

Korisne asocijacije kukaca i mikroorganizama

Spajić, Tina

Undergraduate thesis / Završni rad

2024

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Agriculture / Sveučilište u Zagrebu, Agronomski fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:204:105563>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2025-01-27**



Repository / Repozitorij:

[Repository Faculty of Agriculture University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
AGRONOMSKI FAKULTET

Korisne asocijacije kukaca i mikroorganizama

ZAVRŠNI RAD

Tina Spajić

Zagreb, rujan 2024.

**SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
AGRONOMSKI FAKULTET**

Preddiplomski studij:
Fitomedicina

Korisne asocijacije kukaca i mikroorganizama

ZAVRŠNI RAD

Tina Spajić

Mentor: Doc.dr.sc. Ivana Rajnović

Zagreb, rujan 2024.

**SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
AGRONOMSKI FAKULTET**

**IZJAVA STUDENTA
O AKADEMSKOJ ČESTITOSTI**

Ja, **Tina Spajić**, JMBAG **0178127413**, izjavljujem da sam samostalno izradila završni rad pod naslovom:

Korisne asocijacije kukaca i mikroorganizama

Svojim potpisom jamčim:

- da sam jedina autorica/jedini autor ovoga završnog rada;
- da su svi korišteni izvori literature, kako objavljeni tako i neobjavljeni, adekvatno citirani ili parafrazirani, te popisani u literaturi na kraju rada;
- da ovaj završni rad ne sadrži dijelove radova predanih na Agronomskom fakultetu ili drugim ustanovama visokog obrazovanja radi završetka sveučilišnog ili stručnog studija;
- da je elektronička verzija ovoga završnog rada identična tiskanoj koju je odobrio mentor;
- da sam upoznata/upoznat s odredbama Etičkog kodeksa Sveučilišta u Zagrebu (Čl. 19).

U Zagrebu, dana _____

Potpis studenta / studentice

**SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
AGRONOMSKI FAKULTET**

**IZVJEŠĆE
O OCJENI I OBRANI ZAVRŠNOG RADA**

Završni rad studentice **Tina Spajić**, JMBAG 0178127413, naslova

Korisne asocijacije kukaca i mikroorganizama

mentor je ocijenio ocjenom _____.

Završni rad obranjen je dana _____ pred povjerenstvom koje je prezentaciju ocijenilo ocjenom _____, te je student/ica postigao/la ukupnu ocjenu¹ _____.

Povjerenstvo:

potpisi:

1. Doc.dr.sc. Ivana Rajnović mentor

2. _____ član

3. _____ član

¹ Ocjenu završnog rada čine ocjena rada koju daje mentor (2/3 ocjene) i prosječna ocjena prezentacije koju daju članovi povjerenstva (1/3 ocjene).

Sadržaj

1.	Uvod.....	1
1.1	Cilj rada.....	1
2.	Uloga građe kukaca u stvaranju asocijativnih odnosa	2
2.1.	Kožni sustav.....	2
2.2.	Probavni sustav	3
2.3.	Cirkulacijski sustav.....	4
2.4.	Olfaktorni sustav	6
3.	Raznolikost asocijacija kukaca i mikroorganizama.....	8
3.1.	Taksonomska raznolikost	8
3.2.	Ektosimbioze	9
3.3.	Endosimbioze	10
3.3.1.	Endosimbiotski odnosi i prijenos mikroorganizama.....	10
4.	Utjecaj mikroorganizama na fenotip kukaca	13
4.1.	Sinteza esencijalnih hranjiva	13
4.2.	Zaštita od štetnika	14
5.	Asocijacije u olfaktornom sustava kukaca	16
5.1.	Učinak hlapljivih tvari gljiva na ponašanje kukaca.....	17
5.2.	Učinak hlapljivih tvari bakterija na ponašanje kukaca.....	17
5.3.	Učinak hlapljivih tvari virusa na ponašanje kukaca	18
6.	Alati u istraživanju interakcija između kukaca i mikroorganizama	19
6.1.	„Meta-omik“ metode.....	19
6.2.	Uloga mikroRNA molekula u asocijacijama kukaca i mikroorganizama	19
7.	Uloga biopesticida u integriranoj zaštiti protiv štetnika	21
7.1.	Biopesticidi dobiveni iz bakterija.....	21

7.2.	Biopesticidi dobiveni iz gljiva.....	22
7.3.	Biopesticidi dobiveni iz virusa	23
8.	Zaključak.....	25
9.	Popis literature	26
	Životopis.....	29

Sažetak

Završnog rada studenta/ice **Tina Spajić**, naslova

Korisne asocijacije kukaca i mikroorganizama

Korisne asocijacije kukaca i mikroorganizama širok su i kompleksan pojam odnosa i u novije vrijeme predmet su mnogih istraživanja. Zbog brojnosti i raznolikosti obje skupine organizama, njihovi odnosi su vrlo složeni i značajni u ekološkom i ekonomskom pogledu. Kroz brojna istraživanja dokazan je utjecaj ovih asocijacija na biljni i životinjski svijet, ljudsko zdravlje i gospodarstvo, te posebno na sektor poljoprivrede. Osim obostrane koristi, pozitivnog učinka i uzajamnog pomaganja, neke od stvorenih asocijacija mogu biti i štetne, djelovati ograničavajuće ili letalno. Ovaj rad daje pregled dosadašnjih spoznaja o raznolikosti i funkcijama takvih asocijacija, učinku specifičnih tvari mikroorganizama (bakterija, gljiva i virusa) na domaćine (kukce), te suvremenim metodama koje se koriste za njihovo proučavanje. Kroz prikupljanje relevantne literature daje se i uvid u nove strategije za kontrolu štetnih kukaca.

Ključne riječi: asocijativan odnos, simbioza, kukci, mikroorganizmi

Summary

Of the final work – student **Tina Spajić**, entitled

Beneficial associations of insects and microorganisms

Beneficial associations between insects and microorganisms are a broad and complex concept of relationships that have recently become the subject of many studies. Due to the abundance and diversity of both groups of organisms, their interactions are very intricate and significant from ecological and economic perspective. Numerous studies have proven the impact of these associations on plant and animal life, human health, and the economy, especially in the agricultural sector. Besides mutual benefits, positive effects, and mutual support, some of those associations can also be harmful, limiting, or lethal. This final work provides an overview of current knowledge about the diversity and functions of such associations, the effects of specific substances produced by microorganisms (bacteria, fungi, and viruses) on hosts (insects), and modern methods used for their study. By reviewing relevant literature, it also offers insights into new strategies for controlling harmful insects.

Keywords: beneficial associations, symbiosis, insects, microorganisms

1. Uvod

Kukci i mikroorganizmi predstavljaju najbrojnije skupine skupina organizama na Zemlji, a njihov je zajednički odnos od velikog značaja za razne ekosustave. Takve su asocijacije odavno poznate i vrlo složene za proučavanje, a ključne su za održavanje ekološke ravnoteže i bioraznolikosti. Zbog velike brojnosti i rasprostranjenosti, kukci pripadaju među važnije članove životnih zajednica, a općepoznata je i široka sveprisutnost mikroorganizama. U kontekstu ovog rada, pojam mikroorganizmi odnosi se na bakterije, viruse i gljive.

Prema Hosokawa i Fukatsu (2020), neke su vrste simbioza parazitske s negativnim učincima na domaćina, neke su komenzalističke bez vidljivih učinaka na domaćina, a druge su uzajamne s korisnim učincima (mutualizam ili simbioza u užem smislu). Kada je riječ o korisnim asocijacijama, kroz takve interakcije, organizmi ostvaruju različite prednosti, a neke od njih su zaštita, poboljšana ishrana i reprodukcija (Malacrino, 2018). Takva vrsta simbioze omogućava kukcima prilagodbu različitim ekološkim nišama i pomoć u ekstremnim uvjetima. Između ostalog, mikroorganizmi pomažu kukcima u obradi hrane, sintezi esencijalnih hranjivih tvari i zaštiti od bolesti. S druge strane, mikroorganizmi dobivaju sklonište, odnosno domaćina, koji je ujedno izvor hrane (Malacrino, 2018). Korisne asocijacije obuhvaćaju širok spektar interakcija koje uvelike mogu utjecati na preživljavanje i evoluciju spomenutih organizama. Općenito gledajući, asocijacije između kukaca i mikroorganizama posebne su vrste interakcija iz dva razloga. Prema Douglas (2022), prvi razlog je velika raznolikost oblika i funkcija asocijacija, a drugi se odnosi na značaju za ljudski rod. Neki su kukci uz djelovanje mikroorganizama štetnici i vektori virusa od poljoprivrednog, medicinskog i veterinarskog značaja, dok su drugi vrijedni za ljude, primjerice, kao oprašivači. Razumijevanje ovih interakcija može dovesti do inovativnih rješenja u kontroli štetnika i pružiti uvid u neke od fundamentalnih bioloških procesa te omogućiti primjenu u industriji, medicini i poljoprivredi.

1.1. Cilj rada

Cilj ovog rada je istražiti različite aspekte korisnih asocijacija između kukaca i mikroorganizama, s posebnim naglaskom na simbiotske odnose koji su definirani kao ektosimbioze i endosimbioze. Također, cilj je pružiti pregled plana građe kukaca, razraditi pitanje o tome kakav je domaćin prigodan za ulazak u simbiotski odnos te kako kukci kontroliraju i biraju svog mikrobnog simbionta ili simbionta njih. Rad je baziran na analiziranju i pregledu zadanih literatura, koje uključuju znanstvene radove, znanstvene članke i knjige koje su dostupne u elektronskim bazama podataka. Rad će obuhvatiti pregled trenutnih saznanja i identifikaciju ključnih primjera i analiza koje su od ekološkog i ekonomskog značaja te zaključno mogu dati uvid u potencijalne nove strategije za kontrolu štetnih kukaca u poljoprivredi.

2. Uloga građe kukaca u stvaranju asocijativnih odnosa

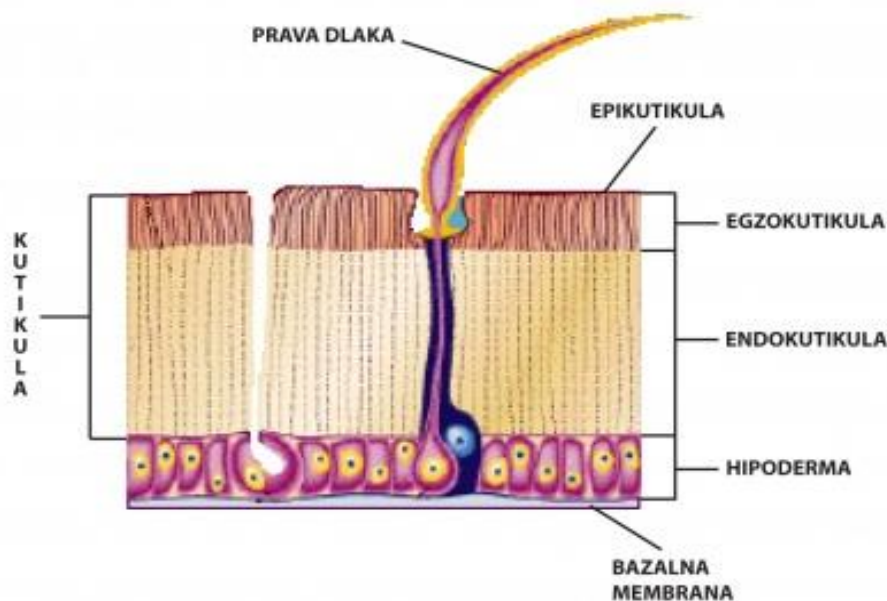
Prema nekim autorima, danas je opisno oko milijun vrsta kukaca, a smatra se da po brojnosti zauzimaju 3/5 životinjskog svijeta na Zemlji. Najbrojnija su skupina životinja, žive u svim biotopima gdje god postoji mogućnost za razvijanjem pa se zbog toga, u okviru životinjskog carstva, smatra da su organizmi s najvećim akcijskim radijusom (Oštrec i Gotlin Čuljak, 2005). Prema autoricama, najbrojnija skupina od njih su kornjaši (Coleoptera), leptiri (Lepidoptera) i dvokrilci (Diptera). Brojni molekularni i morfološki nalazi upućuju na to da su kukci monofiletička skupina organizama koja se sastoji od 28 redova podijeljenih unutar 5 podrazreda. Razni aspekti u biologiji kukaca uvjetovani su njihovom građom (Douglas, 2022). Tijelo kukaca bilateralno je simetrično i kolutičavo. Na odraslim jedinkama razlikuju se tri segmenta, tj. tri dijela: glava (*caput*), prsa (*thorax*) i zadak (*abdomen*). Prema istom autoru, takva građa tijela dopušta kukcima brzo i kontrolirano kretanje, a male dimenzije u izgledu povezane su sa visokom stopom reprodukcije. U svojem razvoju, kukci prolaze kroz dva osnovna tipa preobrazbe ili metamorfoze, a to su heterometabolija (nepotpuna preobrazba) i holometabolija (potpuna preobrazba).

