

ORIGEM DAS ASAS DOS INSETOS: UMA REVISÃO DAS ATUAIS HIPÓTESES

ALBERTO FÁBIO CARRANO-MOREIRA

Prof. Adjunto do Depto. de Ciência Florestal da UFRPE

A origem das asas dos insetos tem sido objeto de muitas polêmicas e teorias. Nenhuma das hipóteses formuladas é totalmente aceita por falta de evidências fósseis. Cinco teorias são apresentadas e discutidas com base na literatura existente: teoria da aba espiracular, teoria das nadadeiras, teoria das brânquias cobertas, teoria dos estilos torácicos coxais e a teoria do lobo paranotal. A teoria que encontra maior número de defensores e a que se apresenta melhor embasada é a teoria do lobo paranotal, porém o assunto continua amplamente aberto às discussões

INTRODUÇÃO

A origem das asas nos insetos é um assunto complexo, polêmico e muito controvertido. Kukalova-Peck (1978) afirma textualmente que: "poucos eventos no Reino Animal tem sido objeto de tantas hipóteses". Por mais de um século e meio este assunto tem sido discutido e debatido entre os entomologistas, mas ainda hoje esta polêmica está longe de ser resolvida.

Originados há mais de 400 milhões de anos, os insetos são os únicos invertebrados que apresentam asas. Os primeiros registros fósseis de insetos alados datam de cerca de 320 milhões de anos (Leston, 1963). Com cerca de 885.000 espécies descritas, os insetos alcançam uma enorme supremacia sobre outros grupos de animais, ocupando praticamente todos os habitats terrestres (Elzinga, 1987). Entomologistas atribuem à capacidade de voar dos insetos uma das causas deste sucesso. As asas nos insetos modernos desempenham funções diversas que envolvem não só a locomoção com fins de dispersão, migração ou busca de alimento e exploração de novos habitats, mas também proteção auxiliando na camuflagem, sinal de impalatabilidade, fuga de inimigos e busca de refúgio. As asas

desempenham importante papel no encontro e atração do par por ocasião da reprodução e na procura do local para oviposição. Finalmente, elas podem servir como proteção do corpo contra o excesso de radiação solar, auxílio na respiração de insetos aquáticos, produção de sons atrativos e no resfriamento de ninhos (Elzinga, 1987). Tipicamente, insetos adultos possuem dois pares de asas formadas por abas tegumentares finas, rígidas e achatadas, sustentadas por nervuras ocas, emergindo dorsolateralmente dos seguimentos meso e metatorácicos (Chapman, 1982). As asas podem apresentar-se tremendamente modificadas como em Coleoptera e Hemiptera. Nestas ordens o primeiro par é mais ou menos esclerosado e funciona como proteção do segundo par.

As asas podem, também, apresentar-se muito reduzidas como em Strepsiptera (primeiro par) ou em Díptera (o segundo par) ou podem estar completamente ausentes como em Siphonaptera e Anoplura, dependendo da adaptação evolutiva do grupo.

Muitos autores concordam que as asas tiveram origem monofilética, ou seja, surgiram em um único grupo de ancestrais apterigotos, uma vez que a venação das asas em diferentes grupos é considerada homóloga (Atkins, 1978; Gillott, 1980; Wigglesworth, 1963a). Entretanto, existem questões polêmicas fundamentais a serem resolvidas: 1. qual a natureza da pressão seletiva que levou à formação das asas a partir de estruturas pré-alares? 2. os ancestrais dos insetos eram animais aquáticos ou terrestres? 3. as estruturas pré-alares teriam surgido primeiramente nos adultos ou nas formas imaturas? 4. seriam as asas dos insetos estruturas "novas" ou seriam "antigas" estruturas adaptadas dos artrópodos? Algumas teorias tem sido formuladas para explicar estas questões baseadas nas evidências fósseis, na filogenia dos grupos, ou no desenvolvimento ontogênico das espécies, mas estes argumentos tem apenas a polêmica em torno do assunto. Uma das razões é a escassez de registros fósseis do início do período Carbonífero (Figura 1) e portanto, pouco se sabe a respeito da sequência evolucionária que levou à condição alada dos insetos (Atkins, 1978).

