

# Evolucija kukaca

---

**Bodrožić, Marina**

**Undergraduate thesis / Završni rad**

**2023**

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

*Permanent link / Trajna poveznica:* <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:166:875105>

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

*Download date / Datum preuzimanja:* **2025-02-05**

*Repository / Repozitorij:*

[Repository of Faculty of Science](#)



Sveučilište u Splitu  
Prirodoslovno-matematički fakultet  
Odjel za biologiju

Marina Bodrožić

# **EVOLUCIJA KUKACA**

Završni rad

Split 2023.

## TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Splitu

Prirodoslovno-matematički fakultet

Odjel za biologiju

Ruđera Boškovića 33, 21000 Split, Hrvatska

Završni rad

### EVOLUCIJA KUKACA

Evolucija je proces pri kojem se, kroz mnogo generacija, niz nasljednih osobina bioloških populacija podvrgavaju promjenama zbog prilagodbe na nove uvjete života. Svi živući organizmi još dan danas prolaze kroz evolucijske promjene. Kukci su najbrojnija skupina životinja na Zemlji i njihova povijest seže sve do prije 420 milijuna godina. Bogata nalazišta kukaca diljem svijeta potaknula su mnoge znanstvenike na dublja istraživanja povijesti te grupe životinja, od nastanka i ranih početaka razvitka pa do danas. Od fosila prvih člankonožaca do prvih letećih kukaca možemo otkriti duboku povijest života i početke leta i metamorfoze.

**Ključne riječi:** Evolucija, geološke ere, prilagodba, fosilna nalazišta, primitivni člankonošci i njihove karakteristike, krilati kukci (Pterygota)

**Rad sadrži:** 29 stranica, 18 grafičkih prikaza, 13 literaturnih navoda.

Izvornik je na hrvatskom jeziku.

**Mentor:** Prof. dr. sc. Biljana Apostolska, redoviti profesor u trajnom zvanju Prirodoslovno-matematičkog fakulteta, Sveučilišta u Splitu

**Ocjenjivači:** prof.dr.sc. Biljana Apostolska, prof.dr.sc. Mate Šantić, prof.dr.sc. Elma Vuko

## BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Split  
Faculty of Science  
Department of Biology  
Ruđera Boškovića 33, 21000 Split, Croatia

Bachelor thesis

### INSECT EVOLUTION

Evolution is a process in which, over many generations, a series of hereditary traits of biological populations undergo changes due to adaptation to new living conditions. All living organisms still go through evolutionary changes. Insects are the most numerous group of animals on Earth and their history goes back to 420 million years ago. The rich sites of insects around the world have encouraged many scientists to investigate the history of this group of animals in depth, from the origin and early beginnings of development to the present day. From the fossils of the first arthropods to the first flying insects, we can discover the deep history of life and the beginnings of flight and metamorphosis.

**Keywords:** Evolution, geological eras, adaptation, fossil sites, primitive arthropods and their characteristics, winged insects (Pterygota)

**Thesis consists of:** 29 pages, 18 figures, 13 references.

Original language is Croatian.

**Mentor:** Prof. dr. sc. Biljana Apostolska, Professor in a permanent position of Faculty of Science,  
University of Split

**Reviewers:** prof.dr.sc. Biljana Apostolska, prof.dr.sc. Mate Šantić, prof.dr.sc. Elma Vuko

Ovaj rad, izrađen u Splitu 2023., pod vodstvom prof. dr. sc. Biljane Apostolske , predan je na ocjenu Odjelu za biologiju Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Splitu radi stjecanja zvanja prvostupnica biologije.

## ZAHVALA

Želim se iskreno zahvaliti prvenstveno svojoj obitelji što su me podržavali tijekom ovog prvostupničkog fakultetskog školovanja, a naravno i mentorici ovog rada prof.dr.sc.Biljani Apostolskoj kao i svim drugim profesorima na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu što su na najbolji osobni način prenijeli svoje bogato znanje na moje kolege i mene.. Želim se također zahvaliti upravi fakulteta kao i referadi na iznimnom trudu za što bolju organizaciju kolegija i ostalih sadržaja koje sam imala obvezu polagati. Smatram da sam naučila mnogo vrijednih vještina koje će obogatiti moj nastavak školovanja kao i nadam se budući posao u struci.

## SADRŽAJ

<b>1. UVOD.....</b>	<b>1</b>
1.1. EVOLUCIJA - OPĆENITO.....	1
1.2. RAZVOJ MNOGOSTANIČNIH ORGANIZAMA.....	2
1.3. PRVA POJAVA KUKACA I NALAZIŠTA.....	4
<b>2. RAZRADA TEME.....</b>	<b>9</b>
2.1. <i>ARCHEOGNATHA</i> – ŽIVI FOSILI.....	9
2.2. LETEĆI KUKCI.....	10
2.2.1. Razvoj krila i leta.....	10
2.2.2. Divovsko vretence.....	12
2.3. MIMIKRIJA.....	16
<b>3. SAŽETAK.....</b>	<b>21</b>
<b>4. LITERATURA.....</b>	<b>22</b>

## 1. UVOD

### 1.1. Evolucija - općenito

Razna istraživanja navode na hipotezu o nastanku svemira u procesu zvanom Big Bang (veliki prasak) najvjerojatnije prije 14-13 milijardi godina. Velikim praskom su se počeli razvijati atomi, molekule, makromolekule, pa i Sunčev sustav. Smatra se da je planet Zemlja nastala prije otprilike 4.6 milijarde godina. Tadašnji uvjeti su bili ekstremni kod kojih nije mogao nastati i opstati život. No dolaskom vode iz svemira, točnije asteroida i formiranjem atmosfere uvjeti za život su se ustalili i postali optimalni (Matoničkin i sur., 2010).

Ali prije pojave prvih organizama morala je ustupiti kemijska evolucija. Ruski biokemičar Aleksandar Ivanovič Oparin i engleski biolog John Burdon Sanderson Haldane postavili su temelje probiontske teorije koja govori o mogućnosti stvaranja organske materije iz anorganske u tadašnjoj zemljinoj atmosferi. Tu hipotezu su dokazali znanstvenici Stanley Miller i Harold Urey sa Sveučilišta u Chicagu 1952. godine eksperimentom nazvanim Miller-Urey. Nastali su razni organski spojevi iz anorganskih, kao što su organske kiseline i aminokiseline. Danas sa velikom sigurnošću možemo reći da se prvi oblik života pojavio najvjerojatnije prije 4 milijarde godina, a dokazi su u fosilima heterotrofnih anaerobnih bakterija (Matoničkin i sur., 2010).

