



Ewolucja metamorfozy u owadów

Paweł Jałoszyński
17.VI.2004

Dlaczego larwy owadów o przeobrażeniu zupełnym tak dalece różnią się morfologią i trybem życia od postaci dorosłych (imago, w liczbie mnogiej - imagines)?

Dlaczego pojawiło się na pierwszy rzut oka kuriozalne, w większości przypadków nieruchome stadium poczwarki?

Rozważania na temat aktualnie przyjmowanej hipotezy ewolucji holometabolii (tj. przeobrażenia zupełnego w grupie owadów określanej nazwą Holometabola) można rozpocząć próbując odpowiedzieć na te pytania.

Przeobrażenie niezupełne polega w dużym skrócie na tym, że z jaja wylega się stadium, które choć jest zdolne do samodzielnego poruszania się, odżywiania, oddychania, to wykazuje ciągłość morfologiczną i fizjologiczną z embriosem i - w gruncie rzeczy - jest to właśnie przedwcześnie ogłądające świat stadium embrionalne.

Ten młodociany twór wykluwa się po prostu w momencie, kiedy jego ciało wykształciło już wszelkie organy umożliwiające przeżycie poza osłonkami jaja. Składanie jaj przez samice w miejscach osłoniętych, wilgotnych i zacienionych (duża presja selekcyjna, większa przeżywalność potomstwa) ułatwia wczesne opuszczenie osłon jaja; w takim środowisku wystarczą cienka, słabo zesklebiona embryonalna kutikula (oskórek).

Wszystko, co na tym etapie nie jest niezbędne do przeżycia, wykształci się później (układ rozrodczy, grube skleryty kutikuli, ewentualne skrzydła itp.).

Żadne gwałtowne zmiany nie są wymuszane przez środowisko, taki embriosem-larwa spokojnie posila się tym, co znajdzie w bezpośrednim otoczeniu, przybiera na wadze, powoli wykształca rozmaite narządy, dojrzewa. Środowisko wymusza zmiany w momencie, kiedy zasoby żywności okazują się zbyt małe, faworyzowane są wtedy średnio ruchliwe larwy (te najmniej ruchliwe nie mają co jeść; te najbardziej ruchliwe szybko pakują się w kłopoty), penetrowanie bardziej suchych środowisk pociąga za sobą konieczność rozbudowy kutikuli.

Poszukiwanie pożywienia w coraz większych odległościach od ciepłarnianych warunków kryjówki, w której samica złożyła jaja, doprowadzi do rozwoju odnóży, poważnych zmian w powłokach ciała, zmian w aparacie gębowym itd.

Właściwości kutikuli, która może się rozciągać tylko w niewielkim stopniu, a z samej swojej genezy jest tworem warstwowym, narzucają wykształcenie się mechanizmu linienia - wierzchnia, najbardziej sztywna warstwa jest okresowo zrzucana, larwa rośnie, a na samym końcu, gdy po kilku linieniach wykształcają się w pełni narządy rozrodcze, larwa staje się owadem dorosłym. To jest przeobrażenie niezupełne, i według obecnej nomenklatury tę "larwę" trzeba nazywać nimfą (prawdziwa "larwa" występuje u owadów o przeobrażeniu zupełnym, o czym dalej).

Nimfy wszystkich stadiów wyglądają podobnie jak owady dojrzałe, a wynika to z prostego faktu, że cały rozwój odbywa się w tej samej niszy ekologicznej; postaci przedimaginalne korzystają z tego samego pokarmu co osobniki dorosłe. I tu pojawia się dość oczywisty problem - nimfy żyjące w tej samej niszy ekologicznej co postaci dorosłe, konkurują z nimi o pożywienie...

Z jednej strony korzystne jest składanie dużej liczby jaj, z drugiej zaś niestety liczne potomstwo zmniejsza szanse imagines na znalezienie pokarmu... Jeśli pożywienia jest dużo, to i problemu nie ma - nimfy są bardzo podobne do imagines, jak to jest np. u karaczanów, żeby daleko nie szukać. Jeśli pożywienia było mało to jednym z rozwiązań okazało się skrócenie stadium reprodukcyjnego - imagines kopulują krotko po ostatniej wylince, samice składają jaja, giną, koniec pieśni (klasyczny przykład - cykady).

