

ANNA SULIKOWSKA-DROZD

*Katedra Zoologii Bezkręgowców i Hydrobiologii
Uniwersytet Łódzki
Banacha 12/16, 90-237 Łódź
E-mail: sulik@biol.uni.lodz.pl*

EWOLUCJA STRATEGII ROZRODCZYCH BEZKRĘGOWCÓW – ŻYWORODNOŚĆ I PRZETRZYMYWANIE JAJ

WSTĘP

Żyworodność i przetrzymywanie jaj to strategię rozrodu związane z wysoką inwestycją w każdy z organizmów potomnych. Można je traktować jako jeden z typów szeroko rozumianej opieki nad potomstwem, obejmującej według CLUTTON-BROCKA (1991) zarówno przygotowanie nor i gniazd, wytwarzanie dużych jaj zawierających znaczną ilość materiałów zapasowych, opiekę nad jajami wewnątrz lub na zewnątrz ciała, dostarczanie pokarmu młodym przed i po urodzeniu, jak i zapewnienie bezpieczeństwa potomstwu, niezależnemu pod względem pokarmowym. Strategia rozrodu polegająca na inkubacji rozwijających się zarodków wewnątrz ciała samicy zwiększa szanse przeżycia potomstwa, ale ze względu na ograniczone zasoby energii, które mogą być przeznaczone na funkcje rozrodcze, doprowadza do ograniczenia liczby produkowanych młodych (ROFF 1992). U zwierząt żyworodnych obok niższej płodności, w porównaniu z pokrewnymi gatunkami jajorodnymi, można oczekiwać spadku przeżywalności ciężarnych samic. A zatem strategia opieki nad jajami lub młodymi wewnątrz ciała rodzica zwiększa jego dostosowanie tylko w sytuacji, kiedy pozbawione opieki na najwcześniejszym etapie roz-

woju młode mają nikłe szanse na osiągnięcie dojrzałości i wydanie potomstwa.

Żyworodność i przetrzymywanie jaj ewoluowały wielokrotnie w świecie zwierząt, w tym ponad 140 razy u kręgowców. Na podstawie badań gadów łuskonośnych (Squamata), wysunięto przypuszczenie, że zatrzymanie rozwijających się jaj wewnątrz ciała samicy było adaptacją do zimnego klimatu (BLACKBURN 2006). Także w większości grup zwierząt bezkręgowych znane są przynajmniej pojedyncze gatunki, które odniosły sukces ewolucyjny inkubując młode w swoim ciele (CLUTTON-BROCK 1991, MCGHEE 2011) (Tabela 1). Ze względu na różnorodność taksonomiczną i ekologiczną bezkręgowców, a także z powodu nieporównanie słabszego poznania biologii tych zwierząt, wielokrotne i niezależne powstanie szeroko rozumianej żyworodności i jej adaptacyjne znaczenie nie jest dostatecznie wyjaśnione.

Poniżej przedstawiono wybrane przykłady strategii rozrodczych stawonogów, mięczaków i szkarłupni chroniących jaja bądź młode wewnątrz ciała oraz spotykane w literaturze interpretacje dotyczące czynników selekcyjnych odpowiedzialnych za ewolucję żyworodności i przetrzymywania jaj w tych grupach zwierząt.

ZRÓŻNICOWANIE ZJAWISKA ŻYWORODNOŚCI

Terminologia dotycząca zjawiska przetrzymywania jaj bądź embrionów w ciele rodzica jest niejednoznaczna. W dotychczasowych podziałach często stosowanym kryterium

było miejsce wylęgu młodych (wewnątrz rodzica bądź już po złożeniu jaj) (BLACKBURN 1994). Nowy podręcznik zoologii pod redakcją BŁASZAKA (2011) definiuje żyworodność

Tabela 1. Grupy zwierząt bezkręgowych, u których występuje żyworodność lub przetrzymywanie jaj.

Grupa zwierząt	Opieka nad potomstwem*	Miejsce inkubacji jaj/młodych	Przykłady
Parzydełkowce Cnidaria	++	jama gastro-waskularna, kieszenie żołądka, płaty gębowe; komory lęgowe w parasolu	<i>Actinia equina</i>
Płazińce Platyhelminthes	++	jajowód	<i>Stygiomedusa fabulosa</i> <i>Gyrodactylus fairporti</i>
Pierścienice Annelida	++	celoma; rozszerzenia nefrydów; komora lęgowa na zewnątrz ciała	<i>Nereis limnicola</i> <i>Pygospio elegans</i>
Ślimaki Gastropoda	++	jajowód; jama płaszczowa; torba lęgowa w nodze	<i>Viviparus viviparus</i>
Małże Bivalvia	++	skrzela	<i>Sphaerium corneum</i>
Głownogi Cephalopoda	+	jajowód	<i>Ocythoe tuberculata</i>
Rozgwiazdy Asteroidea	++	gonady, przestrzeń między tarczą centralną a ramionami, między papilami na stronie aboralnej	<i>Asterias groenlandica</i> <i>Parvulastra vivipara</i>
Wężowidła Ophiuroidea	++	zagłębienia na stronie oralnej tarczy centralnej	<i>Amphiura carchara</i> <i>Ophionotus hexactis</i>
Strzykwy Holothuroidea	++	gonady; interradowe zagłębienia zewnętrznej ściany ciała (marsupia); celoma	<i>Cucumaria georgiana</i>
Jeżowce Echinoidea	++	zagłębienia ściany ciała przy otworze gębowym, odbicie lub rejonie petalooidu	<i>Abatus shackletoni</i>
Liliowce Crinoidea	++	jajniki; marsupia w ramionach i u podstawy pinnuli	<i>Amphipholus squamata</i>
Skorpiony Scorpionoidea	+++	uchyłki macicy (diverticula)	<i>Euscorpius carpathicus</i>
Roztocza Acari	++	jajowód; jama ciała	<i>Astigmata, mechowce Oribatida</i>
Zaleszczotki Pseudoscorpionidea	++	worek lęgowy przyczepiony do ciała samicy	<i>Chelifer cancrroides</i>
Skrzelonogi Branchiopoda	+++	komora lęgowa pod pancierzem	<i>Daphnia magna</i>
Widłonogi Copepoda	+++	worki jajowe przyczepione do ciała	<i>Cyclops strenuus</i>
Małżoraczki Ostracoda	++	komora lęgowa pod pancierzem	<i>Darwinula stevensoni</i>
Pancerzowce Malacostraca	++	komora lęgowa pod pancierzem lub między wyrostkami odnóży	<i>Oniscus asellus</i>
Muchówki Diptera	++	jajowód	<i>Glossina palpalis</i>
Pluskwiaki Homoptera	++	jajowód	<i>Lecanium hesperidium</i>