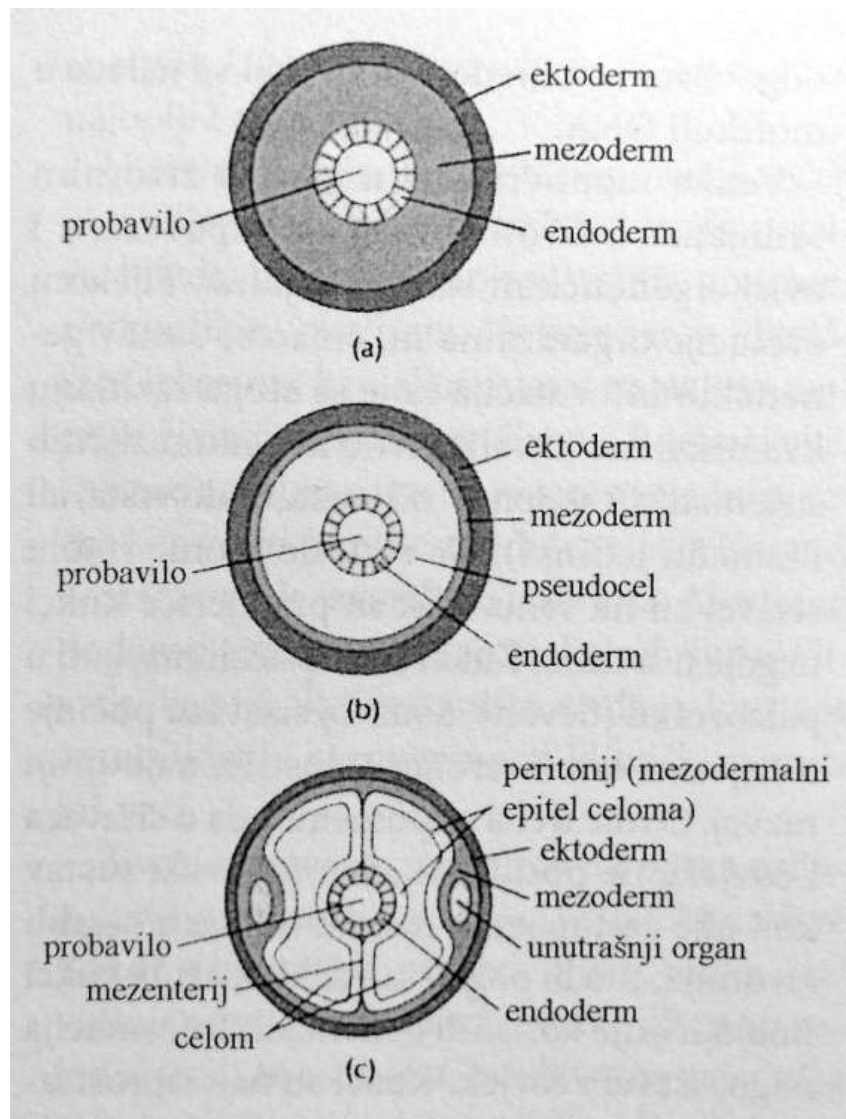
Prokariotski organizmi su se pojavili prije 3.2 milijarde godina, a neki od njih su imali sposobnost fotosinteze kao prvi autotrofni organizmi. Tome je usljedilo stvaranje i nakupljanje kisika u atmosferi, što je uzrokovalo pojavu prvih aerobnih organizama prije 2.5 milijardi godina. Prvi eukariotski organizmi su se pojavili prije 1.5 milijarde godina. Smatra se da je prva eukariotska stanica bila simbioza odnosno suživot između većih anaerobnih i manjih aerobnih prokariota (današnji mitohondriji ili plastidi). Ta teorija je poznatija kao endosimbiotska koju je prvi put predstavila Lynn Margulis u 20.stoljeću. Mnogostanični organizmi pojavili su se na Zemlji prije oko 700 milijuna godina, u eonu Proteozoik. Po kolonijalnoj hipotezi smatra se da su se mnogostanične tkivne životinje razvile tako da su se razmnožavali diobom, ali se nisu odvajali nego stvarali zadruge stanica. Postoji još mnogo teorija o nastanku mnogostaničnih organizama, ali po današnjim shvaćanjima najprihvatljivija je kolonijalna (Matoničkin i sur., 2010).



## 1.2. Razvoj mnogostaničnih organizama

Spolno razmnožavanje je zastupljeno kod velikog broja životinja gdje dolazi do spajanja jezgri muških i ženskih spolnih stanica. Nakon oplodnje nastupa brazdanje pri čemu se zigota formira u blastomeru (veći broj stanica). Ciklusima brazdanja i ponavljanja nastaje morula pa blastula. Šupljina unutar blastule se naziva blastocel, a jednoslojna stijenka oko blastocela blastoderm. Daljnim bradanjem formiraju se manje i veće stanice. Manje se stanice na vegetativnom polu invaginiraju u unutrašnjost pri čemu nastaju unutarnji (endoderm) i vanjski (ektoderm) sloj stanica. Takav se oblik naziva gastrula koji u središtu ima šupljinu archentron ili pracrijevo koje se otvara u blastopor ili prausta. U najvećeg broja životinja od prausta nastaju usta pa se te životinje nazivaju prvouste ili protostomata. Takvi su uglavnom svi bezkralježnjaci, uključujući i kukce, temu ovog rada. Životinje kod kojih se iz prausta razvije crijevni ili analni otvor nazivaju se drugousti ili deuterostomata. Kasnije se kod proto i deuterostomata između endoderma i ektoderma razvija treći sloj stanica mezoderm. Iz tih triju slojeva stanica se kasnije razvijaju sva tkiva, organi i organski sustavi (Matoničkin i sur., 2010).

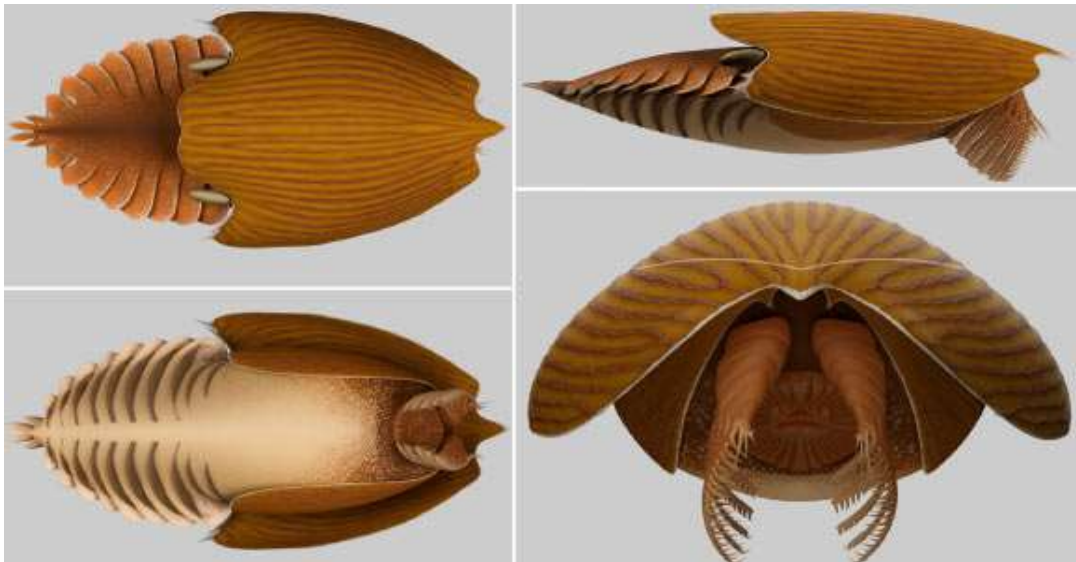
Kako bi znanstvenici odredili srodstvene odnose i oblikovali evolucijsko stablo kod organizama, upotrebljavaju se znanja o građi tijela, točnije tjelesnih šupljina. Pa tako postoje acelomata, pseudocelomata (blastocelomata) i celomata. U acelomata mezoderm tijekom embriogeneze ispuni prostor između probavila (primarna tjelesna šupljina), endoderma i stijenke tijela ektoderma. U pseudocelomata se između probavila, endoderma i mezoderma razvija blastocelna šupljina nazvana pseudocel. Ako je ispunjena limfnom tekućinom, kao što je kod mekušaca i člankonožaca, tada se naziva hemocel. Insekti spadaju u ovu grupu. U celomata nastaje celom ili sekundarna tjelesna šupljina koja je u potpunosti okružena mezodermom odnosno mezodermalnim epitelom. Mezoderm još okružuje i sve organe i unutrašnjost ektoderma (Slika 1) (Matoničkin i sur., 2010).