Uwstecznięcie narządów gębowych u niektórych grup to też element tej strategii; imagines nie pobierają w ogóle pokarmu (np. jętki). Wykształcenie holometabolii to najbardziej spektakularny efekt tej właśnie konkurencji pomiędzy stadium przedimaginalnym a dorosłym, a stało się to możliwe na skutek mutacji w genach regulujących gospodarkę hormonalną.

W grupach owadów o przeobrażeniu niezupełnym (Hemimetabola) wyróżnia się trzy stadia - pronimfa, nimfa oraz imago. Stadium pronimfy trwa zwykle bardzo krótko; to jest właśnie ten embriion wychodzący z jaja.

Czasem pierwsza wylinka, po której pronimfa zmienia się w nimfę, odbywa się po kilkudziesięciu minutach lub godzinach po wyjściu z jaja (m.in. jętki, ważki), czasami kutikula pronimfy zrzucana jest już w czasie opuszczania osłonek jajowych i wylega się nimfa (np. pluskwiaki).

Różnica pomiędzy pronimfa a nimfa jest taka, że ta pierwsza posiada cienką kutikulę bez charakterystycznych grubszych pól, zwanych sklerytami, typowa pronimfa ma też słabo zesklekotyzowany aparat gębowy i nie pobiera pokarmu. Aktualna hipoteza ewolucji zupełnej metamorfozy wywodzi stadium larwalne Holometabola właśnie od pronimfy pierwotnych Hemimetabola. Żeby pronimfa mogła zainteresować się inną niszą ekologiczną niż nimfa, a tym samym ewoluować niezależnie, musi ona jednak pobierać pokarm i szukać go coraz dalej od "rodzinnego gniazda".

I tutaj niespodzianka - u niektórych motyli embriion w czasie rozwoju wewnątrz osłonek jajowych nie otacza powłokami ciała całego zasobu żółtka, część tych zapasów pozostaje poza jego tkankami i w późniejszych etapach rozwoju taki embriion aktywnie... zjada właśnie to nadmiarowe żółtko swoim miękkim i nie do końca wykształconym aparatem gębowym, będąc ciągle wewnątrz jaja.

Podobne zjawisko u pierwotnych owadów mogło sprzyjać wydłużaniu czasu trwania stadium pronimfy - więcej żółtka do konsumpcji jeszcze w osłonkach jaja, wylęgające się stworzenie już samo jest w stanie pobierać płynny pokarm, czyli była szansa na takie wydłużenie tego etapu życia, żeby konkurencja pomiędzy nimfami a pronimfami doprowadziła do skracania któregoś z tych etapów.

Podobny proces mógł doprowadzić do skrócenia stadium imago u niektórych Hemimetabola, tylko w naszym przypadku żadne ze stadiów (tj. ani pronimfa, ani nimfa) nie było zdolne do rozmnażania, co nie pozwalało na dokładnie takie samo rozwiązanie. Niemniej jednak, maksymalne możliwe skrócenie jednego z tych stadiów okazało się bardzo dobrym rozwiązaniem problemu konkurencji, i tam, gdzie zaczęło dominować stadium odpowiadające wcześniejszej pronimfie, tym minimum stała się poczwarka; to jest po prostu "skoncentrowana w czasie" nimfa, nie pobierająca pokarmu.

W świecie owadów znane są poczwarki bardzo ruchliwe czy wręcz aktywnie poruszające się (niektóre muchówki rozwijające się w wodzie czy np. wielbłądki); dają one pojęcie, jak mogły wyglądać etapy pośrednie w ewolucji tego stadium. Jednak dlaczego pronimfa i nimfa miałyby się w ogóle różnić? Bo to właśnie te różnice w morfologii były bazą do dalszych zmian i w końcu doprowadziły do dalekiego rozejścia się tych dwóch stadiów i transformacji nimfy w poczwarkę. Otóż pronimfy ewoluowały przede wszystkim w kierunku nabycia cech ułatwiających wyjście z jaja, czyli wykształcenia jakichś zębów czy guzów na głowie służących do rozrywania osłon jajowych - te przystosowania dla nimfy są bezużyteczne; z drugiej strony niewielkie zasoby żółtka w jaju mocno ograniczają możliwość wykształcenia przez pronimfę cech potrzebnych nimfie - grubszej kutikuli, mocniejszych żuwaczek itd. Rozejście morfologiczne tych stadiów było nieuniknione.

Jaki jest mechanizm odpowiedzialny za szczegółowe zmiany, np. jak to się dzieje, że larwy często wykształcają inny typ narządów ruchu niż imagines, i co się dzieje z niepotrzebnymi nogami larwy w czasie metamorfozy?

