

Simbioza

Kurtović, Nikolina

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:166:978562>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2024-07-26**

Repository / Repozitorij:

[Repository of Faculty of Science](#)



Sveučilište u Splitu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Odjel za biologiju

Nikolina Kurtović

SIMBIOZA

Završni rad

Split, 2023.

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

Temeljna dokumentacijska kratica

Sveučilište u Splitu

Završni rad

Prirodoslovno-matematički fakultet

Odjel za biologiju

Ruđera Boškovića 33, 21000 Split, Hrvatska

SIMBIOZA

Nikolina Kurtović

Simbioza (grč. “συμβίωσις” - živjeti skupa, “σύν” - zajedno i “βίωσις” - život) je udruživanje dviju ili više različitih organizama. Definicija simbioze isključuje populacije, odnosno zajednice između jedinki iste vrste. Simbioza je imala ključnu ulogu u nastanku glavnih životnih oblika na Zemlji i stvaranju biološke raznolikosti. Udruživanje u kojem oba simbionta imaju koristi je mutualistička simbioza. Udruživanje u kojem jedan simbiot ima koristi, a drugi nema niti štete niti koristi je komenzalistička simbioza. Odnos u kojem simbiot prima hranjive tvari na račun organizma domaćina je parazitska simbioza.

Ključne riječi: simbioza, mutualizam, komenzalizam, parazitizam

Rad je pohranjen u knjižnici Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Splitu.

Rad sadrži: 20 stranica, 10 grafičkih prikaza i 32 literaturna navoda. Izvornik je na hrvatskom jeziku.

Mentor: doc. dr. sc. Antonela Sovulj

Ocjenjivači: doc. dr. sc. Antonela Sovulj

prof. dr. sc. Biljana Apostolska

prof. dr. sc. Mate Šantić

Rad prihvaćen: 19.9.2023.

Basic documentation card

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

B. Sc. Thesis

SYMBIOSIS

Nikolina Kurtović

Symbiosis (Greek: "συμβίωσις" - to live together, "σύν" - together and "βίωσις" - life) is the association of two or more different organisms. The definition of symbiosis excludes populations, or communities between individuals of the same species. Symbiosis played a key role in the origin of the main life forms on Earth and the creation of biological diversity. An association in which both symbionts benefit is a mutualistic symbiosis. An association in which one symbiont benefits and the other neither harms nor benefits is commensalistic symbiosis. A parasitic symbiosis is a relationship in which the symbiont receives nutrients at the expense of the host organism.

Keywords: symbiosis, mutualism, commensalism, parasitism

Thesis deposited in the library of Faculty of Science, University of Split.

Thesis consists of: 20 pages, 8 graphic figures and 32 references. Original in Croatian.

Supervisor: Antonela Sovulj, Ph.D. *Assistant Professor*

Reviewers: Antonela Sovulj, Ph.D. *Assistant Professor*

Biljana Apostolska, Ph.D. *Professor*

Mate Šantić, Ph.D. *Professor*

Thesis accepted: 19.9.2023.

SADRŽAJ

1. UVOD.....	1
2. RAZRADA TEME.....	2
2.1. Simbioza.....	2
2.1.1. Povijesni aspekt simbioze	3
2.1.2. Endosimbionti.....	4
2.1.3. Obligatni i fakultativni simbionti.....	4
2.2. Mutualizam.....	5
2.2.1. Uloga mutualizma.....	5
2.2.2. Oprašivanje	5
2.2.3. Crijevna flora termita	6
2.2.4. Mikoriza.....	7
2.3. Komenzalizam.....	9
2.3.1. Uloga komenzalizma.....	9
2.3.2. Forezija	10
2.3.3. Inkvilinizam	10
2.3.4. Kemijski komenzalizam.....	11
2.4. Parazitizam	12
2.4.1. Uloga parazitizma	12
2.4.2. Parazitizam legla.....	13
2.4.3. Društveni parazitizam.....	13
2.4.4. Hiperparazitoidi	15
3. SAŽETAK.....	17
4. LITERATURA.....	18

1. UVOD

Simbioza (grč. “συμβίωσις” - živjeti skupa, “σύν” - zajedno i “βίωσις” - život) je udruživanje dviju ili više različitih organizama (Liddell 2006). Definicija simbioze isključuje populacije, odnosno zajednice između jedinki iste vrste. Organizmi uključeni u simbiozu mogu od nje imati koristi, štetu ili simbioza na njih nema utjecaja. Simbiotske asocijacije uobičajene su u prirodi, od bakterija i gljivica koje tvore bliske veze s korijenjem kopnenih biljaka do onih između crva cjevaša i bakterija koje oksidiraju sumpor, a zajedno žive u oceanskim dubinama (Paracer i Ahmadjian, 2000).

Organizam domaćin definiran je kao pružatelj resursa ili baza resursa, dok su simbionti potrošači resursa i mogu, ali i ne moraju pružati usluge zauzvrat (Leung 2008). Ovo je slično definiciji Ferrière i sur. (2007), gdje je domaćin opisan kao proizvođač robe, a simbiont pružatelj dobara i usluga. Simbiotske interakcije su u prirodi sveprisutne, bilo da su parazitske (Esch i Fernández 1993, Windsor 1998) ili uzajamne (Douglas 1994).