Slika 1. Građa tjelesne šupljine kod životinja: a)acelomata, b)pseudocelomata, c)celomata (Matoničkin i sur., 2010)

### 1.3. Prva pojava kukaca i nalazišta

Povijest nalazišta koja seže čak i do kambrijskog perioda upućuje na to koliko su zapravo člankonošci adaptirani na vrlo različite uvjete života do danas. Skupina *Insecta* (kukci), koji spadaju u koljeno *Arthropoda* (člankonošci), se smatra da je nastala od primitivnih člankonožaca već u kambrijskom dobu. Vrsta *Titanokorys gainesi* (J. Moysiuk) (Slike 2 i 3) spada u grupu *Radiodonata*, primitivne člankonošce sa karakterističnim stršećim zubima (Caron i Moysiuk, 2021).



Slika 2. Trodimenzionalni prikaz *Titanokorys gainesi* (Caron i Moysiuk, 2021)

Dobro sklerotizirani dodaci čine većinu fosilnog zapisa radiodonta i daju važne dokaze koji su informativni o ekologiji i filogeniji same grupe. Otkriven je na nalazištu Burgess shale u Kanadi (Slika 3). Te su životinje bile zemljopisno raširene, zauzimale su razne ekološke niše, od bentoskih hranitelja do vršnih grabežljivaca.

Kao i svi radiodonti, *Titanokorys gainesi* je imao višestruke oči, usta u obliku kriške ananasa, obrubljena zubima, par bodljikavih kandži ispod glave za hvatanje plijena i tijelo s nizom preklopa za plivanje. S procijenjenom ukupnom duljinom i do 1m *Titanokorys gainesi* je bio div u usporedbi s većinom životinja koje su živjele u morima u to vrijeme, od kojih je većina jedva dosegala veličinu malog prsta. Onda nije ni čudno da samo ime ove vrste etimološki znači titanska (divovska) kaciga. Unutar ove skupine, neke vrste su također imale velike dugačke glave prekrivene trodjelnim oklopom u raznim oblicima. Ova vrsta je samo jedan od mnogih primitivnih člankonožaca koji se smatraju pretečom današnjih člankonožaca odnosno kukaca. Još jedan od poznatijih vrsta ove grupe je *Anomalocaris canadensis*(*J.F. Whiteaves*) (Slika 4) čiji je fosilni nalaz otkriven na nalazištu Burgess shale (Slika 5) (Caron i Moysiuk, 2021).



Slika 3. Fosilni nalaz *Titanokorys gainesi carapace* na nalazištu Burgess Shale u Kanadi (Caron i Moysiuk, 2021)



Slika 4. Rekonstrukcija *Anomalocaris canadensis* (TheWoodParable, 2019)



Slika 5. Fosilni nalaz *Anomalocaris canadensis* sa nalazišta Burgess shale u Kanadi([www.burgess-shale.bc.ca](http://www.burgess-shale.bc.ca))

Eocenska (56-35 mil. godina) opsežna nalazišta su iz Britanske Kolumbije, Kanade, Engleske i Florissant, Colorado. Florissant (Slika 6) je bilo drevno jezero preplavljeno vulkanskim pepelom i vjerojatno je najraznovrsnije nalazište fosilnih insekata iz kenozoika (Caron i Moysiuk, 2021).



Slika 6. Twin rock sa nalazišta Florissant ([www.nps.gov](http://www.nps.gov))

Najveća raznolikost fosilnih insekata sačuvana je u baltičkom jantaru, čije se ogromne naslage nalaze u cijeloj sjevernoj Europi (periodi od eocena do oligocena). Baltički jantar sačuvao je prve raznolike faune Diptera, Lepidoptera, naprednih termita, pčela i mrava, a sve su to relativno

mlade, vrlo specifične skupine čija su se najveća širenja dogodila u kenozoiku. U baltičkom jantaru pronađeno je najmanje 30 vrsta pčela, velika većina njih su pčele koje pripadaju izumrlim rodovima (Slika 7) (Caron i Moysiuk, 2021).



Slika 7. Fosilni nalaz pčele sa nalazišta Florissant ([www.atlasobscura.com](http://www.atlasobscura.com))

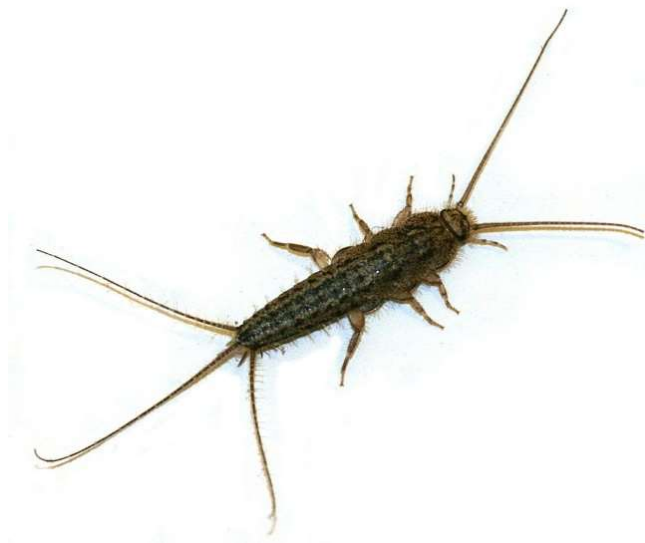
Raznolikost naprednih eusocijalnih pčela bila je mnogo veća nego danas. Nalazišta iz mlađih perioda (oligocen, miocen) dokazuju da su bili prisutni rodovi kukaca koji su vrlo slični današnjim modernim kukcima. Proučavanje naslaga pliocena, pleistocena i holocena (prije 10 000 godina do nedavno) bilo je iznimno korisno zajedno s istraživanjem fosilnih zrnaca peludi. Ti su ostaci sačuvani u postojećim ili drevnim jezerskim koritima i močvarama. Osobito postojani i rasprostranjeni u jezerskim koritima, te stoga često proučavani, su kornjaši i ličinke mušica (Grimaldi i Engel, 2005).