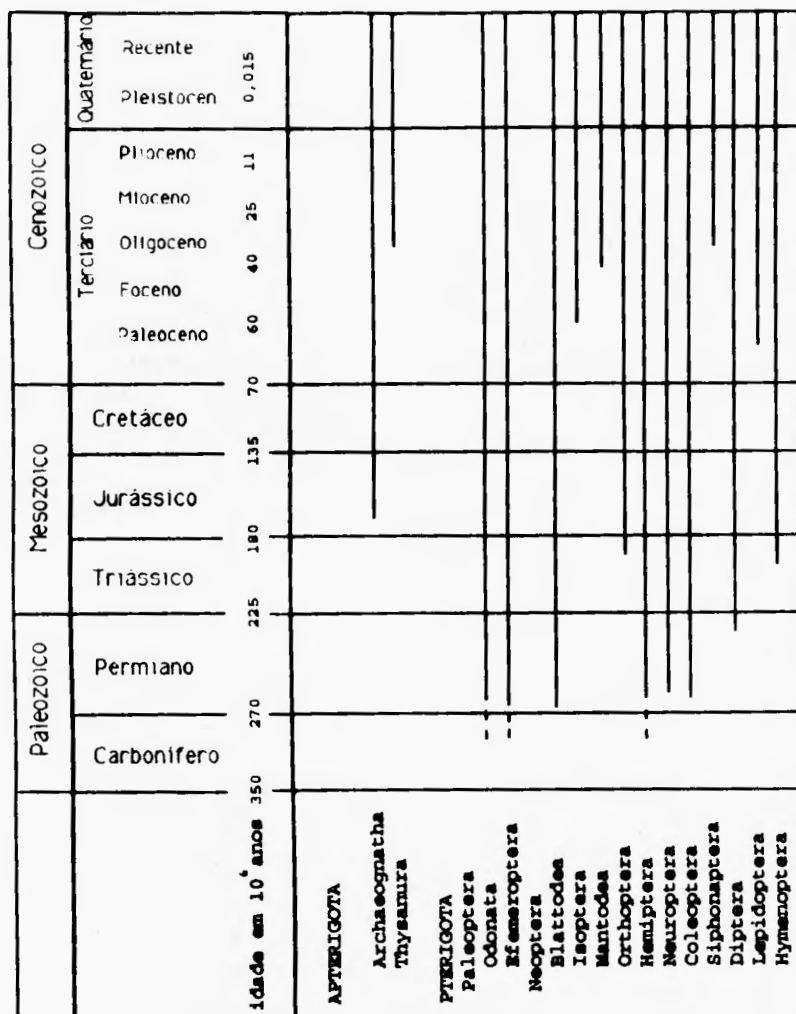


FIGURA 1 - História geológica de alguns ordens da Classe Insecta. As linhas interrompidas representam a incerteza dos registros fósseis. (Modificado a partir de Atkins, 1978).

Este trabalho objetivou reunir algumas das principais teorias apresentadas na literatura especializada, expondo as opiniões gerais sobre a origem das asas nos insetos.

DISCUSSÃO

O meio ambiente dos insetos pré-alados

De acordo com Mamajev apud Kukalova-Peck (1978) os insetos apterigotos, provavelmente se originaram no Siluriano Superior e viveram no único ambiente terrestre disponível com a vegetação constituída por plantas primitivas (Psilophyitas). Estas plantas tinham afinidade por ambientes úmidos, crescendo em pântanos. Os insetos eram semi-aquáticos e alimentavam-se da mesma forma que as atuais larvas de efemerópteros, ou seja, raspando algas e diatomáceas crescendo sobre rochas. Durante o período Devoniano médio e superior observou-se um aumento do porte destas plantas, originando uma pressão seletiva sobre estes insetos fitófagos, no sentido de alcançar as partes mais altas e tenras destas plantas. Foi neste ambiente de "floresta" primitiva, que, provavelmente, aqueles insetos que desenvolveram apêndices laterais em forma de aba (pré-asas) adquiriram a grande vantagem de dispersar e escapar dos seus inimigos naturais (Kukalova-Peck, 1978).

