prosječan doprinos koji nosioci određenog genotipa daju genskom fondu sljedeće generacije u odnosu na ostale genotipove) možemo procijeniti učestalost alela djelovanjem selekcije te kakav je kakav je relativni intenzitet selekcije (Koeficijent selekcije s je relativno smanjenje utjecaja gena jednog genotipa u sljedećoj generaciji u odnosu na druge genotipove) “protiv” svakog genotipa.

Učestalost alela djelovanjem selekcije :

Intenzitet selekcije “protiv” svakog genotipa

:

$apsW$ = vjerojatnost preživljavanja

$s = 1 - W$

$W=0$ – genetička informacija ovog genotipa se ne prenosi u sljedeću generaciju.

$s = 1$ – najjača selekcija “protiv” tog genotipa

$W=1$ – ovaj genotip proporcionalno najviše gena prenosi u sljedeću generaciju.

$s = 0$ – najslabiji uticaj selekcije “protiv” tog genotipa

Sve vrste imaju tendenciju povećanja brojnosti svojih populacija (organizmi su sposobni da ostave više potomaka nego što je neophodno da se održi konstantna brojnost u sljedećoj generaciji). Ipak, u prirodi, brojnost populacija ostaje relativno konstantna (visok je mortalitet među potomstvom).

U populacijama postoji fenotipska varijabilnost, pa su neke jedinke bolji kompetitori (bolje pronalaze hranu, bolje izbjegavaju predatore, itd). i imaju veću šansu da prežive. Ako su te osobine bar djelimično genetički determinirane, preživjele jedinke će ih prenositi u sljedeću generaciju. Ako je jednaka šansa da prežive sve mlade jedinke, odrasli koji ostave veći broj potomaka, prenijet će proporcionalno više svojih gena u sljedeću generaciju. Također genotipovi koji kraće žive imaju manju šansu da se reproduciraju. Ako jedinka ostavi više potomaka (bez obzira da li zato što joj je veća fertilitet ili duže živi) njeni geni će biti više zastupljeni u sljedećoj generaciji od drugih (efekt selekcije).

Da bi djelovala selekcija, u populaciji moraju postojati bar dva genotipa sa različitim adaptivnim vrijednostima. U odsutnost drugih evolucionjskih mehanizama, većina tipova selekcije vodi prema genetičkoj uniformnosti (fiksaciji jednog alela).

U koevoluciji promjena u jednoj vrsti djeluje kao selektivni pritisak na drugu vrstu te razvijanje novih adaptacija koje ponovno selekcijski pritišću prvu vrstu. Primjer koevolucije : interakcija biljke *Passiflora* i leptira *Heliconius*. Biljka izlučuje toksične kemikalije kako bi smanjila oštećenja od herbivornog insekta. No larva leptira ima probavne enzime koji omogućuju toleranciju na biljne otrove (obrambena adaptacija). Ženke leptira izbjegavaju polaganje jaja na listove na kojima su već položena jaja te tako izbjegava intraspecifičnu kompeticiju. *Passiflora* razvija velike, žute nektare koji slične na *Heliconius* (adaptacija biljke). Ti nektari privlače mrave i ose koje parazitiraju na jajima i larvama leptira.



Slika 29. Lažna jaja
leptira koje razvija biljka



Slika 30. Jaja leptira
koja parazitiraju na biljci

Kada vrsta nije prije bila sudionik evolucijske utrke, može pretrpiti nedostatke ili čak izumrijeti prije nego što uspije razviti nove adaptacije na predatora. Nije iznenađujuća činjenica da pojedine vrste nisu nikad osjetili takav selekcijski pritisak, dok se pojedine vrste bore za opstanak u utrci više od milijun godina. To je slučaj sa izoliranim ekosistemima kao što su otoci, npr. Australije gdje su invazivne vrste (zečevi) se brzo proširile na račun autohtonih vrsta koje nisu stigle razviti prilagodbe na novog predatora. Invazivne vrste su dovele do ugroženosti pa i do izumiranja neprilagođenih nekih vrsta