Dok se kukci smatraju ustaljenom i filogenetski prihvaćenom kategorijom, pojam mikroorganizama donekle je neformalan naziv i u slobodnom se govoru odnosi na organizme koji nisu vidljivi ljudskim okom. Kako je već prije spomenuto, u ovome se radu tim pojmom referira na bakterije, viruse i gljive, premda je za gljive i viruse još uvijek nedovoljno razjašnjenja polemika oko toga jesu li ili nisu mikroorganizmi. S gledišta koristi, odnosno štetnosti, ove tri vrste (mikro)organizama imaju najveći utjecaj u asocijativnom odnosu s kukcima, koji posljedično djeluje u zaštiti bilja i ljudi.

2.1. Kožni sustav

Kožni sustav kukaca jedan je od važnijih čimbenika kojima se uspješno ili manje uspješno uspostavljaju odnosi s mikroorganizmima. Gotovo cijelo njihovo tijelo obavijeno je kožom koja obavlja više funkcija. Jedna od tih funkcija jest zaštita, bilo od mehaničkih ozljeda ili prodiranja štetnih infektivnih i kemijskih tvari. Također, koža sprječava gubitak tekućine iz tijela te djeluje kao obrana od prodiranja prevelike količine ultraljubičastog zračenja (Oštrec i Gotlin Čuljak, 2005).

Na poprečnom presjeku kože, razlikuju se tri sloja: kutikula (*cuticula*), epiderma (*epidermis*) i bazalna membrana (*membrana basilaris*).



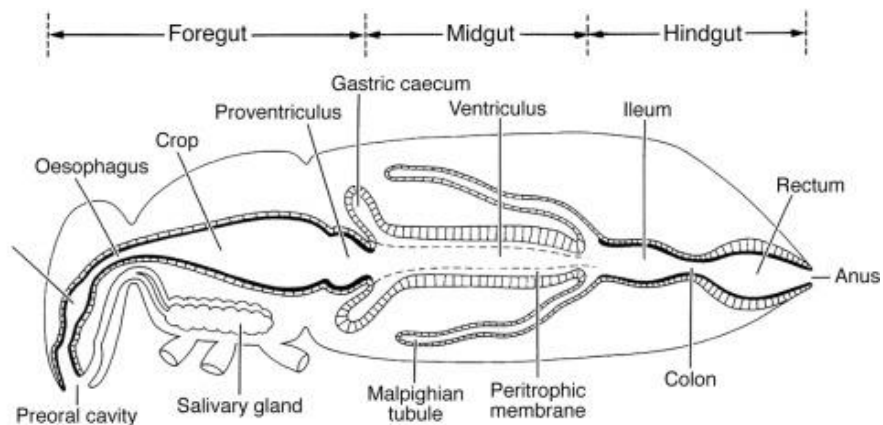
Slika 2.1.1. Građa kožnog sustava kukaca

Izvor: <https://blog.dnevnik.hr/apikultura/oznaka/koni-skelet>

Poznavanje strukture kože kukaca je od praktične važnosti, jer je koža jedan od mogućih puteva prodora kako mikroorganizama, tako i insekticida. Općenito govoreći, za mikroorganizme kutikula je nenastanjivi dio kože. Zbog svoje čvrste građe i zaštitne funkcije, mikroorganizmi nemaju dobre uvjete za nastanjivanje, a ako se neki odnosi uspiju uspostaviti, oni su prolazni jer većina kukaca odbacuje kutikulu kako bi prošli kroz proces presvlačenja. Ipak, prema Douglas (2022), postoje posebne kutikularne strukture koje specijalizirano funkcioniraju u skladištenju i transportu mikroba, točnije nekih bakterija i gljiva. Takve strukture nazivaju se *mycangium*, a mogu varirati od jednostavnih udubina na površini kutikule, do anatomski složenih invaginacija s uskim otvorom prema van koji je omeđen zaštitnim nastavcima. Navedene su strukture najopsežnije proučavane kod ambrozijskih kornjaša (red Coleoptera), gdje su strukture evoluirale više puta (Douglas, 2022).

2.2. Probavni sustav

Sljedeći je probavni ili digestivni sustav. Kod kukaca, kao i kod većine životinja, glavna i osnovna zadaća jest usvajanje i probavljanje hranjivih tvari. Iako se kukci dosta razlikuju po načinu i preferencijama ishrane, svi ipak dijele zajednički „plan“ probave, a on se sastoji od prednjeg, srednjeg i stražnjeg crijeva. Hrana se unosi kroz usni otvor i dijelovima prednjeg crijeva, a u srednjem i stražnjem dijelu se vrši probava i resorpcija hranjivih tvari (Oštrec i Gotlin Čuljak, 2005). Dakle, sama ishrana započinje već u traženju i izboru hrane, a u tom procesu veliku važnost imaju kemijski i svjetlosni podražaji te olfaktorni sustav kukaca.



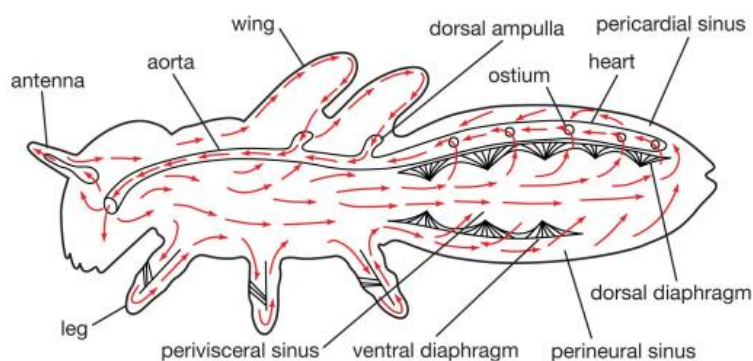
Slika 2.2.1. Građa probavnog sustava kukaca

Izvor: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B9780128212653000165>

Kod većine vrsta kukaca, stražnje je crijevo područje crijeva koje ima najveću gustoću i najpovoljnije uvjete za nastanak mikrobnih zajednica. Razlog tomu je što u tom dijelu crijeva općenito vladaju povoljni pH i redoks uvjeti. Dodatno, posebna struktura Malpigijevih cjevčica, koje su nastale izvratom stražnjeg crijeva, osiguravaju hranjive tvari i prikladan ionski sastav za rast mikroba. Međutim, važan čimbenik koji ograničava postojanost mikroorganizama u takvom mediju jest peristaltika crijeva, zbog koje u dosta slučajeva dolazi do njihovog gubitka, odnosno izbacivanja iz organizma. Postoje, međutim, tzv. „crijevni džepovi“ koji su prisutni kod nekih kukaca, u kojima mikroorganizmi nađu sklonište, kako ne bi bili odstranjeni uslijed procesa probave (Douglas, 2022). Takav je slučaj zabilježen kod nekih vrsta iz reda kornjaša (Coleoptera), dvokrilaca (Diptera) te pravokrilaca (Orthoptera).

2.3. Cirkulacijski sustav

Nadalje, optjecajni ili cirkulacijski sustav kukaca također je jedan od značajnih dijelova u kojima je moguća uspostava asocijacije s mikroorganizmima. Leđna žila je glavni dio sustava, a na njoj se razlikuje prednji uži dio (aorta), te širi stražnji dio, odnosno srce. Unutarnji su organi kukaca okupani hemolimfom koja je glavna izvanstanična tekućina. Međutim, hemolimfa se od krvi razlikuje po tome što se ne nalazi unutar zatvorenih mreža krvnih žila i ne prenosi kisik koji je potreban za aerobno disanje. Tok hemolimfe prolazi kroz prednji otvor aorte te se izliva u krvne zatone i tjelesnu šupljinu. Zbog takvog kruženja, kukci imaju otvoren cirkulacijski sustav (Oštrec i Gotlin Čuljak, 2005).

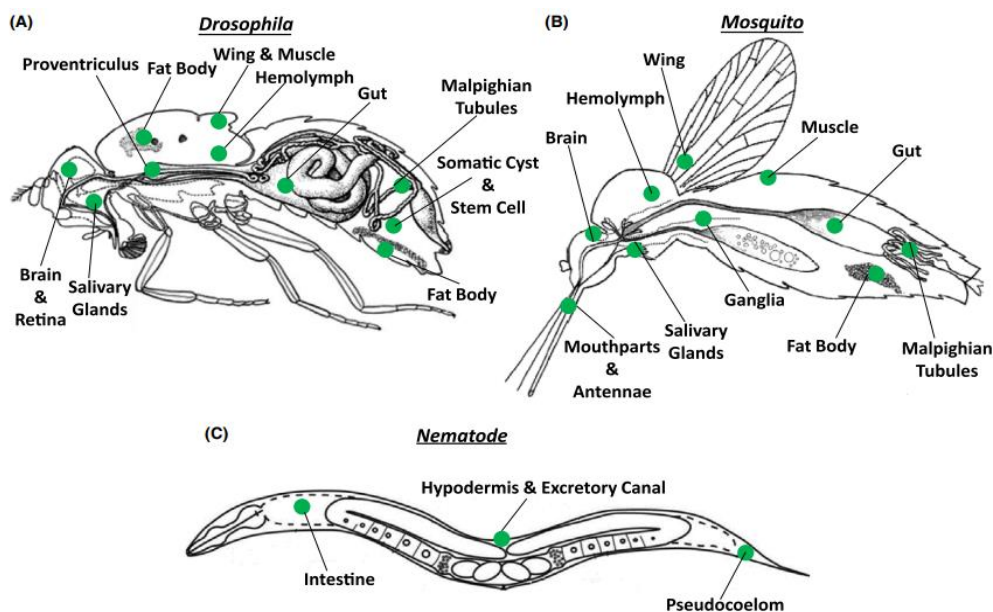


Slika 2.3.1. Cirkulacijski sustav kukaca

Izvor: <https://www.britannica.com/animal/insect/Circulatory-system>

Prema Douglas (2022), hemolimfa je izvrstan medij za rast mikroorganizama. Ima uravnotežen ionski sastav, gotovo neutralan pH te obiluje šećerima, među kojima obično dominira disaharid trehaloza. Osim šećera, hemolimfa sadrži brojne aminokiseline i druge hranjive tvari. Postoje, naprotiv, i druge karakteristike hemolimfe koje predstavljaju prepreku mikroboj kolonizaciji. U prvome redu, to je imunološki sustav koji djeluje kao obrana i zaštita, uništavajući i otklanjajući mikroorganizme. Usprkos tomu, postoje određeni slučajevi u kojima su mikroorganizmi uspjeli ostati nastanjeni među hemolimfom. U Douglas (2022), navode se primjeri bakterije *Spiroplasma sp.*, koja štiti *Drosophila neotestacea*, svog domaćina, od parazitskih nematoda. Drugi je primjer također bakterija, *Hamiltonella defensa*, koja štiti domaćina *Acyrtosiphon pisum* od parazitskih osica.

