

# Obrambeni mehanizmi leptira

---

Lovrenčić, Leona

Undergraduate thesis / Završni rad

2012

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

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:214633>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2024-09-28**



Repository / Repozitorij:

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



**SVEUČILIŠTE U ZAGREBU**  
**PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET**  
**BIOLOŠKI ODSJEK**

**OBRAMBENI MEHANIZMI LEPTIRA**  
**DEFENSIVE MECHANISMS OF BUTTERFLIES**  
**SEMINARSKI RAD**

Leona Lovrenčić  
Preddiplomski studij biologije  
(Undergraduate Study of Biology)  
Mentor: Prof. dr. sc. Biserka Primc

Zagreb, 2012.

# SADRŽAJ

<b>1. UVOD</b> .....	<b>3</b>
<b>2. BIOLOGIJA LEPTIRA</b> .....	<b>4</b>
<b>3. OBRAMBENI MEHANIZMI LEPTIRA</b> .....	<b>8</b>
3.1. SKRIVANJE.....	8
3.1.1. <i>Kamuflaža i maskiranje</i> .....	8
3.1.2. <i>Isprekidana obojenost</i> .....	9
3.1.3. <i>Transparentnost</i> .....	9
3.2. UPOZORENJE.....	10
3.2.1. <i>Aposemati ka obojenost</i> .....	10
3.2.2. <i>Diemati ki uzorak</i> .....	12
3.2.1. <i>Mamci za zbunjivanje i odvra anje ptica</i> .....	14
3.2.3. <i>Signalizacija opasnosti drugim leptirima</i> .....	16
3.2.4. <i>"Flash" obojenost</i> .....	16
3.3. MIMIKRIJA .....	17
3.3.1. <i>Batesova mimikrija</i> .....	17
3.3.2. <i>Müllerova mimikrija</i> .....	18
3.3.3. <i>Kompleks tigra i krugovi mimikrije</i> .....	19
3.3.4. <i>Transformacijska mimikrija</i> .....	20
3.3.5. <i>Mimikrija ose</i> .....	21
3.3.6. <i>Oprez pri prou avanju mimikrije</i> .....	21
3.4. KEMIJSKA ZAŠTITA .....	22
3.4.1. <i>Žarenje</i> .....	23
3.4.2. <i>Refleksno krvarenje</i> .....	23
<b>4. LITERATURA</b> .....	<b>24</b>
<b>5. SAŽETAK</b> .....	<b>24</b>
<b>6. SUMMARY</b> .....	<b>26</b>

# 1. UVOD

Leptiri, kao i ostali organizmi, opstanak vrste i njenih populacija tijekom dugog evolucijskog perioda osiguravaju nizom prilagodbi. One nužno ne jamče opstanak svake jedinke, ali i omogućuju uspješno preživljavanje u borbi za opstanak. Kod leptira nalazimo značajan broj i raznovrsnost prilagodbi te obrambenih mehanizama u svim razvojnim stadijima životnog ciklusa.

Mnogi kukci, da ne bi bili primijećeni od strane predatora, kombiniraju obojenje, oblik i dizajn na krilima za stvaranje detaljne i uinkovite maske. Neki su razvili nevjerojatnu sličnost prema elementima vlastitog okoliša, dok drugi koriste spektakularne boje i oblike da bi uplašili predatora ili ga upozorili da su otrovni. Uspješna obrana od predatora je iznimno važna za bilo koji organizam budući da osigurava priliku za produžetak vrste. U tu su svrhu životinje razvile jedinstvene metode da bi zaštitile sebe ili vlastite zajednice u uvjetima vladajuće prijetnje.

Leptiri se suočavaju s mnogim izazovima za opstanak. Svoj životni ciklus počinju kao ranjiva jajašca, razvijaju se u gusjenice meka tijela, a zatim provode dio vremena kao bespomoćne kukuljice sve dok se ne razviju u krhke odrasle jedinke. Ptice, šišmiši, gušteri, mravi, ose, paraziti, žabe, zmije pa čak i majmuni predstavljaju prijetnju leptirima u svim fazama životnog ciklusa. Svaki obrambeni mehanizam koji leptir koristi doprinosi šansi za preživljavanje i daje leptiru prednost pred njegovim neprijateljem. Neke metode obrane su pasivne i podrazumijevaju različite načine sakrivanja, maskiranja, kamuflaže, isprekidanu obojenost, transparentna krila, aposematičke uzorke i boje, mimikriju ili neki oblik vlastite ili iste kemijske zaštite. Takve pasivne metode obrane nazivaju se primarnim obrambenim mehanizmima i predstavljaju energetske uštede interakcije s predatorom te rade neovisno da li je predator u blizini ili ne. Aktivni mehanizmi obrane su sekundarni i dolaze do izražaja nakon što je predator detektirao plijen. Većina životinja, pa tako i leptiri, bježi od predatora pomoću kombinacije primarnih i sekundarnih mehanizama obrane koji su kontinuirano prilagođeni tijekom evolucije kao rezultat antagonističkog koevolucijskog odnosa između plijena i predatora.

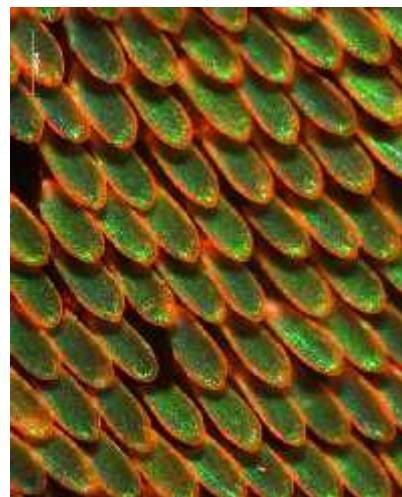
## 2. BIOLOGIJA LEPTIRA

Leptiri i moljci pripadaju redu Lepidoptera i predstavljaju jedne od najpoznatijih i lako prepoznatljivih kukaca (Insecta). Potvrda o monofiletskom podrijetlu tog reda vidljiva je u više od 20 izvedenih značajki među kojima je najuočljivija prisutnost proboscisa ili sisala (Sl. 1.) i ljuštica na krilima (Sl. 2.). Ljuštice su modificirane dlake koje prekrivaju tijelo i krila naslagane poput crjepova i izvor su izvanredne raznolikosti uzoraka boja tipičnih za te kukce. Hranjenje odraslih kukaca se odvija pumpanjem tekućine putem tubularnog proboscisa koji je obično izdužen i smotan ispod glave. Sestrinskoj skupini Trichoptera nedostaje razvoj tog usnog dijela i ljuštica, a dodatno imaju kaudalne cerce na abdomenu.