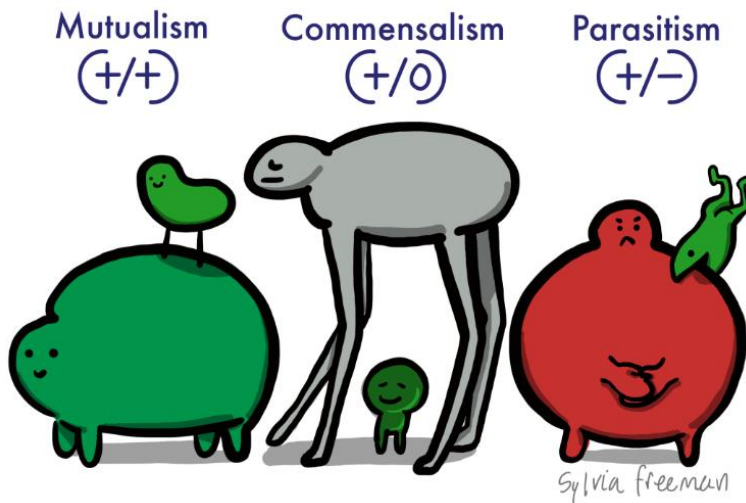
Organizmi su međusobno povezani izravno ili neizravno. Ljudski organizam nosi nekoliko vrsta virusa i bakterija u koži i gastrointestinalnom traktu što je podsjetnik na simbiozu. Slično tome, kloroplasti u biljnim stanicama su organele koje su evoluirale iz drevne simbiotske fotosintetske bakterije. Simbioza je imala ključnu ulogu u nastanku glavnih životnih oblika na Zemlji i stvaranju biološke raznolikosti. Važnost simbioze uočena je tijekom evolucije u nastanku eukariotskih organela – plastida i mitohondrija – iz cijanobakterijskih i alfa-protobakterijskih predaka (Moran 2006.). Cilj ovog završnog rada je uz pomoć znanstvene literature skrenuti pozornost na simbiotske odnose i njihov utjecaj na biološku raznolikost, kruženje hranjivih tvari i stabilnost ekosustava. Osim toga, prikazati i evoluciju simbiotskih odnosa i kako su oni oblikovali razvoj različitih vrsta tijekom vremena.

2. RAZRADA TEME

2.1. Simbioza

Različite vrste simbioza, bilo korisne ili štetne, opisuju se pojmovima mutualizam, komenzalizam i parazitizam (Slika 1). Udruživanje u kojem oba simbionta imaju koristi je mutualistička simbioza. Udruživanje u kojem jedan simbiont ima koristi, a drugi nema niti štete niti koristi je komenzalistička simbioza. Odnos u kojem simbiont prima hranjive tvari na račun organizma domaćina je parazitska simbioza (Paracer i Ahmadjian, 2000).

Iako je korisna, ovakva klasifikacija rijetko prikazuje pravu dinamiku simbiotskih odnosa u prirodi. Interakcije između organizama postoje duž kontinuirane gradacije, a granice između mutualizma, komenzalizma i parazitizma nisu oštro razdijeljene (Starr, 1975; Lewis, 1985). Na temelju toga, komenzalizam je srednji sloj u spektru odnosa. Međutim, u stvarnosti se komenzali ne razlikuju od parazita koji uzrokuju niske razine patologije kod domaćina i mutualista koji naplaćuju visoku cijenu za svoju uslugu tako da je dobrobit udruživanja zanemariva. Iako su prema teoriji paraziti i mutualisti na suprotnim krajevima spektra, u stvarnosti su granice nejasne, a položaj može biti promjenjiv i uvjetovan pojedinim situacijama (Paracer i Ahmadjian, 2000).



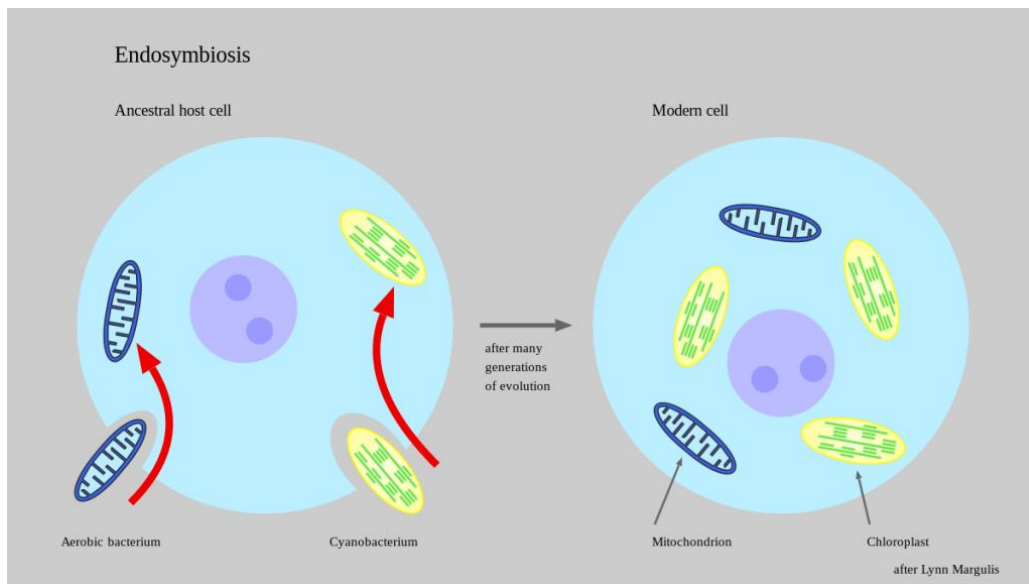
Slika 1. Prikaz vrsta simbioza

<https://www.expii.com/t/symbiosis-definition-types-10297>

2.1.1. Povijesni aspekt simbioze

Proučavanje simbioze sa znanstvenog aspekta započeo je Albert Bernhard, 1877. godine, uvodeći pojam "simbioza" za opis obostrano korisne interakcije između gljiva i biljaka, poznate kao mikorize. Ipak, ljudi su odavno zapazili da određeni usjevi bolje rastu u blizini pojedine biljke ili gljive, ili da pojedine životinje imaju koristi od prisutnosti drugih vrsta. Carl Linné koji je dao izniman doprinos znanosti razvijanjem sustava imenovanja i klasificiranja vrsta, poznatog kao taksonomija, nije izravno proučavao simbiozu. Ipak, njegov je sustav znanstvenicima pružio mogućnost kategoriziranja i sustavnog proučavanja tih odnosa. Rana istraživanja simbioze usredotočila su se na lišajevе, jedinstvo između gljive i fotosintetskog partnera, obično alge ili cijanobakterije. Istodobno, znanstvenici Albert Howard i Albert Bernhard istraživali su mikorize, otkrivajući utjecaj gljiva na apsorpciju hranjivih tvari biljaka iz tla. Ova istraživanja dala su značajan uvid u način života organizama u mutualističkom partnerstvu (Egerton, 2015).