## 2. RAZRADA TEME

### 2.1. *Archeognatha* – živi fosili

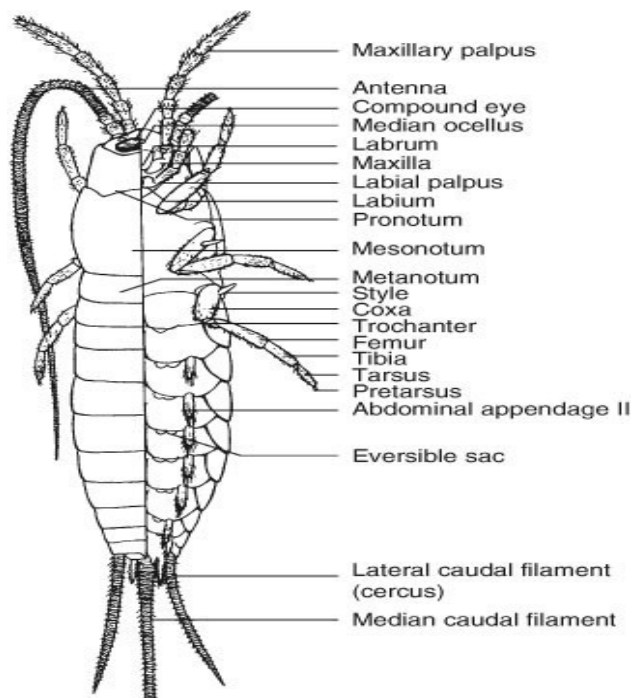
*Archeognatha* (eng. Bristletails) su jedni od najprimitivnijih redova živućih insekata, čije razvojne linije datiraju još od sredine Devona (Slika 8). Sastoji se od tek četiri porodice i otprilike 500 vrsta: *Meinertellidae*, *Machilidae*, te dvije izumrle porodice *Triassomachilidae* i *Dasyleptidae*. Porodica *Machilidae* je smatrana onom sa najprimitivnijim osobinama i uglavnom obitavaju na Sjevernoj Zemljinjnoj polutci. Staništa su im raznolika, od šumskih tla do visokih planinskih lanaca s do 4,800 metara nadmorske visine u Himalajama. Što se tiče prehrane, sastoji se uglavnom o lišaja i algi. Iako nisu predatorske vrste, neke čak imaju potrebu za hranjenjem strvinama ili čak svojim vlastitim djelovima tijela ili mladima (Grimaldi i Engel, 2005).

*Archeognatha* se smatraju jedini živući red primitivnih bezkrlaca, a često se svrstavaju zajedno sa redom *Zygentoma* (eng. silverfish) u grupu *Apterygota*. Karakteristična vanjska obilježja su velike oči na vrhu glave sa dobro razvijenim ocelima, što se pretpostavlja da je prilagodba na nokturni život. Imaju monokondilne čeljusti, glaveni skelet im se sastoji od prednje i stražnje ploče, a stilusi se uglavnom nalaze na srednoj i stražnjoj pozadini. Također imaju i kaudalni filament (Slika 9) (Grimaldi i Engel, 2005).



Slika 8. Jedinka *Archeognatha* (ezasabcpest.com)





Slika 9. Građa tijela jedinke iz reda *Zygentoma* (Capinera, J.L. (2008))

## 2.2. Leteći kukci

### 2.2.1. Razvoj krila i leta

Razvoj krila nedvojbeno je odigrao veliku ulogu u golemoj diverzifikaciji insekata. Novi uvidi u evolucijsku povijest krila kukaca dostupni su iz paleontoloških, fizioloških i biomehaničkih studija. Nedavna hipoteza, izvedena prvenstveno iz paleontoloških dokaza, je da su krila nastala preobrazbom nogu odnosno iz zalisaka povezanih s proksimalnim segmentima nogu. Kako su insekti stekli sposobnost letenja pitanje je od velikog interesa za evolucijske biologe. Let omogućuje životinji da preleti fizičke barijere, kao što su mora i pustinje, živi na relativno sigurnim visokim mjestima daleko od grabežljivaca koji žive na zemlji, da pristupi izvorima hrane do kojih drugi ne mogu doći i da pronađe partnera (Ross, 2017).

Rasprava o ovoj temi seže u 19. stoljeće kada su postojala dva glavna stajališta o podrijetlu krila kukaca, naime jesu li se razvila kao potpuno nove strukture ili iz već postojećih struktura. Prvo

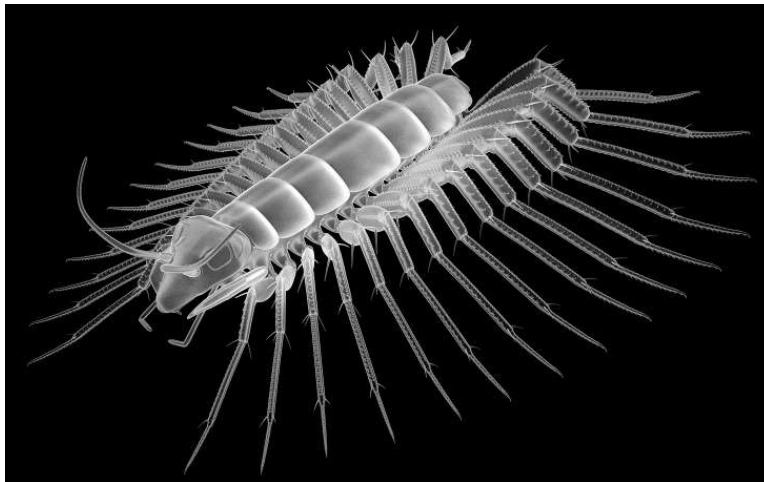
stajalište je bilo tada odbačeno te se danas smatra da su krila nastala preobrazbom već postojećih elemenata. Rasprava se pomaknula na moguće strukture, ili trahealne škrge ili paranote (bočni produžeci dorzalnog dijela torakalnih segmenata tijela). Ova ideja dobila je zeleno svjetlo kada je otkriven *Lithomantis carbonarius*(Woodward), jedan od prvih fosilnih kukaca iz razdoblja karbona. Ova vrsta pripada izumrlom redu *Palaeodictyoptera*, koji se naširoko smatra najprimitivnijom skupinom krilatih kukaca. Njegov najstariji poznati fosilni predstavnik je 325 milijuna godina star *Delitzschala bitterfeldensis*(Brauckmann i Schneider). *Palaeodictyoptera* je bio golemi red od čak više od 30 porodica koji su danas svi nažalost izumrli. Imali su šiljasto rilo za bušenje i vjeruje se da su se hranili tekućinama iz sjemena i stabljika golemih mahovina i paprati, budući da su rupe odgovarajuće veličine pronađene u fosilima. *Palaeodictyoptera* su posjedovali dva para raširenih krila što možemo vidjeti na primjeru *L. carbonarius* (Slika 10). Tako je paranotalna teorija postala prihvaćena, iako teorija o trahealnim škragama nije nestala i drugi su je kasnije zastupali (Ross, 2017).



