

## Jak i z czego powstały skrzydła owadów?

### How and what from did insect wings originate?

STANISŁAW CZACHOROWSKI

Zakład Ekologii i Ochrony Środowiska, Instytut Biologii WSP w Olsztynie, ul. Żołnierska 14,  
10-561 Olsztyn

Owady są najliczniejszą grupą zwierząt, zasiedlającą niemalże wszystkie lądowe i słodkowodne siedliska. Cechą, która umożliwiła im tę ekologiczną ekspansję, jest zdolność lotu. Jednocześnie należy podkreślić, iż zdolność aktywnego lotu owady uzyskały jako pierwsze istoty na Ziemi. *Insecta* latają dzięki skrzydłom występującym na drugim i trzecim segmencie tułowia, u niektórych jedna para skrzydeł może być zredukowana częściowo lub całkowicie. Od wielu lat trwają spory wokół pytania jak i z jakich struktur rozwinęły się skrzydła u owadów. Kwestię zdawałoby się już rozstrzygniętą podważyły ostatnie dane paleontologiczne (Kukalová-Peck, 1978, 1983, 1985, 1987, 1990, 1992; Kukalová-Peck i Brauckmann, 1989; Shear i Kukalová-Peck, 1989). Wiemy lub domyślamy się kiedy owady nauczyły się latać, lecz nie bardzo orientujemy się jak i dlaczego.

Zasadnicza dyskusja wokół powstania skrzydeł owadów dotyczy trzech zasadniczych pytań i dylematów:

1. Czy skrzydła są strukturami nowymi, czy też są przekształconym elementem organu występującego pospolicie u stawonogów?

2. Czy powstanie skrzydeł lub struktur bezpośrednio je poprzedzających (preadaptacji) dokonało się jeszcze w wodzie czy dopiero po wyjściu tchawkodysznych na ląd?

3. Z czego powstały skrzydła i czy były to segmentalne przydatki (występujące na wszystkich segmentach czy tylko na tułowiu)?

Odpowiedzi na powyższe wątpliwości grupują się w dwu zasadniczych teoriach: paranotalnej i skrzelotchawkowej (skrzelotchawki jako przekształcone wyrostki odnóży stawonogów).

### 1. Teorie paranotalnego pochodzenia skrzydeł

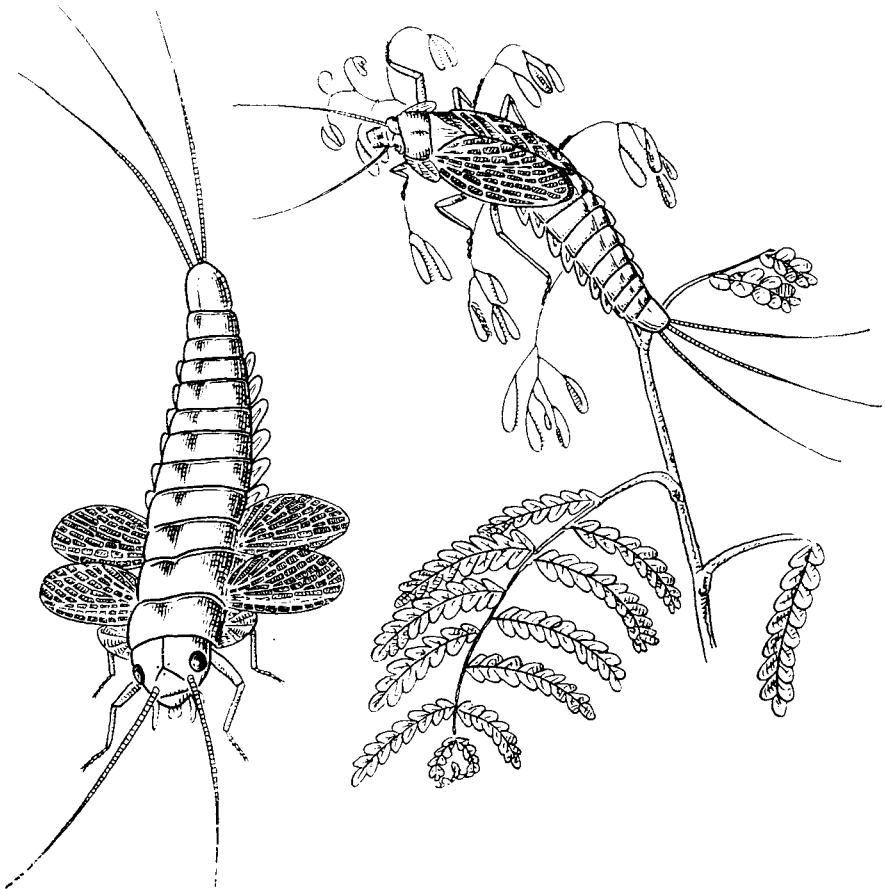
Koncepcje „paranotalne” zakładają uwypuklenie tergity tułowiowych i wtórne uzyskanie zdolności do ruchu oraz wtórne umięśnienie tak powstałych przydatków. Po raz pierwszy teoria ta została sformułowana przez Müllera (1873 a, b, 1875)

i dokładniej rozpracowana przez Cramptona (1916). Powyższa koncepcja dominowała przez ponad półwiecze i jeszcze dziś znajduje poparcie u współczesnych badaczy (Sharov, 1966; Hamilton, 1971, 1972 a, b, c; Wootton, 1976; Rasnicyń, 1976).

Wyrostki paranotalne, jako wypuklenie płytek grzbietowych, są często spotykanymi strukturami u wszystkich stawonogów. Opisane są u trylobitów, skorupiaków, pajęczaków, wijów i oczywiście owadów (w rozumieniu wszystkich sześcionogów: *Parainsecta* + *Insecta*).

