

Czy ważki są najpierwotniejszymi filogenetycznie owadami pierwotnie uskrzydłonymi?

Are dragonflies and damselflies most primeval pterygous insects?

Edwin SIEREDZIŃSKI

ul. Górna 24, 26-600 Radom; e-mail: colonelwolf@gmail.com

Abstract. Phylogeny of insects is the object of much controversy, including the issue concerning which insect order is the most primitive. There are ongoing discussions around mayflies and dragonflies. Some data suggests the variant with the most primitive mayflies. They have a number of specific features as the presence of subimaginal stage and filamen terminale. Due to the way of folding wings you can discuss the nature of dragonflies Anisoptera. Paleontological data, however, does not give a clear picture. The most primitive insect similar to dragonflies, *Bechlia ericrobinsoni*, reminds contemporary Zygoptera. In addition, based on currently known documentation, we cannot draw straight line from the Paleozoic Protoodonata (e.g. *Meganeura*) to Mesozoic Tarsophlebiidae, among which the ancestors of dragonflies should be found. The studies of Paleozoic insect nymphs indicate that mayflies are more primitive. Dragonflies were to emerge later, with Palaeodictyoptera after them. On the basis of currently known data we cannot resolve the dispute clearly, but rather should lean toward greater originality of mayflies.

Key Words: dragonflies, damselflies, mayflies, wing origin, Palaeodictyoptera, phylogeny.

Wstęp

Filogeneza owadów stanowi od wielu lat temat wielu kontrowersji. Szczególnie istotny tutaj jest fakt powiązania ich w obrębie kladu Pancrustacea ze skorupiakami, a nie jak wcześniej sugerowano na podstawie morfologii – z wijami (Myriapoda) (ZRZAVÝ, ŠTYS 1997). Bardzo dyskutowany był również związek owadów z jednostkami systematycznymi dawniej do nich włączanych, jak skoczogonki (Collembola) (KOCH 2001). Problem również stanowi, kiedy owady wyszły na ląd i jak wyglądali ich przodkowie. Pierwszy znany owad *sensu stricte* to *Rhyniognathia hirsti* TILLYARD, 1928 opisany z dewońskiego czertu z Rhyne. Przypomina on współczesne przerzutki, ale nie rzuca światła na przejście między skorupiakami a owadami postulowanymi przez dane molekularne (GRIMALDI, ENGEL 2005). Prawdopodobnie należy tutaj poczekać na dalsze dane paleontologiczne, zwłaszcza, że wyjście zwierząt bezkręgowych na ląd mogło się odbyć już przed dewonem.

Bardzo duża jest również rozbieżność zdań odnośnie najpierwotniejszych owadów pierwotnie uskrzydłych. Większa część autorów wskazuje tutaj na jętki (Ephemeroptera). Istnieje również szereg danych wskazujących na ważki jako najbardziej pierwotne owady. Jest również szereg kopalnych jednostek systematycznych klasyfikowanych dawniej jako Palaeodictyoptera, obecnie traktowanych jako szereg rzędów kopalnych owadów o niejasnych powiązaniach ze współczesnymi owadami (GRIMALDI, ENGEL 2005). Niektórzy autorzy uważają jednak, że wyodrębniły się one później niż jętki czy ważki. Opierają się oni w tym na rozwoju skrzydeł u form kopalnych i współczesnych (HAUG i in. 2014) Problem najbardziej pierwotnych filogenetycznie owadów uskrzydłych również wiąże

się z kwestią początków lotu u nich oraz teoriami na ich temat – czy mamy się tutaj opierać na teorii egzytalnej (KUKALOVÁ-PECK 1983) i wywodzić skrzydła owadów z odnóży, czy też na teorii paranotalnej, wedle której skrzydła rozwinęły się z wyrostków po bokach ciała umożliwiających lot szybowcowy (RASNITSYN i in. 2002). Czy jednak położenie ważek ma tutaj istotne znaczenie?