Slika 10. *Lithomantis carbonarius* sa prikazanih dva para krila (Ross, 2017)

U prvoj polovici 20. stoljeća postojale su dvije glavne teorije o podrijetlu leta kod insekata, teorija 'leteće vjeverice' i 'leteće ribe', ovisno o tome je li let potječe s kopna (lansiranjem s golemih mahovina tog doba) ili s površine mora. Pretpostavka je bila da su prošireni paranotalni

režnjevi omogućili kukcu da klizi, zatim da upravlja i na kraju da maše. Model 'leteće vjeverice' postao je općeprihvaćena norma, posebno potkrijepljena otkrićem poznatog fosila 'insekta', 407 milijuna godina starog skokuna (eng. springtail) roda *Rhyniella* sačuvanog u nalazištu Rhynie Chertu. Skokuni imaju takozvanu oprugu koja im omogućuje naglo skakanje u slučaju opasnosti. Iako nisu imali smisao za orijentaciju i gdje će sletjeti, ovaj fenomen se smatra početkom razvitka leta kod insekata (Ross, 2017.). Vrsta *Rhyniognatha hirsti* (R.J.Tillyard) je poznati predstavnik te skupine te se smatra najraniji predak današnjeg letećeg kukca na temelju modela 'leteće vjeverice' (Slika 11) (C. i J.T.Haug, 2017).



Slika 11. Rekonstrukcija vrste *R. hirsti* (C. i J.T.Haug, 2017)

### 2.2.2. Divovsko vretence

Divovski vretenci drevne Zemlje s rasponom krila do 70 centimetara općenito se pripisuju višim atmosferskim razinama kisika u atmosferi u prošlosti. Novi eksperimenti u uzgoju modernih insekata u raznim atmosferama obogaćenim kisikom potvrdili su da vretenci rastu s više kisika, odnosno hiperoksije. Međutim, nisu svi insekti bili veći kada je količina kisika bila viša u prošlosti. Na primjer, najveći žohari ikad žive danas. Postavlja se pitanje kako i zašto različite skupine reagiraju na promjene atmosferskog kisika. Tajne zašto su se te promjene dogodile možda su skrivene u uzdušnicama koje kukci koriste za disanje. Bolje upravljanje tim

promjenama kod modernih insekata moglo bi omogućiti korištenje fosiliziranih insekata kao zamjenskih podataka za drevne razine kisika (Geological Society of America, 2010).

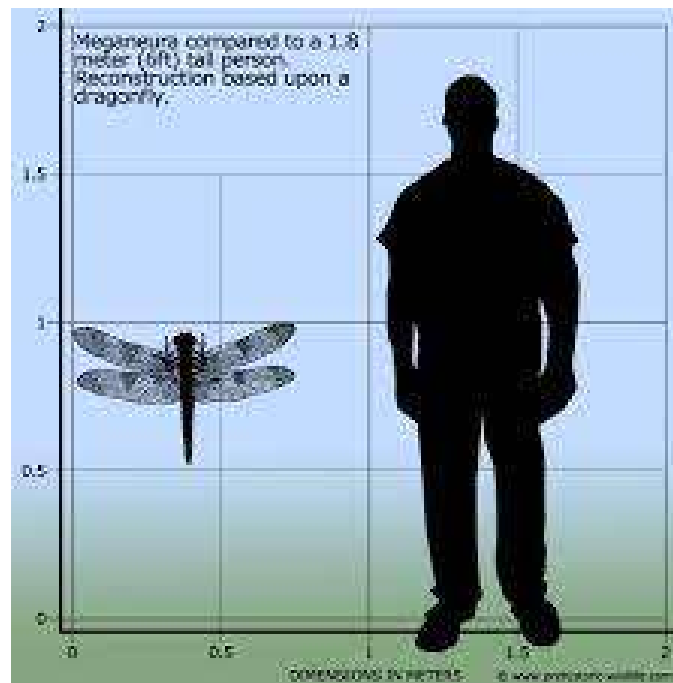
Glavni interes je bio otkriti kako bi razine paleolitičkog kisika utjecale na evoluciju insekata. Eksperimentalno su izloženi moderni insekti različitim koncentracijama kisika. Vrste koje su se koristile su žohari, vretenca, skakavci, crvi brašnari, kornjaši i drugi u atmosferama koje su sadržavale različite količine kisika kako bi vidjeli ima li učinaka. Jedan od rezultata bio je da su vretenca brže rasli u veće jedinke u hiperoksiji. Međutim, žohari su rasli sporije i nisu postali veće odrasle jedinke. Sveukupno, deset od dvanaest proučavanih vrsta insekata smanjilo se u veličini u atmosferi s nižim kisikom. Ali bilo je različitih reakcija kada su stavljeni u atmosferu obogaćenu kisikom (Geological Society of America, 2010).

Vilini konjici su bili najizazovniji od svih insekata za uzgoj. Kao mlade jedinke trebaju loviti živi plijen, tako da su trebali imati svježu hranu konstantno izloženu. Međutim uzgojila su se tri seta od 75 vretenaca u atmosferama koje sadrže 12 % (najmanje kisika u prošlosti), 21 % (današnja Zemljina atmosfera) i 31 % kisika (najviše količina kisika). Žohare je puno lakše uzgajati. To je omogućilo istraživačima da uzgoje sedam skupina od 100 žohara u sedam različitih atmosfera u rasponu od 12 do 40 % kisika, oponašajući raspon razina paleolitičkog kisika. Žoharima je trebalo dva puta duže od vretenaca da se razviju u visokim razinama kisika. Jedna od mogućnosti je da su hiperoksični uzgojeni žohari dulje ostali u stadiju ličinke, možda čekajući da se njihov okoliš promijeni na nižu, možda manje stresnu razinu kisika (Geological Society of America, 2010).