**Slika 1.** Proboscis

([www.sciencephoto.com](http://www.sciencephoto.com))



**Slika 2.** Ljuštice na krilima

([www.nationalgeographic.com](http://www.nationalgeographic.com))

Razvojni ciklus leptira uključuje holometaboliju ili potpunu preobrazbu koja se odvija u četiri razvojna stadija od kojih se svaki odlikuje osebujnim morfološkim, anatomskim i fiziološkim značajkama: jaje, gusjenica, kukuljica i imago (Sl. 3.). Jajašca leptira i moljaca se enormno razlikuju u veličini, obliku, površinskoj skulpturiranosti ili razmještanju tijekom ovipozicije. Nakon oplodnje ženka polaže jaja na odgovarajuće ovipozicijske biljke kojima će se hraniti njihove gusjenice. Rasprostranjenost ovipozicijskih biljaka jedan je od glavnih bioloških faktora u oblikovanju areala pojedinih vrsta leptira, a sam proces odlaganja jaja

na to no određene biljke genetski je uvjetovan. Iz jajeta se razvija gusjenica koja se odmah po ne intenzivno hraniti. Na in hranjenja gusjenice i imaga je razli it; gusjenice hranu grizu, a imaga sišu. Tijelo gusjenice sastoji se od tri osnovna dijela: od glave, prsa i zatka. Osim tri para prsnih lankovitih nogu, gusjenice na zatku imaju pet pari ne lankovitih nogu, tzv. panožice (panoge) kojima se prihva aju za podlogu. Tijela gusjenica mogu biti gola ili s razli itim strukturama na površni kao što su dlake, bodlje ili roš i i. Velik broj gusjenica posjeduje žlijezde s teku im sadržajem koje upotrebljavaju u obrambenim situacijama. Nakon nekoliko presvla enja hitinske presvlake po inje proces kukuljenja, preobrazba u prividno miruju i oblik, kukuljicu ili pupu. U prvom razdoblju kukuljice ne doga aju se vidljivi metaboli ki procesi, ali u drugom zapo inje intenzivna metaboli ka aktivnost koja omogu uje nastanak završnog stadija potpune preobrazbe, a to je imago.

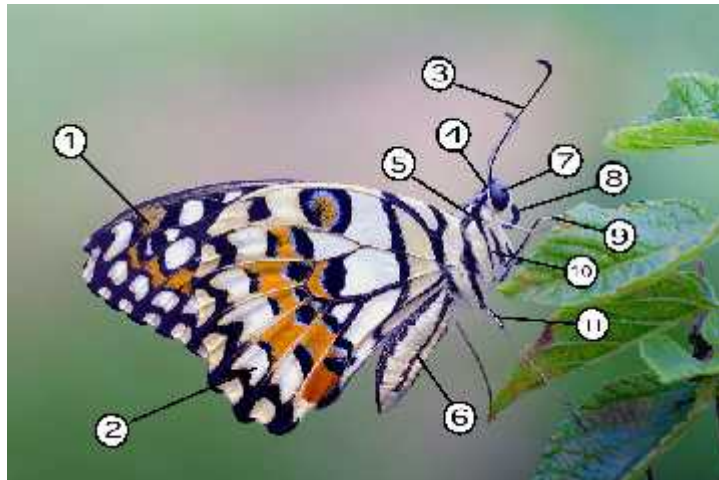


**Slika 3.** Životni ciklus leptira *Papilio machaon* L.

(1-jaje; 2-gusjenica; 3-kukuljica; 4-odrasli leptir)

(Leona Lovren i )

Tijelo odraslog leptira sastoji se od tri osnovna dijela: glave, prsa i zatka. Na glavi koja je nastala spajanjem šest koluti a nalaze se dva jednostavna oka (ocele), par velikih sastavljenih o iju, ticala i usni aparat. Prsa se sastoje od tri koluti a i na svakome je jedan par nogu za hodanje. Velika, šarena i dobro razvijena krila nalaze se na drugom i tre em koluti u (Sl. 4.).

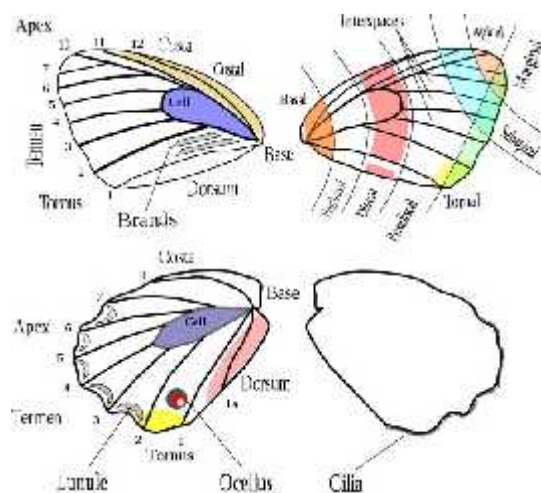


**Slika 4.** Morfologija tijela leptira

(1-prednje krilo; 2-stražnje krilo; 3-ticala; 4-glava; 5-prsa; 6-zadak; 7-sastavljene o i;  
8-proboscis; 9,10,11 – prednje, srednje i stražnje noge)

([www.insects.about.com](http://www.insects.about.com))

U svako krilo ulaze dvije uzdušnice koje se granaju na osnovne krilne žile, koje sekundarno mogu biti povezane popre nim krilnim žilama te na taj na in definiraju odre ena podru ja na krilima leptira, tzv. krilne stanice. Na svakom krilu se vide njegovi osnovni rubovi, prednji, kostalni, stražnji, analni i bo ni apikalni rub (Sl. 5.). Krila danjih leptira nisu vezana, dok no ni leptiri vezuju krila na dva na ina. Zadak se sastoji od 11 koluti a i na njemu je velik broj odušaka – otvora dišnog sustava te genitalni aparat bitan za razlikovanje sestrinskih vrsta leptira.