Uz to, stanice kukaca dosta su slične hemolimfi jer također predstavljaju stanište bogato hranjivim tvarima. Međutim, ta su staništa snažno zaštićena te koloniziraju relativno mali broj mikroba. Prema Douglas (2022.), neki od tih mikroba su bakterije roda *Wolbachia*, za koju se procjenjuje da inficira 40-60 % vrsta kukaca te može kolonizirati različite tipove stanica kukaca. Jedne od takvih stanica uključuju i oocite u jajniku ženki. Prema Pietri i sur. (2016), sposobnost da *Wolbachia* kolonizira somatska tkiva iz hemolimfe, dokazana je kod obične stjenice *Cimex lectularius*, gdje je bakterija pronađena i time dokazano njeno kretanje izvan krvožilnog sustava. Osim spomenute vrste *C. lectularius*, bakterija inficira i neke *Drosophila sp.* (muhe), komarce i filarijske nematode. Provedena istraživanja nalažu da se *Wolbachia* prenosi pretežito majčinskom linijom, a do uspostave infekcije dolazi na različitim mjestima unutar tkiva. Uočeno je kako bakterija mijenja ponašanje kukca, obrasce i preferencije hranjenja, što ukazuje na njene različite učinke na fiziologiju i ponašanje svoga domaćina. (Pietri i sur., 2016).

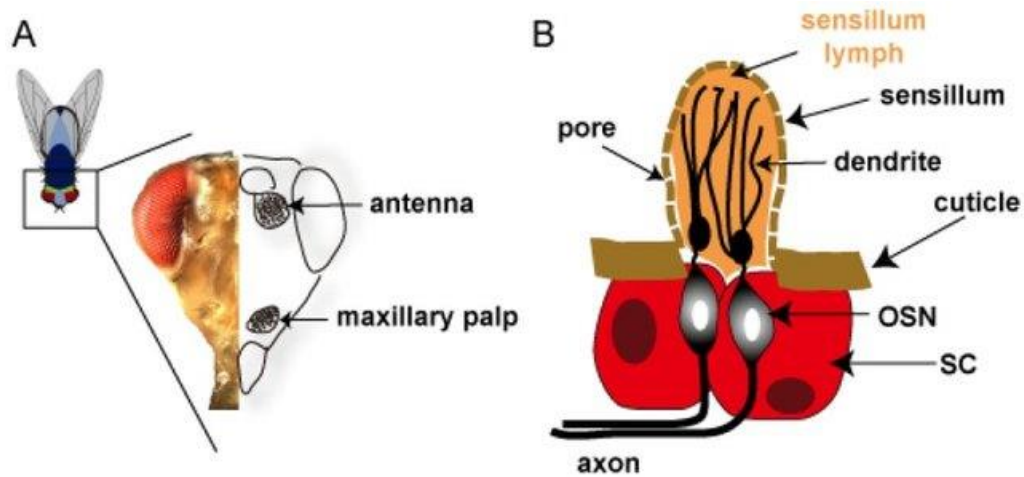


Slika 2.3.2. Rasprostranjenost bakterije *Wolbachia* u somatskim tkivima (A) muhe, (B) komarca, (C) nematoda označeno zelenom bojom

Izvor: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1002/mbo3.390>

2.4. Olfaktorni sustav

Olfaktorni sustav ima bitnu ulogu u različitim aspektima života kukaca, uključujući odabir staništa, pristup hrani, izbjegavanje predatora, međusobnoj komunikaciji s drugim jedinkama te razmnožavanju (Ai i sur., 2022). Procesi koji dovode do funkcionalnosti olfaktornog sustava uključuju integraciju višestrukih signala iz okoliša te unutarnjih fizioloških stanja. Svaki osjetni organ građen je od osjetnih stanica koje su povezane s vanjskim svijetom osjetnim dlačicama, četinama ili osjetnim čunjićima (Oštrec i Gotlin Čuljak, 2005). Kod većine kukaca, osjetila za miris smještena su na člancima ticala, a tek kod nekih mogu biti smješteni na člancima donjih čeljusti i donje usne. Molekule mirisa prodiru u olfaktorni sustav, tvoreći komplekse s proteinima koji vežu mirise te pokreću promjene dajući signale koji putuju do središnjeg živčanog sustava (Ai i sur. 2022). Isti autori opisuju kako je složena mreža neurona u olfaktornom sustavu kukaca, odgovorna za primanje i obradu različitih oblika olfaktornih podražaja kroz periferne i središnje živčane sustave, u konačnici regulirajući kritična ponašanja kao što su kretanje, hranjenje, komunikacija, reprodukcija i odabir domaćina ili plijena. Kada je riječ o asocijacijama s mikroorganizmima, hlapljive tvari koje mikroorganizmi proizvode, mogu uvelike utjecati na kukca domaćina, regulirajući njihove „mirisne preferencije“. Takve hlapljive tvari, koje proizvode i otpuštaju neki organizmi i njima utječu na fiziologiju i ponašanje drugih organizama nazivamo semiokemikalije. Spojevi su to nastali različitom kombinacijom molekula na bazi ugljika u plinovitom stanju.



Slika 2.4.1. Olfaktorni sustav kukaca

Izvor:

https://www.researchgate.net/publication/26547584_First_Contact_to_Odors_Our_Current_Knowledge_about_Odorant_Receptor

Razumijevanje utjecaja mikroorganizama na olfaktorni sustav kukaca može pomoći u razvoju ekološki prihvatljivih mjera kontrole, smanjujući potrebu za kemijskim pesticidima.

3. Raznolikost asocijacija kukaca i mikroorganizama

Većina asocijacija mikroorganizama povezanih s kukcima nalazi se na kutikuli, crijevima, hemolimfi ili unutarstaničnom mediju domaćina, tj. kukca. Osnova za razumijevanje odnosa između kukaca i korisnih mikroorganizama jest u činjenici da svi organizmi žive u antagonističnom svijetu. To znači da se organizmi susreću sa nepovoljnim uvjetima za rast, razvoj, ishranu i razmnožavanje. Neki od utjecajnijih čimbenika su ekstremne temperature, nepovoljan pH, kvaliteta vode, (ne)dostupnost hranjivih tvari te negativne biotičke interakcije. Negativne biotičke reakcije uključuju kompeticiju, predatorstvo i parazitizam. Stoga je, za brojne organizme, asocijativan odnos način udruživanja koji može poboljšati negativna stanja, olakšati ili otkloniti negativne učinke, pružiti zaštitu od antagonističkih interakcija ili poboljšati učinak u istim. Asocijacije kukaca s korisnim mikroorganizmima proučavaju se u kontekstu simbioze — bliskog i često dugotrajnog odnosa dvaju organizama različitih vrsta, zbog obostrane koristi.

Prema Douglas (2022), kukci su vrlo različiti u svome povezivanju s mikroorganizmima. Neki su kukci domaćini samo jednoj ili više vrsta mikroorganizama, a drugi su sklonište složenih zajednica, koje se sastoje od široke raznolikosti bakterija i eukariotskih mikroorganizama. Također, raznolikost se očituje i u vremenu i mjestu pojavljivanja, odnosno uspostave simbioze. Neki mikroorganizmi prisutni su u svim jedinkama vrste kukaca, drugi se mikroorganizmi pojavljuju u samo nekom dijelu populacije ili se mogu otkriti tek povremeno u životnom vijeku jedinke kukca. Također, učestalost i sastav zajednica mikroorganizama koji se povezuju s kukcima, varira ovisno o prehranbenim navikama, staništu, razvojnom stadiju pa i ponašanju kukca domaćina. Prema Douglas (2022), postoje ipak određeni opći obrasci koji mogu biti uočeni.

3.1. Taksonomska raznolikost

Različite skupine kukaca nose na sebi i različite skupine mikroorganizama sa specifično sklopljenim asocijacijama. Svaki od sklopljenih odnosa donosi određenu korist kako za kukca kao domaćina tako i za naseljene mikroorganizme. Taj simbiotski odnos ima najveću važnost u prehrani kukca, kao i u obrani od prirodnih neprijatelja, uključujući i čovjeka. Prema Douglas (2015), mikroorganizmi pomažu u detoksikaciji biljnih alelokemikalija i insekticida, doprinoseći prilagodbi i preživljavanju kukaca u izazovnim okruženjima. Primjerice, simbiotske bakterije mogu pomoći kod razvoja rezistentnosti na određeni tip insekticida i pomoći u razgradnji tih toksičnih spojeva u prehrani kukca. Nadalje, kada je riječ o prehranbenim navikama, kukci koji su biljojedi i u svojoj prehrani unose hranu bogatu vlaknima, većinom imaju velike i taksonomski različite mikrobne zajednice, dok su predatorske vrste u tom smislu dosta siromašnije. Što se tiče razvojnog stadija, uočeno je da se kod brojnih holometabolnih kukaca, dakle onih s potpunom preobrazbom, mikrobiološke

asocijacije mijenjaju te variraju zajedno s načinom ponašanja. Primjerice, kukci koji agregiraju u životnoj zajednici, imaju tendenciju za uspostavljanjem nižih mikrobnih zajednica.

Što se tiče mikroorganizama, prema Douglas (2015), među kukcima su najčešće zatupljene bakterije iz koljena Actinobacteria, Bacteroidetes, Firmicutes i Proteobacteria. Od gljiva, to su Clavicipitaceae, Saccharomycetes i dr., iz koljena Ascomycota. Od virusa Baculovirusi porodice Baculoviridae, posebno NPV (nukleopoliedrovirusi). Dakako, važnost se virusa posebno očituje u velikom broju kukaca koji mogu biti domaćini, odnosno vektori onim virusima koji čine poljoprivredne štete, te indirektno vrše zarazu i širenje bolesti na mnogobrojnim usjevima.

Općenito, asocijacije sklopljene na kutikuli i izvan kukca smatraju se otvorenima, dok su unutarstanične uglavnom zatvorene. Stoga se mogu otvorene mogu smatrati ektosimbiozama, a one zatvorene, unutarstanične kao endosimbioze.

3.2. Ektosimbioze

Ektosimbiotski mikroorganizmi važni su za biologiju brojnih kukaca, jer su izvor hranjivih tvari, pružaju zaštitu od patogena, predatora i nepovoljnih abiotičkih uvjeta. U određenoj se mjeri smatra da kukci rutinski stupaju u kontakt s mikroorganizmima u vanjskom okruženju, putem zraka ili vode koji su povezani sa staništem kukca. Na taj način, tvore asocijacije koje se mogu nazivati ektosimbiotskim. Većina kukaca koji stupaju o odnos ektosimbioze, žive u skupinama, što znači da imaju određeno i zaštićeno mjesto za potomstvo. Takve osobine, koje pružaju povoljne uvjete kukcima, ujedno pogoduju ponovljenim interakcijama s istim mikroorganizmima. Domaćini ovakvih interakcija pokazuju složene morfološke, bihevioralne i fiziološke prilagodbe kako bi održali ektosimbiotski odnos unutar skupine i nastavili isti prijenos mikrobnih partnera na potomstvo. Navedene prilagodbe najopsežnije su proučavane kod socijalnih kukaca, s izraženom podjelom rada, a to su neki mravi iz porodice Formicidae (red Hymenoptera) i termiti iz porodice Termitidae, potporodica Macrotermitinae (red Blattodea). Navedeni kukci „uzgajaju“ ektosimbiotske gljive u velikim i složenim gnijezdima. Nekoliko skupina kukaca iz reda kornjaša (Coleoptera), također je povezano s ektosimbiotskim gljivama koje osiguravaju prehranu ili nude zaštitu kukcima. Jedan od primjera je vrsta *Doubledaya bucculenta*, kornjaš iz porodice Erotylidae, koji je endem Japana. U Douglas (2022), navedeno je da odrasla ženka polaže jaja u šupljine internodija biljke bambusa, a zatim inokulira vrstom gljive *Wickerhamomyces anomalus* (koljeno Ascomycota). Gljiva se zatim razmnožava i oblaže zid šupljine, služeći kao izvor hrane za ličinke, a ako je uskraćen pristup ishranjivanju, ličinke umiru.

U ishrani kornjaša, na sličan je način uključena još jedna gljiva, *Yarrowia sp.* (koljeno Ascomycota), koja također osigurava izvor hrane za ličinke iz potporodice Nicrophorinae. U Douglas (2022), opisano je da kukci koriste nedavno uginule jedinice za odlaganje jaja, gdje se spomenta gljiva *Yarrowia sp.*, zajedno s nekim bakterijama, razmnožava tvoreći biofilm te na taj način ispunjava šupljinu i osigurava ličinkama izvor hrane.