W ontogenezie owadów narządy powstają z płytek imaginalnych; w przypadku stopniowego rozwoju od embrionu do imago można sobie ten proces wyobrazić jako stopniowe organizowanie się grup komórek w określonych miejscach ciała, i różnicowanie się tych zawiązków w narządy.

Pierwotnie nie dochodziło do żadnych drastycznych czy gwałtownych zmian, to było powolne lokalne różnicowanie. Tempo rozwoju płytek imaginalnych i ich różnicowania kontroluje równowaga pomiędzy dwoma grupami hormonów, ekdysteroidami i hormonami juwenilnymi. Zaburzenia w gospodarce hormonalnej to właśnie mechanizm ewolucji larw u owadów.

Niedobór czy nadmiar któregoś z hormonów powoduje zahamowanie agregacji, rozwoju czy różnicowania płytek imaginalnych, podczas gdy pozostałe regiony ciała rozwijają się zupełnie normalnie. Czyli możliwa jest sytuacja, kiedy na skutek mutacji w genach kontrolujących ekspresję któregoś z hormonów rozwój narządów nie jest powolny i stopniowy, tylko niektóre płytki imaginalne są hamowane, a potem na jakimś etapie wraca prawidłowa równowaga hormonalna i następuje gwałtowny rozwój kilku organów. Przykład - zawiązki skrzydeł widoczne u wielu nimf.

Początkowy "prawidłowy" rozwój płytek imaginalnych dających początek skrzydłom zostaje zahamowany przez jeden prosty hormon i nimfa zamiast stopniowo rozwijać skrzydła robi się tylko coraz większa, a zawiązki jak były mizerne, tak są. I nagle produkcja tego hormonu zostaje zablokowana, zawiązki zostają odhamowane i przeobrażają się w całkowicie rozwinięte skrzydła w bardzo krótkim czasie przed ostatnią wylinką. Właśnie taki mechanizm reguluje hamowanie rozwoju płytek imaginalnych u larw owadów holometabolicznych i szybkie odhamowanie tego rozwoju na ostatnim etapie, wewnątrz ciała poczwarki. Tutaj jednak sytuacja jest o tyle złożona, że w czasie życia larwalnego niektóre "uśpione" płytki imaginalne mogą stać się odporne na hamowanie hormonem juwenilnym (znane są przykłady lokalnie podwyższonej aktywności enzymu unieczynnającego ten hormon tylko na obszarze jednej czy kilku konkretnych płytek imaginalnych).

Głębokie zmiany morfologiczne dokonywane w tak krótkim czasie wymagają histolizy niektórych, wcześniej "wybujanych" tkanek.

Rozwój niektórych płytek imaginalnych odpowiedzialnych za powstanie odnóży czy skrzydeł odbywa się poprzez uwypuklanie zawiązków tych narządów na powierzchni ciała. Te zawiązki są tylko częściowo rozwinięte, ale ze względu na dziwne rzeczy, jakie dzieją się z gospodarką hormonalną, muszą poczekać na pełny rozwój jeszcze przez kilka stadiów

larwalnych. Są to wypukłości na powierzchni ciała, które mogą być wykorzystywane przez larwę do zaczepiania się o nierówności podłoża, czyli w sumie do poruszania się. I teraz ewolucja idąca w kierunku zwiększania ruchliwości larwy będzie faworyzować takie osobniki, u których te wypukłości są dłuższe, mają jakąś szczecinkę na końcu itp.

Taki proces dał początek larwalnym odnóżom, które nie są takie same jak te u postaci dojrzałej, bo ewoluowały w innej niszy ekologicznej, poddane presji innych warunków środowiska i dopasowane są do innej budowy całego ciała.

W tych odnóżach larwalnych pozostają jednak grupy komórek mające potencjał płytek imaginalnych, z zakodowanym mechanizmem rozwoju w odnóża imaginalne. Wystarczy, że równowaga hormonalna osiągnie taki etap, na którym hormon juvenilny przestanie blokować te właśnie komórki, żeby w miejscu, gdzie larwa miała przyssawki, posuwki czy inne narządy ruchu zaczął się gwałtowny rozwój normalnego odnóża.

Gdyby poważnie kolidowało to z istniejącą w tym miejscu "nogą" larwy, to taka zmiana mogłaby być letalna. Ewolucja rozwiązała ten problem poprzez histolizę tkanek odnóży larwalnych, mechanizm bardzo powszechny w całym świecie żywym.