Karaczany Blattodea	++	kokony jajowe przyczepione do odwłoka; jajowód	<i>Diploptera punctata</i>
Jętki Ephemeroptera	+	jajowód	<i>Cloeon dipterum</i>
Widelnice Plecoptera	+	jajowód	<i>Capnia bifrons</i>
Chrząższe Coleoptera	++	jajowód	<i>Chrysomela varians</i>
Gryzki Psocoptera	+	jajowód	<i>Archipsocus parvulus</i>
Motyle Lepidoptera	+	jajowód	<i>Tinea vivipara</i>
Wachlarzozkrzydłe Strepsiptera	++	jama ciała	<i>Stylops melittae</i>
Skorki Dermoptera	+	jajowód	<i>Hemimerus talpoides</i>

*+++opieka nad potomstwem dominuje; ++występuje często; +występuje bardzo rzadko

jako rodzaj reprodukcji polegający na tym, że zapłodnione komórki jajowe pozostają w obrębie układu rozrodczego samicy i rozwój zarodkowy przebiega w jej organizmie. W przypadku odżywiania zarodka przez organizm matki, czyli matrotrofii, wyróżniono łożyskowce (przekazywanie substancji odżywianie przy pomocy łożyska), żyworość adenotroficzną (za pomocą struktur podobnych do łożyska) lub żyworość hemoceliczną, inaczej aparię (rozwój kosztem hemocelu i narządów wewnętrznych organizmu matczynego). Znanym przykładem żyworości bezkręgowców są skorpiony, których zarodki rozwijają się w rozgałęzieniach macicy, zrastających się z uchyłkami jelita i tworzącymi powierzchnię absorpcyjną, analogiczną do łożyska (WARBURG 2010). Kolejnym typem rozrodu jest żyworość lecytotroficzną (=jajożywość) polegająca na inkubacji jaj wewnątrz organizmu rodzicielskiego aż do zakończenia rozwoju zarodkowego, ale zarodki odżywiają się tylko żółtkiem zawartym w jaju.

W przypadku ślimaków lądowych operuje się terminem retencja jaj dla określenia przetrzymywania zarodków w jajowodzie przez pewien czas, zwykle krótszy niż całkowity rozwój embrionalny (TOMPA 1979, BAUR 1994). Po okresie wewnętrznej inkubacji jaj ślimaki składają je do gleby, mchu, w szczeliny skalne, gdzie następuje dalszy rozwój embrionalny aż do wylęgu. U niektórych gatunków retencja jaj może zachodzić fakultatywnie, w zależności od panujących warunków atmosferycznych, np. u rozmnażającego się cały rok tropikalnego ślimaka *Limicolaria martensiana* (Achatinidae) wewnętrzna inkubacja jaj ograniczona jest do pory suchej, podczas gdy w porze deszczowej jaja są składane wkrótce po uformowaniu (OWINY 1974).

W entomologii zawęża się znaczenie terminu żyworość adenotroficzną do sytuacji, w której larwa karmiona jest wydzieliną wytwarzaną przez samicę i wyróżnia dodatkowo żyworość pseudołożyskową, kiedy embrion otrzymuje pożywienie przez specjalnie uformowaną strukturę (tzw. pseudołożysko) (KLOWDEN 2007). U muchówek w obrębie gatunków żyworości wyróżnia się formy o strategii określanej jako larwość oraz poczwarkość (MEIER i współaut. 1999). W pierwszym przypadku inkubacja jaj odbywa się w pochwie i tam wylęgają się larwy. Poczwarkość, czyli formowanie poczwarki jeszcze w drogach rodnych samicy,

występuje tylko u pasożytujących na nietoperzach przedstawicielach rodziny Streblidae.

Termin żyworodność w szerokim sensie stosuje się niekiedy do zwierząt, które inkubują rozwijające się jaja w obrębie ciała, ale poza układem rozrodczym. Dotyczy to przede wszystkim małży, u których komory łęgowe (marsupia) tworzą się w skrzelach (KORNIUSHIN i GLAUBRECHT 2002, 2003; GLAUBRECHT i współaut. 2006). U Sphaeriidae zapłodnione jaja trafiają do przestrzeni międzyblaszkowych skrzeli, tam otaczane są tkanką nabłonkową pochodząca z nitek skrzelowych. Po osiągnięciu większych rozmiarów (0,7–1,1 mm) zarodki przerywają ścianę komór łęgowych i rozwijają się dalej w przestrzeni wewnątrzskrzelowej (PIECHOCKI i DYDUCH-FALNIOWSKA 1993). U małży z rodziny Corbiculidae (np. *Corbicula australis* i *C. fluminalis*) krótkotrwałą inkubację larw w skrzelach matki (do stadium pediveliger lub stadium młodocianego z muszlą ok. 0,25–0,4 mm) określa się jako jajożyworodność, a przedłużoną inkubację i rozwój stosunkowo dużych, oskorupionych młodych (>1–5 mm u *Neocorbicula limosa*) jako żyworodność (GLAUBRECHT i współaut. 2006).

