JACEK PIECHOTA, MIROSŁAWA PIECHOTA
Instytut Zoologii PAN
w Warszawie

Ewolucja i specjacja w warunkach doboru typu r i K na przykładzie układu owad–roślina żywicielska

Rośliny rosnące w lasach można podzielić na dwie grupy. Pierwsza grupa to rośliny trudne do znalezienia ze względu na ich niepozorny wygląd, np. rośliny zielne. Do drugiej grupy należą rośliny dobrze widoczne, łatwe do znalezienia, np. drzewa i krzewy /Feeny 1975/. Rośliny zielne ze względu na krótki okres życia nie są w stanie ponosić metabolicznych kosztów związanych z produkcją wysokich stężeń substancji obronnych. Przed atakiem owadów bronią się produkując liczne substancje działające toksycznie w niewielkich stężeniach. Taka obrona nazywana "jakościową" jest łatwa do przełamania. Na przykład rośliny krzyżowe bronią się produkując glukozynolaty występujące w stężeniach 0,02-1,00% s.m.

Drzewa i krzewy bronią się "ilościowo", tzn. przez produkcję 1 lub 2 związków działających w wysokich stężeniach. Obrona ta jest trudna do przełamania. Na przykład, dąb broni się przez produkcję tanin, które redukują dostępność azotu, gdyż tworzą niestrawne kompleksy z białkami liści. Taniny występują w stężeniach 2-10% s.m. /Feeny 1976/.

Owady żerujące na roślinach efemerycznych łatwo przystosowują się do ich toksyn i stopniowo rozszerzają zakres roślin żywicielskich stając się polifagami. Owady żerujące na roślinach wieloletnich z trudem przystosowują się do toksyn, zawartych w roślinie żywicielskiej, i dlatego preferowaną strategią żerowania jest monofagizm.

Rośliny efemeryczne bronią się przed atakiem owadów produkując nowe substancje toksyczne, pozostałe zwiększają stężenie dotychczasowych substancji obronnych. Duża ilość toksycznych związków wymaga dużych nakładów energetycznych ze strony polifaga. Gdy różnorod-

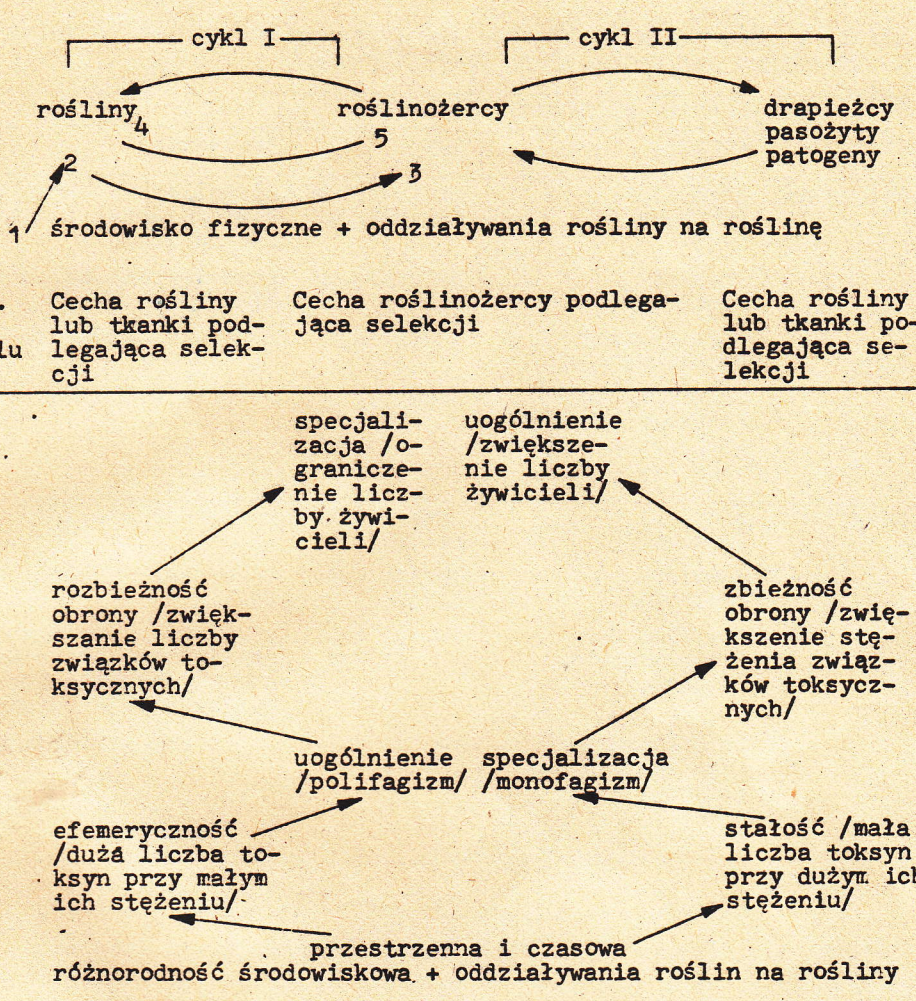
ność toksyn jest zbyt duża, owady zmuszone są do ograniczenia liczby roślin żywicielskich, a więc rozbieżne sposoby obrony poszczególnych gatunków roślin prowadzą do specjalizacji żerowania owada.