**Slika 5.** Dijelovi krila leptira

([www.theanimalfiles.com](http://www.theanimalfiles.com))

U sistematici leptira naj eš e se koriste dvije tradicionalne podjele koje nisu sistematske i filogenetske. Jedna podjela dijeli leptire prema vremenu aktivnosti na danje leptire koji su aktivni danju (Rhopalocera) i one koji su aktivni no u (Heterocera). Prema drugoj podjeli s obzirom na veli inu tijela i postojanje sisala kao organa za hranjenje, razlikujemo male (mikrolepidoptera) i velike (makrolepidoptera) leptire.

Najispravnija podjela je ona koja se temelji na pravim sistematskim na elima i ona svrstava leptire u dva podreda: Jugate ili Homoneura (jednakorebraši) i Frenate ili Heteroneura (raznobrebraši) prema na inu na koji su tijekom leta spojena prednja i stražnja krila. Jugatae imaju krila spojena izbo inom prednjih krila, a Frenatae imaju krila spojena aparatom na stražnjim krilima. Najve i broj vrsta leptira pripada podredu Frenatae. Pojmovi Homoneura i Heteroneura odnose se na tip nervature, rasporeda žila na krilima.

Pretpostavlja se da su se leptiri razvijali tijekom dugog razdoblja od 300 milijuna godina, a najstariji oblici vjerojatno su se pojavili krajem paleozoika kada su ve postojali uvjeti života pogodni za leptire. Postoji malo paleontoloških ostataka leptira zbog njihove nježne tjelesne gra e pa se do spoznaja o njihovoj evoluciji dolazi indirektno preko fosila drugih životinjskih skupina ili prou avanjem evolucije biljnih vrsta s kojima su zbog na ina života leptiri usko povezani. Najstariji poznati fosil *Archaeolepis mane* Whalley star je oko 190 milijuna godina i sastoji se od para krila s ljuš icama koja sli e nervaturi krila u Trichoptera.



### 3. OBRAMBENI MEHANIZMI LEPTIRA

#### 3.1. Skrivanje

Postoji snažan evolucijski pritisak na životinje u svrhu uklapanja u vlastiti okoliš ili prikrivanja oblika tijela kako ne bi bile lako uo lžive predatorima. Leptiri koriste mnoge načine kako bi se sakrili od predatora. Ponekad se jednostavno skrivaju pod lišćem, ali budu i druge vrste provodi vrijeme u više otvorenim prostorima, koriste se tehnike kao što je kamuflaža ili kriptična obojenost, isprekidana obojenost, maskiranje i transparentnost.

##### 3.1.1. Kamuflaža i maskiranje

Teško je definirati granicu između kamuflaže i maskiranja, ali kamuflaža općenito opisuje način na koji se neki organizam uklapa bojama, uzorcima ili teksturom na površini svog tijela u prirodnu pozadinu. Leptiri i moljci odmaraju se na različitim podlogama kao što su lišće, grane, tlo, stijene, kamenje i stabla te sukladno tome neke vrste posjeduju boje i oznake na krilima koje odgovaraju svakoj od tih sredina (Sl. 6.).

S druge strane, maskiranje označava leptira ili moljca koji izgledom podsjećaju na neki neopasni prirodni objekt kao što je list ili cvijet. Moljci često imaju vrlo upečuvljive maske; neki odmaraju na kori drveta i pritom nalikuju na lišajevе ili komadiće slomljenih grana. Gusjenice mnogih moljaca iz porodice Geometridae izgledaju poput grana (Sl. 7.), neke čak posjeduju lažno "trnje".



**Slika 6.** *Callophrys rubi* L.

(Leona Lovrenčić)



**Slika 7.** Gusjenica poput grane

(www.visualphotos.com)

Da bi kamuflaža i maskiranje funkcionirali kao strategije obrane, leptiri moraju duže vrijeme ostati u određenoj poziciji pa većina moljaca ostaje aktivna noću, a danju nepomično odmara na deblima.

### 3.1.2. Isprekidana obojenost

Termin isprekidana obojenost koristi se za opisivanje načina na koji se obrisi tijela leptira ili moljca vizualno razbija, obično putem šara i/ili istaknutih linija na temelju jakog kontrasta. Predatori, osobito ptice lociraju leptire tražeći i karakterističan oblik koji odgovara tijelu leptira te upravo ovakav način obojenja remeti potragu. Isprekidanu obojenost karakterizira visoki kontrast svijetlih i tamnih uzoraka u ponavljajućoj konfiguraciji da bi se omogućilo skrivanje narušavanjem prepoznatljivih oblika ili orijentacije (Schaefer i Stobbe, 2006). Dobar primjer je moljac *Phlogophora meticulosa* L. koji se na taj način u inkovito skriva među uvenulom vegetacijom ili granama (Sl. 8.).



**Slika 8.** *Phlogophora meticulosa* L.

([www.learnaboutbutterflies.com](http://www.learnaboutbutterflies.com))

### 3.1.3. Transparentnost

Obojenost krila leptira potječe ili od pigmentata u ljušticama ili je rezultat strukturne obojenosti koja nastaje prilikom loma svjetlosti na gusto raspoređenim ljušticama. Neke vrste

imaju izrazito tanke ljuste ili one u potpunosti nedostaju otkrivaju i pritom transparentna krila. Da bi se postigla transparentnost, tkiva ne smiju apsorbirati niti raspršiti svjetlost već moraju imati isti indeks loma. Budući da su leptiri gotovo potpuno prozirni, pozadina je vidljiva kroz krila te je teško razaznati samog leptira, bilo u letu, bilo dok miruje na biljci.