Ovaj iznenađujući rezultat potaknuo je istraživače da pobliže pogledaju aparat za disanje žohara - njihove trahealne cijevi odnosno uzdušnice. Građene su na principu šuplje cijevi koje dopuštaju plinovitom kisiku da uđe izravno u tkiva insekata. Rendgenskim istraživanjima uzdušnica otkriveno je da su trahealne cijevi hiperoksičnih uzgojenih žohara bile manje od onih u nižim atmosferama kisika. To smanjenje veličine cijevi bez povećanja ukupne veličine tijela omogućilo bi žoharima da možda više ulažu u tkiva koja se koriste za druge vitalne funkcije osim disanja - poput prehrane ili reprodukcije. Žohari uzgojeni u hipoksiji (manji kisik) morali bi ustupiti ulaganje u ta druga tkiva kako bi mogli disati. Rezultati su uspoređeni s uzdušnicama kukaca fosiliziranih u jantaru kao bi se saznale razlike zašto su samo neke vrste kukaca bile divovskih razmjera u paleozoiku. Osim hipoteze o većoj količini kisika, postoje i druge koje pretpostavljaju

razlog zašto su uopće postojali divovska vretenca. Jedne od tih su manja brojnost predatora i ličinački stadij koji se odvija u vodi (Geological Society of America, 2010).

Najveći poznati kukac svih vremena bio je grabežljivac nalik na vretenca (*Odonata*) sa rasponom krila oko 75 cm (Slike 12 i 13). Ime mu je *Meganeuropsis* i vladao je nebom prije nego što su pterosauri, ptice i šišmiši uopće evoluirali. Oni su bili primitivniji 'grifoni' ili Meganisopterani. Njihov fosilni zapis je prilično kratak. Trajale su od kasnog karbona do kasnog perma, prije otprilike 317 do 247 milijuna godina. Fosili *Meganeuropsis* prvi su put otkriveni u Francuskoj 1880. godine. Zatim je 1885. godine fosil opisao i dodijelio mu ime Charles Brongniart, francuski paleontolog. Kasnije, 1979., otkriven je još jedan fosilni primjerak u Bolsoveru u Engleskoj. Poznate su dvije vrste od kojih je jedna poznatija *Meganeuropsis permiana* (Carpenter) (Cannell, 2018).



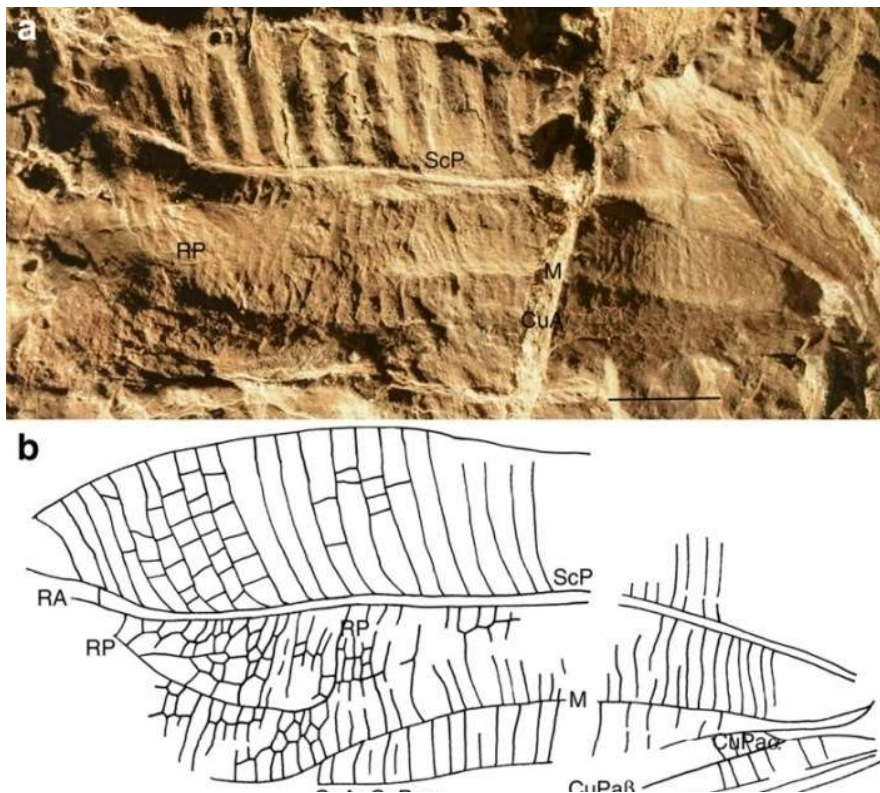
Slika 12. Usporedba veličine čovjeka i *Meganeuropsis permiana* (entomology.unl.edu)



Slika 13. Rekonstrukcija u prirodnoj veličini (raspon krila 72 cm) *Meganeuropsis permiana*  
([www.researchgate.net](http://www.researchgate.net))