3.3. Endosimbioze

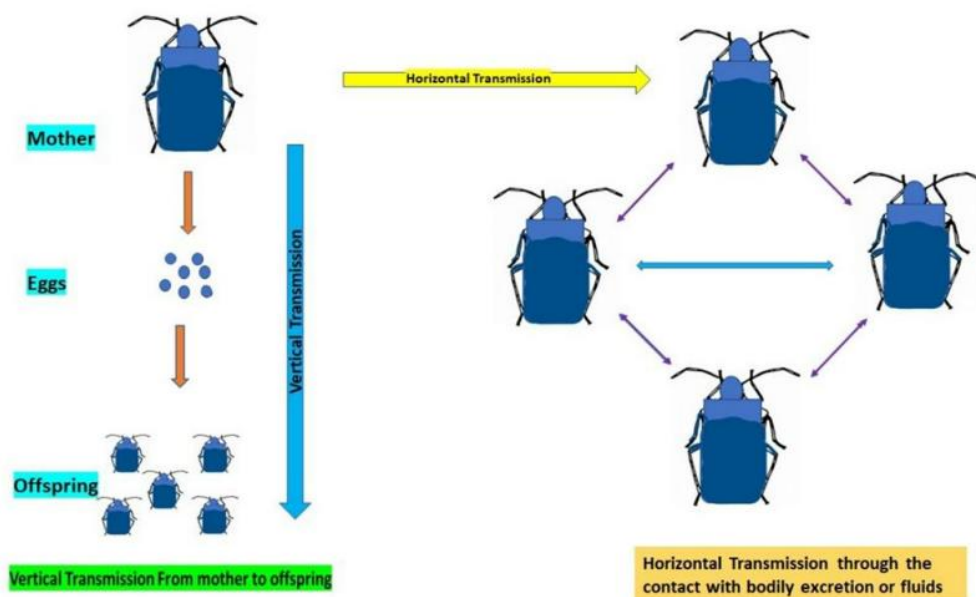
Utroba kukaca tipično je stanište za mikrobnu kolonizaciju bakterijskih vrsta kojima kukci ostvaruju određene prednosti (Mondal i sur. 2023). Stoga se uspostavljanje odnosa koji se odvijaju u unutrašnjosti tijela domaćina mogu nazvati endosimbiozama. Takozvani crijevni mikrobi nalaze se unutar probavnog trakta kukaca i pomažu kukcima u probavi hrane, razgradnji fitotoksina i detoksikaciji pesticida. Zbog različitih mehanizama razgradnje, mikrobi u crijevima koriste razne metaboličke puteve i enzime za razgradnju pesticida (Mondal i sur., 2023).

Također, prema Mondalu i sur. (2023), različiti oblici i kemijska svojstva probavnog trakta kukaca imaju značajan utjecaj na strukturu i sastav mikrobnih populacija. Zbog različite građe kukaca i različitog kemijskog sastava unutar probavnog trakta, razlikuje se i broj i vrsta asocijativnih zajednica.

3.3.1. Endosimbiotski odnosi i prijenos mikroorganizama

Mikroorganizmi se mogu kontaktno prenijeti s jednog kukca na drugog, putem tjelesnih tekućina ili izmeta. Prema Mondalu i sur. (2023), takav prijenos definira se kao horizontalni, dok se prijenos s roditelja na potomstvo smatra vertikalnim. Horizontalni prijenos je onaj u kome se kukci oslanjaju na simbionta za bitne ili korisne usluge (Coolen i sur., 2022).

Dodatno, endosimbiotske asocijacije mogu se podijeliti po važnosti simbionta za domaćina. Tako se simbiotski odnosi u crijevima kukaca mogu smatrati primarnim ili sekundarnim (Mondal i sur. 2023). Primarni simbionti evolucijski su usko vezani s domaćinom i važni za njegovu plodnost i opstanak. Primarni se simbionti prenose vertikalno (majčinskom linijom na potomstvo) i nalaze se u specijaliziranim stanicama koje se, u slučaju simbioza s bakterijama, nazivaju bakteriociti. S druge strane, sekundarni endosimbionti nisu usko povezani s domaćinom te prema Mondalu i sur. (2023), imaju sposobnost povratka u slobodni oblik. Njihov značaj za domaćina varira, ali većinom imaju utjecaj na povećanju otpornosti na patogene.



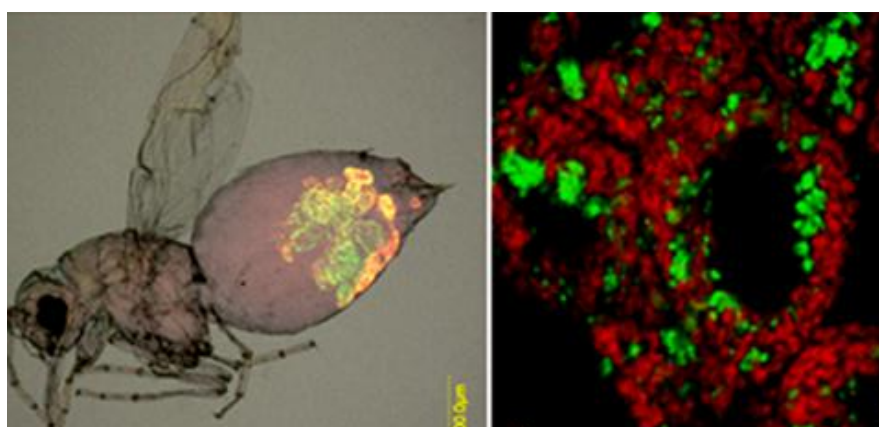
Slika 3.2.1.1. Prikaz vertikalnog (lijevo) i horizontalnog (desno) prijenosa

Izvor: [Microorganisms | Free Full-Text | Insect Microbial Symbionts: Ecology, Interactions, and Biological Significance \(mdpi.com\)](#)

Kako je već do sada spomenuto, endosimbiotski odnosi mogu biti sklopljeni na raznim mjestima unutar utrobe kukaca te na razne načine. Simbionti mogu biti obavezni ili fakultativni, prenoseći se horizontalno ili vertikalno, a brojni kukci posjeduju posebne modificirane organe koji imaju važnu ulogu u sklapanju asocijacija jer se upravo u njima nastanjuju mikroorganizmi. S obzirom da su bakterije najbrojniji i najčešći simbionti, istraživanja prema Gupta i Nair (2020), navode kako se pokazalo da se nekoliko bakterijskih vrsta prisutnih unutar tijela kukaca značajno razlikuje od njihovih „slobodnoživućih“ jedinki. Naime, otkriveno je da genomi endosimbiotskih bakterija nose karakteristike koje otkrivaju vrstu načina života kojem su se prilagodile. Jedan od primjera su visoko reducirani genomi crijevnih bakterija kao rezultat postepenog gubitka gena, što pokazuje da unutarstanične asocijacije mikroorganizama s kukcima uključuju velika genomska preuređivanja. Također, opseg redukcije genoma ovisi o prirodi asocijacije pa tako bakterije pod obveznom simbiotskom asocijacijom imaju relativno manji genom nego kada se javljaju kao fakultativni simbionti. Navedeno sugerira na to da što je manja veličina genoma, to je veća ovisnost o domaćinu. Spomenuta tvrdnja je prihvaćen fenomen koji je dobro poznat unutar crijevnih (endosimbiotskih) asocijacija (Gupta i Nair, 2020). Tablica 1. prikazuje neke vrste bakterija te vrstu asocijacija koje sklapaju sa svojim domaćinom, kao i naziv tog domaćina.

Tablica 1. Prikaz bakterijskih vrsta i tip asocijativnog odnosa s kukcima. Prilagođeno iz Gupta i Nair (2020).

Vrsta bakterije	Vrsta asocijacije	Kukac domaćin	Način prijenosa	Lokalizacija unutar kukca
<i>Buchnera aphidicola</i>	Obligatni mutualizam	Lisne uši	Naslijeđeno (vertikalno)	Bakteriociti
<i>Blochmannia floridanus</i>	Obligatni mutualizam	Mravi stolari	Naslijeđeno (vertikalno)	Somatske stanice oko ovariola
<i>Regiella insecticola</i>	Fakultativni komenzalizam	Lisne uši	Naslijeđeno (vertikalno)	Bakteriociti, hemolimfa
<i>Hamiltonella defensa</i>	Fakultativni komenzalizam	Lisne uši, štitasti moljci	Naslijeđeno (vertikalno)	Hemolimfa, stanične ovojnice
<i>Portiera aleyrodidarum</i>	Fakultativni komenzalizam	Štitasti moljci	Naslijeđeno (vertikalno)	Bakteriociti
<i>Nardonella sp.</i>	Obligatni mutualizam	Kornjaši	Naslijeđeno (vertikalno)	Bakteriociti
<i>Ishikawaella capsulata</i>	Obligatni mutualizam	Rilčari (stjenice)	Naslijeđeno (vertikalno)	Izvanstanično (srednje crijevo)
<i>Tremblaya princeps</i>	Obligatni mutualizam	Rilčari (stjenice)	Naslijeđeno (vertikalno)	Bakteriociti
<i>Rosenkranzia clausaccus</i>	Obligatni mutualizam	Rilčari (stjenice)	Naslijeđeno (vertikalno)	Izvanstanično (srednje crijevo)
<i>Wolbachia sp.</i>	Fakultativni parazitizam	Razne vrste	Naslijeđeno (vertikalno)	Bakteriociti
<i>Rickettsia sp.</i>	Fakultativni parazitizam	Razne vrste	Naslijeđeno (vertikalno)	Bakteriociti
<i>Spiroplasma sp.</i>	Fakultativni parazitizam	Razne vrste	Naslijeđeno (vertikalno)	Hemolimfa
<i>Cardinium sp.</i>	Fakultativni parazitizam	Rilčari (Auchenorrhyncha)	Naslijeđeno (vertikalno)	Oocite, žlijezde



Slika 3.3.1. Prikaz vrste *Bemisia tabaci* (duhanov štitasti moljac) (200 µm) zaraženog vrstom *Hamiltonella defensa* (zeleno) i *Portiera aleyrodidarum* (crveno)

Izvor: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0108363>

4. Utjecaj mikroorganizama na fenotip kukaca

Fiziologija domaćina kukca ključna je za oblikovanje mikrobiološke raznolikosti unutar organizama, a to se očituje posebno tijekom razvoja, odnosno prelaska iz nezrelog ličinačkog u odrasli stadij (Lange i sur., 2023). Taj prijelaz uzrokuje morfološke i fiziološke promjene, a zajedno u asocijaciji s mikroorganizmima, sveukupno utječe na fenotipske karakteristike. Sposobnost kukaca da održavaju korisne simbiote horizontalnim i vertikalnim prijenosima naglašava utjecaj fiziologije domaćina i njegovu plastičnost u prilagođavanju mikrobnih zajednica. Stoga je utroba kukaca i pripadajući čimbenici poput pH, dostupnost hranjivih tvari, razina kisika i dr., važna u aktivnosti simbiotskog odnosa. Između ostalog, struktura crijeva značajno utječe na sastav i funkciju mikrobioma, pokazujući tako povezanost između fenotipa domaćina i raznolikosti utjecaja mikroorganizama. U crijevnome traktu, dio prednjeg i stražnjeg crijeva obložen je egzoskeletom. Egzosekelet se sastoji od kutikularnih glikoproteina i hitina, a odvaja lumen crijeva od epidermalnih stanica (Mondal i sur. 2023). Egzosekelet se odbacuje pri svakom procesu presvlačenja, stoga nema sposobnost zadržavanja mikrobnih zajednica. S druge strane, brojni kukci posjeduju specifične organe koji pogoduju razvoju mikroorganizama i samim time oblikujući biokemijska i fiziološka svojstva domaćina, kao i druge karakteristike kojima je određen fenotip. Primjerice, neke ličinke kornjaša imaju prošireni dio stražnjeg crijeva, koji se naziva fermentacijska komora, gdje se nalaze različiti mikroorganizmi koji su ključni za probavu biljnog materijala i utječu na prehranbene navike domaćina.

4.1. Sinteza esencijalnih hranjiva

Prema Oštrec i Gotlin Čuljak (2005), najvažnija hrana za kukce jesu bjelančevine, ugljikohidrati i masti. Tako se, kod nekih kukaca, kapacitet za usvajanjem hranjivih tvari ne može sagledati bez asocijacija s mikroorganizmima, koji imaju različite biosintetske i degradativne sposobnosti od kukaca (Douglas 2009). Dakle, prehranbena ekologija mnogih kukaca može se razumjeti samo uključivanjem mikroorganizama kao temeljnog dijela fizioloških procesa ishrane.