S vremenom se simbioza počela proučavati i kod životinja. Endosimbiotsku teoriju predložila je Lynn Margulis, sredinom 20. stoljeća. Ova teorija predlaže da eukariotski organeli poput mitohondrija i kloroplasta potječu od slobodno živućih prokariotskih organizama koji su se naselili u veće stanice domaćina (Slika 2).



Slika 2. Prikaz endosimbiotske teorije

(<https://www.biologyonline.com/dictionary/endosymbiotic-theory>)

Istraživanja u području molekularne biologije, mikrobiologije i ekologije otkrivaju zamršene i dosad nepoznate primjere simbioze u različitim ekosustavima, od koraljnih grebena do simbiotskih odnosa unutar složenog mikrobioma ljudskog crijeva. Simbioza je danas prepoznata kao temelj ekoloških procesa. Ima ključnu ulogu u oblikovanju ekosustava, utječe na kruženje hranjivih tvari i doprinosi ukupnom zdravlju i otpornosti kopnenih i morskih okoliša. Razumijevanje i očuvanje tih simbiotskih odnosa postale su bitne komponente suvremene ekološke znanosti (Egerton, 2015).

2.1.2. Endosimbionti

Simbiont može biti unutar ili izvan drugog simbionta. Endosimbiont je onaj koji prebiva unutar organizma, dok ektoimbiont prebiva izvan organizma domaćina. Većina simbioza je dugoročna; odnosno simbionti ostaju dugo zajedno ili su im kontakti česti. Simbioze u kojima je jedan partner endosimbiont obično su izdržljivije simbioze. Simbionti ostaju zajedno kroz sve faze svojih životnih ciklusa. Mnogi endosimbionti imaju zaustavljen životni ciklus i općenito ostaju u vegetativnom stadiju. U nekim su simbiozama kontakti između partnera povremeni, kao kod oprašivanja cvjetova kukcima i pticama. U slučaju parazitizma, simbioza traje tijekom života domaćina, a njezino trajanje ovisi o virulenciji parazita (Paracer i Ahmadjian, 2000).

2.1.3. Obligatni i fakultativni simbionti

Obligatni simbionti su dobro prilagođeni simbiotskom načinu života i ne mogu živjeti izvan njega. Fakultativni simbionti mogu živjeti slobodno. Ponekad se ne može odrediti je li simbiont obvezni ili fakultativni. Na primjer, simbiont može živjeti slobodno, ali u posebnim nišama ili u malim populacijama koje je teško identificirati (Douglas, 1996). Obligatni simbionti ovise o simbiozi za hranjive tvari. Simbioza koja uključuje dva organizma, kada barem jedan dobiva hranjive tvari od drugog, naziva se biotrofna simbioza. Nekrotrofna simbioza je pojava kad jedan simbiont koristi kao izvor hranjivih tvari drugog simbionta nakon njegove smrti. Organizmi mogu dobiti fizičku zaštitu od simbiotske povezanosti ili neku drugu dobrobit, kao što je svjetlost koju proizvode simbiotske bakterije u morskim ribama (Paracer i Ahmadjian, 2000).

2.2. Mutualizam

Mutualizam opisuje ekološku interakciju između dvije ili više vrsta gdje svaka vrsta ima korist (Bronstein, 2015). To je kooperativna interakcija u kojoj obje strane stječu prednosti, poput zaštite, hrane ili drugih resursa. Međusobni odnos poboljšava sposobnost i opstanak uključenih vrsta, razvijanjem biološke raznolikosti i ekološke stabilnosti.

Mutualizmi, kao korisna interakcija različitih vrsta, su važne komponente ekološkog sustava. Prisutni su u različitim staništima, a gotovo svaka vrsta na Zemlji uključena je, izravno ili neizravno, u barem jedan međusobni odnos. Primjeri uključuju procese posredovane životinjama kao što su oprašivanje i širenje sjemena, fiksiranje dušika u pustinjama i agro-ekosustavima, razmjenu hranjivih tvari između mikoriznih gljivica i biljaka u travnjacima, interakcije koralja i zooxanthella u morskim sustavima pa i međusobne interakcije mikroba iz dubokih mora. Uz to, postoje zajednički međusobni mehanizmi koji uključuju životinje koje pružaju zaštitu biljkama ili drugim životinjama od okolišnih uvjeta i prirodnih neprijatelja, poput mrava koji brane biljke od biljojeda u zamjenu za hranu i sklonište. Ove međusobne interakcije nisu ograničene na određene regije i javljaju se u različitim staništima širom svijeta (Holland i Bronstein, 2008).

2.2.1. Uloga mutualizma

Mutualističke interakcije utječu na biološke sustave od stanične razine do cijelih ekosustava. Imali su značajnu ulogu u nastanku eukariotskih stanica, kao što su kloroplasti i mitohondriji koji su bili neovisni mikrobi. Mutualistički odnosi su ključni za reprodukciju i opstanak brojnih biljaka i životinja, kao i za kruženje hranjivih tvari u ekosustavima (Holland i Bronstein, 2008).

2.2.2. Oprašivanje

Spolno razmnožavanje predstavlja izazov za biljne vrste jer zbog nepokretnosti ne mogu izmjenjivati gamete, odnosno prenositi polen do plodnice. Polen se kreće pasivno, pomoću vjetra ili vode, no ova strategija je često neučinkovita. Oprašivanje vjetrom je uspješno među golosjemenjačama, a oprašivanje vodom prisutno je u mnogim vodenim sjemenjačama. Međutim, većina peludi koju su proizvele biljke koje se oprašuju vjetrom ne dostigne cilj. Zbog toga mnoge biljke koriste životinje kao prijenosnike polena, privlačeći ih šarenim i korisnim strukturama poput nektarija. Životinje nisu u ovom partnerstvu iz altruističnih razloga. Evolucijski izazov za biljke

je bio razvijanje načina za privlačenje nositelja polena i vjerojatno je odigrao ključnu ulogu u oblikovanju cvjetne morfologije (Simms, 2013).