Poznati primjer leptira s prozirnim krilima je *Greta oto* Geyer (Sl. 9.) koji obitava na području Meksika, Paname i planinskog dijela oko grada Caracasa u Venezueli. Prozirna krila obavijaju neprozirni rubovi krila tamno smeđe boje, a u nekim slučajevima zatamnjena s nijansom crvene ili narančaste boje. Osim transparentnih krila ovaj leptir ima još jedan način obrane. Naime, gusjenice ovog leptira hrane se lišćem prilično toksičnih biljaka roda *Cestrum* pa i sama gusjenica postaje toksična zbog otrovnih supstanci koje unosi u sebe.



**Slika 9.** *Greta oto* Geyer

([www.treknature.com](http://www.treknature.com))

## **3.2. Upozorenje**

### **3.2.1. Aposematika i obojenost**

Aposematika ili upozoravajuća obojenost je izraz koji se koristi za boje i/ili uzorke na krilima leptirima koji djeluju kao upozorenje predatorima da je potencijalna vrsta leptira ili moljca neukusna, otrovna ili opasna (Sl. 10.).

Brojna istraživanja su pokazala da svi kralješnjaci, uključujući i insektivorne ptice, povezuju zelenu i plavu boju sa sigurnošću, a crvenu, narančastu, žutu i bijelu doživljavaju kao znakove opasnosti (Svádová i sur. 2009). Također je široko prihvaćeno da uzorci s prugama ili pjegama skreću u pozornost na objekt. Stoga ne čudi da su otrovni ili nejestivi leptiri razvili sustave boja, koji odražavaju ove činjenice, da bi "oznake" sami sebe neukusnima i odvratili ptice od napada. Zato ne čudi da je evoluirao značajan broj jestivih vrsta koje oponašaju uzorke otrovnih kako bi poručili pticama da ih ostave na miru. Ptice se mogu sjetiti boja i uzoraka leptira te ih povezati s ugodnim ili neugodnim iskustvima (Ham i sur. 2006). Ako ptica pojede dio otrovnog leptira ona utvrđuje da je njegov okus vrlo neugodan te da će vjerojatno snositi posljedice kao što je povraćanje, mučnina ili vidne smetnje. Istraživanja su pokazala da ptice koje prošle kroz takvo iskustvo izbjegavaju slično obojene leptire satima ili danima. Također je dokazano da određene vrste guštera kao što je neotropski rod *Amiava* naučeno prepoznavati i izbjegavaju jesti aposematički obojene leptire (Boyden, 1976).

Aposematizam je najviše poznat u kontekstu upozoravajuće obojenosti i opisuje skupinu antipredatorskih adaptacija kojima je upozoravajući signal povezan s neprofitabilnošću plijena za potencijalnog predatora (Leimar i sur. 1986). Upozoravajući signali mogu se manifestirati kroz uočljive boje, zvukove ili mirise pa su korisni i za predatora i za njegov plijen jer omogućavaju izbjegavanje potencijalne štete.



**Slika 10.** Aposematički obojen leptir

([www.wildnaturephotos.com](http://www.wildnaturephotos.com))

### 3.2.2. Diemati ki uzorak

Obrambene oznake koje djeluju zapanjujuće ili zastrašujuće potencijalnim predatorima poznate su kao diemati ki uzorak. Najčešći oblik diemati ke obrane je korištenje ocela – kružnih oznaka na krilima koji nalikuju oči i ima kralješnjaka i kod mnogih leptira i moljaca su vrlo upadljive. Oznake u obliku lažnih očiju mogu uplašiti predatora ili ga uplašiti dovoljno dugo da leptir dobije dovoljno vremena za bijeg (Stevens 2005). Ocele simuliraju oči i majmuna ili ptica grabljivica kao kod roda *Automeris*, *Smerinthus*, *Inachis* ili su manje i simuliraju oči zmije ili guštera.

Leptir *Inachis io* L. oponaša mrtvi list dok se odmara sklopljenih krila, no kada se uznemiri prelazi u aktivnu obranu koja se temelji na proizvodnji siktajućih zvukova i pokretanju krila da bi se otkrile velike lažne oči (Sl. 11.). Utjecaj vizualne i auditorne obrane istraživao je u eksperimentu sa šest skupina s navedenim leptirom i insektivornom pticom *Parus caeruleus* L. (Vallin i sur. 2005). U prvom slučaju je korišten leptir s prebojanim lažnim očima (lažne oči su nacrtane na drugom dijelu krila), u drugom su leptiri bili onemogućeni proizvoditi zvukove i imali su uklonjen dio krila i u trećem slučaju korišteni su leptiri s prebojanim ocelama i bez auditorne obrane. Za svaku grupu je korištena i kontrolna grupa za pouzdanost rezultata. Rezultati su pokazali da ocele same ili u kombinaciji sa zvukom predstavljaju djelotvornu obranu: samo je 1 od 34 leptira s netaknutim lažnim očima napala ptica, a u skupini s leptirima bez lažnih očiju njih 13 od 20 je napadnuto. Iz toga se može zaključiti da su se u 97% susreta leptira s pticama lažne oči pokazale u inkovitim zastrašujućim mehanizmima.



**Slika 11.** *Inachis io* L.

(Leona Lovrenčić)

Neotropski moljci, kao što je *Automeris liberia* Cramer ve inu vremena provedu drže i lažne o i ispod prednjih krila koja oblikom i bojom podsje aju na uvenulo liš e. Ako se leptir uznemiri, odmah padne na tlo i ritmi ki se trza te pritom usmjerava pozornost promatra a na lažne o i. Izgled takvog leptira je dovoljno strašan da odvрати pticu od napada.