### 1.1. Szybowanie jako sposób ucieczki

Zgodnie z najpopularniejszą wersją koncepcji paranotalnej, owady uskrzydłone wywodzą się prawdopodobnie z przodków żyjących na drzewach i odżywiających się częściami rozrodczymi (kwiatostany, nasiona) roślin nagozalążkowych. Dla wyszukiwania pokarmu oraz w celu ucieczki przed drapieżnikami owady te często skakały z rośliny



Ryc. 1. Hipotetyczni przodkowie owadów uskrzydłych [wg Rasnicyń, 1976]

na roślinę, z gałęzi na gałąź lub na ziemię. Zaczątki skrzydeł w postaci wyrostków grzbietowych (paranotalnych) pomagały w wydłużaniu skoku i w locie ślizgowym (ryc. 1). Z czasem dobór faworyzujący osobniki o coraz większych wyrostkach doprowadzić miał do ukształtowania się skrzydeł (Wootton, 1976; Rasnitsyn, 1980).

Konieczną adaptacją musiałyby być skrzydła składane wzdłuż ciała, tak żeby nie przeszkadzały przy poruszaniu się wśród roślinności. Taki mechanizm składania skrzydeł (płasko na odwłoku) powinien pojawić się stosunkowo wcześniej, jeszcze przed zdobyciem umiejętności aktywnego lotu (Rasnitsyn, 1980).

Kolejnym etapem było zdobycie umiejętności machania skrzydłami, dzięki któremu skok mógł się wydłużyć jeszcze bardziej. Naturalna selekcja preferująca sprawniejszych „lotników” musiałaby doprowadzić do zdobycia umiejętności aktywnego lotu.

Toeria ta ma kilka słabych punktów. Przedstawiona filogeneza zakłada wczesne wykształcenie się składanych skrzydeł. Z punktu widzenia mechaniki jest to rozwiązanie bardziej skomplikowane, wymagające wytworzenia skutecznego aparatu do zginania skrzydeł. Najprymitywniejsze („najstarsze”) owady obecnie żyjące, skrzydeł nie składają w ogóle (np. ważki różnoskrzydłe) lub składają je jedynie nad ciałem (jętki, ważki równoskrzydłe). Wydaje się więc, że jest to pierwotny sposób składania skrzydeł. Ponadto za cechę pierwotną należy uznać szerokie przyczepienie skrzydeł całą jego podstawą do tułowia, jedno daleko od drugiego (tak jak to jest u jętek). Taka konstrukcja uniemożliwia składanie skrzydeł płasko wzdłuż ciała, a jedynie pionowo nad ciałem. A skoro tak, to skrzydła nie mogły powstać u owadów żyjących wśród roślinności - bo odstające od ciała skrzydła przeszkadzałyby w poruszaniu się między pędami lub gałązkami. Tak więc powyższa teoria zakłada stopniowe powiększanie się wyrostków paranotalnych przy braku korzyści (zdolność do lotu) i równoczesnych utrudnieniach w poruszaniu się.

Dodatkowym kontrargumentem wysuwany przez różnych naukowców jest brak drapieżników w biocenozach lądowych w czasie, gdy owady „zdobywały” umiejętność lotu... Jedynymi zwierzętami „podejrzanymi” o drapieżnictwo mogą być skorpiony. Przedstawiona hipoteza powstania skrzydeł jest wielce wątpliwa i bardzo mało prawdopodobna, dlatego też często krytykowana. Kolejnym mankamentem jest duża teoretyczna wątpliwość: czy statyczne struktury służące do lotu ślizgowego (szybowania) mogły się przekształcić w aktywnie poruszane narządy lotu? Nigdzie indziej czegoś takiego nie obserwowano: u wszystkich innych aktywnych lotników (gadów, ptaków, ssaków) zawsze powstawały z ruchliwych przedtem kończyn. Problem bowiem dotyczy nie tylko powstania struktury nośnej, lecz także rozwoju aparatu mięśniowego. Jak więc powstały skrzydła?

### 1.2. Koncepcja „przetchlinkowych zatyczek”

Inną wersją paranotalnej teorii jest koncepcja Bocharovej-Messner (1959, 1971), zakładająca możliwość powstania skrzydeł z integumentalnych wyrostków, które pierwotnie służyły jako zatyczki (klapki zamykające) dla przetchlinek. W swej pierwotnej funkcji musiałyby być ruchome i pomagały początkowo tylko w zamykaniu przetchlinek, a następnie poprzez aktywne ruchy wspomagać aktywną wentylację całego systemu tchawkowego. Jednakże dane paleontologiczne nie potwierdzają śladów istnienia u owadów kopalnych nowych bądź co bądź struktur jakimi byłyby zatyczki-przedskrzy-

dełka. Ponadto brak jest potwierdzenia anatomicznego w rozmieszczeniu przetchlinek na segmentach tułowia i odwłoka (Kukalová-Peck, 1978). I w końcu: jak sensownie uzasadnić powiększanie się takich struktur? czy zanim służyły jako skrzydła do aktywnego lotu były wykorzystywane do lotu ślizgowego (szybowcowego)?

### 1.3. Hipoteza „pletw”

Kolejną wersją udoskonalającą była hipoteza „pletwy” (Bradley, 1942), zakładająca istnienie bliżej nie znanych organów będących przed-skrzydłami. Początkowo u owadów prowadzących ziemnowodny tryb życia w fazie wodnej służyły do pływania, natomiast na lądzie pomocne były do dyspersji (dalszego lub szybszego przemieszczania się z jednych siedlisk do drugich). Wątpliwości budzi powstanie nowych struktur lokomocyjnych, podczas gdy u stawonogów właśnie odnóża taką funkcję już pełniły. Ponadto brak jest dowodów paleontologicznych popierających powyższe przypuszczenie.