Cvjetovi koje oprašuju životinje imaju velike, živopisne strukture koje za privlačenje nude nektar, specijalizirane kemijske tvari ili polen. Izazov za biljke su potencijalni kradljivci, poput pčela koje dolaze do nektara bez prenošenja polena. Za osiguravanje uspješne reprodukcije, biljke razvijaju specifičnosti za privlačenje oprašivača. Simbioza između biljaka i njihovih oprašivača dovodi do složenih odnosa. Mužjak vrste pčele *Euglossa sp.* se oslanja na biljne mirise za privlačnost partnera (Slika 3), a pojedine vrste orhideja varaju mužjake kukaca oponašanim oblicima i mirisima (Simms, 2013).

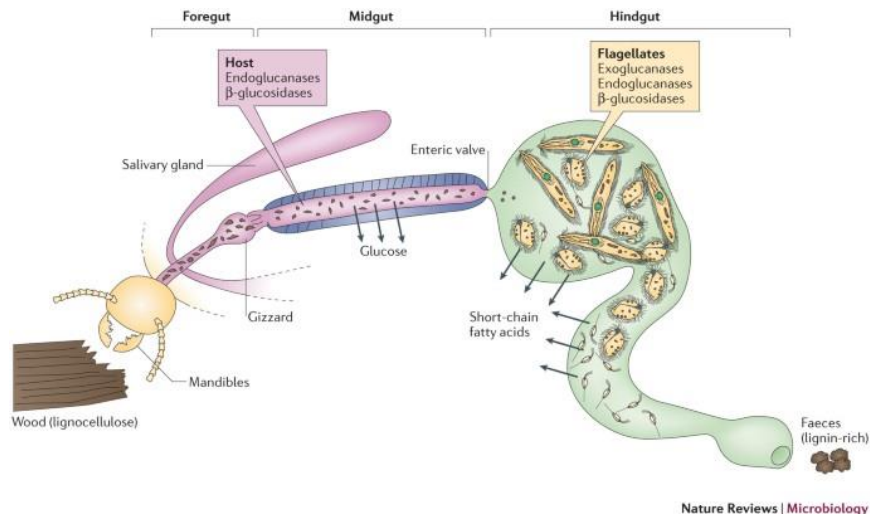


Slika 3. Pčela *Euglossa sp.* oprašuje cvijet orhideje (<https://www.britannica.com/animal/euglossine-bee>)

2.2.3. Crijevna flora termita

Simbiotski sustav termita i mikroorganizama, uključujući bakterije, arheje, protozoe i gljivice, u probavnom sustavu termita, odnosno u crijevima predstavlja složen i obostrano koristan odnos. Ovaj sustav omogućuje učinkovitu razgradnju biljnih tvari, kao što su celuloza i lignoceluloza koji su sastavni dio drva i drugih biljnih materijala kojima se hrane termiti. Naime, termitima nedostaju

enzimi potrebni za razgradnju celuloze. Mikroorganizmi u probavnom sustavu termita su specijalizirani za različite aspekte razgradnje lignoceluloze (Slika 4) (Kudo, 2009).



Slika 4. Shematski prikaz razgradnje lingoceluloze u crijevima termita

(https://media.springernature.com/m685/springer-static/image/art%3A10.1038%2Fnrmicro3182/MediaObjects/41579_2014_Article_BFnrmicro3182_Fig1_HTML.jpg)

Pojedini mikroorganizmi proizvode enzime poput celulaze i hemicelulaze, za razgradnju celuloze i drugih biljnih polisaharida u jednostavnije šećere. Drugi sudjeluju u fermentaciji ovih šećera u proizvode koje su probavljivi za termite. Ovom simbiozom mikroorganizmi dobivaju stabilan okoliš bogat hranjivim tvarima, zaštitu od vanjskih izvora stresa i stalnu opskrbu celulozom i lignocelulozom kao izvorom hrane. Simbiotski sustav termita i mikroba je primjer koevolucije i uzajamnosti u prirodi. Omogućuje termitima da napreduju kao "bioreaktori" za razgradnju i recikliranje biljnog materijala, igrajući ključnu ulogu u kruženju hranjivih tvari u ekosustavima. Razumijevanje ovog sustava ima praktične primjene u biotehnologiji i proizvodnji biogoriva, nudi uvid u učinkovitu razgradnju lignoceluloze, proces važan za obnovljivu energiju i održivost okoliša (Kudo, 2009).

2.2.4. Mikoriza

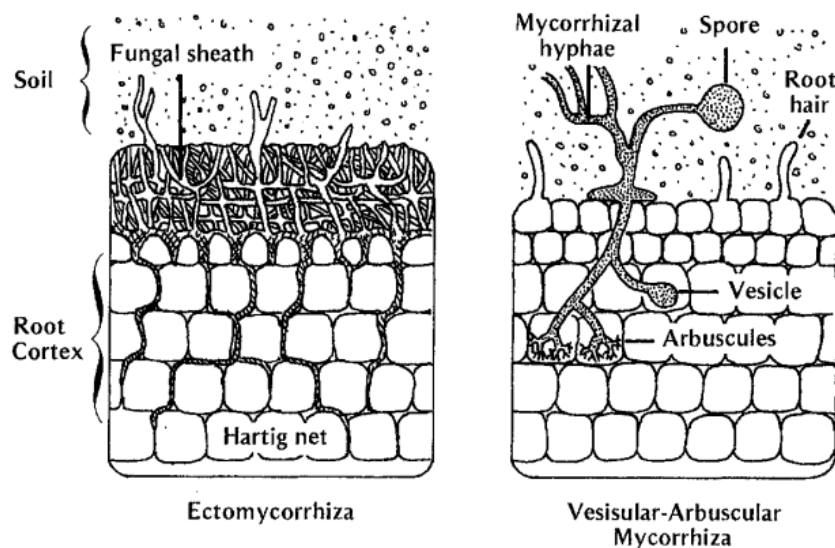
Mikoriza je simbiotska zajednica između gljiva i korijena kopnenih biljaka (Ruehle i Marx, 1979). Najpoznatije vrste mikoriza su: vezikularno-arbuskularna mikoriza, i ektomikoriza. U svakom tipu

mikorize gljivične hife ekstenzivno rastu kroz tlo oko zaraženih korijena i osiguravaju veće područje apsorpcije hranjivih tvari od nemikoriznih korijena. Mikoriza se pojavljuje u gotovo svim kopnenim biljkama i doprinosi dobrobiti biljaka, posebno onih koje rastu u tlima siromašnim hranjivim tvarima (Allen, 1991; Varma i Hock, 1995; S.E. Smith i Read, 1997). Mikorizne biljke bolje podnose sušu, bolesti, štetnike, visoke temperature tla, otrovne metale i presađivanje od biljaka bez mikorize. Gljive imaju koristi od udruživanja primanjem organskih spojeva iz biljke.