Zbyt wysokie stężenie związków działających ilościowo wymaga od monofaga zbyt dużych nakładów energetycznych. Korzystna jest więc zmiana rośliny żywicielskiej na inną. Tak więc zbieżność obrony roślin prowadzi do rozszerzenia zakresu żywicieli przez owady /Rhoades, Cates 1976/. Zależności te przedstawiono na rysunku 1. Ogólnie rzecz biorąc specjalizacja uzależnia owada od rośliny, ale redukuje konkurencję i metaboliczne koszty detoksykacji szkodliwych związków chemicznych /tab. 1/. Monofagizm jest strategią nagradzaną tak długo, jak długo prawdopodobieństwo błędu w znajdowaniu żywiciela jest niskie.

TABELA 1. Zestawienie korzyści wynikających z różnych strategii żerowania owadów

Parametry	Strategia żerowania	
	ogólna	specjalistyczna
Nisza	szeroka	wąska
Reprodukcja	niezależna od żywiciela	zależna od żywiciela
Żerowanie	szerokie spektrum pokarmowe	ograniczone do określonego żywiciela
Korzyści	zwiększone prawdopodobieństwo przeżycia przy zmianach w środowisku; niezależność od populacji żywicielskiej	redukcja kosztów metabolicznych obrony; redukcja konkurencji międzygatunkowej; zachowanie polimorfizmu

Polifagi i monofagi wybierają roślinę żywicielską inaczej. Monofagi uzależnione są tylko od jednej rośliny i muszą na niej żerować niezależnie od zawartości związków toksycznych. Wybierają roślinę głównie na podstawie obecności pozytywnych wywoławczych bodźców chemicznych, zwłaszcza fagostymulatorów żerowania /cukry, związki azotowe/. Polifagi mogą żerować na wielu roślinach. Ich wybiórczość jest mała. Czuciowe odróżnianie akceptowanych roślin jest stosunkowo niewyspecjalizowane. O wyborze decyduje brak negatywnych wywoławczych bodźców chemicznych /związki wtórne/. Pozytywne i negatywne bodźce chemiczne zestawiono w tabeli 2.



RYS. 1. Koewolucja roślin i owadów /wg Rhoades, Cates 1976, zmodyfikowane/

Prawdopodobnie zwykle wybór pokarmu przez szkodnika nie jest oparty na rozpoznawaniu przez niego kilku podstawowych substancji chemicznych, które stymulują specyficzne receptory, ale raczej wiele związków działa łącznie tworząc kompleksowy wzór aktywności w chemoreceptorach /Jermy 1976/.

TABELA 2. Klasyfikacja bodźców wywołujących różne reakcje związane z żerowaniem /wg Becka 1965, zmodyfikowane/

Wywoławczy bodziec chemiczny		Reakcja	
Charakter	rodzaj	typ	charakter
Pozytywny	atraktant /węchowy/	preferencja akceptacja	zlokalizowanie rośliny żywicielskiej i osiadanie na niej
	arestant /węchowy/	akceptacja	pozostawanie na roślinie
	fagoincytant /węchowy/	akceptacja	podjęcie żerowania
	fagostymulator /smakowy, najczęściej substancje pokarmowe/	akceptacja	żerowanie ciągłe
Negatywny	repelent /węchowy/	brak preferencji	pomijanie rośliny
	repelent /węchowy/	brak akceptacji	ucieczka z powierzchni rośliny
	antyfidant - fagosupresant /węchowy/	jw.	ucieczka z powierzchni rośliny lub pozostawanie na roślinie bez podejmowania żerowania
	antyfidant - fagodeterent /smakowy, najczęściej związki wtórne/	jw.	zaprzestanie żerowania

Owady roślinożerne, związane z roślinami "efemerycznymi", broniącymi się "jakościowo", są gatunkami podlegającymi doborowi typu r. Owady, związane z roślinami "stałymi" broniącymi się "ilościowo" są gatunkami, których dobór przebiega według typu K /MacArthur, Wilson 1967/. Cechy gatunków podlegających doborowi typu r i K przedstawiono w tabeli 3.