W wielu grupach zwierząt jaja i młode ochraniające się w komorach łęgowych położonych pomiędzy wyrostkami odnóży bądź pod pancerzem (skorupiaki: torboraki Peracarida, wioślarki Cladocera), w uchylkach ściany ciała (strzykwki Holoturoidea), a także w torbach łęgowych i kokonach przyczepionych okresowo do samicy (widłonogi Copepoda, zaleszczotki Pseudoscorpionidea) (MCCLINTOCK 2008, BŁASZAK 2011). W ścisłym znaczeniu gatunki te nie są żyworodne, ale długa inkubacja embrionów wewnątrz specjalnych struktur pozwala na wypuszczenie do środowiska młodych zaawansowanych w rozwoju. W literaturze anglojęzycznej, dla określenia strategii rozrodu obejmujących inkubację jaj i młodych poza strukturami układu rozrodczego, np. u płazów w obrębie żołądka lub worków głosowych, używany jest szeroki termin *brooding* (BLACKBURN 1994), dla którego brak utrwalonego odpowiednika z języka polskim.

Ograniczeniem stosowania podanego rozróżnienia między żyworodnością i jajożyworodnością jest niepełny stan wiedzy o anatomii i fizjologii bezkręgowców. Nieznajomość histologii i histochemii poszczególnych gatunków powoduje, że organizmy bywają zaklasyfikowane do organizmów żyworodnych jedynie na podstawie dużej różnicy w wielkości

pomiędzy zapłodnionym jajem a wylęgającym się osobnikiem młodocianym, świadczącej o dodatkowym zaopatrywaniu zarodków w substancje odżywcze przez organizm rodzicielski. W takich przypadkach stosowany jest termin matrotrofia, oznaczający przekazywanie rozwijającym się zarodkom substancji odżywczych, zarówno w formie wydzieliny i/lub poprzez struktury przypominające łożysko, pierwotnie wprowadzony dla ryb przez WOURMSA (1981). Zjawisko matrotrofii występuje m.in. u małży Sphaeriidae, Unionidae i Corbiculidae (GLAUBRECHT i współaut. 2006). Zarodki zaleszczotków noszone w workach łęgowych przyczepionych do ciała samicy wytwarzają organ ssący, przy pomocy którego pobierają pokarm od matki (BŁASZAK 2011). U lądowych równonogów z grupy stonóg (Oniscidea) opisywano specjalne wyrostki zwane kotyledonami, które produkują śluzowaty płyn, w którym rozwijają się zarodki inkubowane w komorze jajowej. Według WARBURGA (2012) ich funkcja jest nie w pełni udokumentowana.

Wśród żyworodnych Diptera wytwarzających pojedyncze larwy dominuje zaopatrywanie embrionów w substancje odżywcze pochodzące wyłącznie z żółtka zawartego w jajach (lecytotrofia), ale u niektórych muchówek z rodziny Hippoboscidae (np. *Melophagus* sp.) czy Glossinidae (muchy tse-tse) larwy wykluwające się w macicy odżywiane są wydzielinami produkowanymi przez gruczoły dodatkowe uchodzące do pochwy, a także materiałem znajdującym się w zbiorniku nasienia (MEIER i współaut. 1999, RESH i CARDÉ 2003). Wśród opiekujących się potomstwem ślimaków Thiaridae również występują dwa typy odżywiania zarodków (GLAUBRECHT 2006). U *Melanoides tuberculatus* embriony dorastają do wielkości 5–7 skrętów muszli, gdyż korzystają prawdopodobnie z substancji odżywczych wydzielanych przez nabłonek wyściełający komorę łęgową (matrotrofia), natomiast u innych gatunków (np. *Tiara amarula*) w komorze łękowej brak tkanki odżywczej, a zarodki rozwijają się tylko do stadium larwy veliger (lecytotrofia). O znaczeniu substancji zapasowych zawartych w jajach w odżywianiu zarodków świadczą duże rozmiary jaj u większości szkarłupni przejawiających opiekę nad potomstwem (BOSCH i SLATTERY 1999). Jaja *Neosmilaster georgianus* są ok. tysiąc razy cięższe (średnica 2,17 mm) niż u gatunków z larwą planktotroficzną (samodzielnie odżywiającą się w środowisku zewnętrznym), a zarodki tej rozgwieżdżonej przekształcają się bezpośrednio w formy młodociane bez stadiów pośrednich nawiązujących do fazy

wolnopływającej larwy. Tą samą zależność ilustrują przykłady ślimaków z rodziny Pachychilidae (Cerithioidea), gdzie formy opiekujące się potomstwem (z rodzajów *Brotia*, *Jagora*) produkują jaja o średnicy ok. 1 mm, trzykrotnie większej niż ślimaki jajorodne (*Melanatria* sp. 0,25–0,3 mm) (KÖHLER i współaut. 2004).

Trzecią drogą pozyskania pokarmu przez rozwijające się w komorze lęgowej zarodki może być adelfofagia, czyli rodzaj kanibalizmu, polegający na odżywianiu się osobnikami z tego samego miotu. Dowody na adelfofagię istnieją u rozgwieżdż *Paririella vivipara* i *P. parvivipara*, które przetrzymują rozwijające się potomstwo w jajnikach (BYRNE i CERRA 1996); inkubowane młode wynicowując żołądek trawiły mniejsze rodzeństwo. U wspomnianych gatunków z rodzaju *Paririella* jaja są wyjątkowo małe w porównaniu z jajami innych szkarłupniakami, które opiekują się lęgami (średnica jaj 135–148 µm), a kanibalistyczne młode przed opuszczeniem ciała rodzica miały średnicę 1–5 mm. BOSCH i SLATTERY (1999) odnotowują podobne zjawisko u węzowidła

Ophionotus hexactis, gdzie zarodki podczas rozwoju w komorze lęgowej powiększają się nawet 560 razy, a także u rozgwieżdż *Leptasterias*, u której na skutek kanibalizmu ginie ponad 70% embrionów. Z kolei w rozwoju rozgwieżdż *N. georgianus* adelfofagia ma marginalne znaczenie; na skutek kanibalizmu embriony przyrastają tylko o ok. 10% (BOSCH i SLATTERY 1999). W komorze lęgowej tego gatunku obserwowano grube, cylindryczne wypustki łączące osobniki ze sobą; zarodki w stadium atrofii (zróznicowane, ale z zapadniętą ścianą ciała i pozbawione wewnętrznych substancji zapasowych) połączone były ze zdrowymi embrionami. Na ewolucję i utrzymywanie się adelfofagii może wpływać wielojednostkowość jednego miotu (np. u *N. georgianus* kopulacja następuje z 2–3 partnerami równocześnie) i możliwość rozpoznawania pokrewieństwa w lęgu (BOSCH i SLATTERY 1999). Kanibalizm wewnątrz komory lęgowej występuje też prawdopodobnie u żyworodnych ślimaków *Melanoides tuberculatus* (BEN-AMI i HODGSON 2005).