Jedan od primjera je potreba kukaca za dušikom. Prema Douglas (2009.), mnogi kukci u svojoj ishrani imaju niske sadržaje dušika, a za mikroorganizme se smatra da da posjeduju razne mehanizme kojima potiču bolje iskorištavanje i usvajanje navedenog elementa. Jedan od primjera je jednostavna koncentracija dušika. U potpoglavlju 3.1., spomenuta je porodica termita, potporodice Macrotermitinae, koji uzgajaju ektosimbiotske gljive u gnijezdima. Gljive staraju kvržice bogate dušikom, koje su termitima izvor hrane. Drugi mikroorganizmi imaju puno veće i šire metaboličke sposobnosti, a to uključuje sposobnost iskorištavanja otpadnih dušičnih spojeva. U Douglas (2009), navedeno je sintetiziranje dušikovih spojeva „visoke vrijednosti“, primjerice, sinteza esencijalnih aminokiselina i fiksiranja dušika. Dokazi za spomenuto iskorištavanje dušičnog otpada promatrani su kod termita, žohara i rilčara (Douglas 2009). U tim asocijacijama, najveću važnost imaju bakterije, poput onih vrste *Bacteroides* i *Citrobacter* u stražnjem crijevu termita, žohara i neke vrste gljiva povezanih s hemolimfom određenih skakavaca. Spomenute interakcije „štete“ i čuvaju dušik, jer mikroorganizmi iskorištavaju otpadne spojeve, koji bi inače bili izlučeni (Douglas 2009). Važno je napomenuti

činjenicu da svi dušični spojevi nisu nutritivno od jednake važnosti za kukce. Razlog tomu je metabolička ograničenost kukaca u sintetiziranju aminokiselina koje doprinose građi proteina.

Potreba za esencijalnim aminokiselinama posebno je izražena kod kukaca koji se hrane biljnim sokovima, kao što su rilčari iz reda Hemiptera. Kod većine biljaka, dušik u soku ksilema i floema dominantno je zastupljen u neesencijalnim aminokiselinama, dok je udio u esencijalnim aminokiselinama <20% (Douglas 2009). Asocijacije mikroorganizama s kukcima koji na takav način uzimaju hranu, povezano je sa usvajanjem esencijalnih aminokiselina. Odnosno, prema Douglas (2009), kukci koji se hrane biljnim sokom, u sebi nose simbiotske mikroorganizme koji pospješuju usvajanje potrebnih nutrijenata. Kako je već ranije spomenuto, bakteriociti su specijalizirane stanice koje imaju glavnu ulogu u odnosu s domaćinom, jer se pomoću njih uspješno usvajaju potrebne količine nutrijenata. Prema Douglas (2009), vrijednost uloge bakteriocita najbolje je proučena kod lisnih uši iz porodice Aphididae, koje asociiraju s bakterijom *Buchnera aphidicola*. Navedena tvrdnja eksperimetalno je potvrđena u Douglas (2009), sekvenciranjem genoma nekoliko izolata bakterije *B. aphidicola*, gdje je utvrđeno da te vrste bakterija imaju gensku sposobnost sintetiziranja nutrijenata. Prema Mondal i sur. (2023), proteolitički sustav bakterija evoluirao je da prepozna različite šećere poput celobioze, fruktoze, glukoze i ksiloze, nadoknađujući tako nedostatak hranjivih tvari u prehrani domaćina. Još jedan primjer odnosi se na kukca iz porodice Cicadellidae, vrstu *Homalodisca vitripennis*, koji u sebi nosi dvije bakterije, *Bumannia* i *Sulcia muelleri*. U Douglas (2009), navodi se da *S. muelleleri* može sintetizirati esencijalne aminokiseline, a *Baumannia* razne vitamine i kofaktore. Obje bakterije međusobno potpomažu jedna drugoj te naposljetku koriste boljoj ishrani svog domaćina. Prema autorici, navedena udruženja ovih dviju bakterija mogu se smatrati konzorcijem. Drugim riječima, kukac je kao domaćin u simbiozi s konzorcijem dviju bakterija.

Endosimbiotske asocijacije imaju značaj i u ostalim procesima, a neki od važnijih su:

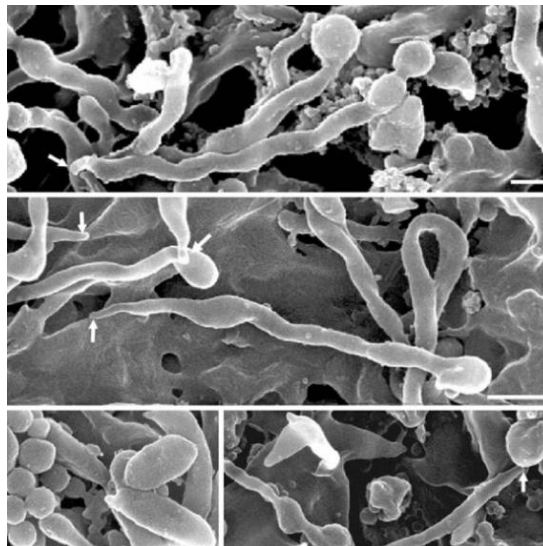
- produkcija vitamina- Mikroorganizmi koji žive u gastrointestinalnom traktu imaju sposobnost prenijeti esencijalne vitamine svom domaćinu, čime značajno pridonose održavanju njegovih vitalnih funkcija. Pretvorba dušika u amonijak služi kao mehanizam putem kojeg crijevni mikroorganizmi dobivaju vitamine potrebne za razvoj kukaca. Sinteza vitamina B od strane crijevnih bakterija je olakšana karakteristikama topivosti vitamina u vodi. Osiguravanje vitamina B za kukce domaćine kojima nedostaje ovog vitamina je kritična funkcija koju obavljaju gastrointestinalne bakterije (Mondal i sur., 2023).
- metabolizam lipida- Mikroorganizmi koji žive u probavnom traktu igraju značajnu ulogu u modulaciji metabolizma lipida. Ovi crijevni mikrobi odgovorni su za proizvodnju metabolita triglicerida koji služe kao vitalni izvor za pohranu ugljika i energije u domaćinima (Mondal i sur., 2023).

4.2. Zaštita od štetnika

Prema Lange i sur. (2023), mikrobnji simbionti uvelike pomažu domaćinu u obrani od neprijatelja kao što su predatori, parazitoidi, paraziti ili patogeni. To postižu poticanjem imunološkog sustava te izravnom inhibicijom i isključivanjem konkurentnog neprijatelja. Za

razliku od prehrambenih simbioza, obrambene simbioze između kukaca i mikroorganizama vrlo su dinamični odnosi podložni horizontalnom prijenosu. Takve asocijacije dovode do intraspecifičnih razlika u mikrobnim zajednicama, koje tako mogu značajno utjecati na obrambene sposobnosti kukca domaćina, ali i štetnost samih kukaca na ekosustave. Tako brojni kukci tvore obrambene simbiotske asocijacije s bakterijama ili gljivama, iako postoje ograničeni dokazi o varijacijama unutar vrsta u zaštitnim sposobnostima koje nude ti simbionti i njihovom utjecaju na domaćina. Bakterijski simbionti koji djeluju kao antibiotici, koji se nalaze u kornjaša koji pripadaju vrstama *Lagria* i kod nekih osa, obično se nasljeđuju okomito, s povremenim horizontalnim prijenosom koji dovodi do razvoja zamršenih obrambenih zajednica ili zamjene simbionta. Ovakve interakcije oblikuju obrambene spojeve koje simbionti daju domaćinu, međutim, potrebna su dodatna istraživanja kako bi se utvrdio značaj u prirodnim okruženjima i njihove implikacije na sposobnost domaćina. Na primjer, prema Lange i sur. (2023), istraživanje obuhvaćeno laboratorijskim eksperimentima i terenskim promatranjima rezultiralo je otkrivanjem proliferacije vrste *Spiroplasma* unutar populacije muha vrste *Drosophila neotestacea*, gdje *Spiroplasma* ima ključnu ulogu u zaštiti domaćina od sterilizirajućeg utjecaja parazitskih nematoda.

Razumijevanje razlika unutar interakcija između domaćina, simbionta i neprijatelja važno je za određivanje populacijske dinamike i suživota vrsta u prirodnom okruženju. Drugim riječima, dinamika uspostavljenih varijacija važna je za zaštitu biološke raznolikosti i upravljanje invazivnim vrstama. Kako bi se osigurale učinkovite strategije za kontrolu štetnika, potrebno je istražiti varijacije u takvim obrambenim zajednicama (Lange i sur., 2023).

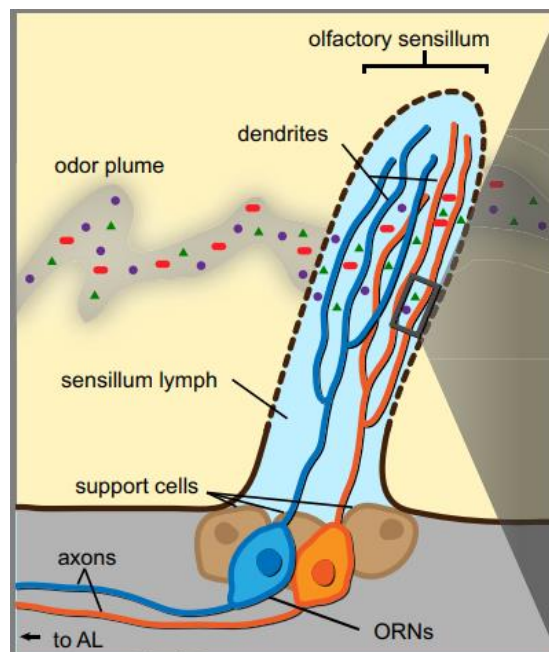


Slika 4.2. Prikaz *Spiroplasma spp.* pod elektronskim mikroskopom (500 nm). Različite strukture vrhova upućuju na različitost vrsta.

Izvor: <https://10.1007/s00203-003-0630-8>

5. Asocijacije u olfaktornom sustavu kukaca

Kako bi otkrili i procijenili skloništa, partnere i mjesta razmnožavanja, uz izbjegavanje predatora i drugih prijetnji, ili u jednostavnom snalaženju u svojoj okolini, kukci ovise o raznolikom nizu osjetilnih mehanizama (Hansson i Stensmyr, 2011). U potpoglavlju 2.4., olfaktorni sustav opisan je kao složena mreža neurona koja prima različite olfaktorne signale putem perifernog i središnjeg živčanog sustava, koji su visoko razvijeni i sofisticirani. Prema Pask i Ray (2016), kukci posjeduju specifične ORN receptore, odnosno olfaktorne neurone koji putem receptora prepoznaju različite podskupine mirisa i mirisnih stanica. Istraživanja kod Rützler i Zwiebel (2005), navode posebne proteine (OBP) koji vežu miris i proteine koji vežu feromone (PBP), a imaju ključnu ulogu u olfaktornom sustavu kukaca. Tako proteini koji vežu miris mogu imati različite uloge u različitim vrstama osjetilnih stanica i neurona. Neuroni u perifernom živčanom sustavu primaju početne mirisne signale, koji se potom integriraju kroz središnji živčani sustav kako bi se modificiralo ponašanje kukca. Također, različite vrste kukaca pokazuju različite reakcije na mirise, a hlapive (volatilne) kemijske tvari koje proizvode mikroorganizmi, mogu regulirati mirisne sklonosti kukaca. Tako bi, prema Pask i Ray (2016), daljnje istraživanje strategija manipulacije za mirisne receptore kukaca moglo dovesti do inovativnih metoda u suzbijanju.



Slika 5. Prikaz osjetilne stanice kukaca i mirisni receptori (ORN) olfaktorni receptorski neuron (AL) antenski režanj

Izvor: <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-801694-7.00006-8>

U sklapanju asocijacija, za olfaktorni su sustav mikroorganizmi podjednako važni, jer se domaćin spaja s bakterijama i gljivama, ali i virusima. U sljedećim potpoglavljima prikazani su

odabrani primjeri kako hlapljive tvari svakog od mikroorganizama, kroz oflaktorni sustav, utječu na ponašanje kukaca.