Gatunki owadów podlegające doborowi typu r działają w środowiskach nieustabilizowanych, a gatunki, których dobór przebiega według typu K, w środowiskach ustabilizowanych. Czasami spotykane są gatunki, które mogą wykazywać przystosowania wynikające z doboru zarówno typu r, jak i K. Cechy będące wynikiem działania doboru wymienionych typów są ekstremami ciągłego spektrum zmian cech związanych z sukcesją ekologiczną, starzeniem się zespołów roślinnych i przejściem od zmiennego do zrównoważonego klimatu /Mathews 1976/.

TABELA 3. Cechy gatunków podlegających doborowi typu r i K

Parametry	Dobór typu	
	r	K
Środowisko	nieustabilizowane	ustabilizowane
Występowanie na etapie sukcesji ekologicznej	początkowym	końcowym
Częstość występowania	nielicznie	licznie
Rozpowszechnienie	szerokie	ściśle zlokalizowane
Adaptacja do typów środowiska	różnorodnych	jednego
Rośliny żywicielskie	"efemeryczne", broniące się "jakościowo"	"stałe", broniące się "ilościowo"
Wartość maksymalnego tempa wzrostu r	wysoka	niska
Rozród	wczesny	późny
Wielkość ciała	mała	duża
Reprodukcja	jednokrotna	wielokrotna
Płodność	duża	niska
Ruchliwość	duża	mała
Sposób żerowania	polifagizm	specjalizacja pokarmowa
Rozwój	szybki	powolny
Typ gatunków	eurytopowe	stenotopowe
	niewiele gatunków powszechnych	wiele gatunków rzadkich odznaczają się zdolnością do obrony osobniczej, konkurencji i symbiozy

Ewolucja i specjacja przebiegają odmiennie w środowiskach, w których dobór przebiega według typu r niż w środowiskach, w których działa dobór typu K. Specjacja, czyli powstawanie: gatunków, półgatunków, ras żywicielskich, biotypów i innych jednostek systematycznych, jest strategią przystosowywania się zwierząt do niejednorodnego środowiska. Tak więc specjacja jest strategią adaptacji.

Aby zaszła specjacja, konieczne jest powstanie barier przepływu genów pomiędzy tworzącymi się gatunkami. Dobór naturalny kontroluje tempo specjacji i czyni to przez kontrolowanie zakresu przepływu genów pomiędzy populacjami. Im ściślej populacja jest dostosowana do lokalnych warunków, tym mniejsze sukcesy odnoszą należące do niej

osobniki w sąsiednich rejonach, czyli środowiskach innych populacji. Tak więc selekcja przeciwdziała przepływowi genów. Przy dużej stabilności warunków proces ten jest samoprzyśpieszający i doprowadza do silnego ograniczenia ruchliwości. Specjacja jest więc najszybsza w stabilnych warunkach, a więc w warunkach właściwych dla doboru typu K /Mathews 1976/.

To, że w warunkach, w których selekcja przebiega według typu K, specjacja jest szybsza, nie oznacza, że szybsza jest ewolucja, gdyż te dwa terminy znaczą zupełnie co innego. Ewolucja związana jest z dużymi zmianami genetycznymi. Specjacja może zachodzić przy minimalnych zmianach genetycznych, natomiast duże zmiany genetyczne mogą występować bez specjacji. Na przykład, genetyczne różnice pomiędzy rasami żywicielskimi u mszyc są minimalne i obejmują tylko kluczowe loci związane z wyborem żywiciela, czyli kodujące kompleksowy wzór aktywności w receptorach.

Zjawisko przechodzenia gatunków od typu doboru r do typu K występuje u mszyc. Decydującym sposobem przejścia od jednego typu do drugiego jest specjacja poprzez specjalizację żerowania i powstanie nowych ras żywicielskich i biotypów. Jest to zjawisko częste u mszyc /Szelęgiewicz 1976/. Specyficzność pokarmowa działa na wczesnych etapach specjacji jako mechanizm izolujący. Znaczenie specyficzności pokarmowej polega na utrzymywaniu wysokiej zmienności, a tym samym potencjału ewolucyjnego, gdyż każdy gatunek polifagiczny rozpada się na liczne, sympatryczne i częściowo izolowane populacje o różnej wybiórczości pokarmowej. Populacje te zachowują całkowity zakres wyjściowej zmienności gatunku, a jednocześnie każda z nich posiada zdolność żerowania na innym żywicielu. Zakres zmienności ulega zawężeniu, gdy zmiany zachodzące w loci genowych /kodujących wybór nowej rośliny żywicielskiej/ stają się nieodwracalne, gdyż wówczas populacje takie w wyniku specjalizacji tracą część wyjściowej zmienności gatunku.