Vezikularno-arbuskularne mikorize su najčešći tip mikorize. Pojavljuju se u većini kritosjemenjača, posebice u zeljastim biljkama te u papratnjačama i jetrenjačama (Varma, 1995). Ektomikoriza, se javlja u drveću i grmlju, u oko 3% poznatih golosjemenjača i kritosjemenjača. Gljive koje tvore vezikularno-arbuskularne mikorize pripadaju redu Glomales. Gljivice su prisutne u tlu ili na obližnjim korijenima i zaraze korijenje u razvoju. Gljiva ne stvara vanjski omotač oko korijena, ali hife rastu iz korijena u tlo. Hife gljiva koje prodiru u stanice tvore izrasline zvane arbuskule koje ispunjavaju većinu stanice domaćina. Te se strukture razvijaju kao odgovor na fungitoksične spojeve koje proizvode biljke. Gljiva također stvara otekline debelih stijenki, vezikule, unutar i između biljnih stanica. Vezikule pohranjuju lipide, dok su arbuskule strukture kroz koje hranjive tvari prolaze između gljive i biljne stanice (Slika 5b).

Kod ektomikoriza gljive formiraju omotač koji potpuno prekriva korijen te iz njega hife ulaze u tlo i u koru korijena. Hife rastu kroz središnju lamelu stanica kore korijena i tvore mrežu stanica koja se naziva Hartigova mreža (Slika 5a). U ovom tipu mikorize sudjeluju gljive iz koljena Basidiomycota, Zygomycota i Ascomycota.

Prema istraživanju fosilnih ostataka askularnih biljaka kao što su Rhynia i Asteroxylon, utvrđeno je da su sadržavale vezikularno-arbuskularne mikorize. To je dokaz o ulozi mikoriza u biljnoj kolonizaciji kopna (Paracer i Ahmadjian, 2000).



Slika 5. Shematski prikaz a) ektomikorize i b) vezikularno-arbuskularne mikorize

(Izvor: Paracer i Ahmadjian, 2000)

2.3. Komenzalizam

Komenzalizam je oblik zajedničkog života dviju različitih vrsta u kojem jedan partner ima značajnu korist od zajedničkog života, a drugi partner nema koristi. Vrsta koja ima korist naziva se komenzal, a druga vrstu nepogođeni partner. Komenzal može dobiti hranjive tvari, sklonište, potporu ili transport od domaćina (Mathis i Bronstein, 2020). Riječ komenzalizam dolazi od latinskog izraza *cum mensa*, što znači, za stolom. Izraz je korišten u srednjem vijeku za pojedince koji su uživali u gostoprimstvu kraljevog smještaja, ali mu nisu pružali nikakvu uslugu zauzvrat (Poreau 2014). U biološki kontekst, prvi je komenzalizam smjestio belgijski zoolog Pierre-Joseph van Beneden. Komenzalizam je suprotstavio parazitizmu i mutualizmu te utvrdio da simbionti na partnerske vrste imaju od negativnog, neutralnog ili pozitivnog utjecaja.

2.3.1. Uloga komenzalizma

Komenzalni odnosi doprinose raznolikosti ekosustava dopuštajući vrstama da koegzistiraju i dijele resurse bez konkurencije ili štete. Cijeli proces može dovesti do prilagodbi i koevolucije, gdje se obje vrste mijenjaju kao odgovor na međusobnu prisutnost (Mathis i Bronstein, 2020).

2.3.2. Forezija

Forezija je biološki fenomen u kojem jedan organizam, poznat kao foront ili foretski organizam, koristi drugi organizam za transport. Organizam koji se koristi za transport naziva se domaćin. Foretski organizam ima koristi od transporta, ali domaćin nije značajno pogođen. Forezija kao ekološka strategija omogućuje pojedinim organizmima učinkovito kretanje i raspršivanje u okolišu, iskorištavajući prednosti većih, pokretnih domaćina, što je značajno u širenju i kolonizaciji novih staništa za foretske organizme. Omogućuje im pristup novim resursima ili bijeg od nepovoljnih uvjeta. Najčešće opisane foretske asocijacije se javljaju između različitih skupina člankonožaca. Prema Houcku i O'Connoru (1991), vrste iz reda Acari (grinje) pokazuju veliku raznolikost prilagodbi za foreziju. Kožne grinje se prvenstveno pričvršćuju na ventralnu površinu domaćina, između metatoraksa i prvog trbušnog terguma i ventralne površine krila (Slika 6) (Veiga, 2016).



Slika 6. Forezija među grinjama (Acari) vezanih za člankonošca

(<https://ars.els-cdn.com/content/image/3-s2.0-B978012800049600189X-f00189-01-9780128000496.jpg>)

2.3.3. Inkvilinizam

Inkvilinizam je vrsta simbiotskog odnosa gdje organizam, inkvilin, živi unutar staništa ili prebivališta drugog organizma, poznatog kao domaćin, bez nanošenja bilo kakve štete domaćinu. Inkvilin ima koristi od udruženja dok na domaćina ne utječe. Inkvilinizam može uključivati život unutar biljnih tkiva, zauzimanje jazbina ili gnijezda koje su stvorile druge životinje ili boravak unutar struktura organizama domaćina poput drveća, koralja ili gljiva. Za razliku od parazita,

inkvilini ne štete niti značajno utječu na domaćina nego koriste stanište domaćina ili neku strukturu za sklonište, zaštitu ili pristup resursima. Odnos može imati ekološki značaj dopuštajući organizmima da zauzmu niše ili staništa koja su im inače nedostupna. Također doprinosi ukupnoj bioraznolikosti i funkcioniranju ekosustava (Veiga, 2016).