### 1.4. Paranotalne wyrostki jako skrzelotchawki

W końcu podkreślano też znaczenie ruchliwych skrzelotchawek jako poprzedzających funkcję lotu (Woodworth, 1906). W tym podejściu owady, jako organizmy lądowe, wtórnie wniknęłyby do wód śródlądowych. Tę skrzelotchawkową koncepcję warto uaktualnić mechanizmami ekologicznymi i ewolucyjnymi, dokładniej analizując pierwotną funkcję nieudolnego lotu jak sposobu kolonizacji siedlisk w środowisku niestabilnym i heterogennym.

W procesie ewolucji najczęściej bywa tak, że cechy progresywne najpierw stopniowo się rozwijają jako przystosowanie do jednego czynnika środowiskowego, a potem raptownie, poprzez zmianę funkcji i zastosowania służą zupełnie czemuś innemu. Tylko taki mechanizm może wytłumaczyć powstanie skrzydeł. Każda cecha musi być przydatna już od zaraz, a nie dopiero za setki pokoleń. I ten pogląd przyjmowany jest przez większość badaczy. W analogiczny sposób przecież powstały płuca kręgowców (uwypuklenie przewodu pokarmowego), skrzydła ptaków, ssaków, dinozaurów (przekształcone z kończyn przystosowanych do chodzenia) i wiele, wiele innych cech.

Powstaje zatem pytanie, do czego owadom potrzebne były coraz większe wyrostki grzbietowe (paranotalne)? Podkreślmy, że przydatne **powinny** być już nawet małe i nie nadające się jeszcze do lotu. Drugie pytanie brzmi: **kiedy** i dlaczego nastąpiła zmiana funkcji i przystosowanie tych wyrostków do lotu? Odpowiedź na te pytania możliwa jest jedynie poprzez wnikliwe przyjrzenie się owadom dziś żyjącym oraz porównywanie ich ze skamieniałościami.

Do najwcześniejszej ewolucyjnie ukształtowanych owadów należą ważki i jętki. W rzędach tych zachowało się wiele cech prymitywnych i pierwotnych. Larwy tych owadów żyją w wodzie. Czy jest to też cecha pierwotna? Tego niestety nie można uznać za pewnik. Wszak w wielu przypadkach zwierzęta zachowują pewne cechy prymitywne, by pod innym względem wykazywać daleko **zaawansowaną** progresję.

Najbardziej pierwotne wydają się larwy jętek: początkowo **miały** 9 par skrzelotchawek umiejscowionych na odwłoku (od permu obserwuje się **redukcję** liczby skrzelotchawek)

oraz mają przyoczek. Pokrojem zewnętrznym przypominają owady bezskrzydłe (*Thysanura*). Tę cechę można zatem uznać za rekapitulację filogenezy. Rozwój jest prometaaboliczny, z wieloma stadiami przejściowymi: larwy, nimfy, subimago, imago. Bardzo ważną cechą jest to, że dwa ostatnie stadia są uskrzydłone. U żadnych innych owadów uskrzydłonych (*Pterygota*) tego nie obserwujemy.

Tak duża liczba cech prymitywnych i pierwotnych pozwala przypuszczać, że bezpośredni przodkowie owadów uskrzydłonych byli bardzo podobni do jętek. Lecz czy prowadzili wodny tryb życia w stadium larwalnym? Tego niestety nie wiemy.

Załóżmy jednak, że tak było. W związku z tym zajmijmy się bezpośrednimi przodkami owadów uskrzydłonych - szczeciogonami (*Thysanura*), oczywiście jest to pewne uproszczenie. Były to najprawdopodobniej owady lądowe, prowadzące skryty tryb życia. W pokroju ogólnym podobne do larw jętek z wieloma cechami pierwotnymi.

Przypuśćmy, że owady te wtórnie zasiedliły zbiorniki wodne, wolne od innych stawonogów. Zbiornikami takimi mogły być jedynie wody śródlądowe, małe, okresowo wysychające i izolowane od innych wód z licznie występującymi pierwotnie wodnymi stawonogami, głównie skorupiakami. Taka izolacja i częste wysychanie powinny utrudnić lub całkowicie uniemożliwić życie typowo wodnych skorupiaków. Okresowe wysychanie bądź to cieków, bądź wód stojących może wynikać z braku zwartej roślinności porastającej całą zlewnię i regulującą spływ powierzchniowy (analogiczne zjawiska widoczne są na obszarach wylesionych przez człowieka). Omawiane zbiorniki wodne były więc siedliskami nie zamieszkałymi, przynajmniej jeśli chodzi o potencjalnych stawonożnych konkurentów.

Jednym z niezbędnych przystosowań do życia w wodzie jest konieczność rozwiązania problemu oddychania. Owady osiągnęły to poprzez skrzelotchawki, różnie zbudowane u różnych grup owadów. Skrzelotchawki podobne do skrzydeł owadzich występują u larw jętek. Mają użytkowanie podobne do użytkowania skrzydeł. Wiele gatunków ma skrzelotchawki blaszkowate. W rozwoju osobniczym obserwuje się duże podobieństwo poszczególnych stadiów larwalnych, a potem nimf i subimago, w których rozwijające się skrzydła są uderzająco podobne do skrzelotchawek. Znajdujemy także potwierdzenie w skamieniałościach (Kukalová-Peck, 1978).