A função das asas primitivas

Outro aspecto que tem sido objeto de muitos estudos e discussão é a função inicial exercida pelas asas nos insetos. Leston (1963) propôs que os primeiros lobos paranotais funcionavam como sinalização visual nos machos atraindo as fêmeas por ocasião do acasalamento. Johnson (1963) sugere que as asas dos insetos desde o princípio já desempenhavam múltiplas funções sendo, portanto, praticamente impossível determinar qual delas foi a determinante no processo evolutivo. Entretanto o autor concorda com Wigglesworth (1963ab) de que a função primária das asas era a de remover a fêmea do local de nascimento, proporcionando dispersão ou migração da espécie. Johnson (1963) baseia-se em exemplos atuais como Odonata, mosquitos, moscas das frutas, gafanhotos e muitos lepidópteros.

Origem das asas nos insetos - Principais teorias

Os registros fósseis trazem informações incompletas e às vezes contraditórias sobre a evolução das asas. Entretanto, não há dúvida de que as asas se originaram em um velho ancestral comum de Archaeognata e Thysanura no Devoniano inferior, embora apenas uma única espécie fóssil daquele período seja conhecida (Hamilton, 1971; Hinton, 1963; Kukalova-Peck, 1978; Leston, 1963). Já no período Carbonífero Superior (Figura 1) a entomofauna compreendia pelo menos uma dúzia de ordens aladas (Leston, 1963).

1. Teoria da aba espiracular. Esta teoria foi proposta por Bocharova-Messner em 1971 e sugere que as asas evoluíram a partir de evaginações tegumentais que inicialmente protegiam os espiráculos formando um envoltório (Kukalova-Peck, 1978). Esta autora afirma que mais tarde as evaginações cresceram, tornaram-se móveis e funcionavam como mecanismo de ventilação, auxiliando o sistema traqueal. Assim, com esta nova função adquirida, a mobilidade das evaginações continuou a aumentar, contando também com o auxílio dos músculos respiratórios. As evaginações evoluíram, tornando-se achatadas e aumentando sua razão superfície/volume. Posteriormente, elas passaram a auxiliar no movimento de deslocamento para frente.

A evidência fóssil atual não prova e nem derruba a teoria da aba espiracular. Existe uma grande evidência a seu favor: estudos detalhados conduzidos por Tower apud , Kukalova-Peck (1978) levam a crer que as asas dos insetos são derivados de alguma forma do sistema traqueal. A teoria tem a seu favor o fato de que os discos alares nas larvas são sempre encontrados no mesmo local, próximos e acima dos espiráculos.

2. Teoria das nadadeiras. Durante o longo período de evolução sobre a terra, os insetos tiveram que conviver com drásticas mudanças climáticas que resultaram em tremendos impactos sobre os ambientes terrestres mais do que sobre os marinhos. Isto, provavelmente, obrigou muitos dos primitivos grupos de insetos a tornarem-se aquáticos ficando, assim, menos susceptíveis àquelas variações (Atkins, 1978). A teoria das nadadeiras foi desenvolvida por Bradley em 1942 (Kukalova-Peck, 1978). De acordo com esta hipótese, os primitivos pterigotos terrestres tornaram-se anfíbios. Assim, as pequenas pró-asas que possuíam apenas a função de proteção, tornaram-se aumentadas e passaram a desempenhar a função de

propulsão aquática como nadadeiras, isto é, elas tornaram-se articuladas e desenvolveram uma musculatura própria. Entretanto, como estes insetos retornavam constantemente ao ambiente terrestre com o propósito de acasalamento e dispersão, aquelas estruturas estendidas passaram a ser capazes de movimentar também os insetos pelo ar (Gillott, 1980; Kukalova-Peck, 1978).