Proces genetycznego rozczłonkowania populacji jest samoprzyśpieszający, chyba że zmienią się warunki. W ten sposób gatunek może w stabilnych warunkach ulec rozpadowi na liczne rasy żywicielskie i biotypy. Można więc stwierdzić, że specyficzne aspekty bionomii mszyc predestynują te owady do tworzenia ras żywicielskich i biotypów. Prawdopodobnie populacja mszyc w danym miejscu jest mieszaniną biotypów,

zmieniającą swój skład z roku na rok /Szelęgiewicz 1976/. Zmiana warunków środowiskowych powoduje zmiany proporcji liczebności poszczególnych biotypów, a największą liczebność uzyskuje biotyp najlepiej dostosowany do istniejących warunków.

Podstawowymi czynnikami wywierającymi wpływ na specjację są więc zakres zmienności cech u owadów i stopień stabilności środowiska. Układ złożony, np. ekosystem, znajduje się w stanie stałej równowagi dynamicznej. Trwałość tego stanu równowagi określamy mianem stabilności. Każdy układ jest tym bardziej stabilny, im więcej ma parametrów, a mniej zmiennych. Parametry to cechy stałe lub wolno zmieniające się. Mianem zmiennych określa się szybko zachodzące zmiany. Przyczyną stabilności ekosystemów leśnych jest utrzymywanie zakresu zmienności na określonym, w miarę stałym poziomie. Czynniki wpływające na poziom zmienności genetycznej oraz ochraniające zmienność przed wyeliminowaniem przedstawiono w tabeli 4 /Mayr 1974/.

TABELA 4. Czynniki wpływające na poziom zmienności genetycznej /wg Mayra 1974, zmodyfikowane/

Czynniki	
zwiększające zmienność	zmniejszające zmienność
mutacje przepływ genów rekombinacje	dobór naturalny zdarzenia losowe i przypadkowe
ochraniające zmienność przed wyeliminowaniem	
mechanizmy cytofizjologiczne	czynniki ekologiczne
wyższa wartość przystosowawcza heterozygot	przeciwstawne naciski selekcyjne zmiana nacisku selekcyjnego i kierunku selekcji w czasie
zapobieganie swobodnej rekombinacji	mozaikowatość środowiska lokalnego i zmienność geograficzna środowiska heterogamia uprzywilejowanie selekcyjne rzadkich genów

Można stwierdzić, że istnieje stabilność rozwojowa umożliwiająca przetrwanie faworyzowanego fenotypu mimo wysokiego stopnia zmian w genotypie. Genotyp jest zbuforowany w taki sposób, aby zapewniał "skanalizowanie" rozwoju. Bez względu na to, jakie geny spotykają

się w puli genowej, istnienie określonych szlaków rozwojowych gwarantuje otrzymanie standardowego produktu końcowego. Tą stabilność rozwojowa może sobie poradzić nie tylko ze zmiennością puli genowej, lecz także ze zmiennością środowiskową. Rozwój populacji mszyc przebiega po określonych szlakach /kanałach/ niezależnie od genotypu tak długo, dopóki zmienność środowiska zewnętrznego lub genetycznego nie przekroczy pewnego poziomu krytycznego. Każda nagła zmiana wielkości populacji powoduje zmianę intensywności selekcji. Kurczenie się populacji zwiększa homozygotyczność, co sprzyja pojawianiu się fenotypów niestandardowych mających przewagę przystosowawczą. Wzrost nacisku selekcyjnego lub zwiększona wielkość populacji prowadzą do szybkiego eliminowania zawartych w niej genów.

Jednokierunkowe naciski selekcyjne, np. działanie zanieczyszczeń przemysłowych, wywierają silną selekcję kierunkową i dążą do zmiany dotychczasowej normy fenotypu. Zmiana ta jest tym trudniejsza /wolniejsza/, im większa jest liczba interakcji /ogniw łańcucha/, w które uwikłany jest dany gatunek. Na przykład im wyższa jest hierarchiczna złożoność ekosystemu, tym wolniejsze są zmiany dotychczasowej normy fenotypu danego gatunku.