7. UTRKA U NAORUŽANJU

Red Queen hipoteza - nazvana po crvenoj kraljici iz knjige Alisa u zemlji čudesa spaja dvije evolucijske teorije. Baza te hipoteze je evolucijska utrka u naoružanju gdje predator i plijen zajedno konstantno evoluiraju kako bi održali ravnotežu. Primjer su biljke koje razvijaju otrove kako bi ubile svoje predatore kao što je npr. gusjenice. Kada bi biljka pod selekcijskim pritiskom razvila novu vrstu toksina na koji gusjenice nisu otporne, većina gusjenica bi uginula, a biljka bi se u potpunosti razvila. Ali ta pobjeda bi bila kratkog vijeka jer ako postoji i samo mali postotak gusjenica koje su imune na taj otrov, brzo će se razmnožiti i utrka bi opet iznova počela.

Utrka u naoružanju može bit simetrična ili asimetrična. Kod simetrične utrke selekcijski pritisak na sudionike djeluje u istom smjeru (sve viši rast drveća zbog kompeticije za svjetlo) dok asimetrična utrka uključuje suprotni selekcijski pritisak (parazitizam)

7.1 Predatori protiv nesavršene kriptičnosti

Profitabilnost plijena za predatora jednaka je energetske vrijednosti plijena podijeljenoj s ukupnim vremenom koje predator potroši na traženje, prepoznavanje i rukovanje s plijenom. Evolucija kriptičnosti se može promatrati kao način na koji plijen smanjuje svoju profitabilnost za predatora tako što povećava vrijeme prepoznavanja. Može li onda i malo povećanje vremena prepoznavanja, kao rezultat nesavršene kriptičnosti, dati prednost plijenu nad predatorom ?

Primjer: Eksperiment sa sjenicom ispred koje prolaze tri tipa plijena (Erichsen i sur., 1980.) Veliki plijen daje više energije po jedinici vremena rukovanja nego mali plijen ($E_1/h_1 > E_2/h_2$), ali postoji problem njegovog razlikovanja od nejestive grančice.

Vrsta plijena	Energetska vrijednost plijena	Vrijeme rukovanja	Stopa susretanja plijena
Veliki kriptični plijen (neprozirno plastično crijevo u kojem je crv)	E_1	h_1	λ_1
Mali uočljivi plijen (prozirno	E_2	h_2	λ_2

plastično crijevo u kojem je pola crva)			
Nejestiva grančica (neprozirno plastično crijevo)	0	h_t	λ_t

Tablica 2. Eksperiment sa sjenicom i kriptičnim plijenom

- Ukoliko je predator generalist (konzumira svaki plijen na koji naiđe), tada će energetski dobitak u vremenu od T_s sekunda biti:

$$E = T_s(\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2)$$

Ukupno vrijeme će iznositi :

$$T = \text{VRIJEME TRAŽENJA} + \text{VRIJEME RUKOVANJA}$$

$$T = T_s (\lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2 + \lambda_t h_t)$$

Stopa dobitka energije kod generalista biti će:

$$\frac{E}{T} = \frac{\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2}{1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2 + \lambda_t h_t}$$

- Ukoliko predator ignorira kriptični plijen (dakle, sva neprozirna crijeva) i usmjeri se na upadljiv plijen, njegova će stopa dobitka energije iznositi:

$$\frac{E}{T} = \frac{\lambda_2 E_2}{1 + \lambda_2 h_2}$$

- Predator će se specijalizirati na manje profitabilan, ali upadljiv plijen ako je:

$$\frac{\lambda_2 E_2}{1 + \lambda_2 h_2} > \frac{\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2}{1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2 + \lambda_t h_t}$$

- Predator će se specijalizirati na veći kriptični plijen ako je:

$$\frac{\lambda_1 E_1}{1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_t h_t} > \frac{\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2}{1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2 + \lambda_t h_t}$$

Eksperiment s velikom sjenicom je potvrdio ponašanje predviđeno modelom, a to je da čak i nesavršena kriptičnost (svega 2-3 sekunde dodatnog vremena za prepoznavanje plijena) daje prednost plijenu. Broj nejestivih grančica je bio 4 puta veći od broja velikog kriptičnog plijena (predator se specijalizirao na mali uočljivi plijen).