**Slika 12.** *Automeris liberia* Cramer

(© Steve Ife)

Diemati ka mimikrija je vrlo est oblik obrane u gusjenica (Sl. 13., 14.). Gusjenice mnogih vrsta iz roda *Papilio* uklju uju i *Papilio polymnestor* Cramer i *Papilio troilus* Cramer imaju par lažnih o iju na prsnim naborima. Gusjenice moljaca kao što su *Deilephila elpenor* L. i *Hippotion celerio* L. koriste istu strategiju. Kad su napadnute, gusjenice tih moljaca napuhnu prsni dio i pritom stvaraju privid lažnih o iju. To se smatra oblikom diemati ke obrane u kojem gusjenice oponašaju glavu zmije. Oponašanje oblika zmije je tako er prona eno u odraslih moljaca roda *Attacus* i *Rothschildia* (Sl. 15., 16.). Kod tih vrsta apikalni dio prednjeg krila je šiljasta oblika i nosi oznake koje odgovaraju o ima i ustima zmije. Iluzija je poboljšana ritmi kim pokretima krila koji privla e pozornost na oznake.



**Slika 13.** Gusjenica *Papilio troilus* Cramer

(© Will Cook)



**Slika 14.** Gusjenica *Deilephila elpenor* L.

(© David Kennard)



**Slika 15.** *Attacus atlas* L.

(© Gan Cheong Weei)



**Slika 16.** *Rothschildia erycina* Shaw

(© Kirby Wolfe)

### 3.2.1. Mamci za zbunjivanje i odvraćanje ptica

Zastrašuju i u inak diemati njihove oznake je samo privremen. Nakon početnog šoka ptica može nastaviti svoj napad te u takvim okolnostima oboje na krilima leptira sudjeluju u sekundarnoj obrani kako bi preusmjerile i zbunile predatora.

Kad ptica napada leptira, fokusira svoju metu na ciljno područje tijela. Prisutnost mamca, kao što je lažno oko, preusmjerava napad od tijela leptira prema rubovima krila. To obično rezultira kidanjem malog komada krila te kukac može pobjeći i neozljeđen. Nerijetko se prona u leptiru s lažnim okom ima na krilima kojima nedostaje dio krila kao rezultat napada ptice. Leptiri su u mogućnosti letjeti i dalje živjeti čak i s otkinutim velikim dijelom krila, ali bi sljedeći napad na njihovo tijelo bio smrtonosan. Ponekad su lažna oka izrazito velika kao

kod vrste *Caligo teucer* Cramer (Sl. 17.), ali su i jako male ocele dovoljne da preusmjere napad ptice s tijela na krila leptira kao kod vrste *Pyronia cecilia* L. (Sl. 18.).



**Slika 17.** *Caligo teucer* Cramer

([www.learnaboutbutterflies.com](http://www.learnaboutbutterflies.com))



**Slika 18.** *Pyronia cecilia* L.

(Leona Lovren i )

*Arawacus separata* Lathy i mnoge druge vrste leptira u podporodici Theclinae imaju krila sa svijetlim prugama koje odvlače pozornost od glave i usmjeravaju je prema repu ima na stražnjim krilima koji podsjećaju na ticala (Sl. 19.). Kod mnogih vrsta postoji crvena ili crna pjega u blizini repa koja simulira oči. Ptica koja napada uvijek pokušava predvidjeti smjer bijega plijena te usmjerava napad na glavu. Lažna glava na suprotnom dijelu tijela zavarava pticu i leptir bježi u smjeru suprotnom od očekivanog.



**Slika 19.** *Arawacus separata* Lathy

([www.learnaboutbutterflies.com](http://www.learnaboutbutterflies.com))



### 3.2.3. Signalizacija opasnosti drugim leptirima

Op enito se smatra se da je upozoravaju a obojenost usmjerena direktno prema predatorima, ali postoje i slu ajevi izuzetaka kada je svrha druga ija, npr. kod vrste *Panacea prola* Doubleday. Velike skupine mužjaka te vrste okupljaju se na vlažnim rije nim obalama radi hranjenja. Prilikom hranjenja griju se na suncu i pritom im je izložena gornja strana krila obojena metalik plavo, što pomaže drugim mužjacima koji prolaze da ih detektiraju i pridruže im se. Skupina leptira na tlu je laka meta za ptice, no leptiri su razvili strategiju obrane u tom slu aju. ak i najmanja pomutnja uzrokuje trzanje jednog ili dva leptira koji po inju nervozno treperiti krilima da bi sjajno crvena unutarnja strana krila došla do izražaja i upozorila ostale leptire. Takav na in signalizacije "crveno za opasnost" vrlo je u inkovit alarmni sustav koji brzo upozorava sve leptire u blizini na primije enu prijetnju i omogu uje im dovoljno vremena za bijeg prije nego prijetnja postane ozbiljnija.

### 3.2.4. "Flash" obojenost

"Flash" obojenost je tip upozoravaju eg signala koji životinje koriste kada se osje aju ugroženima za razliku od konstantne kripti ne obojenosti. Iznenadni bljeskovi svijetle boje mogu poslužiti za zastrašivanje, ometanje ili zbunjivanje predatora.

Mnoge leptire karakterizira takozvana "flash" obojenost – izmjeni ni prikaz gornje svijetle strane krila i donje tamne. Dobar primjer je sjevernoameri ka vrsta *Morpho helenor* Cramer koja ima briljantno prelijevaju e plavu gornju stranu krila što je ini vrlo vidljivom predatorima, ali i potencijalnim mužjacima. Ako je uznemiren, leptir e odmah sletjeti i zatvoriti krila da bi ostala vidljiva samo donja tamno sme a strana krila (Sl. 20.). Nakon slijetanja još uvijek postoji šansa da ga ptica uo i pa onda ulogu preuzima sekundarna obrana prisutna u obliku lažnih o iju na donjoj strani krila koja preusmjerava pticu s tijela prema rubovima krila da bi se šteta bila manja.



**Slika 20.** *Morpho helenor* Cramer

([www.neotropicalbutterflies.com](http://www.neotropicalbutterflies.com))

### 3.3. Mimikrija

Mimikrija je obrambeni fenomen kojeg karakterizira sličnost dvije ili više vrsta organizama koji nisu taksonomski srodni u svrhu zaštite jedne ili obje vrste. Uglavnom se odnosi na jednu životinjsku vrstu koja oponaša neku drugu vrstu prepoznatu od strane prirodnog neprijatelja, predatora. Poznate su razne strategije oponašanje izgledom, bojom, ponašanjem, mirisom i glasanjem, a sve to u svrhu odašiljanja varljivih signala.