Wahania liczebności populacji mają szczególne znaczenie dla gatunków podlegających doborowi typu K. Gatunki, których dobór przebiega według typu r, dobrze znoszą szybkie zmiany zachodzące w środowisku bądź gwałtowne zmiany liczebności. Czasowe zachwianie stabilności środowiska stwarza gatunkom o doborze typu K warunki rozwoju właściwe dla gatunków podlegających doborowi typu r. Powoduje to gwałtowny wzrost heterozygotyczności owadów i wzrost liczebności gatunku. W przypadku dużej jednorodności środowiska /np. w monokulturach/ często dochodzi do gradacji w związku z dużą dostępnością pokarmu i ograniczeniem konkurencji. Przypuszczalne przyczyny masowych pojawów mszyc, ze szczególnym uwzględnieniem struktury genetycznej ekosystemów leśnych, zostały przedstawione przez jednego z autorów na XI Sympozjum Sekcji Entomologii Leśnej PTEnt w Lipuszu we wrześniu bieżącego roku.

Literatura

Beck, S. D., 1965: Resistance of plants to insects. "Ann. Rev. Ent.", 10; 207-232.
Feeny, P., 1975: Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. W: Coevolution of animals and plants. Texas Univ. Press, Austin; 246 str.
Feeny, P., 1976: Plant apparency and chemical defense. "Rec. Adv. Phyt.", 10; 1-40.
Jermy, T., /red./ 1976: The host-plant in relation to insect behaviour and reproduction. Acad. Kiado, Budapest; 320 str.
MacArthur, R. H., Wilson, E. O., 1967: The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton; 203 str.
Mathews, E. G., 1976: Insect ecology, Queensland Univ. Press, Queensland; 226 str.
Mayr, E., 1974: Populacje, gatunki i ewolucja. Wiedza Powszechna, Warszawa; 592 str.
Rhoades, D. F., Cates, R. G., 1976: A general theory of plant antiherbivore chemistry. "Rec. Adv. Phyt.", 10; 168-213.
Szelęgiewicz, H., 1976: Biotypy jako wyraz plastyczności biologicznej mszyc. W: Entomologia a ochrona środowiska. PWN, Warszawa; 13-18.

EVOLUTION AND SPECIATION UNDER CONDITIONS OF TYPE r AND K SELECTION ON THE EXAMPLE OF THE INSECT - HOST PLANT SYSTEM

The authors present evolution and speciation processes occurring in insects in various types of environments. The different defence systems of herbaceous plants, trees and shrubs evoke a polyphagic and monophagic way of feeding of insects, respectively. Polyphagic species undergo a type r, whereas monophagic ones type K selection. These species formed, owing to life in unstabilised and stabilised environments. Life in unstabilised environments causes a high variability and favours heterozygosity and life in stabilised environment restricts variability and favours homozygosity. Owing to disturbance of the environment stability, species undergoing selection K find themselves in an environment where selection of type r prevails, this resulting in an increased heterozygosity and increase of the population density, what, with high homogeneity of the environment /e.g. in monocultures/, frequently leads to mass appearance.

ЭВОЛЮЦИЯ И СПАЦИАЦИЯ В УСЛОВИЯХ ПОДБОРА ТИПА r И К НА ПРИМЕРЕ СИСТЕМЫ: НАСЕКОМОЕ - РАСТЕНИЕ ХОЗЯИН

Авторы рассматривают в статье эволюционные и спациационные процессы происходящие у насекомых в разных типах сред. Различные системы защиты травянистых растений, деревьев и кустарников приводят поочередно к соответствующим полифаговым и монофаговым способам кормления насекомых. Полифаговые виды подвергаются подбору типа r, а монофаговые - типа К. Они образовались в связи с обитанием в нестабилизованных и стабилизованных средах. Обитание в нестабилизованных средах приводит к значительной изменчивости и гетерозиготности, тогда как обитание в стабилизованных средах ограничивает изменчивость и благоприятствует гомозиготности. Нарушение стабильности среды приводит к тому, что подвергающиеся подбору типа К виды находятся в условиях соответствующих средам, в которых происходит подбор типа r, что в свою очередь вызывает повышение гетерозиготности и численности данного вида. Это при значительной однородности среды /напр. в монокультурах/ часто приводит к градации.

Adres autorów:
Dr Jacek Piechota, mgr Mirosława Piechota
Instytut Zoologii PAN
00–679 Warszawa, ul. Wilcza 64

Authors' address:
Dr Jacek Piechota, mgr Mirosława Piechota
Institute of Zoology,
Polish Academy of Sciences
ul. Wilcza 64, 00–679 Warszawa