Postotak uzimanja uočljivog plijena	
76%	Broj nejestivih grančica je bio 4 puta veći od broja velikog kriptičnog plijena (predator se specijalizirao na mali uočljivi plijen)
14%	Broj velikog kriptičnog plijena je bio 4 puta veći od broja nejestivih grančica (predator se specijalizirao na kriptični plijen)

Tablica 3. Postotak uzimanja plijena* Broj malog uočljivog plijena je u oba eksperimenta bio isti

U eksperimentu su pilićima ponuđene sjemenke koje su bile nekusne zbog dodatka kinina. Na zelenoj podlozi dio sjemenaka je bio zelene boje (kriptični plijen), a dio je bio plave boje (uočljiv plijen). Pilići su puno ranije naučili izbjegavati plave sjemenke budući da su se one isticale na zelenoj podlozi pa ih je bilo lakše zapamtiti. (Gittleman i Harvey, 1980.).

7.2 Evolucija upozoravajuće obojenosti

Postoje dvije hipoteze o evoluciji upozoravajuće obojenosti:

1. Prvo se razvila upadljiva obojenost (zbog privlačenja partnera ili obrane teritorija), a potom se razvila otrovnost/nekusnost.
2. Prvo se razvila otrovnost/nekusnost (npr. gusjenice koje se hrane toksičnim biljkama), a potom se razvila upozoravajuća obojenost

No postavlja se pitanje kako su prvi upadljivi mutanti mogli opstati jer bi ih predatori lako uočili i eliminirali. Fisher (1930.) rješenje vidi u činjenici da su nekusni i jarko obojeni kukci često okupljeni u porodične skupine (u tom slučaju predator može pojesti jednog kukca, dok

ostalim članovima skupine upozoravajuća obojenost može biti dobra zaštita). Tako obojene vrste gusjenica se više skupljaju u grupe nego kriptične vrste (Harvey i suradnici 1983.)

Disperzija	Broj aposematičnih gusjenica	Broj kriptičnih gusjenica
Velike porodične skupine	9	0
Pojedinačne jedinke	11	44

Tablica 4. disperzija aposematičnih i kriptičnih jedinki

Daljna istraživanja su pokazala da život u grupama nisu kritična za evoluciju aposematizma jer kao što je prikazano tablicom mnoge aposematički obojene vrste su solitarne.

7.3 Kompromis između upadljivosti i kriptičnosti

Kriptičnost je prednost za obranu od predatora, ali je nedostatak u privlačenju partnera ili obrani teritorija (npr. mnoge ptice su jarko obojene samo u vrijeme parenja). Primjer: Eksperiment s tropskim ribicama (guppy, *Poecilia Reticulata*). Broj i veličina obojenih mrlja na tijelu mužjaka važna je kod privlačenja spolnog partnera, ali ih čini uočljivima predatorima. Eksperiment je pokazao da je obojenost mužjaka živim bojama (broj i veličina mrlja) bila obrnuto proporcionalna s intezitetom predacije. (Endler, 1980., 1983.)

Življe obojeni mužjaci ostvare više parenja (Houde 1988.), ipak, dominantni mužjaci ostvare veći reproduktivni uspjeh bez obzira na intezitet obojenja. Mužjaci u područjima velikog predacijskog pritiska imaju smanjeni broj obojenih mrlja na tijelu. Nakon preseljenja iz područja jake predacije u područje slabe predacije broj obojenih mrlja na tijelu mužjaka se povećava.