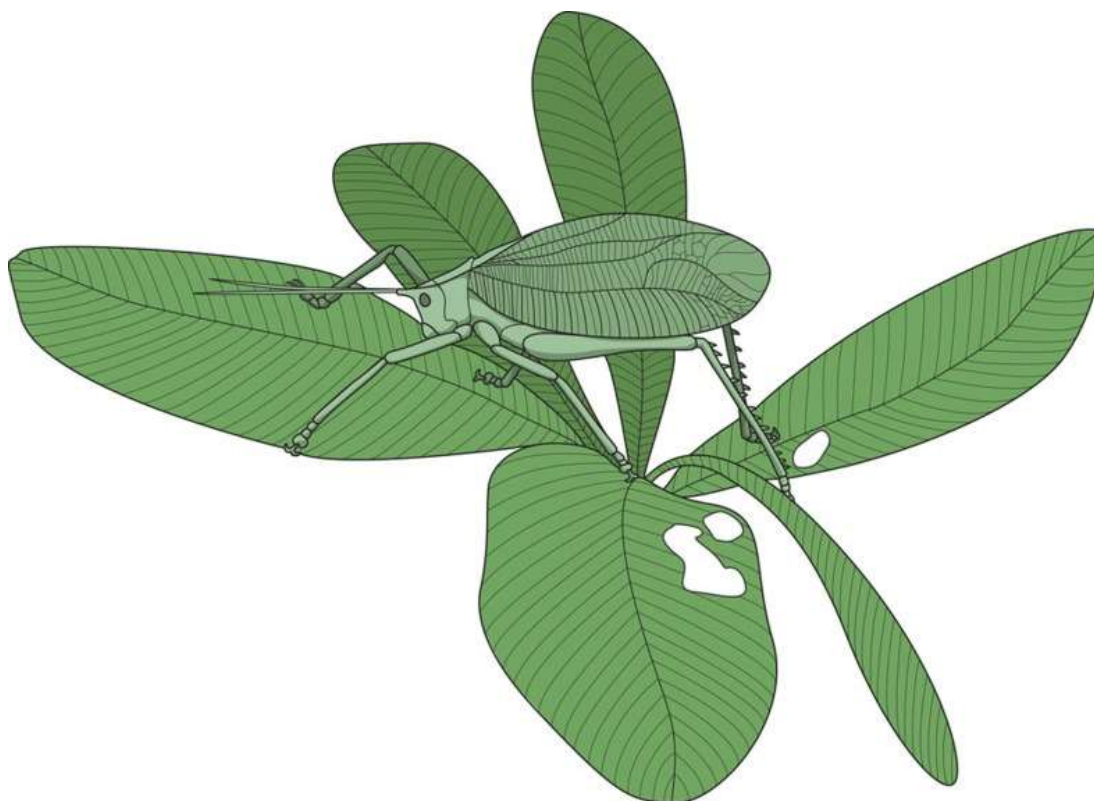
### 2.3. Mimikrija

Mimikrija, odnosno morfološka prilagodba tijela i krila na okolinu, je prisutna u mnogo danas živućih insekata kao što su bogomoljke, leptiri, paličnjaci, konjici i slično. Fosilni zapisi o mimikriji nalazu dokaze o počecima takve nevjerojatne prilagodbe protiv grabežljivaca. Međutim, točan fosilni zapis mimikrije je ograničen na nekoliko taksona iz kenozoika i mezozoika. Nasuprot tome, disruptivni uzorci obojenosti krila (izmjena svijetlijih i tamnijih poprečnih traka na krilima) česte su među letećim kukcima biljojedima iz doba karbona, među kojima su najpoznatiji *Palaeodictyoptera*. Otkriće *Permotettigonia gallica* (Nel i Garrouste), predstavlja najstariji fosil porodice katida (eng. katydids) (Slika 14). To pokazuje da je listolika mimikrija već bila prisutna prije 100 milijuna godina. Modifikacije oblika, venacije i obojenja krila kod *P. gallica* vidi se sličnost sa današnjim listolikim katidama (Garrouste i sur., 2016).



Slika 14. Fosilni nalaz vrste *Permotettigonia gallica* (Garrouste i sur., 2016)

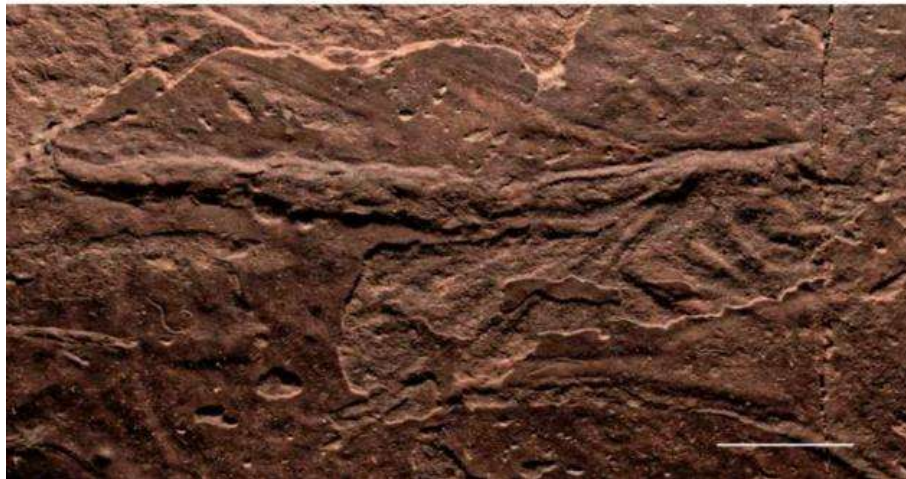
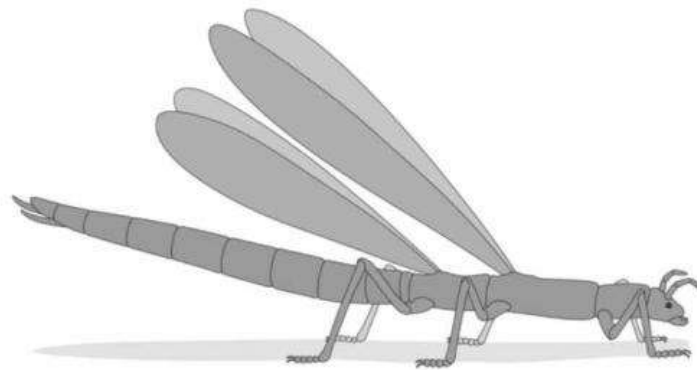
Morfometrijski rezultati istraživanja snažno podupiru mimiku lišća kod *Permotettigonia*. Poteškoća je bilo u tome odrediti koje bi lišće odnosno biljku ta vrsta mogla oponašati. Naravno, kritosjemenjače nisu bile prisutne tada, ali biljke s vrlo sličnim listovima sa simetrijom u odnosu na središnju žilu su bile prisutne. To je posebno slučaj s vrlo velikim lišćem nalik kritosjemenjačama *Gigantopterideae* i nekim drugim linijama traheofita tog doba. Lišće kod biljne vrste *Taeniopteris*(*Brongniart*) jedan je od najpoznatijih kandidata za mimikriju kod *Permotettigonia* jer mogu biti do 5 centimetara široki s površinom koja predstavlja niz nabora okomito na širu srednju žilu, prilično slično naborima krila *Permotettigoniae*. Iako listovi mogu narasti do dužine 22 centimetra, ovi insekti se još uvijek mogu prilagoditi, neovisno o veličini lista (Slika 16) (Garrouste i sur., 2016).



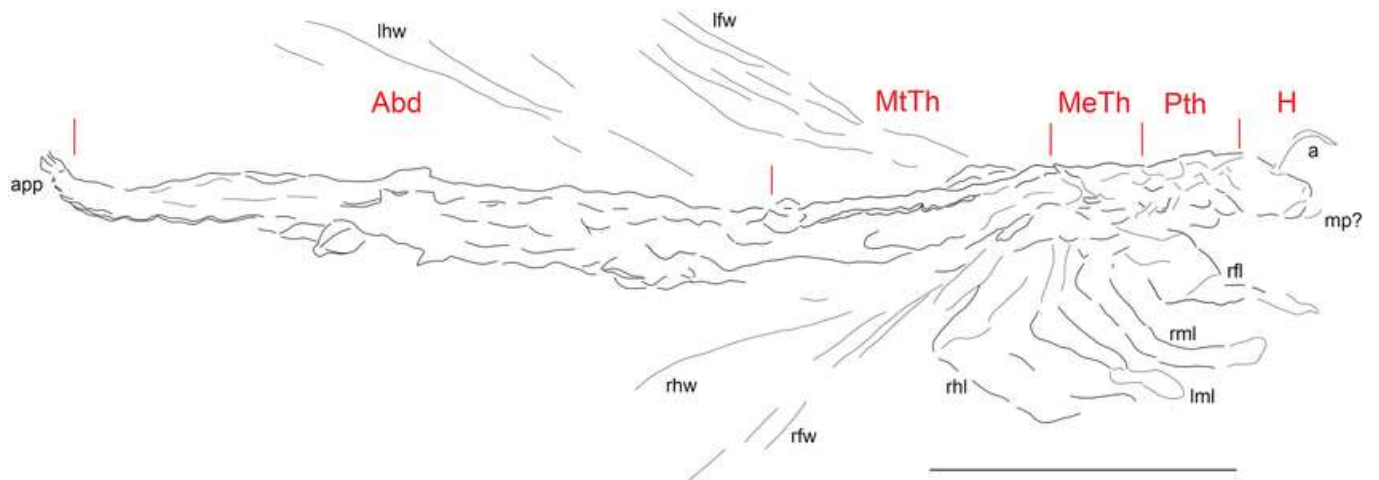
Slika 15. Mimikrija vrste *P.gallica* na listovima biljke *Taeniopteris* (Garrouste i sur., 2016)