Primjer inkvilinizma je odnos između epifitskih biljaka i drveća u šumskom okruženju. Epifitske biljke, poput mahovina i paprati, žive na granama, deblima ili lišću drveća ne uzrokujući nikakvu štetu stablima domaćinima (Slika 7). Drveće osigurava stabilno i uzdignuto stanište za epifitske biljke, dopuštajući im pristup više sunčeve svjetlosti i vlage nego na šumskom tlu. U ovom odnosu, epifitske biljke imaju koristi od strukture stabla i mikrookruženja, dok na stabla općenito ne utječe prisutnost inkvilina. Dok epifitske biljke imaju korist od stabla domaćina, one ne uzimaju hranjive tvari izravno iz stabla niti mu štete (Zotz i Hietz, 2001).



Slika 7. Rast epifitskih jetrenjača na kori drveta

(<https://www.allaboutgardening.com/wp-content/uploads/2021/08/Epiphytic-Liverwort-on-a-Tree-Trunk.jpg>)

2.3.4. Kemijski komenzalizam

Kemijski komenzalizam je interakcija između dvije bakterijske vrste, u kojem jedna bakterija koristi kemikaliju koja drugoj bakteriji ne služi. Kao rezultat, prva bakterija stvara otpadni metabolit koji postaje vrijedan izvor energije za drugu bakteriju. Ova povezanost nije uvijek ograničena samo na dvije bakterijske vrste (Hogan, 2012).

Kultura bakterija *Burkholderia cepacia* i *Stenotrophomonas maltophilia* sudjeluje u razgradnji kemijskog spoja dodecildimetilamina. Pri tom *B. cepacia* razgrađuje alkilni lanac dodecildimetilamina, dok *S. maltophilia* može razgraditi dimetilamin, odnosno proizvod koji nastaje tijekom razgradnje dodecildimetilamina bakterijom *B. cepacia*. Odnos ovih bakterija se mijenja ovisno o dostupnosti ugljika i dušika. Kada su resursi ograničeni ugljikom, nalaze se u komenzalističkom odnosu, pri čemu jedna ima više koristi. Kod ograničene količine dušika imaju mutualistički odnos (Veiga, 2016).

2.4. Parazitizam

Parazitizam je vrsta simbiotske veze u kojoj jedan organizam, poznat kao parazit, ima koristi na račun drugog organizma, poznatog kao domaćin. Paraziti mogu živjeti na ili unutar domaćina, a često ometaju njegove fiziološke procese i nanose mu štetu, iako ih ne ubijaju odmah. Neke vrste nametnika mogu biti izrazito štetne za domaćina i dovesti do njegove smrti. Ovisno o trajanju prisutnosti nametnika na domaćinu, razlikuju se obligatni paraziti, koji su cijelog života vezani uz domaćina, te fakultativni paraziti, koji kratkotrajno parazitiraju radi prehrane i mogu nastaviti svoj životni ciklus bez domaćina. Paraziti se razlikuju i ovisno o mjestu zadržavanja na domaćinu. Ektoparaziti žive na površini domaćina, kao što su koža ili dlaka. Endoparaziti, s druge strane, nastanjuju unutrašnjost tijela domaćina (Prescott, 1996).

Parazitizam je prisutan kod gotovo svih vrsta organizama na Zemlji. Od samih početaka života, bio je ključna strategija za razmnožavanje te se vjerojatno razvijao u ranim fazama evolucije. Svi živi organizmi dijele zajednički biokemijski sastav koji ukazuje na njihovo zajedničko podrijetlo od pretka koji je živio prije milijardu godina. Život na Zemlji je bio moguć zbog molekularnog parazitizma, a današnji oblici života i dalje nose tragove tih veza u svojim genomima (Araújo, 2003).

2.4.1. Uloga parazitizma

Paraziti utječu na ponašanje i sposobnost domaćina te reguliraju veličinu populacije domaćina, djelujući na trofičke interakcije, hranidbene mreže, konkurenciju i biološku raznolikost. Zbog toga su paraziti važan dio u oblikovanju zajednice i strukture ekosustava (Preston i Johnson, 2010).

2.4.2. Parazitizam legla

Parazitizam legla se javlja kod pojedinih vrsta ptica. U ovom odnosu, parazit polaže svoja jaja u gnijezdo druge vrste ptice, poznate kao domaćin. Ptica domaćin inkubira jaja i odgaja mlade parazite uz vlastita, često na štetu vlastitog potomstva. Jaja parazita obično imaju deblju ljusku, mala su u odnosu na veličinu parazita, ali velika u usporedbi s domaćinom i često oponašaju boju jaja domaćina (Slika 8). Na taj način, smanjena je konkurencija s domaćinom. Osim toga, leglo parazitskih mladunaca ima različite mehanizme za natjecanje s mladuncima domaćina. Mladunci kukavice imaju konkavna leđa kako bi izbacili jaja domaćina i mladunčad. Budući da paraziti legla ne sudjeluju u aktivnostima poput inkubacije i hranjenja mladunčadi, mogu posvetiti više vremena i energije proizvodnji jaja te položiti četrdeset i više jaja u sezoni, dok neke tropske vrste mogu položiti više od sto jaja godišnje (Robinson, 2013).



Slika 8. Jaja obične kukavice (*Cuculus canorus*) u gnijezdu riđovke (*Phoenicurus phoenicurus*) koja bojom oponašaju jaja domaćina

(<https://scx2.b-cdn.net/gfx/news/2018/russiancuckoo.jpg>)

2.4.3. Društveni parazitizam

Društveni parazitizam je pojava u kojem određene vrste mrava iskorištavaju društvene strukture i resurse drugih kolonija mrava. Parazitski mravi nazivaju se "društveni paraziti" i razvili su različite strategije za infiltraciju, manipuliranje i korištenje kolonija mrava domaćina za svoju dobrobit.

Društveni parazitizam kod mrava pruža vrijedan uvid u složenost ekoloških odnosa i prilagodbi koje organizmi mogu razviti za iskorištavanje resursa i društvenih struktura drugih vrsta.