ADAPTACYJNE ZNACZENIE ŻYWORODNOŚCI

Nieruchome stadia w cyklu życiowym, takie jak jaja, łatwo mogą zostać zniszczone przez drapieżniki, pasożyty czy czynniki abiotyczne (np. susza, zmiany temperatury). Inkubacja wczesnych stadiów rozwojowych wewnątrz ciała rodzica zmniejsza te zagrożenia, a stadia młodociane bezpośrednio po urodzeniu zdolne są do poruszania się i samodzielnego poszukiwania pożywienia.

Teoretyczne przewidywania dotyczące przystosowawczego znaczenia żyworości testowano porównując przeżywalność embrionów przetrzymywanych w komorze lęgowej morskich ślimaków pobrażeków, *Littorina saxatilis*, z embrionami jajorodnego gatunku *L. arcana* rozwijającymi się w środowisku zewnętrznym (HUGHES 1995). W warunkach deficytu wilgoci jaja *L. arcana* w większości ginęły (65% śmiertelności), podczas gdy nie notowano śmiertelności młodych w komorze lęgowej *L. saxatilis* narażonej na wysychanie. Embriony gatunku żyworodnego miały wyższą przeżywalność także przy niewielkim podniesieniu temperatury i obniżeniu zasolenia wody z 32 do 15‰, ale znaczny wzrost temperatury powodował stratę całego lęgu, prawdopodobnie ze względu na słabą wentylację komory.

Z kolei larwy żyworodnych muchówek z rodzaju *Sarcophaga*, żywiące się padliną, mają dodatkową przewagę nad konkurentami z gatunków jajorodnych, ponieważ nie tylko są zdolne do odżywiania się bezpośrednio po opuszczeniu organizmu matki, ale także mogą aktywnie niszczyć jaja i larwy innych padlinożerców (MEIER i współaut. 1999). Znane są też przypadki, kiedy larwy Sarcophagidae wylęgające się z samicy zabitej lub unieruchomionej przez odrętwiacza *Oxybelus sparideus* (grzebaczowate Sphecidae) zabiły potomstwo tego parazytoida.

Niektóre żyworodne owady (biegacz *Pseudomorpha*, kłusaki *Corotoca* i in.) są pasożytami żyjącymi w koloniach termitów lub mrówek, a więc w środowisku, gdzie inkubacja zarodków w ciele samicy eliminuje potencjalną śmiertelność z powodu rozpoznania jaj przez gospodarzy (LIEBHERR i KAVANAUGH 1985). W innych przypadkach larwo-rodność ułatwia transmisję pasożyta między gospodarzami (CLUTTON-BROCK 1991).

Wśród ślimaków lądowych jajożyworodność spotykana jest szczególnie często u niewielkich gatunków z podrzędu Orthurethra, u których średnica i wysokość muszli nie przekraczają 3–5 mm (HELLER i współaut.

1997). Ze względu na budowę układu wydalniczego wczesne stadia embrionalne ślimaków z tej grupy są mało odporne na okresowe podtapianie. W siedliskach narażonych na powódzie, na przykład na brzegach rzek, przetrzymywanie embrionów w macicy do czasu pełnego rozwoju nerek ma dużą wartość adaptacyjną.

W odniesieniu do morskich bezkręgowców wysunięto przypuszczenie, że niewielkie osobniki nie są w stanie zagwarantować swojego sukcesu rozrodczego poprzez produkcję dużej liczby jaj, które rozwijają się w planktotroficzne larwy, swobodnie unoszące się i odżywiające w toni wodnej. A zatem w ich przypadku korzystną strategią jest inwestowanie w mniejszą liczbę potomstwa, przy jednoczesnym zwiększaniu szansy młodych na osiedlenie się w odpowiednim siedlisku i uniknięcie planktonożernych drapieżników (STRATHMANN i STRATHMANN 1982).

W literaturze można też spotkać hipotezę, że przetrzymywanie potomstwa w komorze

lęgowej może być szczególnie adaptatywne dla organizmów rozmnażających się partenogenetycznie, a więc wyjątkowo wrażliwych na akumulację szkodliwych genów (LIVELY i JOHNSON 1994). Zwracano przede wszystkim uwagę na częstość występowania partenogenezy u opiekujących się lęgami parzydełkowców i mięczaków. Zwierzęta inkubujące młode mogą prawdopodobnie przeciwdziałać akumulacji groźnych mutacji poprzez rozpoznawanie i aktywne usuwanie uszkodzonych embrionów z komory lęgowej. Doświadczalnie hipotezę tę próbował weryfikować PINTO i współautorzy (2007), którzy obserwowali przedwczesne usuwanie jaj i embrionów z komór lęgowych małżoraczków Darwinulidae. Określono, że ok. 30% potomstwa *Penthesilenula brasiliensis* było usuwane bez inkubacji, większość usuniętych jaj wyłęgło się i dalej rozwijało, ale żadne nie osiągnęło dojrzałości, co może wskazywać na zdolność rodzica do oceny jakości potomstwa.