Kao što je ranije objašnjeno, neukusni leptiri često imaju istaknute uzorke i upadljive boje na krilima. Istraživanja su pokazala da ptice mogu zapamtiti takve uzorke i karakteristično obojane leptire i moljce te u budućnosti naučiti da vrste sa sličnim uzorcima treba izbjegavati. Postoji više oblika mimikrije, ali za leptire su najznačajnija Batesova i Müllerova mimikrija.

#### 3.3.1. Batesova mimikrija

U 19. stoljeću prirodoslovac Henry Walter Bates primjetio je da mnoge vrste koje su ukusne pticama imaju nevjerojatno slične uzorke kao nesrodne otrovne vrste. Jedan od najpoznatijih primjera je jestiva sjevernoamerička vrsta *Limenitis archippus* Cramer koja podsjeća na iznimno otrovnu vrstu *Danaus plexippus* L. (Sl. 21.). Gusjenice vrste *D. plexippus* se primarno hrane mlječicom *Asclepias syriaca* L. Većina biljaka koje pripadaju

mlje ikama stvaraju otrovne organske kemikalije, tzv. sr ane glikozide koji se skladište u tijelu gusjenice i imaga, a neukusni su i emeti ni za ptice i druge kralješnjake (Parsons 1964; Rothschild i sur. 1984). Nakon što ptica kuša ovu vrstu leptira i njoj sli ne poveže žarke aposemati ke boje gusjenice ili imaga s neukusnim obrokom te ih ubudu e izbjegava.

Bates je zaklju io da upadljiva obojenost nejestivih vrsta služi kao upozorenje za predatore koji su kroz iskustvo nau ili da takve vrste treba izbjegavati. Prividno sli ni uzorci i boje jestivih vrsta pružaju zaštitu od istih predatora.

Postoje i mnogi drugi primjeri Batesove mimikrije poput jestivih vrsta roda *Dismorphia* i *Heliconius* koji oponašaju otrovne Ithomiinae ili *Papilio troilus* Cramer koja oponaša otrovnu vrstu *Battus philenor* L.



**Slika 21.** *Danaus plexippus* L. i *Limenitis archippus* Cramer

([www.learnaboutbutterflies.com](http://www.learnaboutbutterflies.com))

### 3.3.2. Müllerova mimikrija

Bates je primijetio, ali nije mogao objasniti sli nost nekoliko nesrodnih leptira za koje je znao da su svi predatorima neukusni. Rješenje problema je predložio njema ki zoolog Fritz Müller. Müllerova mimikrija opisuje skupinu vrsta koje imaju obostrane koristi jer su sve aposemati ki obojene i u istoj mjeri nejestive, otrovne. Najbolji primjer tog fenomena je rod leptira *Heliconius* (Mallet i Gilbert 1995) (Sl. 22.).



**Slika 22.** Leptiri roda *Heliconius*

### 3.3.3. Kompleks tigra i krugovi mimikrije

Poznati primjer mimikrije leptira je tzv. kompleks tigra koji se sastoji od otprilike 200 neotropskih vrsta sa sličnim uzorkom na krilima: narančaste i žute pruge na crnoj pozadini (Sl. 23.). Skupina uključuje brojne nejestive leptire podporodice Ithomiinae kao što je *Tithorea harmonia* Cramer, *Tithorea tarricina* Cramer, *Melinaea marsaeus* Hewitson i *Forbestra equicola* Cramer, nejestive Danainae kao što je *Lycorea pasinuntia* Stoll te nekoliko izuzetno otrovnih moljaca iz podporodice Pericopinae. Također uključuje mnoge nesrodne vrste koje su smatrane jestivima, a to su *Heliconius ismenius* Latreille, *Heliconius hecale* Fabricius, *Eueides isabella* Stoll (Heliconiinae), *Eresia eunice* Hübner (Nymphalinae), *Stalactis calliope* L. (Riodinidae), *Consul fabius* Cramer (Charaxinae) i *Pterourus zagreus* Doubleday (Papilioninae). Članovi tog kompleksa obitavaju agregirani u velikom broju na vlažnom šumskom tlu na kraju sušne sezone i u tom periodu su lak plijen za ptice te je mimikrija izuzetno bitan obrambeni mehanizam.



**Slika 23.** Kompleks tigra

(www.sciencephoto.com)

Kompleks tigra je najpoznatiji model mimikrije Južne Amerike, me utim postoje i mnogi drugi krugovi mimikrije. Poznati primjer je skupina leptira s transparentnim krilima koja uklju uje otrovne leptire Müllerove mimikrije podporodice Ithomiinae, rodova *Methona* i *Thyridia*, otrovnu vrstu *Lycorea ilione* Cramer te jestivog leptira Batesove mimikrije *Patia orise*. "Naran asti krug " sastoji se od grupe naran asto obojanih vrsta kao što su *Marpesia petreus* Cramer, *Dryas iulia* Fabricius i *Eueides aliphera* Godart. Tako er postoje parovi vrsta od kojih su najpoznatiji *Heliconius erato* L. i *Heliconius melpomene* L., a svaka vrsta proizvodi 29 geografski izoliranih podvrsta.

Razlog postojanja velikog broja krugova mimikrije u slu aju podporodice Ithomiinae je u vertikalnoj stratifikaciji njihovog šumskog staništa i hrane (Beccaloni 1997). Manji leptiri s prozirnim krilima imaju tendenciju leta i hranjenja u nižim slojevima raslinja dok lanovi tigrovog kompleksa zauzimaju sloj visine 2-4 metra iznad tla. Ostale skupine progresivno nastanjuju više slojeve sve do krošanja drve a. U slu aju leptira roda kao što je *Heliconius*, koji leti na otprilike istoj visini, kompleksi Müllerove mimikrije se odvajaju horizontalno prema vrsti vegetacije.