Tri su glavna oblika parazita koji tvore gnijezda miješanih vrsta: privremeni društveni paraziti, stalni inkvilini i proizvođači robova. Privremeni društveni paraziti ovise o vrsti domaćina samo tijekom osnivanja novih kolonija. U ovom obliku društvenog parazitizma, parazitski mravi oslanjaju se na koloniju domaćina za početnu podršku i zaštitu, da bi na kraju preuzeli i uspostavili vlastitu koloniju unutar gnijezda domaćina. To im omogućuje da iskoriste resurse i infrastrukturu domaćina tijekom ključnih ranih faza razvoja kolonije.

Stalni inkvilini su društveni paraziti koji dugotrajno žive u gnijezdima mrava domaćina. Za razliku od privremenih društvenih parazita, stalni inkvilini ne zamjenjuju maticu domaćina, već koegzistiraju s njom. Iskorištavaju resurse domaćina i uključuju se u različite oblike mimikrije da ih radnici domaćina ne otkriju.

Proizvođači robova specijalizirani su oblik društvenog parazitizma. Ovi mravi napadaju gnijezda drugih vrsta mrava, krađu kukuljice domaćina (Slika 9) ili jaja i odgajaju ih kao robove. Robovi radnici obavljaju različite zadatke, uključujući traženje hrane i brigu o potomstvu parazita, omogućujući parazitskoj koloniji da napreduje. Ovi oblici društvenih parazita u mravljim kolonijama pokazuju različite strategije i prilagodbe razvijene u prirodi za iskorištavanje društvenih struktura i resursa drugih vrsta mrava. Svaki tip društvenog parazita ima jedinstvene ekološke karakteristike i karakteristike ponašanja (Deslippe, 2010).



Slika 9. Radnici vrste mrava *Formica subintegra* vraćaju se s ukradenom kukuljicom porobljene vrste

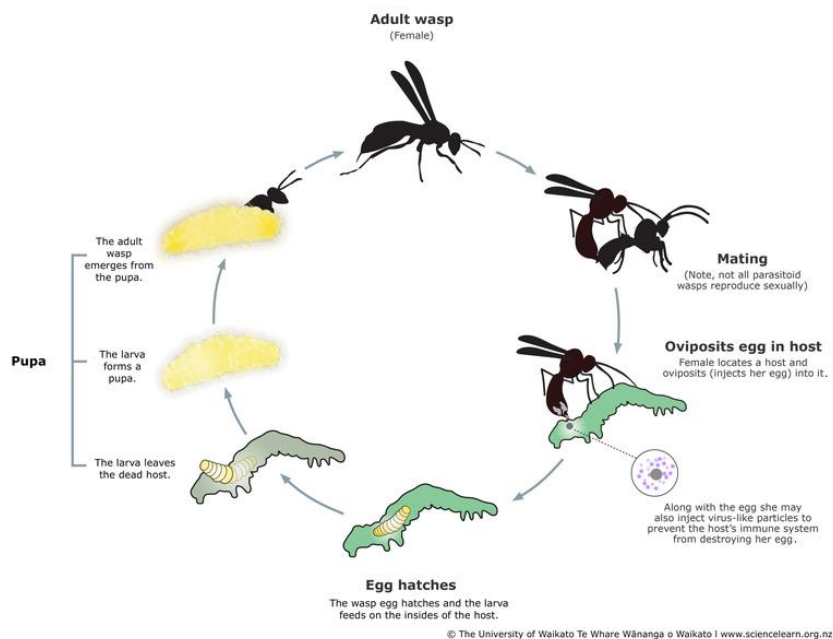
(https://www.nature.com/scitable/content/ne0000/ne0000/ne0000/ne0000/13317879/deslippe_figure3_ksm.jpg)

2.4.4. Hiperparazitoidi

Hiperparazitoidi su skupina organizama koji pokazuju jedinstvene interakcije unutar hranidbenih mreža. Primarni parazitoidi su kukci koji svoja jajašca polažu na ili unutar drugih kukaca, a njihove ličinke se razvijaju konzumiranjem domaćina te sudjeluju u regulaciji populacije domaćina. Hiperparazitoidi su kukci koji polažu svoja jaja na ili blizu primarnih parazitoidnih ličinki ili kukuljica. Kada se hiperparazitoidna jajašca izlegu, njihove se ličinke hrane primarnim parazitoidnim ličinkama (Slika 10). Hiperparazitoidi utječu na trofičke interakcije i populacijsku dinamiku unutar hranidbenih mreža. Njihove interakcije s primarnim parazitoidima, kukcima domaćinima i biljkama imaju utjecaj na kontrolu štetočina i stabilnost ekosustava. Proučavanje ovih odnosa značajno je za razumijevanje ekoloških procesa i razvoj strategije za upravljanje poljoprivrednim i prirodnim ekosustavima (Poelman, 2022).

Hiperparazitoidna osa, vrste *Lysibia nana* ima jedinstvenu reproduktivnu strategiju te polaže svoja jaja unutar kukuljica parazitoidnih osa koje pripadaju rodu *Cotesia*. Sposobni su locirati parazitoidne ličinke, iako su one neprimjetne dok se razvijaju unutar gusjenice. Kada parazitoid

napadne gusjenicu izaziva fiziološke promjene u gusjenici. Parazitizirane gusjenice, zauzvrat, izazivaju promjene u hlapljivim spojevima koje emitira biljka kojom se hrane. Mirisi koje ispuštaju biljke oštećene parazitiranim gusjenicama razlikuju se od onih oštećenih neparazitiranim gusjenicama. Hiperparazitoidi iskorištavaju razlike u mirisima biljaka za lociranje napadnutih biljaka. U trenutku izlaska ličinki parazitoida iz gusjenice i ispredanja svilene čahure hiperparazitoid polaže svoja jajašca na kukuljicu parazitoida. Ličinke hiperparazitoida se zatim razvijaju konzumiranjem tkiva kukuljice parazitoida (Poelman, 2022).