5.1. Učinak hlapljivih tvari gljiva na ponašanje kukaca

Gljive imaju sposobnost stvaranja raznovrsnog niza hlapljivih spojeva, a neki od njih uključujući alkohole, ketone, kiseline i estere, koji imaju potencijal izazvati atraktivne ili odbojne reakcije kod kukaca, zajedno s utjecajem na fiziologiju i ponašanje kukca (Ai i sur. 2022). Autori su proveli istraživanje koje je otkrilo da *Penicillium* može proizvesti tipične hlapljive tvari poput geosmina, linalola, i D-limonena. Ženka vrste *Bactrocera dorsalis* (orijentalna voćna muha), kao i mužjaci, pokazali su snažno averzivno ponašanje prema supstratima inokuliranim *Penicilliumom* zbog prisutnosti geosmina, dok su linalol, i D-limonen djelovali kao učinkoviti atraktanti za ovipoziciju ženke *B. dorsalis*, potencijalno nadjačavajući utjecaj geosmina. Posljedično, prema Ai i sur. (2022), mirisi koji potječu iz *Penicilliuma* imali su različite učinke na reakcije ponašanja i sklonosti ovipozicije *B. dorsalis*. Nadalje, provedena istraživanja su sugerirala da geosmin koji proizvode mikroorganizmi također izaziva averziju kod vrste *Drosophila melanogaster* (vinska mušica), što ukazuje na njegovu upotrebu kao univerzalni „signal upozorenja“ za muhe. Prema Ai i sur. (2022), geosmin selektivno aktivira specifičnu klasu senzornih neurona koji ekspimiraju određeni olfaktorni receptor, pri čemu ti neuroni ciljaju dalje za prijenos olfaktornih signala putem aksona do projekcijskih neurona. U vrste *D. melanogaster*, aktivacija specifičnog neurona izazvana geosminom, mogla bi potencijalno nadjačati ulaze iz drugih mirisnih puteva koji utječu na ovipoziciju, ponašanje i kod hranjenja. Također, u Ai i sur (2022), ženka vrste *Lycoriella ingenua* (gljivični komar) pokazala je sklonost nekoloniziranom kompostu u odnosu na kompost koloniziran gljivama, jer je prisutnost tri aktivne hlapljive tvari iz koloniziranog komposta, pokrenula antenske reakcije koje su dovele do jasnog izbjegavanja koloniziranih područja. Mirisni spojevi koje proizvode same gljive mogli bi utjecati na reakcije ponašanja kukaca modulirajući unos, prijenos i povratni prijenos mirisnih informacija, pri čemu specifični regulatorni mehanizmi ovise o interakcijama između gljiva i kukaca (Hansson i Stensmyr, 2011).

5.2. Učinak hlapljivih tvari bakterija na ponašanje kukaca

Brojna istraživanja ukazuju na to da hlapivi spojevi koje proizvode bakterije, također mogu izazivati promjene u ponašanju kukaca kroz mirisne signale. Jedan od primjera je, prema Ai i sur (2022), da neki bumbari (porodica Apidae), preferiraju konzumiranje otopina nektara koje su kontaminirane bakterijom *Asai astilbes*, u usporedbi s kvascem *Metschnikowia reukaufii*. Razlog tomu, po pretpostavkama autora, mogli bi biti metaboliti prisutni u nektaru, kao što je octena kiselina. Sljedeći je primjer maslinina muha (*Bactrocera oleae*), gdje su elektrofiziološka istraživanja pokazala da olfaktorni receptori kukca reagiraju na miris iz bakterijskog filtrata vrste *Pseudomonas putida*, kao i maslinovog lista i ploda masline. Međutim, u slučaju izlučene octene kiseline, uočena je inhibitorna reakcija. Isto tako, prema Ai

i sur. (2022), istraživanja su pokazala da metaboliti koje proizvode bakterije također utječu na ponašanje insekata pri polaganju jaja. Istraživanje na vrsti muhe, *Cochliomyia hominivorax*, otkrila su sklonost polaganju jaja na krv kontaminiranu specifičnim bakterijama zbog oslobađanja hlapljivih spojeva od strane mikroorganizama. U Ai i sur. (2022), naknadne studije identificirale su pet glavnih hlapljivih tvari iz mješavine pet bakterija (*Klebsiella oxytoca*, *Proteus mirabilis*, *Proteus vulgaris*, *Providencia rettgeri* i *Providencia stuartii*) koje privlače spomenutu vrstu, *C. hominivorax*.

Kod Fischer i sur. (2015), provedeno je istraživanje na vrlo bliskoj i vrlo značajnoj vrsti za poljoprivredu, a to su lisne uši (porodica Aphididae). Prema rezultatima istraživanja, utvrđeno je da medna rosa koju proizvode lisne uši, sadrži hlapljive tvari koje oslobađaju crijevni mikroorganizmi, što bi moglo privući prirodne neprijatelje i mrave koji žive u simbiozi s lisnim ušima. Konkretno, bakterija *Staphylococcus xylosus* u mednoj rosi lisni uši, igra glavnu ulogu u privlačenju mrava vrste *Lasius niger*, jer bakterija proizvodi volatili linalol i feniletil alkohola (Fischer i sur. 2015). Medna rosa nusprodukt je u ishrani lisnih uši, a predstavlja akumulirane zalihe ugljikohidrata, kojima se naposljetku hrane mravi.

Literaturni pregledi ukazuju na to da mikroorganizmi mogu izazvati atraktivne ili odbojne učinke na kukce kroz svoje metabolite, a različite vrste kukaca koriste različite taktike ponašanja kao odgovor na hlapljive tvari.

5.3. Učinak hlapljivih tvari virusa na ponašanje kukaca

Rasprostranjenost virusa u agroekosustavima od velike je važnosti u kontroli, uzgoju i zaštiti bilja. S gledišta utjecaja na olfaktorni sustav, virusi također imaju sposobnost emitiranja volatilnih tvari koje privlače ili odbijaju domaćina (Ai i sur., 2022). Primjerice, patuljasti virus crne pruge južne riže (SRBSDV), izlučuje hlapljive spojeve koji imaju repelentan učinak na svoga vektora, *Sogatella furcifera*, bjeloleđog skakavca. S druge strane, istraživanje prema Chang i sur. (2021), prikazuje da rižin patuljasti virus (RDV), inducira oslobađanje (E)- β -kariofilena i 2-heptanola iz biljaka riže, privlačeći tako vektore da se nasele na biljke zaražene virusom. Nadalje, istraživanje provedeno kod Mauck i sur. (2014), otkrilo je da virus mozaika krastavca (CMV), povećava privlačnost kod lisnih uši, dok istovremeno smanjuje kvalitetu biljaka, čemu je razlog povećanje hlapljivih tvari izazvanih virusom. Sposobnost biljnih virusa da manipuliraju biljakama i domaćinima kukcima, između ostalog utječe na mirisne reakcije domaćina, čime se, prema Mauck i sur. (2014), značajno olakšava širenje virusa. Prijenos biljnih virusa vektorima, višestruki je proces koji se stalno mijenja i napreduje, a podrazumijeva trosmjernu interakciju između biljnih virusa, kukca vektora i biljke domaćina.

6. Alati u istraživanju interakcija između kukaca i mikroorganizama

Iz svega navedenog, evidentan je zaključak da mikroorganizmi značajno utječu na različite aspekte života kukaca. S napretkom u tehnologijama sekvenciranja i bioinformatike, proširilo se proučavanje raznolikosti asocijacija kukaca i mikroorganizama, posebno ekonomskih štetnika.

6.1. „Meta-omik“ metode

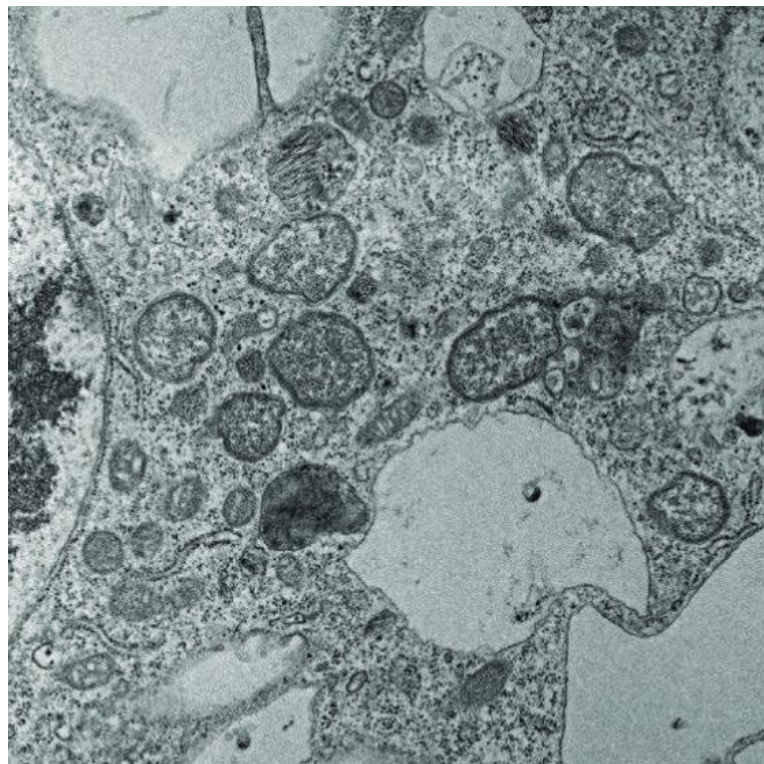
Važnost mikrobioma kukaca dobiva sve veću pažnju, a meta-omik alati olakšavaju različite primjene, uključujući bionadzor i procjene sigurnosti hrane (Malacrino 2018). Meta-omik tehnike uključuju metagenomiku, metatranskriptomiku, metaproteomiku i metabolomiku, a koriste se za karakterizaciju zajednica organizama. Prema Malacrino (2018), ove tehnike pomažu identificirati genome u uzorku, izražene gene i aktivne biološke procese. Također pružaju uvid u raznolikost i funkcionalne uloge mikrobnih zajednica, nude alternativne pristupe za zaštitu usjeva, šuma i ekosustava, čime pomažu u očuvanju zdravlja i okoliša. Meta-omik tehnike imaju različite primjene i izvan proučavanja mikrobnog ekologije. Primjerice, informiranje bioloških kontrolnih programa, poboljšanje bionadzora i pružanje uvida za industrijske procese. Meta-omik tehnike također mogu pomoći u identifikaciji invazivnih vrsta i poboljšanju strategija kontrole štetnika (Malacrino 2018).

6.2. Uloga mikroRNA molekula u asocijacijama kukaca i mikroorganizama

MiRNA su male, nekodirajuće RNA molekule koje reguliraju gensku ekspresiju na posttranskripcijskom nivou (Asgari 2011). Primarna funkcija ovih molekula je inhibicija genske ekspresije vezanjem na komplementarne sekvence u mRNA nekih ciljanih gena, što rezultira razgradnjom mRNA ili supresijom u translaciji. Prema istraživanjima u Asgari (2011), miRNA uključene su u razne biološke procese organizama, kao što su razvoj, imunitet, dugovječnost te infektivnost. Pozornost se usmjerava na činjenicu da mikroorganizmi mogu manipulirati miRNA putevima domaćina kako bi olakšali svoju replikaciju, dok domaćin može koristiti miRNA kao obranu za ograničavanje replikacije mikroorganizama. Navedene tvrdnje dokazane su u istraživanjima provedenim prema Douglas (2011), gdje je proučavana asocijacija bakterije *Wolbachia* na komarcima vrste *Aedes aegypti*. Smatra se da *Wolbachia* može utjecati na specifične miRNA u stanicama kukaca, koji pojačavaju ekspresiju gena za enzime metaloproteaze. Rezultati istraživanja ukazuju na to da miRNA reguliraju brojnost bakterije. Dodatno, inhibicija miRNA ili utišavanje gena za metaloproteaze smanjuje broj bakterija, sugerirajući ključnu ulogu miRNA u koegzistenciji domaćina i bakterije *Wolbachia*. Također je navedena sposobnost *Wolbachia* u inhibiciji apoptoze, programirane smrti stanica. Kod parazitske osice vrste *Asobara tabaيدا* uslijed asocijacije s bakterijom dolazi do povećanog oksidativnog stresa koji remeti staničnu fiziologiju. Rezultati istraživanja sugeriraju da inhibitorni učinak bakterije *Wolbachia* na apoptozu rezultira prekomjernom apoptozom u odsutnosti signala bakterije, što ukazuje na ovisnost domaćina o ovoj bakteriji u regulaciji

apoptoze. Sveukupno, sposobnost da *Wolbachia* modulira apoptotičku signalizaciju u svom domaćinu pokazuje složene mehanizme pomoću kojih ova bakterija utječe na fiziologiju domaćina i stanične odgovore, u konačnici utječući na cjelokupno zdravlje i preživljavanje organizma domaćina (Douglas, 2011).