### 3.3.4. Transformacijska mimikrija

Mimikrija nije ograni ena samo na odrasle leptire i moljce, ve postoje i mnoge jestive gusjenice koje oponašaju otrovne vrste. Gusjenice esto mijenjaju svoj izgled periodi no

nakon presvla enja i može se dogoditi da gusjenica oponaša različite modele tijekom svog razvoja do spolno zrelog oblika. Nadalje, odrasli leptir ili moljac koji se razvija iz takve gusjenice može oponašati neku drugu vrstu i to je poznato kao transformacijska mimikrija.

### 3.3.5. Mimikrija ose

Mnogi danju lete i moljci iz porodice Sesiidae imaju mala transparentna krila i tijela s crnim i žutim prugama. Zbog iznimne sličnosti njihova izgleda s osama i stršljenima imaju jako smanjenu stopu predacije. Još jedan primjer su moljci neotropskog roda *Cosmosoma* koji imaju prozirna krila i tijela s crvenim, narančastim i žutim prugama (Sl. 24.).



**Slika 24.** *Cosmosoma*

([www.treknature.com](http://www.treknature.com))

### 3.3.6. Oprez pri proučavanju mimikrije

Prilikom proučavanja mimikrije potrebna je opreznost jer nisu svi očigledni primjeri mimikrije ispravni. Postoji mnogo primjera izuzetno sličnih vrsta leptira koji obitavaju na suprotnim stranama svijeta i takvi slučajevi se ne mogu pripisati mimikriji, već se uzroci sličnosti tih vrsta moraju potražiti drugdje.

Biološki mehanizmi i procesi kojim su stvoreni različiti uzorci na krilima leptira su fundamentalno isti za sve vrste reda Lepidoptera. Iz toga se može logično pretpostaviti da se sličnosti pojaviti kod nesrodnih vrsta, posebno ukoliko se one razvijaju na sličnim staništima

gdje su mehanizmi pogođeni istim klimatskim i okolišnim uvjetima. O to je da su diljem svijeta evoluirale vrste moljaca koje izgledaju kao zeleno lišće, lišajevi ili kora drveta budu i da su ti prirodni elementi sastavni dio svakog staništa, a moljci trebaju uvjerljivu kamuflažu dok se na njima odmaraju. S druge strane, malo je vjerojatno da ti moljci imaju zajedničkog predatora, već je o to da su oni primjeri konvergentne evolucije koji nemaju veze s mimikrijom.

### 3.4. Kemijska zaštita

Vizualna mimikrija je usmjerena prema kralježnjacima predatorima – primarno pticama i malim gmazovima. Leptiri i moljci također koriste mimikriju da bi se zaštitili od drugih kukaca, ali u tom slučaju koriste kemijsku zaštitu. Primjer je karnivorna gusjenica vrste *Maculinea arion* L. koja se hrani gusjenicama mrava u podzemnim gnijezdima *Myrmica sabuleti* Meinert. Gusjenica je morala razviti način zaštite od agresivnih odraslih mrava i to pomoću slatke tekućine iz dorzalnih žlijezda koju mravi vole te ispuštanjem mirisa koji zavara mrave koji misle da je gusjenica zapravo drugi mrav. Sličan je i slučaj s vrstom *Maculinea rebeli* (Akino i sur. 1999). Istraživanje feromonske mimikrije je još uvijek u povojima, ali vjerojatno će se naći poveznica kod porodice Lycaenidae izmeću dugog perioda životnog ciklusa kojeg provedu kao gusjenice i kukuljice u suradnji s mravima.

*Cosmosoma myrodora* Dyar je primjer moljca koji izgledom oponaša osu i za njega je specifično da su mužjaci privučeni feromonima koje ispuštaju ženke. Kada mužjak priđe ženki, on lebdi iznad nje i ispušta vrlo sitna kutikularna vlakna koja obavijaju tijelo ženke. Američki biolozi Conner i Boada (2000) su istraživali životni ciklus i ekologiju tog moljca. Otkrili su da mužjake privlači biljka roda *Eupatorium* i alkaloidi iz soka koji curi iz stabljike biljke. Takvi alkaloidi su pronađeni kod brojnih rodova leptira kao što su *Ithomia*, *Pteronymia*, *Oleria*, *Lycorea* i *Danaus*, te nekoliko rodova moljaca porodice Arctiidae. Alkaloidi pohranjeni u tijelima kukaca čine ih otrovnima i nejestivima te predstavljaju primarni vid obrane kod aposematičkih vrsta.

U slučaju *Cosmosoma* toksini služe u zaštiti od pauka što je i dokazano jer su se moljci uhvaćeni u mreže pauka *Nephila clavipes* L. uspješno oslobodili. Istraživači su pronašli da se specifična vrsta alkaloida prenosi na ženke putem ispuštenih filamenata i spermatofora za

vrijeme kopulacije. Alkaloidi štite ženke od predatora tijekom nadolaze ih no i i pritom im omogu uju da polegnu jaja bez opasnosti. Tako er je prona eno da su toksini prešli na jaja i osigurali im zaštitu od mrava, kornjaša i štetnih li inki mrežokrilaca.

### 3.4.1. Žarenje

Leptiri i moljci ne budu kao ose ili p ele, ali postoji zna ajan broj vrsta, posebno tropskih, koje imaju bodlje ili *setae* (dla ice) koje se slome prilikom dodira i ispuštaju mravlju kiselinu ili snažne alkaloidne koji mogu uzrokovati iritaciju kože. Takav tip obrane je prona en ve inom kod gusjenica porodice Lasiocampidae i usmjeren je prema insektivornim pticama i malim gmazovima. Mnogo opasniji kemijski sustav obrane prona en je kod gusjenice *Lonomia obliqua* Walker (Sl. 25.) koje se mogu na i grupirane u skupine od 100 jedinki na deblima prašume. Gusjenice su esti uzrok smrti u južnom Brazilu – 354 ljudi je umrlo izme u 1989. i 2005. Stopa smrtnosti je otprilike jednaka onoj uzrokovanoj ugrizom zmije egртуše.