Do skrzelotchawek tlen dyfunduje z wody otaczającej ciało. Jeżeli woda jest nieruchoma, to w bezpośrednio otaczającej owada warstwie wody szybko dochodzi do zużycia tlenu. W drobnych zbiornikach wodnych często zdarzają się deficyty tlenu. Aby poprawić warunki tlenowe wiele owadzich larw wymusza przepływ wody by korzystać z tlenu rozpuszczonego w innych fragmentach przestrzeni wodnej. Np. chrzączki rytmicznie poruszają odwłokiem i wymuszają w ten sposób przepływ wody w domku, stale go „wentylując”. U larw jętek zaobserwowano inny mechanizm: poruszają one skrzelotchawkami! Poruszające się skrzelotchawki zachowują się podobnie jak skrzydła!

Przy takiej wersji wydarzeń możliwa była ewolucja postępowo wyrostków grzbietowych (paranotalnych) pełniących funkcję skrzelotchawek. W miarę wzrostu, w kolejnych stadiach larwalnych, potrzebne jest coraz lepsze zaopatrzenie w tlen. Aby to osiągnąć, kolejne stadia larwalne powinny mieć coraz większe skrzelotchawki. Uzyskanie zdolności ruchu jest też adaptacją oddechową. Mamy więc sytuację, w której dobór naturalny będzie preferował wzrost skrzelotchawek, przydatnych w każdym momencie życia. Jednocześnie ze wzrastającą powierzchnią takich skrzelotchawek rozwojowi musiał podlegać system mięśniowy poruszający taką strukturą.

Życie w drobnych zbiornikach wodnych wymaga częstych migracji i zasiedlania nowych zbiorników (Czachorowski i Szczepańska, 1991; Kaitala, 1989; Williams, 1987). Z jednej strony dotarcie do wolnych i niezasiedlonych zbiorników zapewnia sukces rozrodczy, a z drugiej częste wysychania (w cyklu rocznym, wieloletnim i wieloletnim) powodują, że przetrwać ewolucyjnie mogą tylko te, które potrafią ciągle migrować i zdobywać nowe wolne „wyspy”.

Drugą zatem cechą przystosowawczą powinny być adaptacje do migracji. Do oddychania na lądzie potrzebny byłby okresowy lub częściowy powrót do pierwotnego oddychania tchawkami. Poruszające się skrzelotchawki mogłyby pomagać w przemieszczaniu się. Zatem migrujący owad powinien zredukować część skrzelotchawek, niektóre zaś zachować jako narząd wspomagający lokomocję oraz jako narząd oddechowy przy ponownym zasiedleniu środowiska wodnego. Pozostające skrzelotchawki mogłyby na lądzie pełnić także funkcję termoregulacyjną. Każda adaptacja usprawniająca ten mechanizm byłaby od razu „nagradzana” większym sukcesem reprodukcyjnym. Ponadto możliwe jest stopniowe i powolne doskonalenie tej cechy, w wyniku nasilającego się „wyścigu” do nowopowstałych zbiorników. W myśl zasady: kto pierwszy ten lepszy. Powiększające się skrzelotchawki w niczym nie przeszkadzałyby owadom.

Zdolność lotu jako cecha wybitnie korzystna ewolucyjnie (opanowanie nowych i wolnych terytoriów) musiała ulegać wzmocnieniu. Przy okazji otworzyły to przed owadami zupełnie nowe siedliska, o charakterze nie-wodnym. Stadia uskrzydłone mogły opanowywać siedliska lądowe, do tej pory niedostępne dla innych stawonogów, a także dla swoich przodków - owadów bezskrzydłych.

W dalszej filogenezie, w wyniku większej dominacji i adaptacyjności stadiów uskrzydłonych, można spodziewać się większego ich udziału w ontogenezie, jako fazy korzystniejszej. Można zatem oczekiwać w rozwoju zmiany funkcji obu faz rozwojowych. Ewolucja i przystosowanie zaczęły niezależnie przebiegać w fazie larwalnej (bezkrzydłowej) jak i imaginalnej (uskrzydłonej). Wszystkie funkcje rozrodcze zostały przesunięte do fazy uskrzydłonej jako fazy dyspersyjnej. Stadia bezskrzydłe zaczęły się upraszczać na skutek rezygnacji z wielu funkcji życiowych, stopniowo przekształcając się w larwy, „obowiązkiem” których był jedynie wzrost (akumulacja energii i materii). Długi rozwój z wieloma stadiami rozwojowymi i przejściowymi uległ uproszczeniu na skutek „wynalezienia” poczwarki i rozwoju z pełnym przeobrażeniem.

W tym samym czasie geologicznym powstały lądowe kręgowce, „wymyślając” inny mechanizm migracji: odnóża kroczone i płucne oddychanie powietrzem atmosferycznym. Świadczyłyby to o licznych i powszechnym występowaniu drobnych zbiorników wodnych, jako atrakcyjnego siedliska. Wskazuje to także na duże znaczenie zdolności do dyspersji w środowisku heterogennym (Edwards, 1988; Williams, 1987).

Zgodnie z tą koncepcją owady „uskrzydliły” się nie ze „strachu” przed drapieżnikami, lecz w celu dotarcia do coraz to odleglejszych i izolowanych zbiorników wodnych, w których unikały konkurencji z wodnymi skorupiakami (skorupiaki nie potrafią tak sprawnie samodzielnie migrować do izolowanych zbiorników). Zamiast mechanizmu ucieczki proponowany jest więc mechanizm kolonizacji i dyspersji w środowisku heterogennym.