Slika 10. Životni ciklus hiperparazitoida

(<https://www.sciencelearn.org.nz/resources/2770-parasitoid-wasp-life-cycle>)

3. SAŽETAK

Različite vrste simbioza, kao mutualizam, komenzalizam i parazitizam, opisuju odnose između organizama. Mutualizam je koristan za oba partnera, komenzalizam donosi korist samo jednom partneru bez štete drugome, dok kod parazitizma jedan partner ima koristi na štetu drugoga. No, ova klasifikacija ne odražava uvijek stvarnu dinamiku simbiotskih odnosa jer granice između ovih kategorija nisu uvijek jasne. Simbioza ima ključnu ulogu u evoluciji i rasprostranjivanju vrsta. Na primjer, mitohondriji i kloroplasti predstavljaju potomke drevnih simbiotskih organizama koji su se naselili u drevnim prokariotskim stanicama domaćinima. Mutualizmi su važni za reprodukciju, opstanak biljaka i životinja te kruženje hranjivih tvari u ekosustavima. Razumijevanje mutualizama ima praktične primjene u biotehnologiji i proizvodnji biogoriva te pruža uvid u učinkovitu razgradnju lignoceluloze, važnu za obnovljivu energiju i održivost okoliša. Komenzalni odnosi omogućuju vrstama dijeljenje resursa bez konkurencije ili štete, potičući evolucijske prilagodbe i koevoluciju. S druge strane, paraziti imaju značajan utjecaj na ponašanje, sposobnost i populaciju domaćina, što može utjecati na ekološke mreže i oblikovanje zajednica organizama. Sve interakcije u parazitskim odnosima pružaju uvid u složene ekološke procese i adaptacije koje organizmi razvijaju za iskorištavanje drugih vrsta u prirodi. Razumijevanjem simbioze otkrivena je zamršena mreža odnosa koja upravlja životom na Zemlji.

4. LITERATURA

- Allen, M. F. (1991). *The Ecology of Mycorrhizae*. New York: Cambridge University Press.
- Araújo, A., Jansen, A. M., Bouchet, F., Reinhard, K., i Ferreira, L. F. (2003). Parasitism, the diversity of life, and paleoparasitology. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 98(suppl 1), 5–11.
- Bronstein, J. (2015). *Mutualism*. Oxford University Press, Oxford.
- Deslippe, R. (2010). Social Parasitism in Ants. *Nature Education Knowledge* 3(10):27.
- Douglas, A.E. (1994). *Symbiotic interactions*. Oxford University Press.
- Douglas, A.E. (1996). Microorganisms in symbiosis: adaptation and specialization. In *Evolution of Microbial Life*.
- Egerton, F. N. (2015). History of Ecological Sciences, Part 52: Symbiosis Studies. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 96(1), 80–139.
- Esch, G.W., Fernández J.C. (1993). *A Functional Biology of Parasitism*. Chapman & Hall.
- Ferrière, R., Gauduchon, M., Bronstein, J.L. (2007). Evolution and persistence of obligate mutualists and exploiters: competition for partners and evolutionary immunization. *Ecol Lett*.
- Hogan, C. (ed.) (2012). Commensalism. On-Line URL: <http://www.eoearth.org/view/article/171918> (Pristupljeno: 13.9.2023.)
- Holland J.N., Bronstein J.L. (2008). Mutualism. U: Jørgensen, E., Fath, B.D. (ur.) *Encyclopedia of Ecology*, Academic Press, str. 2485-2491.
- Houck, M. A., O'Connor, B. M. (1991). Ecological and Evolutionary Significance of Phoresy in the Astigmata. *Annual Review of Entomology*, 36(1), 611–636.
- Kudo, T. (2009). Termite-microbe symbiotic system and its efficient degradation of lignocellulose. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 73(12).
- Leung, T. L. F., R. Poulin. (2008). Parasitism, commensalism, and mutualism: exploring the many shades of symbioses. *Vie et Milieu / Life & Environment*.

- Lewis, D.H. (1985). Symbiosis and mutualism: crisp concepts and soggy semantics. In *Biology of mutualism*, Boucher DH eds, Oxford University Press.
- Liddell, H. G., Jones, H. S., Scott, R. (2006). In *A greek-english lexicon*. Clarendon Press
- Mathis, K. A., Bronstein, J. L. (2020). Our Current Understanding of Commensalism. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51(1), 167–189.
- Moran, N.A. (2006). Symbiosis, *Current Biology*.
- Paracer, S., Ahmadjian, V. (2000). *Symbiosis: An Introduction to Biological Associations*. Oxford University Press.
- Poelman, E. H., Cusumano, A., i de Boer, J. G. (2022). The Ecology of Hyperparasitoids. In *Annual Review of Entomology (Vol. 67)*.
- Poreau, B. (2014). L’histoire du commensalisme: une histoire contemporaine de la microbiologie. *Hist. Sci. Méd.* 48:61–68.
- Prescott L.M., Harley J.P., Klein D.A. (1996.) *Microbiology*. Third Edition. Wm. C. Brown.
- Preston, D. i Johnson, P. (2010). Ecological Consequences of Parasitism. *Nature Education*.
- Robinson, S. K., Rothstein, S. I., i Peer, B. D. (2013). Nest Parasitism. In *Encyclopedia of Biodiversity (pp. 501–509)*. Elsevier.
- Ruehle, J. L., Marx, D. H. (1979). Fiber, food, fuel, and fungal symbionts. *Science* 206:419- 422.
- Shindala, A., Bungay, H. R., Krieg, N. R., Culbert, K. (1965). Mixed-Culture Interactions I. Commensalism of *Proteus vulgaris* with *Saccharomyces cerevisiae* in Continuous Culture. *Journal of Bacteriology*, 89(3), 693–696.
- Simms, E. L. (2013). Plant-Animal Interactions. In *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition*.
- Smith, S. E., Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press.
- Starr, M.P. (1975). A generalized scheme for classifying organismic associations. *Symp Soc Exp Biol*.

Varma, A., Hock, B. (1995). *Mycorrhiza: Structure, Function, Molecular Biology and Biotechnology*. New York: Springer-Verlag.

Veiga, J. P. (2016). Commensalism, Amensalism, and Synnecrosis. In *Encyclopedia of Evolutionary Biology* (pp. 322–328). Elsevier.

Zotz, G., Hietz, P. (2001). The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany*, 52(364), 2067–2078.