7.4 Ima li "utrka " kraj?

Postavlja se pitanje zašto predatori ne postanu toliko efikasni da istrijebe plijen ili zašto plijen ne razvije tako dobre prilagodbe protiv predacije da to eliminira predatore? Kao odgovor na ovo pitanje postoje 4 hipoteze:

1. Razborita (promišljena) predacija – moguća kod teritorijalnih životinja (štede resurse samo za sebe; inače bi sebična jedinka brzo nadvladala razboritu)

2. Grupni nestanak

3. Plijen predvodi trku u naoružanju

A) “Princip života i ručka” (Zašto zec trči brže od lisice? Zato što je cijena pogreške veća za zeca jer zec trči za svoj život, a lisica za svoj ručak. Zato je jači selekcijski pritisak na poboljšanju sposobnosti zeca da pobjegne, nego za lisicu da ulovi plijen.)

B) Plijen ima kraće generacijsko vrijeme od predatora te bržu mogućnost mutiranja.

4. Prerijetkost plijena ili predatora

A) Kako predator postaje rjeđi zbog povećanja efikasnosti plijena tako on vrši manji selekcijski pritisak na plijen.

B) Kada plijen postane prerijedak predator se prebacuje na druge vrste plijena.

7.5 Evolucijska ravnoteža ili kontinuirana “trka u naoružanju”

7.5.1 Lotka-Volterra princip

A. J. Lotka 1925. i V. Volterra 1926. su postavili matematički model sustav jednačnja koji prikazuje uvijete pod kojima populacije predatora i plijena koegzistiraju.

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(\alpha - \beta y) & y &- \text{broj predatora (na primjer, risovi);} \\ \frac{dy}{dt} &= -y(\gamma - \delta x) & x &- \text{broj plijena (na primjer, kunić);} \\ & & dy/dt \text{ i } dx/dt &- \text{rast dviju populacija kroz vrijeme;} \\ & & t &- \text{vrijeme} \\ & & \alpha, \beta, \gamma \text{ i } \delta &- \text{parametri međudjelovanja dviju vrsta.} \end{aligned}$$

Množenjem i aproksimacijom jednačnja te odabirom koeficijenata različit od nule, mogu se dobiti modeli koji pružaju opći uvid u ekološke sustave (plijen-grabežljivac, natjecanja, bolesti i mutualizam).

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= f(x, y)x & f(x, y) &= A_0 - A_1x - A_2y \\ \frac{dy}{dt} &= g(x, y)y & g(x, y) &= B_0 + B_1x - B_2y. \end{aligned}$$

PRETPOSTAVKE : 1) plijen populacije nalazi dovoljno hrane u svakom trenutku. 2) opskrba hranom predatora ovisi u cijelosti o populaciji plijena. 3) stopa promjene populacija je proporcionalna svojoj veličini. 4) Tijekom postupka, okoliš se ne mijenja u korist jedne vrste i genetska adaptacija je dovoljno spora.

Jednadžba plijena :

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta xy.$$

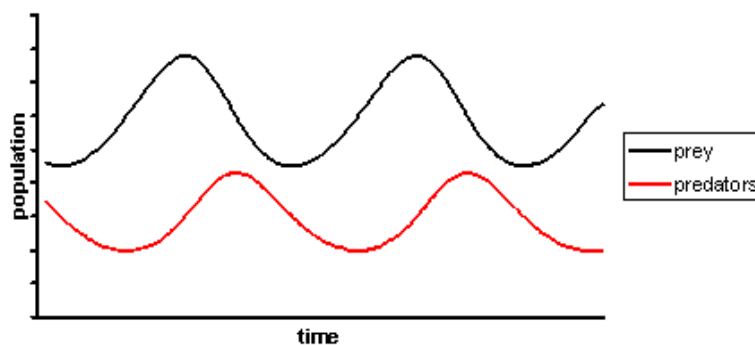
Pretpostavlja se da populacija plijena ima neograničene zalihe hrane, a da se reproduciraju eksponencijalno, osim ako nisu predmet predatorstva (αx). Stopa predatorstva je proporcionalna stopi susreta predatora i plijena (βxy). Ako je x ili y nula tada nema ni predatorstva. Promjena brojnosti plijena = rast populacije plijena – stopa predatorstva.