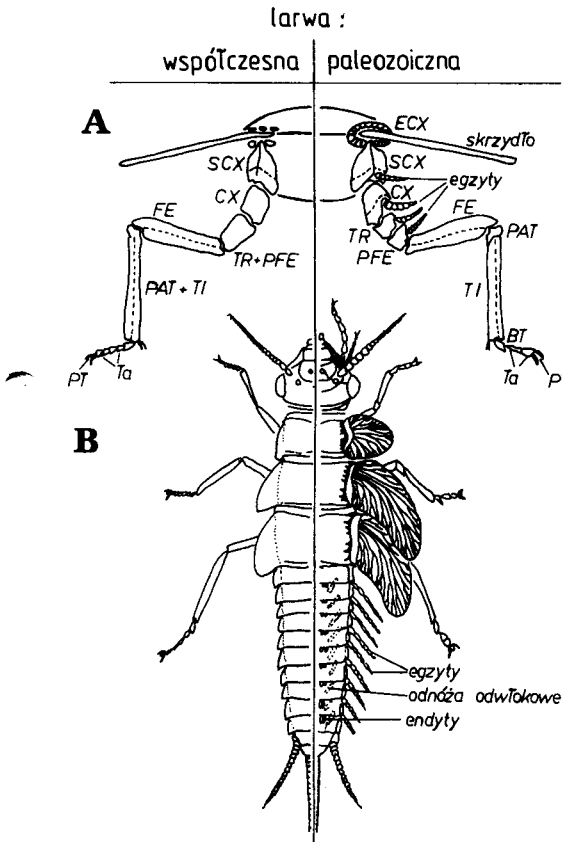
Powyższy mechanizm z punktu widzenia ekologicznego i ewolucyjnego wydaje się poprawny. Kłopot jednak w tym, że skrzelotchawki u wodnych owadów mogą mieć różne pochodzenie i nie u wszystkich udaje się je wyprowadzić w homologii ze

skrzelotchawkami jętek. Trzeba by założyć kilkakrotne, ponowne opanowywanie środowiska wodnego. Większe jednak wątpliwości budzi sama teoria paranotalna: nigdzie indziej nie udało się udowodnić powstania aktywnych „trzepoczących” skrzydeł czy organów ruchomych ze struktur statycznych. Jak miałyby się rozwijać umięśnienie takich nieruchomych elementów, sprawiając je zdolnymi do poruszania? Jak z nieruchomych paranotalnych skrzelotchawek mogły powstać ruchome?

Teoria paranotalna nawet w różnych wariantach nie może być przyjęta bez zastrzeżeń i dużych wątpliwości. Po pierwsze wadliwy jest „dowód” oferowany przez prawo rekapitulacji i rozwój ontogenetyczny: brak u współczesnych owadów w stanie nimfalnym ruchomego skrzydła nie musi być rekapitulacją stadium „przedlotnego”. Może wynikać tylko z usprawnienia rozwoju osobniczego. Przeczą temu także dane z paleontologii ukazujące dość dokładnie rozwój skrzydeł i stadiów nimfalnych owadów karbońskich (Kukalová-Peck, 1978). Także szereg innych argumentów teorii paranotalnej zostało podważonych (Zalesskij, 1953; Sharov, 1966; Hocking, 1957).

## 2. Teoria skrzelotchawek powstałych z ruchomych odnóży

Tak zwana teoria „skrzelotchawkowa” Gegenbaura zyskała ponownie duże zainteresowanie (Wigglesworth, 1973, 1976; Kukalová-Peck, 1978, 1983, 1987).



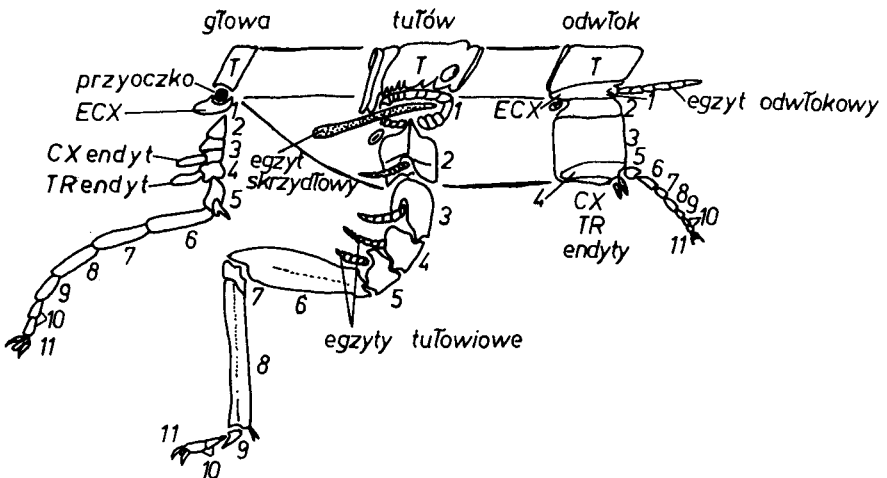
Zakłada ona powstanie skrzydeł z przydadków (wyrostków) podstawy odnóży: epikoksalnych egzytów (ryc. 2) prawdopodobnie homologicznych z egzytami skorupiaków (Kukalová-Peck, 1983). Koncepcja Kukalovej-Peck bardzo dobrze wyjaśnia sekwencyjność struktur homologicznych na segmentach tułowia z występującymi na odwłoku. Dowód