Ako izuzmemo prethodni dokaz o mimikriji kod katida, možemo doznati da ima još dokaza vezano za druge vrste. Otkriven je fosil *Phasmichnus radagasti* (autor nepoznat) koji je izumrli leteći insekt sličan današnjim paličnjacima (*Phasmatodea*) otkriven nedavno u Francuskoj (Slika 16). Smatra se da potječe iz srednjeg perma što nam govori da je to najstariji nalaz takvog insekta na svijetu, 30 milijuna godina stariji od tada prethodnog najstarijeg iz mezozoika. *Phasmatodea* su jedan od najspecijaliziranih redova kukaca u smislu mimikrije. Nova otkrića o njihovom ranom podrijetlu daje trag razvoju takve obrambene strategije, trenutno poznate iz samo nekoliko fosilnih nalaza (Antoine Logghe, 2021).



Slika 16. *Phasmichnus radagasti*, fosilni nalaz i rekonstrukcija (Antoine Logghe, 2021)



Slika 17. *Phasmichnus radagasti*, građa tijela (Antoine Logghe,2021)

Otisak najvjerojatnije odgovara krilatom kukcu koji leži na lijevoj strani na temelju prisutnosti otisaka triju segmenata s prednjim segmentom mnogo kraćim od drugih dva i nosećih struktura koje bi odgovaralo antenama(a) i mogućim ustima(mp). Srednji segment odgovara prsnom košu podijeljenog na kratki proraks(Pth) koji nosi dvije noge, produženi mezotoraks(MeTh) s parom nogu sprijeda i par krila smješten straga(lfw,rfw), te metatoraks(MtTh), koji također nosi parove krila(lhw, rfw) i nogu. Segmentirani, izduženi abdomen(Abd) je bez nogu i nosi par složenih završetaka, najvjerojatnije cerci (app). Uvećane noge i spojevi između prsnog koša i nogu ukazuju na određenu viskoznost podloge na kojoj je insekt obitavao i moguće slabo kretanje nogu (Slika 17) (Antoine Logghe,2021).

*Phasmichnus radagasti* ne može se sa sigurnošću identificirati kao otisak tijela paličnjaka budući da nema izravno očuvanih nikakvih anatomskih obilježja niti striktne apomorfije paličnjaka, ali je dokaz prisutnost insekata nalik na *Phasmatodea* u srednjem permu. Tipična morfologija *Phasmatodea* s uskim izduženim tijelima i izduženim krilima jasno je prisutna u *Phasmichnus radagasti*. Tijelo i krila *Phasmichnusa* dobro se slažu s onima živućeg *Tropidoderus childernii*(Gray & G.R.) koji ima vrlo dugo tijelo i stražnja krila te se vrlo učinkovito može sakriti u raslinju (Slika 18) (Antoine Logghe,2021).



Slika 18. *Tropidoderus childernii* skriven u raslinju (Antoine Logghe,2021)

### 3. SAŽETAK

Kukci su najuspješnija skupina organizama u 4,5 milijarde godina dugoj povijesti života na Zemlji, gledano sa evolucijske strane. Danas je poznato oko 5 milijuna živih vrsta i milijuni izumrlih vrsta. Fosilni zapisi kukaca sežu unatrag do čak 400 milijuna godina, što ih čini među najstarijim poznatim kopnenim životinjama. Pa tako, fosili doprinose jedinstvenom uvidu u njihovu evolucijsku povijest. Posebno značajna razdoblja u evoluciji kukaca su paleozoik, trijas i kreda. Ključne značajke koje su dovele do njihovog spektakularnog uspjeha preživljavanja, posebice let i potpuna metamorfoza, nastale su prije najmanje 300 odnosno 250 milijuna godina.

#### 4. LITERATURA

1. Matoničkin Ivan, Klobučar Goran, Kučinić Mladen (2010.). Opća zoologija. Školska knjiga, Zagreb
2. Caron J-B, Moysiuk J. (2021.). A giant nektobenthic radiodont from the Burgess Shale and the significance of hurdiid carapace diversity. *The Royal Society Open Science*.8: 210664. <https://doi.org/10.1098/rsos.210664>Received
3. S. Engel Michael, Grimaldi David (2005.). *Evolution of insects*. Cambridge University press, Cambridge <https://books.google.hr/books?id=Ql6Jl6wKb88C&lpg=PR11&ots=qcDAC-FrEC&lr&hl=hr&pg=PR12#v=onepage&q&f=false>
4. Geological Society of America. (2010.). Raising giant insects to unravel ancient oxygen. *ScienceDaily*. On-line URL: [www.sciencedaily.com/releases/2010/10/101029132924.htm](http://www.sciencedaily.com/releases/2010/10/101029132924.htm)
5. Cannell A. E. R. (2018). The engineering of the giant dragonflies of the Permian: revised body mass, power, air supply, thermoregulation and the role of air density. *The Journal of experimental biology*, 221(Pt 19), jeb185405. <https://doi.org/10.1242/jeb.185405>
6. Anonymus (2018.). The Largest Insect Ever Existed Was a Giant Dragonfly. *GeologyIn*. On-line URL : <https://www.geologyin.com>
7. Udarawane Vasika (2019.). The biggest insect ever was a huge dragonfly. *Earth Archives*. On-line URL: <https://eartharchives.org/>
8. Haug, C., & Haug, J. T. (2017). The presumed oldest flying insect: more likely a myriapod?. *PeerJ*, 5, e3402. <https://doi.org/10.7717/peerj.3402>
9. Ross A. (2017). Insect Evolution: The Origin of Wings. *Current biology : CB*, 27(3), R113–R115. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.12.014>
10. Garrouste, R., Hugel, S., Jacquelin, L., Rostan, P., Steyer, J. S., Desutter-Grandcolas, L., & Nel, A. (2016). Insect mimicry of plants dates back to the Permian. *Nature communications*, 7, 13735. <https://doi.org/10.1038/ncomms13735>
11. Logghe, A., Nel, A., Steyer, J. S., Ngô-Muller, V., Pouillon, J. M., & Garrouste, R. (2021). A twig-like insect stuck in the Permian mud indicates early origin of an ecological

strategy in Hexapoda evolution. *Scientific reports*, 11(1), 20774.

<https://doi.org/10.1038/s41598-021-00110-2>

12. The Burgess Shale Geoscience Foundation (1993.). One Of The World's Most Important Fossil Sites. The Burgess Shale Geoscience Foundation. On-line URL:

<https://www.burgess-shale.bc.ca/>

13. NPS (zadnje ažurirano 21.6.2022.). Florissant fossil beds. National park service. On-line URL: <https://www.nps.gov/flfo/index.htm>