Prema Asgari (2011), razumijevanje miRNA u kontekstu imunoloških odgovora domaćina i načina kako mikroorganizmi mogu manipulirati tim putevima za svoju korist, implicira na važnost razumijevanja molekula ribonukleinske kiseline. Kroz bolje razumijevanje interakcija, moguće je razviti nove strategije za kontrolu infekcija u kukaca, što je posebno važno za kontrolu bolesti koje kukci prenose kao vektori.



Slika 6.2. Prikaz *Wolbachia sp.* pod elektronskim mikroskopom (1 μm)

Izvor: <https://doi.org/10.1155/2018/1470459>

7. Uloga biopesticida u integriranoj zaštiti protiv štetnika

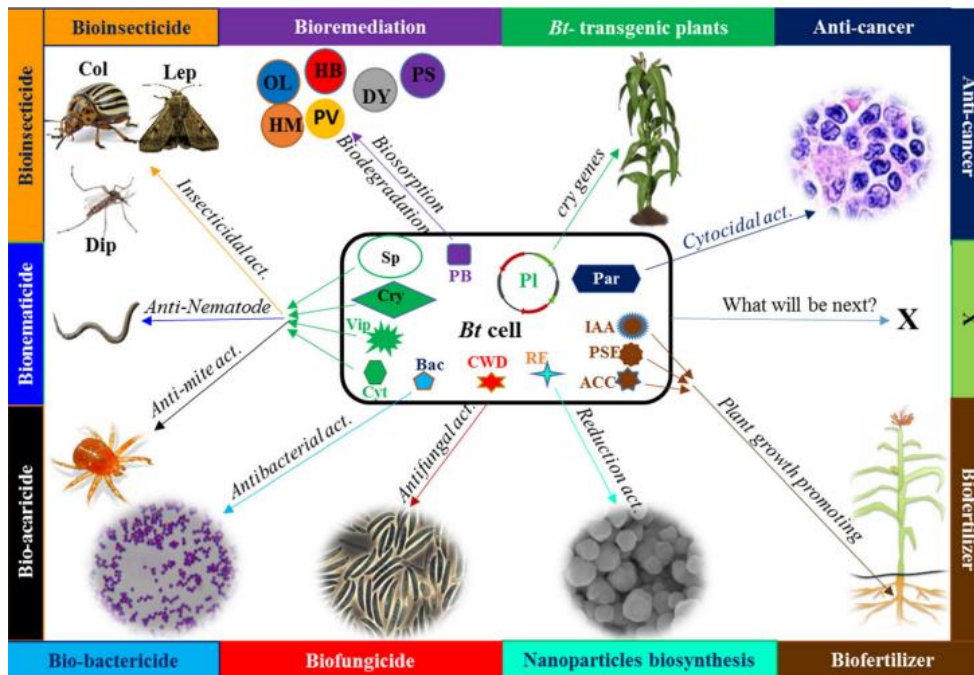
Uzimajući u obzir višestruku štetnost kemijskih pesticida i današnju ekološku (ne)osviještenost, dolazi do uvjerljive potrebe da se prioritiziraju ekološki prihvatljiviji insekticidi, koje nazivamo biopesticidima (Shah i sur. 2021). Znanstvenici širom svijeta prisiljeni su usredotočiti se na alternativne, ekološki sigurne, isplative i pouzdane strategije u suzbijanju štetnika. Prekomjerne upotrebe kemijskih pesticida rezultiraju štetnim učinkom na ne ciljane organizme, onečišćenje podzemnih voda, otpornost (rezistentnost) štetnika na kemikalije, taloženje u korisnim usjevima, ali i negativan učinak na ljudsko zdravlje. Unatoč obilju biološki dobivenih spojeva, samo je mali dio trenutno dostupan i s ekonomskog gledišta isplativ za distribuciju.

Kada je riječ o integriranom upravljanju štetnicima, u proces su uključeni različiti biološki agensi, koji uključuju bakterije, gljive, viruse, protozoe, grabežljivce i predatore, koji svojim djelovanjem potiču zaštitne mehanizme biljaka. Prema Shah i sur. (2021), učinak biopesticida ne znači sposobnost iskorjenjivanja populacije štetnika, već ograničeno suzbijanje populacija, gdje se istovremeno osigurava optimalan prinos usjeva, bez gubitaka koji bi nastali uslijed napada štetnikom. Kao što je već navedeno, postoje različite kategorije biopesticida, od kojih najveću važnost imaju gljive (kao što je *Bauveria bassiana*), entomopatogene bakterije (poput *Bacillus thuringiensis*) ili virusi (poput *Baculovirusa*).

7.1. Biopesticidi dobiveni iz bakterija

Primjena pesticida na bazi bakterija, jedna je od isplativijih i općenito često korištenih metoda u suzbijanju štetnika. Prema Shah i sur. (2021), navodi se da brojne vrste bakterija pokazuju insekticidna svojstva, no konkretno *Bacillus thuringiensis*, najbolje je uspostavljen u zaštiti i komercijalizaciji. U Shah i sur. (2021), *B. thuringiensis* definiran je kao gram pozitivna bakterija, poznata pod skraćenicom Bt, a njegova je učinkovitost najbolja kod kukaca iz reda kornjaša (Coleoptera, porodice Scarabaeidae i Chrysomelidae), dvokrilaca (Diptera, grupa Nematocera) i leptira (Lepidoptera). Neke od prednosti *B. thuringiensis* su isplativost i jednostavnost formuliranja, brz inicijalni učinak i ekološka prihvatljivost. Unatoč prednostima, kod Shah i sur. (2021), kao nedostatak se navodi fotoosjetljivost, što zahtijeva pažljivo rukovanje. *B. thuringiensis*, zajedno sa *B. thuringiensis subsp. kurstaki*, koriste se širom svijeta u suzbijanju lisnih minera i defolijanata ili štetnika golobrista iz porodice leptira (Lepidoptera).

Tijekom sporulacije, *B. thuringiensis* proizvodi određene insekticidne proteine, uzrokujući paralizu i smrt štetnika. Zahvaljujući specifičnim proteinima, bakterija ima širok spektar domaćina (Kumar i sur., 2021). Osim ranije navedenih, *Bacillus* je toksičan i za opnokrilce ose i pčele (Hymenoptera) te nematode. Raširenost domaćina i specifičnost toksina razlog je njegove učinkovitosti te se smatra sigurnom alternativom kemijskim pesticidima. Prema Kumar i sur. (2021), zbog selektivnog načina djelovanja, korištenjem „Bt“ pripravaka minimizira se šteta prema korisnim organizmima i okolišu.



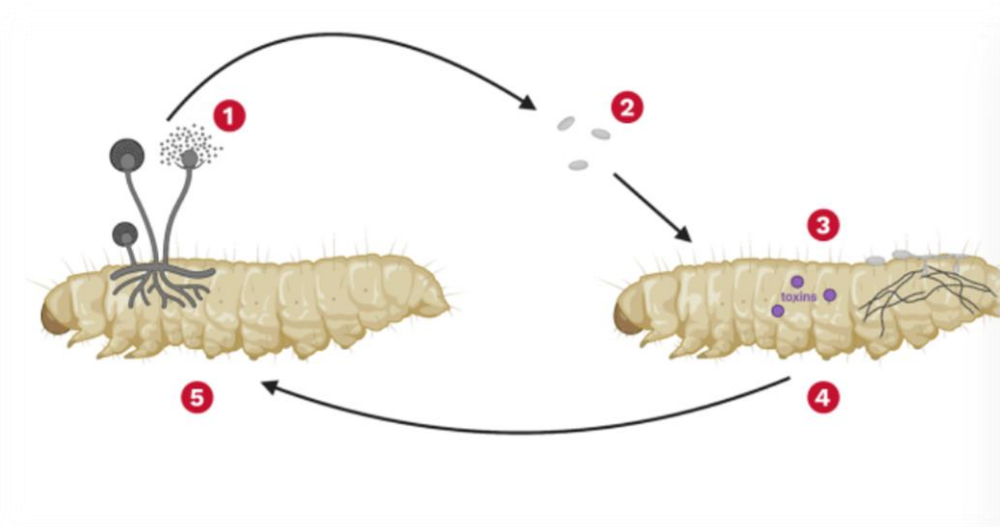
Slika 7.1.1. Biopesticidni potencijali stanica *B. thuringiensis*

Izvor: <https://10.1007/s00253-017-8175-y>

7.2. Biopesticidi dobiveni iz gljiva

Biopesticidi na bazi gljiva, u literaturi te na tržištu poznati i kao mikopesticidi, prirodni su insekticidi dobiveni iz entomopatogenih gljiva, koje su učinkovite u borbi protiv štetnika u poljoprivredi. Prema Shah i sur. (2022), navodi se da gljive igraju ključnu ulogu u ophođenju štetnika, koristeći odgovarajuće okolišne uvjete i ekološke strategije u suzbijanju.

Metarhizium anisopliae i *Beauveria bassiana* (koljeno Ascomycota), dvije su gljive koje se obično koriste kao komercijalni mikoinsekticidi, a primjenjuju se u obliku micelija ili konidija koji sporuliraju nakon primjene te na taj način djeluju insekticidno. Nedavna istraživanja, prema Shah i sur. (2021), ističu dvostruku ulogu gljiva kao entomopatogena i endofita, koji poboljšavaju rast biljaka u rizosferi. Nadalje, smatra se da bi se napretkom u genetskoj, ekološkoj i funkcionalnoj raznolikosti povećao potencijal gljiva u integriranom upravljanju štetnicima.



Slika 7.2.1. Proces uspostave infekcije *B. bassiana*

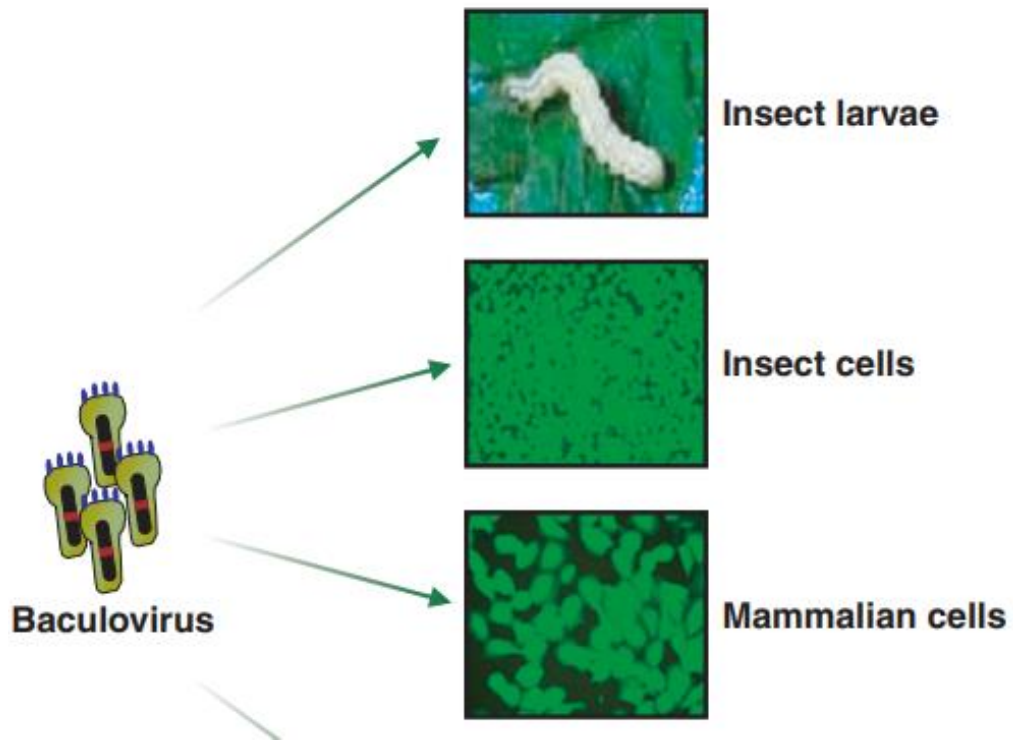
- (1) Spore se stvaraju na prethodno zaraženom kukcu
- (2) Zračne spore (konidije) šire se i pričvršćuju na prikladnog domaćina
- (3) Spore klijaju, prodiru u kukca i gljiva vegetativno raste
- (4) Nakon produkcije toksina (ljubičasto) dolazi do reprodukcije ljive
- (5) Gljiva izrasta iz kukca gdje proizvodi još spora.