KOSZTY ŻYWORODNOŚCI

Żyworodność związana jest z dodatkowymi wydatkami energetycznymi w okresie inkubacji embrionów, a ponadto może prowadzić do modyfikacji zachowania zwierzęcia, która zmniejsza jego dostosowanie. Zazwyczaj ogranicza zdolność do ucieczki lub ukrycia się. Zaobserwowano na przykład, że prędkość ucieczki ciężarnych samic skorpionów jest istotnie niższa niż pozostałych osobników (SHAFFER i FORMANOWICZ 1996). Z kolei u rozwielitek samica z wypełnioną komorą lęgową jest lepiej widoczna w toni wodnej niż pozostałe osobniki i staje się łatwym łupem dla ryb planktonożernych posługujących się wzrokiem (PIJANOWSKA 1985). Czasem opieka nad potomstwem upośledza zdolność pozyskiwania pokarmu w tak dużym stopniu, że w okresie inkubacji młodych możliwe jest korzystanie tylko z wcześniej nagromadzonych rezerw energetycznych. Dla przykładu u *Leptasterias hexactis* i *Neosmilaster georgianus* (Asteroidea) samice umieszczają jaja w jamie podgębowej i przestają się odżywiać: na ponad dwa miesiące w przypadku pierwszego z wymienionych gatunków i do ponad roku u drugiego (BOSCH i SLATTERY 1999). Ograniczenie pobierania pożywienia zmniejsza alokację energii do tkanek układu rozrodczego i opóźnia kolejne okresy rozrodu; gatunki rozgwiadz nie

przetrzymujące embrionów rozmnażają się w warunkach polarnych co rok, a te opiekujące się potomstwem rzadziej, co powoduje obniżenie sukcesu reprodukcyjnego osobników w skali całego życia. Zmniejszenie płodności obserwuje się również u jajożyworodnych ślimaków lądowych, które mają mniejsze lęgi niż gatunki jajorodne (BAUR 1994).

W niektórych przypadkach rodzenie dużych młodych może powodować uszkodzenie ciała samicy. U roztoczy z grupy mechowców (Oribatida) rozwijające się w hemocelu larwy odżywiają się tkankami matki (aparia), a jej pancerz chroni potomstwo; samica ginie zanim młode opuszczą jej ciało (BŁASZAK 2011).

Ewolucja opieki nad lęgiem związana była u niektórych zwierząt z rozwojem dodatkowych struktur morfologicznych. U skorpioniaków z grupy Peracarida (należą tu m.in. równonogi i obunogi) komora lęgowa powstaje na tułowiu, jako zagłębienie otoczone 2–7 parami owalnych płytek, oostegitów, będących wyrostkami członów biodrowych odnóży tułowiowych (BŁASZAK 2011). Według GLAUBRECHTA (2006) u większości żyworodnych Gastropoda komora lęgowa tworzona jest przez zmodyfikowany jajowód (u *Littorina saxatilis*, *Viviparus viviparus*, *Potamopyrgus antipodarum*), jednak u niektórych

grup struktury służące do inkubacji młodych powstawały poza kanałami układu rozrodczego. Thiaridae (przykładowo *Melanoides tuberculatus*) przetrzymują zarodki w komorze utworzonej w przedniej części nogi i sięgającej do okolicy karkowej. Ta wewnętrznie podzielona komora mogła powstać poprzez inwaginację organu służącego do składania jaj u pokrewnych grup Cerithioidea. Jeszcze inne rozwiązanie stwierdzono u endemicznych filipińskich ślimaków *Jagora* (Pachy-

chiliidae) – tu funkcję komory lęgowej pełni jama płaszczowa.

Wśród muchówek żyworodność wyewoluowała co najmniej 61 razy niezależnie (MEIER i współaut. 1999). Jednak prawie wszystkie muchówki żyworodne należą do grupy Schizophora, co można wiązać z morfologią układu rozrodczego samicy. Występuje tu długa pochwa, która może przejmować funkcję torby lęgowej w obrębie ciała.

ŻYWORODNOŚĆ A ŚRODOWISKO ŻYCIA

Zgromadzone dotychczas dane o strategiach życiowych bezkręgowców sugerują, że szeroko rozumiana żyworodność jest szczególnie częsta w surowych i nieprzewidywalnych środowiskach (CLUTTON-BROCK 1991). Na przykład BAUR (1994) podaje, że wśród ślimaków lądowych obserwowana jest u wielu gatunków zamieszkujących ściany skalne lub mury, gdzie brak odpowiednich miejsc do składania jaj, a także w rejonach z rozpoczynającą się nieregularnie porą deszczową.

Wysoki odsetek gatunków przetrzymujących rozwijające się zarodki obserwowano wśród mięczaków i szkarłupni w morzach polarnych. BOSCH i SLATTERY (1999) podają, że wśród płytkowodnych rozgwiazd w rejonach polarnych 18 z 34 gatunków o znanym rozwoju opiekuje się potomstwem. Odsetek jeżowców o takiej strategii rozrodu u wybrzeży antarktycznych przekracza 70% (POULIN i FERAL 1996).

Wśród małży większość gatunków morskich z wód umiarkowanych jest jajorodna, a żyworodność była wiązana z kolonizacją siedlisk słodkowodnych i/lub specjacją w tych siedliskach (por. GLAUBRECHT i współaut. 2006). U groszkówkowatych (Sphaeriidae) i korbikulowatych (Corbiculidae) gatunki zamieszkujące wody estuariów i zbiorniki słonawe nie inkubują jaj i wypuszczają wolnopływające larwy typu veliger. Natomiast całkowicie słodkowodne gatunki zwykle inkubują potomstwo w torbach lęgowych położonych w skrzelach i uwalniają zaawansowane w rozwoju, oskorupione młode. Według dotychczasowej wiedzy, żyworodność u Corbiculidae powstała trzykrotnie – w oddzielnych liniach filogenetycznych występujących w wodach słodkich Ameryki Południowej, Madagaskaru i Sulawesi (GLAUBRECHT i współaut. 2006).