Ryc. 2. Schemat budowy ciała larwy paleozoicznej (najbardziej prymitywne owady uskrzydłone) i larwy współczesnej, A - przekrój poprzeczny przez segment tułowia, ECX - epicoxa (pierwszy człon odnóży zrosnięty z tergitem u wszystkich stawonogów, lecz oddzielony od płytki grzbietowej głęboką bruzdą, występującą u wszystkich prymitywnych stawonogów), SCX - subcoxa (tułowiowe subcoxa występują u *Diplura*, *Thysanura*, u *Pterygota* wchodzi w skład pleuronu, lecz jest jeszcze dobrze wyodrębniony u *Archeognatha*), CX - coxa, TR - trochaner, PFE - prefemur, FE - femur, PAT - patella, TI - tibia, BT - basitarsus, Ta - tarsus, PT - posttarsus, B - morfologia larwy (nimfy) [wg Kukalová-Peck, 1990]

poparty jest dodatkowo danymi z neurofizjologii (skrzydła i skrzelotchawki odwołkowe z nimi homologiczne są pobudzone jednym szlakiem nerwowym). Po drugie skrzydła i „skrzydełka” (skrzelotchawki) *Ephemerida* są objęte identycznymi mięśniami odnóży. Po trzecie, embrionalne związki skrzydeł wyodrębniają się z embrionalnych związków odnóży. Biorąc pod uwagę także dane ze skamieniałości, ontogenezy i innych dyscyplin, bardzo dobrze można udokumentować powstanie skrzydeł z oddechowo-lokomotorycznych egzytów odnóży, charakterystycznych dla większości stawonogów i spotykanych u owadów kopalnych (ryc. 2) (Kukalová-Peck, 1978, 1983, 1988, 1990, 1992).

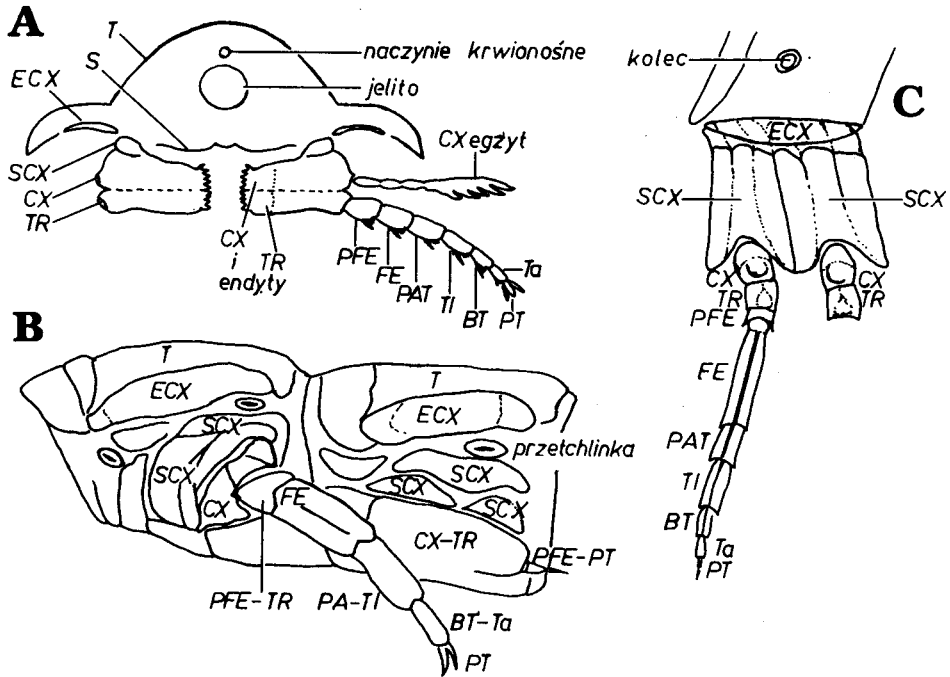
Takie określenie funkcji i anatomicznej budowy pre-skrzydeł i rozwój w skrzydła zdolne do lotu, wywołuje coraz to bardziej ożywioną dyskusję naukową. Po pierwsze dyskusja i rozważania przenoszą moment ewolucyjnego ukształtowania skrzydeł lub pre-skrzydeł do okresu życia w środowisku wodnym (lub ziemnowodnym) jeszcze przed wyjściem owadów na ląd. „Uskrzydlenie” w tej fazie filogenezy znajduje lepsze uzasadnienie paleoekologiczne. Po pierwsze przodkowie roślin lądowych - psylofity (znane od górnego syluru) - były roślinami błotnymi. W ówczesnym środowisku ziemskim takie fitocenozy rozmieszczone mogły być tylko w sposób łatkowaty, nieciągły (Mamajev, 1971). Przodkowie sześciopodów zapewne żyli właśnie w takich siedliskach, prowadząc wodny tryb życia i tylko w części korzystając z nawodnych (ładowych) części tych roślin. Podobne wodno-ładowe siedliska rozproszone spotykamy i dzisiaj. Koniecznym przystosowaniem (co wyżej szczegółowo uzasadniono) jest zdolność dyspersji i ciągłego kolonizowania takich niestabilnych i wyspowato rozmieszczonych siedlisk. Przodkowie owadów prawdopodobnie odżywiali się sokami roślinnymi, glonami i detrytusem oraz mogli być drapieżcami małych organizmów.

Równocześnie hipoteza Kukalovej-Peck niesie ze sobą dość znaczącą „unifikację”, gdyż umożliwia „zlokalizowanie” skrzelotchawek jako struktur homologicznych ze



Ryc. 3. Ogólny plan budowy głowy, tułowia i odwłoka owadów, zrekonstruowany na podstawie paleozoicznych skamieniałości, zaznaczono homologię pomiędzy odnóżami włączonymi do głowy, tułowia i odwłoka, T - tergity, pozostałe oznaczenia jak na ryc. 2 [wg Kukalová-Peck, 1987]





Ryc. 4. Schemat homologizacji segmentów odnoży u trylobitów (A), owadów (B) i wijów (C), T - tergit, S - sternit, pozostałe oznaczenia jak na ryc. 2 [wg Kukulová-Peck, 1983, 1990]

strukturami o podobnej oddechowej funkcji u innych stawonogów (ryc. 3, 4), definitywnie odkładając do naukowego lamusa takson „Uniramia” (Kukulová-Peck, 1990).