Izvor: <https://cals.cornell.edu/new-york-state-integrated-pest-management/outreach-education/fact-sheets/beauveria-bassiana>

7.3. Biopesticidi dobiveni iz virusa

Virusi su, osim bakterija i gljiva, također zapaženi po insekticidnom djelovanju protiv različitih štetnika koji uzrokuju značajne gubitke u usjevima (Shah i sur. 2021). Takvi pesticidi dobiveni iz virusa, pokazali su se učinkovitima posebno kod vrsta leptira iz reda Lepidoptera. Također, prema Shah i sur. (2021), kao početni virusni pesticid korišten je je *Heliothis zea*, tzv. nukleopolihidroza (NPV) virus. Postoji još niz virusa koji imaju značajnu ulogu u suzbijanju štetnika, a među njima, komercijalno najznačajniji su bakulovirusi (BV). Prema Harrison i sur. (2018), unutrašnjost matriksa sastoji se od jedinstvenog proteina koji je tijekom infekcija visoko izražen. Također, prema Harrison i sur. (2018), skupina bakulovirusa najveći utjecaj ima na larvarni stadij kukaca iz redova leptira (Lepidoptera), opnokrilaca (Hymenoptera) i dvokrilaca (Diptera).

Stabilnost Baculovirusa pod utjecajem je temperature, pH vrijednosti, vlage, prisutnosti aditiva i UV zračenja, koje je, prema Szewczyk i sur. (2011), najštetniji faktor u preživljavanju virusa. S druge strane, inaktivaciju Baculovirusa mogu uzrokovati biljni metaboliti poput peroksidaza koje stvaraju slobodne radikale. Dodavanjem hvatača slobodnih radikala, poput manitola ili enzima superoksid dismutaze, u preparate baculovirusa, inaktivacija se može smanjiti. Aktivnost Baculovirusa protiv njihovih prirodnih domaćina može se povećati uvođenjem toksina specifičnih za tog domaćina ili ometanjem njegove fiziologije (Szewczyk i sur., 2011).



Slika 7.3.1. Prikaz ekspresije Baculovirusa, utjecaj na ličinke i stanice kukaca i sisavaca

Izvor: <https://doi.org/10.1038/nbt1095>

8. Zaključak

Mikroorganizmi u asocijacijama s kukcima, specijalizirani su za različite funkcije, uključujući probavu hrane, razgradnju fitotoksina, detoksikaciju pesticida i sintezu esencijalnih vitamina. Simbiotski odnosi između kukaca i mikroorganizama mogu biti komenzalistički, mutualistički ili parazitski. U mutualističkim odnosima, obje strane imaju koristi; na primjer, asocijacije probavnog, cirkulacijskog ili olfaktornog sustava. Parazitski odnosi, s druge strane, uključuju mikroorganizme koji uzrokuju štetu domaćinu, a smatraju se prikladnim alatom u biološkom suzbijanju štetnika. Prijenos mikroorganizama na kukce može biti vertikalni (s roditelja na potomstvo) ili horizontalni (između jedinki iste generacije). Biološki značaj crijevnih mikroorganizama očituje se u njihovoj sposobnosti da poboljšaju adaptivni kapacitet svojih domaćina. Također, mikroorganizmi pomažu kukcima u prilagodbi različitim ekološkim nišama i preživljavanju u teškim uvjetima. Osim toga, mikroorganizmi mogu igrati ulogu u razvoju otpornosti na bolesti i štetočine, što također ima značajne implikacije za poljoprivrednu održivost.

Razne metode sekvenciranja i bioinformatički alati za metagenomsku analizu omogućuju detaljnije istraživanje mikrobnih zajednica i njihovih interakcija s domaćinima te znanstvenicima pružaju nove mogućnosti za istraživanje. MiRNA tehnologije pomažu u otkrivanju novih metoda za suzbijanje širenja patogena, poboljšanje učinkovitosti kontrolnih sredstava i stvaranje inovativnih pristupa kontroli štetnika putem fiziološke manipulacije. Manipuliranje simbiotskim mikroorganizmima može biti učinkovit način za smanjenje upotrebe kemijskih pesticida i njihovog utjecaja na okoliš. Razumijevanje ovih interakcija također može pomoći u razvoju bioloških metoda za kontrolu štetnika, što je ključno za održivu poljoprivrednu praksu i očuvanje ekosustava.

Zaključno, ovaj pregled naglašava značaj asocijacija mikroorganizama u ekologiji kukaca i mogućnosti koje pruža suvremena tehnologija za unapređenje istraživanja i praktičnih primjena u poljoprivredi.

9. Popis literature

1. Ai S., Zhang Y., Chen Y., Zhang T., Zhong G., Yi X. (2022) Insect-Microorganism Interaction Has Implications on Insect Olfactory Systems. *Insects* 13(12):1094. <https://doi.org/10.3390/insects13121094> (pristupljeno: 23.lipnja 2024.)
2. Asgari S. (2011). Role of MicroRNAs in insect Host–Microorganism interactions. *Frontiers in Physiology*, 2. <https://doi.org/10.3389/fphys.2011.00048> (pristupljeno: 23.lipnja 2024.)
3. Coolen S., Molen M. R. D., Welte C. U. (2022). The secret life of insect-associated microbes and how they shape insect–plant interactions. *FEMS Microbiology Ecology/FEMS Microbiology, Ecology*, 98(9). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiac083> (pristupljeno: 23.lipnja 2024.)
4. Chang X., Wang F., Fang Q., Chen F., Yao H., Gatehouse A. M. R., Ye G. (2021). Virus-induced plant volatiles mediate the olfactory behaviour of its insect vectors. *Plant, Cell & Environment/Plant, Cell and Environment*, 44(8). <https://doi.org/10.1111/pce.14069> (pristupljeno: 23.lipnja 2024.)
5. Douglas A. E. (2009). The microbial dimension in insect nutritional ecology. *Functional Ecology*, 23(1), 38-47. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01442.x> (pristupljeno: 23.lipnja 2024.)
6. Douglas A. E. (2011). Lessons from studying insect symbioses. *Cell host and microbe*, 10(4), 359–367. <https://doi.org/10.1016/j.chom.2011.09.001> (pristupljeno: 23.lipnja 2024.)
7. Douglas A. E. (2015). Multiorganismal insects: Diversity and function of resident microorganisms. *Annual Review of Entomology*, 60(1), 17–34. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-020822> (pristupljeno: 22.srpnja 2024.)
8. Douglas A. E. (2022). *Insects and their beneficial microbes*. Princeton University Press. <https://books.google.hr/books?id=u01SEAAQBAJ&printsec=frontcover&hl=hr#v=onepage&q&f=false> (pristupljeno: 23.lipnja 2024.)
9. Fischer C. Y., Detrain C., Thonart P., Haubruge E., Francis F., Verheggen F. J., Lognay G. C. (2016). Bacteria may contribute to distant species recognition in ant–aphid mutualistic relationships. *Insect Science*, 24(2), 278–284. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12302> (pristupljeno 23.lipnja 2024.)
10. Gupta A., Nair S. (2020). Dynamics of Insect–Microbiome interaction influence host and microbial symbiont. *Frontiers in Microbiology*, 11. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01357> (pristupljeno: 22.srpnja 2024.)
11. Hansson B. S., i Stensmyr M. C. (2011). Evolution of insect olfaction. *Neuron*, 72(5), 698–711. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.11.003> (pristupljeno: 23.lipnja 2024.)

12. Harrison R., Herniou E. A., Jehle J., Theilmann D., Burand J., Becnel J., Krell P., Van Oers M., Mowery J., Bauchan G. (2018). ICTV Virus taxonomy Profile: Baculoviridae. *Journal of General Virology*, 99(9), 1185–1186.
<https://doi.org/10.1099/jgv.0.001107> (pristupljeno: 23.lipnja 2024.)
13. Hosokawa T., Fukatsu T. (2020). Relevance of microbial symbiosis to insect behavior. *Science Direct. Current Opinion in Insect Science*, (39)1–10
<https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.03.004> (pristupljeno: 23.lipnja 2024.)
14. Kumar P., Kamle M., Borah R., Mahato D. K., Sharma B. (2021). *Bacillus thuringiensis* as microbial biopesticide: uses and application for sustainable agriculture. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 31(1).
<https://doi.org/10.1186/s41938-021-00440-3> (pristupljeno: 11.srpnja 2024.)
15. Lange C., Boyer S., Bezemer T. M., Lefort M., Dhimi M. K., Biggs E., Groenteman R., Fowler S. V., Paynter Q., Mogen A. M. V., Kaltenpoth M. (2023). Impact of intraspecific variation in insect microbiomes on host phenotype and evolution. *The ISME Journal*, 17(11), 1798–1807.
<https://doi.org/10.1038/s41396-023-01500-2> (pristupljeno: 22.srpnja 2024.)
16. Malacrinò A. (2018). Meta-omics tools in the world of insect-microorganism interactions. *Biology*, 7(4), 50.
<https://doi.org/10.3390/biology7040050> (pristupljeno: 23.lipnja 2024.)
17. Mauck K. E., Smyers E., De Moraes C. M., Mescher M. C. (2014). Virus infection influences host plant interactions with non-vector herbivores and predators. *Functional Ecology*, 29(5), 662–673.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12371> (pristupljeno: 23.lipnja 2024.)
18. Mondal S., Somani J., Roy S., Babu A., Pandey A. K. (2023). Insect Microbial Symbionts: ecology, interactions, and biological significance. *Microorganisms*, 11(11), 2665
<https://doi.org/10.3390/microorganisms11112665> (pristupljeno: 23.lipnja 2024.)
19. Oštrec Lj. i Gotlin Čuljak, T. (2005). *Opća entomologija*. Zrinski d.d., Čakovec
20. Pask G. M. i Ray A. (2016). Insect olfactory receptors. In *Elsevier eBooks* (pp. 101-122).
<https://doi.org/10.1016/b978-0-12-801694-7.00006-8> (pristupljeno: 13.srpnja 2024.)
21. Pietri J. E., DeBruhl H., i Sullivan W. (2016). The rich somatic life of *Wolbachia*. *MicrobiologyOpen*, 5(6), 923–936.
<https://doi.org/10.1002/mbo3.390> (pristupljeno: 9.srpnja 2024.)
22. Rützler M. i Zwiebel L. (2005). Molecular biology of insect olfaction: recent progress and conceptual models. *J Comp Physiol A* 191, 777–790.
<https://doi.org/10.1007/s00359-005-0044-y>
23. Szewczyk B., De Souza M. L., De Castro M. E. B., Lara M., Moscardi F. (2011). Baculovirus biopesticides. In *InTech eBooks*.

<https://doi.org/10.5772/13219> (pristupljeno: 11.srpnja 2024.)

24. Shah S. T., Basit A., Sajid M., Mohamed H. I. (2021). Microorganism: a potent biological tool to combat insects and herbivores. In Springer eBooks (pp. 505–555)
https://doi.org/10.1007/978-3-030-66587-6_19 (pristupljeno: 23.lipnja 2024.)

Životopis

Tina Spajić rođena je 25. prosinca 2002. u Mostaru. Nakon završene osnovne škole, pohađala je i srednju školu, Gimnaziju fra Dominika Mandića Široki Brijeg, u svom istoimenom i voljenom gradu. Nakon polaganja državne mature u Republici Hrvatskoj, odlučuje se studirati u Zagrebu. Kroz srednjoškolske dane, pratio ju je interes za humanističke i biotehničke znanosti te naposljetku upisuje Agronomski fakultet u akademskoj godini 2021./2022., za prijediplomski smjer Fitomedicina.