**Slika 25.** Gusjenica vrste *Lonomia obliqua* Walker

([www.inaturalist.org](http://www.inaturalist.org))

### 3.4.2. Refleksno krvarenje

Nekoliko gusjenica leptira, npr. *Pieris brassicae* L. refleksno krvare ukoliko se uznemire i izlu uju toksine iz usnog aparata. Teku ina s toksinima je dovoljno štetna da odvra ti insektivorne ptice koje ih uvijek ispuste i gr evito po inju brisati kljun kako bi otklonile svaki trag otrova. Sli an oblik kemijske obrane koriste odre ene vrste moljaca Pericopiinae iz Južne Amerike koje izlu uju pjenastu hemolimfu iz usnog aparata i uzdušnica.



## 4. LITERATURA

- Akino, T.; Knapp, J.J.; Thomas, J.A.; Elmes, G.W. (1999): Chemical mimicry and host specificity in the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies. *The Royal Society* **266**, 1419-1426
- Beccaloni, G.W. (1997): Vertical stratification of ithomiine butterfly (Nymphalidae: Ithomiinae) mimicry complexes: the relationship between adult flight height and larval host-plant height. *Biological Journal of the Linnean Society* **62**, 313–341
- Boyden, T.C. (1976): Butterfly Palatability and Mimicry: Experiments with Ameiva Lizards. *Evolution* **30**, 73-81
- Conner, W.E.; Boada, R.; Schroeder, F.C.; González, A.; Meinwald, J.; Eisner, T. (2000): Chemical defense: Bestowal of a nuptial alkaloidal garment by a male moth on its mate. *PNAS* **97**, 14406-14411
- Cuthill, I.C.; Stevens, M.; Sheppard, J.; Maddocks, T.; Párraga, C.A. i Troscianko, T.S. (2004): Disruptive coloration and background pattern matching. *Nature* **434**, 72-74
- Eisner, T.; Eisner, M.; Siegler, M. (2005): Secret Weapons. *Harvard University Press*, str.282-309
- Evans, D.L. (1990): Insect Defenses: Adaptive Mechanisms and Strategies of Prey and Predators. *State University of New York Press*, str. 3-23; 175-191
- Gillot, C. (1995): Entomology. *Plenum Press*: New York and London, str. 246–266.
- Ham, A.D.; Ihalainen, E.; Lindström, L.; Mappes, J. (2006): Does colour matter? The importance of colour in avoidance learning, memorability and generalisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **60**, 482-491
- Leimar, O.; Enquist, M.; Sillen-Tullberg, B. (1986): Evolutionary Stability of Aposematic Coloration and Prey Unprofitability: A Theoretical Analysis. *The American Naturalist* **128**, 469-490

- Mallet, J.; Gilbert, L.E. (1995): Why are there so many mimicry rings? Correlations between habitat, behaviour and mimicry in *Heliconius* butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* **55**, 159-180.
- Parsons, J. A. (1964): A digitalis-like toxin in the monarch butterfly, *Danaus plexippus* L. *The Journal of Physiology* **178**, 290-304
- Resh, V.H.; Cardé, R.T. (2009): Encyclopedia of Insects. *Academic Press*, London, str. 33-37; 145-147; 236-238; 559-586; 633-643
- Rothschild, M.; Moore, B.P.; Brown, W.V. (1984): Pyrazines as warning odour components in the Monarch butterfly, *Danaus plexippus*, and in moths of the genera *Zygaena* and *Amata* (Lepidoptera). *Biological Journal of the Linnean Society* **29**, 375–380
- Ruxton, G.D.; Speed, M.P.; Sherratt, T.N. (2004): Avoiding Attack. The Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals and Mimicry. *Oxford University Press*, str. 7-29; 82-100; 115-162
- Schaefer, H.M.; Stobbe, N. (2006): Disruptive coloration provides camouflage independent of background matching. *Royal society publishing* **273**, 2427-2432
- Stevens, M. (2005): The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. *Biological Reviews* **80**, 573–588
- Svádová, K.; Exnerová, A.; Štysa, P.; Landová, E.; Valentac, J.; Fučíková, A.; Sochad, R. (2009): Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naive bird predators. *Animal Behaviour* **77**, 327–336
- Vallin, A.; Jakobsson, S.; Lind, J.; Christer, W. (2005): Prey survival by predator intimidation: an experimental study of peacock butterfly defence against blue tits. *Royal society publishing* **272**, 1203-1207

[www.britannica.com](http://www.britannica.com)

[www.learnaboutbutterflies.com](http://www.learnaboutbutterflies.com)

## 5. SAŽETAK

Leptiri i moljci pripadaju velikom redu kukaca Lepidoptera ije članove karakteriziraju dva para velikih krila prekrivenih ljuskama koja su izvor nevjerojatne raznolikosti oblika, boja i uzoraka te potpuna preobrazba koja označava životni ciklus od 4 stadija: jajašce, gusjenica, kukuljica i imago. U svakom stadiju izloženi su zakonu opstanka prema kojem preživljavaju i te su kao posljedicu dugotrajne interakcije s predatorom razvili različite prilagodbe i mehanizme obrane. U ovom radu obrađeni su mehanizmi koji doprinose većim šansama za preživljavanje i opstanak vrste. Postoji iznimna raznovrsnost obrambenih mehanizama: kamuflaža, maskiranje, isprekidana obojenost, transparentnost krila, aposematizam, mimikrija, kemijska obrana.

## 6. SUMMARY

Butterflies and moths belong to the large order of insects Lepidoptera, whose members are characterized by two pairs of large wings covered with scales which are the source of incredible variety of shapes, colors and patterns and a complete metamorphosis that marks the life cycle of four stages: egg, caterpillar, pupa and imago. At each stage they are exposed to the law of "survival of the fittest" so as a result of long-term interactions with predators they have developed various adaptations and defense mechanisms. This paper addresses the mechanisms that contribute to greater chances of survival and the existence of the species. There is a great variety of defensive mechanisms: camouflage, disguise, disruptive coloration, transparent wings, aposematism, mimicry, chemical defense.