W obrębie ślimaków Cerithioidea grupy rozwijające się w wodach słodkich także wielokrotnie zyskały zdolność do przedłużonej retencji jaj, podczas gdy przytłaczająca większość taksonów morskich pozostała ściśle jajorodna (KÖHLER i współaut. 2004). Uważa się, że jedną z adaptacji do życia w wodach słodkich było powiększenie rozmiarów jaj w porównaniu z blisko spokrewnionymi formami słonowodnymi. Wolnopływające w planktonie larwy w warunkach śródlądowych narażone są na trudniejsze i bardziej zmienne warunki wynikające z małej objętości i nietrwałości zbiorników wodnych i zmiennej dostępności pokarmu. W wodach płynących dodatkowym zagrożeniem jest przenoszenie larw poza preferowane siedliska. Z tych powodów przejście od rozwoju złożonego, obejmującego planktoniczną larwę, do prostego, odbywającego się wewnątrz osłon jajowych, miało najprawdopodobniej duże znaczenie adaptacyjne dla słodkowodnych ślimaków. Wzrost zarodka odbywa się tu kosztem materiałów zapasowych zawartych w jajach, a zatem konieczność dostarczenia odpowiednich ilości żółtka musiała się wiązać z produkcją większych kapsuł jajowych, a to z kolei pociągnęło za sobą zmniejszenie liczby produkowanych jaj. KÖHLER i współautorzy (2004) postawili tezę, że właśnie zmiany wielkości i liczby jaj związane z przejściem ślimaków na rozwój prosty w wodach słodkich stały się czynnikiem sprzyjającym wielokrotnemu powstaniu żyworodności u Pachychiliidae (Cerithioidea). Założyli oni, że przy wzroście inwestycji w pojedyncze jajo, każda, nawet częściowa strata lęgu staje się dla rodzica bardziej dotkliwa, tj. silniej wpływa na jego sukces reprodukcyjny. Zatem przetrzymywanie jaj lub rozwijających się młodych w ciele samicy zwiększało szanse na

pomyślny rozwój potomstwa i wzmacniało jej dostosowanie. Opieka nad potomstwem u ślimaków ewoluowała głównie, ale nie wyłącznie w wodach słodkich. Nie był to też dla mięczaków warunek kolonizacji tego biotopu (STRONG i GLAUBRECHT 2007).

Dużą różnorodność jajożyworodnych ślimaków stwierdzono w starych jeziorach. Początkowo dominowało przypuszczenie, że brak wolnopływających larw hamuje przepływ genów między populacjami i ułatwia specjację (COHEN i JOHNSON 1987). Hipotezy tej nie potwierdziły późniejsze badania STRONG i GLAUBRECHTA (2007). Niektóre rodzaje ślimaków przetrzymujących embriony są bogate w gatunki (*Lavigeria*), a inne nie (*Tiphobia* i *Tanganyicia*). Co więcej, przetrzymywanie embrionów spotykane jest u gatunków bardzo zróżnicowanych morfologicznie i zamieszkujących odmienne siedliska: od strefy oprysku na brzegach skalistych po muliste dno na większych głębokościach.

Kolejną prawidłowość zauważono analizując siedliska życia larw muchówek; żyworodność spotyka się przede wszystkim w cyklach życiowych z larwami żywiącymi się nietrwałymi częściami roślin, ślimakami, odchodami, bądź padliną (por. MEIER i współaut. 1999). Żyworodność może mieć w tych przypadkach dużą wartość adaptacyjną, ponieważ niewielkie i szybko rozkładające się źródła pokarmu muszą być wykorzystane szybko i mogą stanowić zaopatrzenie tylko dla niewielkiej liczby potomstwa. Trzeba podkreślić, że strategia ta nie skraca trwania cyklu życiowego, lecz tylko redukuje okres

samodzielnego odżywiania się larwy. Z drugiej strony, każdy z tych substratów wykorzystywany jest także przez larwy gatunków jajorodnych, a zatem nie można wiązać specjalizacji pokarmowej z pojawieniem się opieki nad potomstwem; preferencje pokarmowe wyewoluowały wcześniej niż żyworodność. W opinii MEIERA i współautorów (1999) żyworodność jest prawdopodobnie korzystna, gdy larwy żyją w środowiskach nietrwałych, ale nacisk selekcyjny na zmianę pierwotnych strategii rozrodu nie jest zbyt silny. Występowanie żyworodności u muchówek hematofagicznych (np. mucha tse-tse, rodzina Glossinidae) interpretowano jako efekt obfitego i wysokoenergetycznego pokarmu samic.

Żyworodne pobrażki *Littorina saxatilis* zasiedlają niestabilne siedliska litoralne, takie jak estuaria, słonawiska, żwirowe lub muliste brzegi o ruchomym podłożu (HUGHES 1995). Takie miejsca nie stwarzają warunków do deponowania masy jajowej i dlatego wybiera je niewiele gatunków ślimaków. Natomiast na podłożach twardych *L. saxatilis* musi konkurować z gatunkami jajorodnymi.

Opieka nad potomstwem uważana jest za element biologii gatunku predestynujący niektóre bezkręgowce do kolonizacji nowych obszarów (STATZNER i współaut. 2008). Przykładów dostarczają rozprzestrzeniające się w naszym kraju inwazyjne mięczaki *Potamopyrgus antipodarum* i *Corbicula fluminalis*, u których wrażliwe stadia larwalne chronione są przed czynnikami środowiskowymi w cieple rodzica, a ponadto rozród może odbywać się na drodze partenogenezy.

EWOLUCYJNY KOMPROMIS – PŁODNOŚĆ A STOPIEŃ ROZWOJU POTOMSTWA W KOMORACH ŁĘGOWYCH

Ze względu na ograniczoną pojemność komór łęgowych u blisko spokrewnionych gatunków można zaobserwować wyraźną negatywną zależność pomiędzy płodnością (liczba młodych w miocie) a maksymalnym stopniem rozwoju zarodków. GLAUBRECHT i współautorzy (2006) opisali to zjawisko w rodzinie Corbiculidae. Gatunki z rodzaju *Corbicula* (z wyjątkiem *C. japonica*) inkubują zwykle dużą liczbę zarodków (>10 000) wewnątrz dwóch niezmodyfikowanych, wewnętrznych płatów skrzelowych. Po krótkim okresie inkubacji uwalniane są późne veligery bądź pediveligery (200–400 µm średnicy), a inkubacja jest prawie zawsze synchroniczna. Gatunki z rodzaju *Neocorbicula* z Ame-

ryki Południowej rozwijają torby łęgowe w wewnętrznych płatach skrzelowych, z pojedynczym embrionem w każdej kieszeni i całkowitą liczbą zarodków 20–30 (maksymalnie 45), reprezentujących różne kohorty (inkubacja sekwencyjna). Młode są zazwyczaj wypuszczane, kiedy osiągają wielkość 1,1 mm, ale czasem pozostają w torbach dłużej i osiągają rozmiary nawet 4–5 mm.