Na pierwszy rzut oka wydaje się, że należy udzielić odpowiedzi twierdzącej. U nimf paleozoicznych owadów stwierdzano jednak występowanie płatów lotnych umożliwiających lot szybowcowy (HAUG i in. 2014). Skrzydło poza tym rozwija się z płytki imaginalnej położonej w tułowiu – analiza profilu ekspresji genów jednak nie pozwala jasno stwierdzić, który wariant ewolucji skrzydła jest bliższy prawdzie (CLARCK-WACHTEL i in. 2013). Również spory, który rząd współczesnych owadów uskrzydłonych jest najbardziej pierwotny, nie wpłyną tutaj na rozstrzygnięcie problemu. Płaty lotne oraz brak jednoznacznych danych z badań ekspresji genów jednoznacznie nie przechylają szali na rzecz żadnego z proponowanych wyjaśnień. Równie dobrze można przyjąć wariant teorii egzytalnej zakładającej wyprowadzenie tych płatów lotnych ze skrzelotchawek mających podobne użytkowanie jak skrzydła (CZACHOROWSKI 1993) jak i paranotalnej wywodzącej te płaty z wyrostków ciała służących do szybowania (CLARCK-WACHTEL i in. 2013). Można jednakże podejść do omawianego problemu z drugiej strony. Czy dane dotyczące pochodzenia skrzydła nie powinny rzucać obrazu, jak powinny wyglądać najbardziej pierwotne owady uskrzydłone? Skłaniając się ku teorii paranotalnej, można *a priori* uznać, że ważki spełniają to kryterium. Jednym z argumentów jest chociażby składanie skrzydeł po bokach ciała przez Anisoptera. Czy jednak na pewno?

Jętki czy ważki?

Często za najbardziej pierwotne owady uważane są jętki (Ephemeroptera). Ma na to wskazywać szereg szczegółów ich biologii. Występuje u nich stadium subimaginalne niespotykane u innych owadów. Poza *cerci* mają one *filamen terminale*, dodatkowy wyrostek na ostatnim segmencie odwłoka. Wiele danych molekularnych również sytuuje je jako najbardziej pierwotne owady (GRIMALDI, ENGEL 2005). Pytanie tylko, czy na pewno można je tak traktować?

Pojawia się pytanie, czy można jętki traktować jako formy wysoce wyspecjalizowane? Wskazywać na to mógłby krótki czas życia ich *imagines*, w przeciwieństwie do ważek nie przyjmują one w postaci dojrzałej w ogóle pokarmu. Kopalne jętki są również bardzo podobne do współczesnych (GRIMALDI, ENGEL 2005), zatem można wnioskować, że ich tryb życia był bardzo zbliżony. Jest to równocześnie grupa bardzo mało plastyczna. W ich przypadku również ciężko o wystąpienie zjawiska znanego jako przeciąganie gałęzi. Występuje ono w grupach wykazujących dużą specjalizację i/lub duże tempo ewolucji (HALL 2008). Duże tempo zmienności niektórych genów lub białek sprawiło, że grupy bardzo wyspecjalizowane zajmowały niespodziewane pozycje na drzewach filogenetycznych. Wprowadzało ono w błąd badaczy ewolucji owadów (WHITTING i in. 1997; WAN i in. 2012). W przypadku jętek wszyscy przedstawiciele są do siebie podobni pod względem trybu życia. Nie występuje tam żadna radykalna specjalizacja mogąca zafałszowywać wyniki badań filogenetycznych. Również podobieństwo form kopalnych do współczesnych wskazuje na małe tempo zmian

w tej grupie. Odnośnie przyjmowania pokarmu, wiele owadów nie przyjmuje pokarmu jako imago i nie stawia się tutaj też dotyczących wysokiej specjalizacji. Związane to może być z ich pierwotnością. Raczej nie należy oczekiwać, iż pierwsze owady miały długotrwały kontakt z lądowym środowiskiem. Podobny do jętek jest zresztą przypadek widelnic (Plecoptera), również stosunkowo pierwotnych owadów. Krótki czas życia *imagines* raczej nie stanowi tutaj cechy związanej z radykalną specjalizacją tych rzędów owadów.