Powyższe stwierdzenia przemawiają za słusznością wodnej koncepcji powstania skrzydeł, jednakże ewolucji ulegały inne struktury: nie parantalne wyrostki lecz ruchliwe egzyty. Na podkreślenie zasługuje fakt powszechności wykorzystania podobnych struktur do oddychania u bardzo wielu stawonogów. „Egzytalna” hipoteza jest bardzo dobrze udokumentowana anatomicznie i paleontologicznie (Kukulová-Peck, 1978, 1983, 1985, 1987, 1990, 1992; Kukulová-Peck i Brauckmann, 1989; Shear i Kukulová-Peck, 1989).

Jednocześnie można połączyć dowody anatomiczne z mechanizmem ekologicznym, podkreślającym rolę dyspersji w siedliskach rozproszonych oraz z mechanizmami genetycznymi właściwymi dla małych populacji (ewolucja punktowa). Znaczenie skrzydeł w dyspersji możemy współcześnie zaobserwować w przypadku owadów, które wtórnie utraciły skrzydła lub następuje funkcjonalne lub strukturalne (np. krótkoskrzydłość) zmniejszenie zdolności do lotu. W wielu przypadkach nielotność wynika z większej jednorodności środowiska (brak łatkowatości i wyspowatości) lub z innych sposobów dyspersji (Stefan, 1984; Kaitala A., 1989; Kaitala V. et al., 1989; Roff, 1986, 1990; Sorensen i Sawyer, 1989).

Teoria Kukalovej-Peck nie tylko dobrze dokumentuje anatomiczną strukturę pochodzenia skrzydeł lecz dostarcza bardzo dobrych danych ilustrujących procesy powstawania segmentów u wszystkich sześcionogów oraz dobrze tłumaczy różnice między tagmami (głową tułowiem i odwłokiem) i przejrzysto wyjaśnia pochodzenie wszystkich przydatków wymienionych tagm (ryc. 3). Uzyskujemy homologizację pomiędzy wszystkimi tagmami oraz z organami innych stawonogów. Możliwe jest nawet przeprowadzenie porównania takich wielogałęzistych odnóży z dwugałęzistym schematem budowy odnóży skorupiaków a nawet trylobitów (ryc. 4).

Na podkreślenie zasługuje to, że egzyty były elementami ruchomymi. Pierwotna ich funkcja nie jest jasna, lecz najprawdopodobniej wiązała się z funkcjami oddechowymi. W miarę ewolucji owadów ulegały one redukcji (ryc. 2), przyjmując różne funkcje. Egzyty tułowiowe miały dać początek skrzydłom. U wielu owadów egzyty odwłokowe przejęły funkcje skrzelotchawek (u wieloskrzydłych - *Megaloptera*, skrzelotchawki takie są nawet członowane!). Ostatecznie u owadów z różnych rzędów skrzelotchawki mają różną budowę. Wynika to z nieco odmiennych tendencji ewolucyjnych w redukcji odnóży odwłokowych i ich egzytów.

### Summary

Hypotheses concerning the origin of insect wing generally fall into two categories those deriving wings from rigid, lob-like expansions (paranotal lobes) of the thoracic terga, which became secondarily articulated and muscular, or pre-existing, articulated and muscular appendages (including gills) located at the bases of the thoracic legs. One of the fundamental questions is: where did preadaptations of insect wings evolve, on land or in water habitats?

In view of the classical paranotal theory, the wings originated as follows: initially the protective thoracic paranota became enlarged and acted first as parachutes in delaying fall. Next they served as gliding surfaces and as flapping aerofoils during predator evasion. The hypothesis has many weak points.

According to the „gill-appendages” (exites) theory the proto-wing homologue is at least as old as the insect lineage, evolved from an evagination between leg segments, was always articulated, mobile, and serial. Paleontological, morphological, genetic, neurophysiological and ontogenetic evidence and arguments point to wing origin from the arthropod respiratory-locomotory leg exites.

Recent hypotheses have emphasised the evolution of a dispersal capacity in patchy and astatic habitats as an adaptive context for the acquisition of flight. The flightlessness in insects and the nondispersal brachypterous morphs of the recent insects confirm this hypothesis.

### Literatura

- B o c h a r o v a - M e s s n e r, O. M., 1959; Rozvite krylev v rannej embriologičnoj stadii ontogeneza strekoz (order *Odonata*). Trudy Inst. Morf. Ziv. Im. Severcova, 27: 187-200.  
 B o c h a r o v a - M e s s n e r, O. M., 1971: On the origin of flight apparatus of insects. Proc. XIII. Int. Congr. Entomol., 1: 232.  
 B r a n d l e y, J. Ch., 1942: The origin and significance of metamorphosis and wings among insects. Proc. VIII. Pan Amer. Sci. Congr., Biol. Sec., 3: 303-309.