Niektóre ślimaki lądowe z rodziny świdrzykowatych (Clausiliidae) przetrzymują rozwijające się zarodki w rozszerzonym jajowodzie. Blisko spokrewnione gatunki z rodzaju *Vestia* inkubują jednorazowo od 5 do 15 embrionów (maksymalnie 21). U *V. gulo*, gdzie stwierdzano najwięcej embrionów,

dorastały one tylko do wielkości 1,3 skręta muszli, podczas gdy u *V. turgida*, gatunku mającego najniższą płodność w łęgu, osiągały nawet 2,9 skrętów muszli (SULIKOWSKA-DROZD 2009).

Wśród larworodnych Diptera wyróżnia się gatunki wytwarzające larwy pojedyncze, nieliczne (2–12) i liczne, można więc tu mówić o pewnym kontinuum strategii rozrodczych (MEIER i współaut. 1999). Najrzadziej spotykane są gatunki przetrzymujące jednocześnie nieliczne larwy. Ekstremalny przykład opieki nad pojedynczą larwą znany jest u *Pachylophus proximus* (rodz. niezmiarkowate Chloropidae), gdzie rozwijające się w macicy jajo jest prawie tak długie jak odwłok samicy. Na drugim krańcu kontinuum sytu-

ują się strzykaczowate (Oestridae) i rączkowate (Tachinidae), u których stwierdzano olbrzymie liczby inkubowanego potomstwa (nawet wiele tysięcy larw).

Pojawienie się żyworości i przetrzymywania jaj nastąpiło u różnych grup zwierząt równoległe i niezależnie (MCGHEE 2011). Przytoczone przykłady wskazują, że selekcja w kierunku większej ochrony łęgu odbywająca się kosztem redukcji liczby potomstwa i zmniejszenia przeżywalności rodziców działała w wielu typach środowisk. Zrozumienie tego zjawiska mogą pogłębić systematyczne badania morfologiczne, ekologiczne i obserwacje cykli życiowych blisko spokrewnionych gatunków o zróżnicowanych strategiach rozrodu.

EWOLUCJA STRATEGII ROZRODCZYCH BEZKRĘGOWCÓW – ŻYWOROŚĆ I PRZETRZYMYWANIE JAJ

Streszczenie

Żyworość oraz przetrzymywanie rozwijających się jaj w macicy, lub innej wyspecjalizowanej komorze lęgowej, są rozprzestrzenione u bezkręgowców i wyewoluowały niezależnie w wielu grupach taksonomicznych. Strategie te wiążą się ze zróżnicowanymi sposobami dostarczania pożywienia dla rozwijających się młodych (lecytotrofia, matrotrofia lub adelfofagia), jak również szeregiem przystosowań anatomicznych i morfologicznych, które zwiększają wprawdzie przeżywalność młodych, ale mogą obniżać płodność rodzica. Ewolucyjny kompromis pomiędzy liczbą młodych w miocie a ich wielkością, która

określa inwestycję rodzica w pojedynczy organizm potomny, wynika z ograniczonej objętości komór inkubacyjnych. U bezkręgowców związek pomiędzy czynnikami siedliskowymi a powstaniem żyworości nie jest dobrze poznany, ale strategia ta jest bardziej powszechna w niektórych środowiskach np. u gatunków z mórz polarnych (szkarłupnie, małże) i wód słodkich (ślimaki, małże). Natomiast wśród owadów żyworość obserwowano równoległe z koprofagią, pasożytnictwem lub malakofagią stadiów larwalnych, a także hematofagią lub myrmekofilią imagines.

THE EVOLUTION OF REPRODUCTIVE STRATEGIES IN INVERTEBRATES – VIVIPARITY AND EGG RETENTION

Summary

Viviparity and short retention of developing eggs in uterus or other specialised brood chambers are widespread in invertebrate taxa and evolved many times independently. Strategy of brood protection involves different mechanisms of providing nourishment for developing embryos (lecithotrophy, matrotrophy or adelphophagy), as well as the array of anatomical and morphological adjustment. Brood protection increases offspring survival, but may reduce maternal fecundity. Evolutionary trade-off between fecundity of viviparous and egg retaining

animals and the parental investment per offspring depends on the limited space of incubatory structures. Ecological correlates of parental care in invertebrates are still under debate but brood protecting species are more common in polar seas (Echinodermata, Bivalvia) and freshwater habitats (Gastropoda, Bivalvia). Among insects viviparity is frequently associated with coprophagy, parasitism or malacophagy of larvae and hematophagy or myrmekophily of imagines.

LITERATURA

- BAUR B., 1994. Parental care in terrestrial gastropods. *Experientia* 50, 5–14.
- BEN-AMI F., HODGSON A. N., 2005. Ovoviviparity and the structure of the brood Pouch in *Melanoides tuberculata* (Gastropoda: Prosobranchia: Thiariidae). *J. Morphol.* 263, 322–329.
- BLACKBURN D. G., 1994. Review: discrepant usage of the term „ovoviviparity” in the herpetological literature. *Herpetol. J.* 4, 65–72.
- BLACKBURN D. G., 2006. Squamate reptiles as model organisms for the evolution of viviparity. *Herpetol. Monog.* 20, 131–146.