Istnieją również prace wskazujące na taki sam czas wyodrębnienia się zarówno jętek jak i ważek (KJER i in. 2006). Nie biorą one jednak pod uwagę kopalnych Palaeodictyoptera. Czyni je to mało wiarygodnymi, ponieważ wyżej wymienione mają wiele pierwotnych cech rzucających światło na początki owadów uskrzydłych.

Zakładając pierwotność jętek, należałoby przyjąć tutaj, iż sposób składania skrzydeł przez Anisoptera powstał wtórnie. Wydaje się on być pierwotniejszy na pierwszy rzut oka. Ciężko to też tłumaczyć *stricte* adaptacyjnie jako przystosowanie do lotu tego podrzędu ważek; tak można podchodzić w przypadku najróżniejszych modyfikacji skrzydeł występujących w licznych rzędach owadów. Wydaje się również, że ten argument powinien przesądzać w sporze o pierwotność ważek.

Zwróćmy jednak uwagę na dane paleontologiczne. Takie karbońskie formy jak *Meganura* BRONGNIART 1885 czy *Meganeuropsis* CARPENTER, 1939, zbliżone były do współczesnych Anisoptera i tak samo składały skrzydła (GRIMALDI, ENGEL 2005). Jednakże przodków współczesnych Anisoptera pręcej należy szukać w obrębie kopalnej mezozoicznej rodziny Tarsophlebiidae (BECHLY 1996), podczas gdy Zygoptera wyodrębniają się wcześniej. Zresztą najwcześniejszy znany owad – znany z pokładów karbońskich – podobny do ważki, *Bechlya ericrobinsoni* JARZEMBOWSKI et NEL 2002, przypomina Zygoptera (JARZEMBOWSKI, NEL 2002). Czy zatem do sposobu składania skrzydeł należy podchodzić tak samo jak do innych modyfikacji aparatu lotu u owadów; stanowią one tylko i wyłącznie adaptacje do środowiska bez głębszego znaczenia filogenetycznego? Biorąc pod uwagę wymieniane wyżej Protoodonata (jak *Meganura*) oraz Tarsophlebiidae należy się zastanowić, czy nie nastąpiła tutaj kilkakrotna zmiana sposobu ustawienia skrzydeł względem tułowia w czasie spoczynku. Można też zadać pytanie inaczej, czy Tarsophlebiidae nie reprezentują tutaj o wiele starszej linii, której korzeni należy szukać w paleozoiku? Dokumentacja paleontologiczna na razie milczy na ten temat. W każdym razie najstarsze znane formy przypominające jętki (jak karbońska *Bojophlebia prokopii* KUKALOVÁ-PECK, 1985 czy permska *Protereisma* SELLARDS, 1907) (GRIMALDI, ENGEL 2005) są młodsze od ważek.

Wydaje się, że dane paleontologiczne zdają się przechylać szalę na korzyść większej pierwotności ważek. Jednakże analiza paleozoicznych nimf pierwotnych owadów uskrzydłych daje tutaj inny obraz. Najpierw mają się wydzielić jętki, potem ważki, później kopalne Palaeodictyoptera, a na końcu owady zbliżone do karaczanów (HAUG i in. 2014). Zgadzałoby się to z danymi z filogenetyki molekularnej sytuującymi jętki jako najbardziej pierwotne owady uskrzydłone. Poza tym wywodząc skrzydła z płatów lotnych u boków ciała można przyjąć jeszcze jedno rozwiązanie problemu nie zakładające żadnych rotacji w zmianach ustawienia skrzydeł w czasie spoczynku. Wystąpiły one bowiem u wszystkich pierwotnych owadów uskrzydłych, ten stan rzeczy utrzymał się u Anisoptera i karbońskich form. Przydałaby się tutaj dokumentacja paleontologiczna wiążąca Anisoptera z kopalnymi ważkami paleozoicznymi, o czym pisano wyżej.