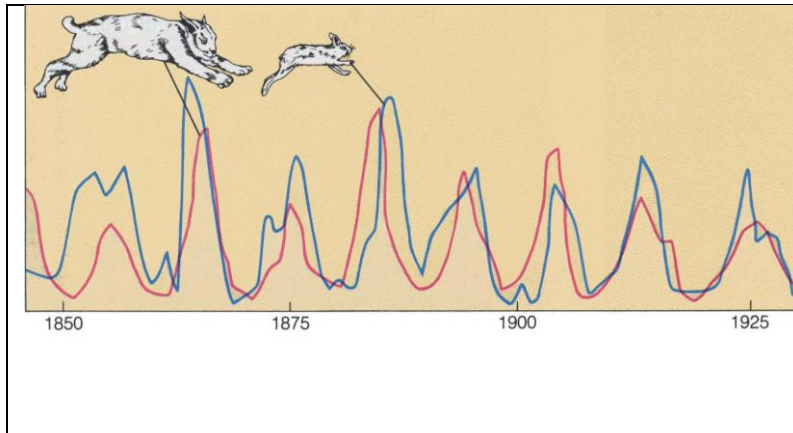
Jednadžba predatora :

$$\frac{dy}{dt} = \delta xy - \gamma y.$$

δxy predstavlja rast populacije predatora. Γy predstavlja prirodne smrti predatora, Promjena veličine populacije predatora = rast opskrbom hrane - prirodna smrt.

Jednadžbe su periodična rješenja koja nemaju jednostavan izraz u smislu uobičajenih trigonometrijskih funkcija. Međutim, približno linearno rješenje daje jednostavna harmonijska gibanja s populacijom predatora koja slijede gibanja populacije plijena za 90° .





Slika 31. Ciklusi: pravilne oscilacije u gustoći populacija. Svakih deset godina i zec i ris bilježe vrhunac brojnosti, s time da je vrh za risa jednu do dvije godine nakon vrha za zeca. Najzanimljivije je da pad populacije zeca ne izaziva ris, iako je tada i njegova populacija pri vrhuncu, nego razne bolesti, nametnici, pa i socijalni odnosi među zečevima. Sa druge strane pad populacije zeca na minimum izravno ruši populaciju risova koji nisu kadri prehraniti svoje potomstvo

7.5.2 Dinamika sustava

U modelu predatori će napredovati kada postoji obilan plijen, ali u konačnici će nadmašiti svoje zalihe hrane i nazadovati. Kako je populacija predatora opala povećat će se populacija plijena. Tako dinamika rasta i pada populacija oscilira.

7.5.3 Populacijska ravnoteža

Do populacijske ravnoteže u modelu dolazi kada se niti jedna od populacijskih razina ne mijenja, tj. kad su obje derivacije jednake 0.

$$\begin{aligned} x(\alpha - \beta y) &= 0 & \{y = 0, x = 0\} \\ -y(\gamma - \delta x) &= 0 & \left\{y = \frac{\alpha}{\beta}, x = \frac{\gamma}{\delta}\right\}, \end{aligned}$$

Stoga postoje dva ravnoteže. Prva predstavlja izumiranje objiju vrsta (obje populacije su na 0, i tako u beskraj). Drugo rješenje predstavlja fiksnu točku u kojoj obje populacije održavaju brojeve različite od nule i tako u nedogled. Razine populacija na kojima postiže ravnoteža ovise o odabranoj vrijednosti parametara, α , β , γ , i δ .