- BŁASZAK C., 2011. *Zoologia. Stawonogi. Szczękoczułkopodobne, skorupiaki*. Tom 2 część I. PWN, Warszawa.
- BOSCH I., SLATTERY M., 1999. *Costs of extended brood protection in the Antarctic sea star, Neosmilaster georgianus (Echinodermata: Asteroidea)*. Marine Biol. 134, 449–459.
- BYRNE M., CERRA A., 1996. *Evolution of intragondal development in the diminutive asterinid sea stars Patiriella vivipara and P. parvivipara with an overview of development in the Asterinidae*. Biol. Bull. 191, 17–26.
- CLUTTON-BROCK T. H., 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton.
- COHEN A. S., JOHNSTON M. R., 1987. *Speciation in brooding and poorly dispersing lacustrine organisms*. Palaios 2, 426–435.
- GLAUBRECHT M., 2006. *Independent evolution of reproductive modes in viviparous freshwater Cerithioidea (Gastropoda, Sorbeoconcha) – a brief review*. Basteria 3 (Suppl.), 23–28.
- GLAUBRECHT M., FEHER Z., RINTELEN T. VON, 2006. *Brooding in Corbicula madagascariensis (Bivalvia, Corbiculidae) and the repeated evolution of viviparity in corbiculids*. Zool. Scripta 35, 641–654.
- HELLER J., SIVAN N., HODGSON A. N., 1997. *Reproductive biology and population dynamics of an ovoviviparous land snail Lauria cylindracea (Pupillidae)*. J. Zool. 243, 263–280.
- HUGHES R. N., 1995. *Resource allocation, demography and the radiation of life histories in rough periwinkles (Gastropoda)*. Hydrobiologia 309, 1–14.
- KLOWDEN M. J., 2007. *Physiological systems in insects*. Academic Press, San Diego.
- KÖHLER F., RINTELEN T. VON, MEYER A., GLAUBRECHT M., 2004. *Multiple origin of viviparity in Southeast Asian gastropods (Cerithioidea: Pachychilidae) and its evolutionary implications*. Evolution 58, 2215–2226.
- KORNIUSHIN A. V., GLAUBRECHT M., 2002. *Phylogenetic analysis based on the morphology of viviparous freshwater clams of the family Sphaeriidae (Mollusca, Bivalvia, Veneroidea)*. Zool. Scripta 31, 415–459.
- KORNIUSHIN A. V., GLAUBRECHT M., 2003. *Novel reproductive modes in freshwater clams: brooding and larval morphology in Southeast Asian taxa of Corbicula (Mollusca, Bivalvia, Corbiculidae)*. Acta Zool. (Stockholm) 84, 293–315.
- LIEBHERR J. K., KAVANAUGH D. H., 1985. *Ovoviviparity in carabid beetles of the genus Pseudomorpha (Insecta: Coleoptera)*. J. Nat. History 19, 1079–1086.
- LIVELY C. M., JOHNSON S. G., 1994. *Brooding and the evolution of parthenogenesis – strategy models and evidence from aquatic invertebrates*. Proc. Royal Society of London, Series B-Biological Sciences 256, 89–95.
- MCCLINTOCK J., 2008. *Brooding in Echinoderms*. SciTopics, pobrane 24.11.2011 z <http://www.scitopics.com>
- MCGHEE G. R., 2011. *Convergent evolution. Limited forms most beautiful*. Massachusetts Institute of Technology.
- MEIER R., KOTRBA M., FERRAR P., 1999. *Ovoviviparity and viviparity in the Diptera*. Biol. Rev. 74, 199–258.
- O'LOUGHLIN P. M., EICHLER J., ALTOFF L., FALCONER A., MACKENZIE M., WHITFIELD E., ROWLEY C., 2009. *Observations of reproductive strategies for some dendrochirotid holothuroids (Echinodermata: Holothuroidea: Dendrochirotida)*. Memoirs of Museum Victoria 66, 215–220.
- OWINY A. M., 1974. *Some aspects of the breeding biology of the equatorial land snail Limicolaria martensiana (Achatinidae: Pulmonata)*. J. Zool. 172, 191–206.
- PIECHOCKI A., DYDUCH-FALNIOWSKA A., 1993. *Mięczaki. Matże*. Fauna Słodkowodna Polski, zeszyt 7A, PWN Warszawa.
- PIJANOWSKA J., 1985. *Mechanizmy obrony przed drapieżnikami u zwierząt planktonowych*. Wiadomości Ekol. 31, 123–172.
- PINTO R. L., ROCHA C. E. F., MARTENS K., 2007. *Early release of eggs and embryos in a brooding ancient asexual ostracod: brood selection or a gambling strategy to increase fecundity?* Hydrobiologia 585, 249–253.
- POULIN E., FERAL J. P., 1996. *Why are there so many species of brooding Antarctic Echinoids?* Evolution 50, 820–830.
- RESH V. H., CARDÉ R. T., 2003. *Encyclopedia of insects*. Academic Press, San Diego.
- ROFF D. A., 1992. *The evolution of life histories: theory and analysis*. Chapman & Hall, New York.
- SHAFFER L. R., FORMANOWICZ D. R., 1996. *A cost of viviparity and parental care in scorpions: reduced sprint speed and behavioural compensation*. Animal Behav. 51, 1017–1024.
- STATZNER B., BONADA N., DOLEDEC S., 2008. *Biological attributes discriminating invasive from native European stream macroinvertebrates*. Biol. Invasions 10, 517–530.
- STRATHMANN R. R., STRATHMANN M. F., 1982. *The relationship between adult size and brooding in marine invertebrates*. Am. Nat. 119, 91–101.
- STRONG E., GLAUBRECHT M., 2007. *The morphology and independent origin of ovoviviparity in Tiphobia and Lavigeria (Caenogastropoda: Cerithioidea: Paludomidae) from Lake Tanganyika*. Organisms Diver. Evol. 7, 81–105.
- SULIKOWSKA-DROZD A., 2009. *Egg retention and ovoviviparity in clausiliids of the genus Vestia P. Hesse (Gastropoda: Clausiliidae)*. J. Molluscan Stud. 75, 351–359.
- TOMPA A. S., 1979. *Oviparity, egg retention and ovoviviparity in pulmonates*. J. Molluscan Studies 45, 155–160.
- WARBURG M. R., 2010. *The scorpion female's reproductive system; a partial review*. Anatom. Record 293, 1738–1754.
- WARBURG M. R., 2012. *The oniscid isopod female reproductive system and gestation, with a partial review*. Invertebr. Reprod. Develop. 56, 87–110.
- WOURMS J. P., 1981. *Viviparity: the maternal-fetal relationship in fishes*. Am. Zool. 21, 473–515.