- C r a m p t o n, G., 1916: The phylogenetic origin and the nature of the wings of insects according to the paranotal theory. J. New York Entomol. Soc., 24: 267-301.
- C z a c h o r o w s k i, S., S z c z e p a ń s k a, W., 1991: Small astatic pools in the vicinity of Mikołajski and their caddis fly (*Trichoptera*) fauna. Pol. Arch. Hydrobiol., 38: 85-104.
- E d w a r d s, J. S., 1988: Predator evasion and the origin of flight in insects. Proc. XVIII Int. Con. Entomol. Vancouver.
- H a m i l t o n, K. G. A. 1971: The insect wing. Part I. J. Kansas Entomol. Soc., 44: 421-433.
- H a m i l t o n, K. G. A., 1972 a: The insect wing. Part II. J. Kansas Entomol. Soc., 45: 54-58.
- H a m i l t o n, K. G. A., 1972 b: The insect wing. Part III. J. Kansas Entomol. Soc., 45: 145-162.
- H a m i l t o n, K. G. A., 1972 c: The insect wing. Part IV. J. Kansas Entomol. Soc., 45: 295-308.
- H o c k i n g, B., 1957: Aspects of insect flight. Sci. Month., 85: 237-244.
- K a i t a l a, A., 1989: Reproductive behaviour of long-winged waterstriders (*Heteroptera, Gerridae*) in relation to food and habitat variation. D. Th., Helsinki,
- K a i t a l a, V., K a i t a l a, A., G e t z, W., 1989: Evolutionary stable dispersal of a waterstrider in a temporally and spatially heterogeneous environment. Evolutionary Ecology, 3: 283-298.
- K u k a l o v á - P e c k, J., 1978: Origin and evolution of insect wing and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. J. Morph., 156: 53-126.
- K u k a l o v á - P e c k, J., 1983: Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. Can. J. Zool., 61: 1618-1669.
- K u k a l o v á - P e c k, J., 1985: Ephemeroïd wing venation based upon new gigantic Carboniferous mayflies and basic morphology, phylogeny, and metamorphosis of pterygote insects (*Insecta, Ephemeroïda*). Can. J. Zool., 63: 933-955.
- K u k a l o v á - P e c k, J., 1987: New carboniferous *Diplura*, *Monura*, and *Thysanura*, the hexapod ground plan, and the role of thoracic lobes in the origin of wings (*Insecta*). Can. J. Zool., 65: 2327-2345.
- K u k a l o v á - P e c k, J., 1988: The origin of the insect wing. Proc. XVIII Int. Con. Entomol. Vancouver.
- K u k a l o v á - P e c k, J., 1990: Fossil History and the evolution of Hexapod structures. [w:] Naumann (ed.) The insects of Australia. CSIRO, Melbourne Univ. Press., Melbourn.
- K u k a l o v á - P e c k, J., 1992: The „Uniramia” do not exist: the ground plan of the *Pterygota* as revealed by Permian *Diaphanopteroidea* from Russia (*Insecta: Paleodictyopteroidea*). Can. J. Zool., 70: 236-255.
- K u k a l o v á - P e c k, J., B r a u c k m a n n, C., 1989: Wing folding in pterygote insects, and the oldest *Diaphanoptera* from the early Late Carboniferous of West Germany. Can. J. Zool., 68: 1104-1111.
- M a m a j e v, B. M., 1971: The significance of dead wood as an environment in insect evolution. Proc. XIII. int. Congr. Entomol., Moscow 1968, 1: 269.
- M ü l l e r, F., 1873 a: Beiträge zur Kenntnis der Termiten. Jena Z. Naturwiss., 7: 333-358
- M ü l l e r, F., 1873 b: Beiträge zur Kenntnis der Termiten. Jena Z. Naturwiss., 7: 451-563.
- M ü l l e r, F., 1875: Beiträge zur Kenntnis der Termiten. Jena Z. Naturwiss., 9: 241-264.
- R a s n i c y n, A. P., 1976: On the early evolution of insects and the origin of *Pterygota*. Z. obščei biol., 37 (4): 543-555.
- R a s n i c y n, A. P., 1980: Proischozhenije i objem klassa nasekomyh. [w:] Istoričeskoje rozvitie klassa nasekomyh - Tr. Paleont. Inst., 178, Moskva, 256 str.
- R o f f, D. A., 1986: The evolution of wing dimorphism in insects. Evolution, 40 (5): 1009-1029.
- R o f f, D. A., 1990: The evolution of flightlessness in insects. Ecological Monographs, 60 (4): 389-421.
- S h a r o v, A. G., 1966: Basis Arthropodan stock. Pergamon Press, NY, 271 str.
- S h e a r, W. S., K u k a l o v á - P e c k, J., 1989: The ecology of Paleozoik terrestrial arthropods: the fossil evidence. Can. J. Zool., 68: 1807-1834.

- Sorensen, J. T., Sawyer, S. M., 1989: Assessing the multivariate evolutionary responses of phenological dissemination for sibling species: biosystematics in the *Macrosteles fascifrons* complex (Homoptera: Cicadellidae). Ann. Entomol. Soc. Am., 82 (3): 250-261.
- Stefan, A., 1984: To fly or not to fly? Colonization of Baltic islands by winged and wingless carabid beetles. Journal of Biogeography, 11: 413-426.
- Wigglesworth, V. B., 1973: Evolution of insect wing and flight. Nature, 246 (5429): 127-129.
- Wigglesworth, V. B., 1976: The evolution of insect flight. [w:] Rainey R. C. (ed.) Insect flight. Sym. of Roy. Entomol. Soc. London, 7 (12): 255-269.
- Williams, D. D., 1987. The ecology of temporary waters. Timber Pres, Portland USA, 205 str.
- Woodworth, C. W., 1906: The wing veins of insects. Univ. Calif. Publ., Tech. Bull., Entomol., 1: 1-152.
- Wotton, R. J., 1976: The fossil record and insect flight. [w:] Rainey R. C. (ed.) Insect flight Entomol. Soc. London, 7: 235-254.
- Zaleskij, J. M., 1953: Značeniye krylev v vozniknoveniju poleta nasekomyh. Priroda, 11: 85-90.

Wpłynęło 10 IX 1993