8. PARAZITI GNIJEZDA

Neke vrste su tzv. paraziti na gnijezdima koji legu jaja u gnijezda drugih vrsta. Parazit ima koristi od tog odnosa jer se njegovi mladi podižu bez njegova troška, a domaćin pati jer podiže mladunce koji mu ne pružaju genetičku korist. Za očekivati je da će domaćin razviti obranu od parazita, ali također se očekuje i razvijanje obrambene adaptacije parazita. Neki insekti izbacuju tuđe mlade iz svog gnijezda, ali također i neki paraziti oponašaju kemijske komunikacijske sisteme domaćina.

Kod obavezno parazitirajućih pravih kukavica je "kvaliteta" parazitiranja vrlo visoka, jer leglo domaćina u pravilu izbacuje iz gnijezda ili ženka dok polaže svoje jaje, ili to kasnije uradi tek izleženi mladi parazit. U tu svrhu brojne vrste pravih kukavica razvile su niz prilagodbi kao što su sinkronizirano dozrijevanje jaja (dozrijevanje vjerojatno stimulira promatranje gradnje gnijezda domaćina) i ubrzano polaganje jaja (paraziti moraju vrlo brzo položiti jaje, jer domaćini bi mogli vrlo osjetljivo reagirati na parazita u vlastitom gnijezdu, a neke vrste kukavica mogu potpuno zrelo jaje zadržati u jajovodu i u povoljnom ga trenutku vrlo brzo položiti) te prilagođavanje veličine jaja i njihova mimikrija.

Tek izleženi mladunci nekih rodova (*Cuculus*, *Cacomantis* i *Chrysococcis*) kukavica određenim pokretima leđa izbacuju mladunce i još neizvaljena jaja domaćina iz gnijezda. Neke vrste su u tu svrhu razvile maleno udubljenje na leđima. Pilići većine parazitirajućih kukavica, ali i pilići nekih drugih parazitirajućih vrsta, vale se nakon kraćeg trajanja inkubacije od one domaćina i rastu, naročito u prvim danima, vrlo brzo. To im daje odlučujuću prednost pred mladuncima domaćina u prehrani i rastu.

Domaćini koje parazitiraju kukavice i pastirice pokazuju različit stupanj odbacivanja podmetnutih jaja. Kukavica je specijalizirana za jednu vrstu domaćina, a jaja slična jajima domaćina (stupanj mimikrije jaja ovisi o sposobnosti domaćina da razlikuje tuđa jaja). Pastirice nisu specijalizirani paraziti (parazitiraju na 216 vrsta domaćina), jaja ne pokazuju mimikriju, mladi ne izbacuju jaja i mlade domaćina iz gnijezda (domaćin ostvaruje određeni reproduktivni uspjeh). Pastirice imaju daleko veće populacije od kukavica (pastirice parazitiraju na 50% jedinki domaćina, čak mogu dovesti do istrebljenja neke vrste, a kukavica na < 5%).

8.1 Kako objasniti varijacije u stopi odbijanja tuđih jaja?

Vrste koje nisu pogodne kao domaćini (biljojedi, gnijezde se u rupama) pokazuju slabu stopu odbijanja jaja i nisu agresivne prema kukavicama dok pogodni domaćini izbacuju drugačija jaja i zato su paraziti morali razviti nove adaptacije. Postoje dvije hipoteze (Davis i Brooke, 1989.) :

1. Kontinuirana “trka u naoružanju”

Varijacije odražavaju različite stadije kontinuirane trke u naoružanju:

- Vrste koje pokazuju malu stopu odbijanja \Rightarrow recentni domaćini (nedavno je počeo proces parazitizma i domaćini nisu stigli razviti obranu , npr. u Japanu su kukavice počele parazitirati novu vrstu ptica, *Cyanapica cyana*).
- Vrste koje pokazuju veliku stopu odbijanja \Rightarrow stariji domaćini (već imaju dobro razvijene adaptacije, odbijaju parazitske potomke).