Zostaje jeszcze ostatnia kategoria danych, mianowicie embriologia. Zarówno jętki jak i ważki mają ten sam panoistyczny typ owarioli (JURA, KLAG 2005). Występuje on poza tym w wielu grupach niższych owadów uskrzydłych – również widelnic, karaczanów, termitów, nie jest zatem to cecha niosąca szczególnie dużo informacji i nie pomoże rozstrzygnąć sporu dotyczącego pierwotności.

Podsumowanie

Na podstawie obecnie dostępnych danych nie można jednoznacznie rozstrzygnąć sporu dotyczącego najpierwotniejszego rzędu owadów pierwotnie uskrzydłych. Uzyskane na podstawie badań współcześnie żyjącej entomofauny wskazują pręcej na większą pierwotność jętek. Dane paleontologiczne, zwłaszcza dotyczące nimf pierwotnych owadów uskrzydłych okresu paleozoicznego, również skłaniają się ku pierwotności jętek. Zagadkowa pozostaje kwestia składania skrzydeł przez Anisoptera. Czy są to echa stanu pierwotnego, z którego wystartowały wszystkie grupy owadów uskrzydłych, czy jest to cecha powstała wtórnie i kilkakrotnie w toku ewolucji ważek.

Podziękowania

Serdecznie dziękuję dr. Grzegorzowi TOŃCZYKOWI i anonimowym Recenzentom za cenne uwagi dotyczące pierwszej wersji artykułu.

Piśmiennictwo

- BECHLY G. 1996. Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der „Odonata”. *Petalura*, Special Volume 2: 1–402.
- CLARCK-WACHTEL C.M., LINZ D.M., TOMOYASU Y. 2013. Insights into insect wing origin provided by functional analysis of *vestigial* in red flour beetle, *Tribolium castaneum*. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 110(42): 16951–16956.
- CZACHOROWSKI S. 1993. Jak i z czego powstały skrzydła owadów? *Przegląd Zoologiczny*, 37(3–4): 207–218.
- GRIMALDI D., ENGEL M.S. 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, Cambridge.
- KOCH M. 2001. Mandibular mechanisms and the evolution of hexapods. *Annales de la Société Entomologique de France*, 37(1): 129–174.
- HAUG J.T., HAUG C., GARWOOD R.J. 2014. Evolution of insect wing and development – new details from Paleozoic nymphs. *Biological Reviews*, early view, 17 s.
- HALL B.G. 2008. *Łatwe drzewa filogenetyczne*. Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa.
- JARZEMBOWSKI E.A., NEL A. 2002. The earliest damselfly-like insect and the origin of modern dragonflies (Insecta: Odonoptera: Protozygoptera). *Proceedings of Geologists' Association*, 113(2): 165–169.
- JURA C., KLAG J. 2005. *Podstawy embriologii zwierząt i człowieka*. T. 1. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- KJER M.K., CARLE F.L., LITMAN J., WARE J. 2006. A molecular phylogeny of Hexapoda. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 64(1): 35–44.
- KUKALOVÁ-PECK J. 1983. Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. *Canadian Journal of Zoology*, 61(7): 1618–1669.
- RASNITSYN A.P., QUICKE D.L.J. 2002. *History of Insects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- WAN X., KIM M.I., KIM M.J., KIM I. 2012. Complete mitochondrial genome of the free-living earwig, *Chalilia fletcheri* (Dermaptera: Pygidicranidae) and phylogeny of Polyneoptera. *PLoS One*, 7(8): e42056.
- WHITING M.F., CARPENTER J.C., WHEELER Q.D., WHEELER W.C. 1997. The Stresiptera Problem: Phylogeny of

the Holometabolous Insect Orders Inferred from 18S and 28S Ribosomal DNA Sequences and Morphology. *Systematic Biology*, 46(1): 1–68.

ZRZAVÝ J., ŠTYS P. 1997. The basic body plan of arthropods: insights from evolutionary morphology and developmental biology. *Journal of Evolutionary Biology*, 10(3): 353–367.