Domćini pastirice pokazuju veliku dihotomiju (jako velika ili jako mala stopa odbijanja; nema srednjih stopa odbijanja). Zbog velike stope parazitizma od strane pastirice (velike populacije) odbijanje kada se jednom pojavi kod domacina se evolucijski brzo širi. Brzina evolucije je kod kukavice manja (zbog male stope parazitizma), pa je broj domaćina sa srednjom stopom odbijanja veći.

2. Evolucijska ravnoteža

Stupanj odbijanja jaja nalazi se u ravnoteži kod obje vrste, promatrano s aspekta cijena/korist analize. Mala ptica koja ne može izbjeći parazitizam (ne može izbaciti jaje iz gnijezda jer je preveliko, ili ga ne može uništiti jer ima tvrdu ljusku) je u dilemi \Rightarrow prihvatiti jaje ili napustiti gnijezdo. U slučaju kukavica, domaćin ne dobiva ništa (kukavica izbacila jaja i mlade domacina iz gnijezda). U slučaju pastirice, domaćin može podići i ponekog svog ptica što može biti bolja opcija od napuštanja gnijezda i gradnje novog. Postoji i problem prepoznavanja tuđih jaja (pravilo “odbaci ona jaja koja su u manjini”; prepoznavanje vlastitih jaja nakon što ih ptica izleže).

9. LITERATURA

Alcock, J. *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*, 6th ed. Sunderland, 1998.

Abrams, P.A.: *Is predator-prey coevolution an arms race?* Trends Ecol. Evol. **1**, 108–110 (1986)

Brown, J.S., Vincent, T.L.: *Coevolution as an evolutionary game.* Evolution **41**, 66–79 (1987a)

Brown, J.S., Vincent, T.L.: *Predator-prey coevolution as an evolutionary game.* (1982)

http://en.wikipedia.org/wiki/Lotka%E2%80%93Volterra_equation

<http://www.biologyreference.com/Po-Re/Predation-and-Defense.html>

<http://darkwing.uoregon.edu/~croman/crypsis/antipredator.htm>

<http://evolution.berkeley.edu/evosite/evo101/IIIF1Armsrace.shtml>

<http://www.experiment-resources.com/red-queen-hypothesis.html>

http://www.novelguide.com/a/discover/ansc_01/ansc_01_00027.html

10. SAŽETAK

Vrste dok se usavršavaju i evoluiraju kako bi bile što uspješnije moraju se suočavati sa pritiscima od strane predatora ili parazita. Prilikom toga mora doći do genetskog miksanja i nasumične fluktuacije i mutacije da bi se razvile nove adaptacije. Što je veća populacija (veći genetički diverzitet) to je veća šansa da će doći do pozitivne nasumične mutacije jer se genetske fluktuacije oslanjaju na vjerojatnosti i brojnosti. Pojedinci s korisnim genotipom će imati kompetitivnu prednost. Sve vrste koje predstavljaju plijen nekom predatoru evolucijski su se razvile uz tog predatora, te njihov reproduksijski potencijal i sve tjelesne osobine upravo predviđa njegova prisutnost. Koevolucija predatora i plijena može dovesti do utrke u naoružanju u kojoj će nivoi napada i obrane stalno eskilirati bez pobjede niti na jednoj strani. Zajednica može evoluirati do stadija izumiranja predatora ili plijena ili može doći do suživota vrsta s cikličkim promjenama ili konstantnim interakcijama predatora i plijena uzrokujući evoluiranje vrsta bez postizanja ravnotežnog fenotipskog stanja.

Zbog visoke cijene koju plaća plijen ako ga uhvati predator, vrste plijena su bile pod većim selekcijskim pritiskom, no veličina populacije plijena više utječe na populaciju svog predatora nego obratno.

Prirodna selekcija nije jedini evolucijski mehanizam koji sudjeluje u evoluciji, ali je jedini mehanizam koji dovodi do nastanka i održavanja adaptacija. U evolucijskoj biologiji evolucijska utrka je borba između kompeticijskih setova koevolucijskih gena koji razvijaju adaptacije te obrambene adaptacije jednih protiv drugih. To je primjer pozitivne povratne sprege. Koevolucijski setovi gena mogu biti u različitim vrstama, kao u evolucijskoj utrci predatora i plijena (Vermeij, 1987), ili parazita i domaćina, ali koevolucija sama po sebi nije nužno utrka u naoružanju (npr. mutualizam)

Pokusi predacije ptica na kriptični plijen pokazuju da kriptičnost umanjuje predaciju te pojava polimorfizma kod plijena smanjuje efikasnost predatora da stvori " sliku " plijena. Čak i nepotpuna kriptičnost koja omogućuje samo par sekundi diskriminacijskog vremena, može donijeti prednost plijenu i biti početna točka utrke. Aposematičko obojeni plijen je često otrovan ili neukusan svojim predatorima. Pokusi su potvrdili da predatori mogu brže naučiti izbjegavati neodgovarajući plijen ako je upozoravajuće obojen nego ako je kriptično uklopljen u okolinu. Ali takva uočljiva obojenost ima svoje prednosti (prilikom udvaranja suprotnom spolu) i nedostatke (predator ga lakše uočava nego kada bi imao neprimjetnu obojenost). Jedan oblik predacije je parazitizam kao npr. parazitizam gnijezda u kukavica i pastirica, gdje

se također odvija neprekidna utrka u adaptacijama. Prihvatanje jaja koja nisu mimitički prilagođena reflektira zaostajalost u prilagodbi ili cijenu (ne)prepoznavanja parazitskih jaja.

Većina vrsta tokom života su potencijalni plijen, čak i najveći predatori kao što su lavovi i vukovi dok su mladi su u opasnosti. Evolucijski gledano niti jedan predator ne želi istrijebiti svoj plijen, jer to bi u prvom redu za njega bio kraj opstanka. Po istom pravilu predator se u prirodnim uvjetima ne može niti prenamnožiti, jer količina raspoloživog plijena ograničava rast njegove populacije. No čovjek kao vrhunski i isključivi predator neusporedivo je ubrzao svoje sposobnosti primjenom tehnologije i enormnim porastom svoje populacije da ima mogućnost preokrenuti evolucijsku utrku u svoju korist te tako uništiti svaku vrstu pa i vlastitu.



Slika 32. Kojot iz zasjede lovi plijen

11. SUMMARY

Species while evolving must confront with the selective pressure. In order to evolve new adaptations they must go through genetic mixture, random fluctuation and mutation. The larger population has more chance to develop useful mutation because genetic fluctuations rely on probabilities and quantity. Individuals with useful genotype have competitive advantage. The predator species and prey species coexist and develop together. The adaptations of predators and their prey reflect the result of an evolutionary arms race. Evolutionary arms race can get to extinction of predator or prey population, or those communities can coexist together with cyclic oscillations. The predator population size affects prey population size and vice versa. The higher evolutionary pressure is on prey population.

Evolutionary arms race is battle between coevolution genes. It's an example of positive feedback. Experiments on predation by birds on cryptic prey show that crypsis (even slight crypsis) reduce predation and polymorphism in the prey population reduce search image.

Predators learned to avoid noxious and brightly coloured prey. Experiments have confirmed that predators can learn to eject noxious prey faster if they are conspicuous rather than cryptic, but that kind of adaptation has advantages (mating ritual) and disadvantages (it is more noticeable). Parasitism is one form of predation (cuckoos and cowbirds nests). Acceptance of non-mimetic eggs by some hosts may reflect evolutionary lag or the costs of recognizing and rejecting parasite eggs.

Most species during their lifetime are potential preys, even the biggest predators such as lions and wolves. The ultimate predators on planet earth are human beings because of their developed technology.