A teoria das nadadeiras é, de certa forma, respaldada por evidências fósseis da era Paleozóica, uma vez que ninfas aquáticas de efemérides provenientes daquele período, usavam suas aletas láteroposteriores articuladas, como nadadeiras. Sabe-se, ainda, que todas as ninfas primitivas possuíam aletas articuladas e móveis ao longo de todo o seu desenvolvimento ontogênico. A teoria traz a explicação mais plausível para a perfeita coordenação muscular necessária para a rotação da base da asa, essencial ao voo.

3. Teoria das brânquias cobertas. A teoria foi modificada por Wooworth, 1906 a partir das idéias de Oken, 1811 e propõe que as asas nos insetos foram desenvolvidas a partir de estímulos associados à respiração no ambiente aquático (Kukalova-Peck, 1978). Segundo o autor, quando o meio ambiente tornou-se aquático, insetos pequenos rapidamente adaptaram-se à nova condição, reduzindo a espessura da cutícula, propiciando suficiente trocas gasosas. Entretanto, a evolução destes pequenos insetos em formas maiores, exigiu um espaçamento maior da cutícula a fim de permitir uma maior inserção muscular. O desenvolvimento de brânquias em forma de "ramalhetes" filamentosos, servidos por traquéias e cobertos por placas protetoras articuladas, parece ter sido a solução encontrada para resolver o problema da maior demanda de oxigênio. Através do movimento intenso das placas protetoras, houve um aumento da circulação da água através das brânquias, proporcionando uma maior eficiência na tomada do oxigênio (Kukalova-Peck, 1978). Quando estas espécies retornaram ao ambiente terrestre, aquelas abas protetoras móveis teriam sido adaptadas para o uso na locomoção aérea.

Esta teoria encontra suporte nas evidências fósseis de efemerópteros do Paleozóico, cujas placas protetoras da brânquias normalmente se apresentavam afiladas formando estruturas estiliformes. Nos gêneros *Chloeon* e *Baetis* estas estruturas se tornaram ainda mais assemelhadas as asas, migrando lateralmente e tornando-se articuladas e tornando-se articuladas ao dorso do abdômen. O principal argumento é que as placas protetoras das brânquias nos efemerópteros acham-se sempre localizadas acima dos

espiráculos. Estas placas poderiam ter-se evaginado também no tórax e se desenvolvido como asas verdadeiras. Estes fósseis revelam também, a presença de um padrão de venação das placas abdominais (Kukalova-Peck, 1978). A teoria apresenta a razão mais aceita para a rápida evolução de pequenas "pró-asas" quando os insetos se tornaram aquáticos.

4. Teoria dos estilos torácicos coxais. Wigglesworth (1963b) e Wigglesworth (1976) estendeu a teoria das brânquias cobertas, assumindo que as asas dos insetos são homólogas as placas protetoras dos efemerópteros da mesma forma que os estilos torácicos coxais presentes em Apterigota. O autor afirma que as brânquias eram muito finas e pouco resistentes, e portanto, inviáveis para se converterem em asas, assim os estilos torácicos dos machilídeos (Thysanura) seriam os precursores das asas. Apesar de nenhuma evidência fóssil ter sido encontrada, a espécie *Petrobius Maritimus* (Thysanura), que por muitos é considerada um fóssil vivo, possui estilos em todos os segmentos abdominais e limbos homólogos no meso e metatórax. Esta teoria é amplamente discutida por Kukalova-Peck (1978) que finalmente conclui que existe homologia entre as asas de efemerópteros adultos e as placas branquiais de efemerópteros imaturos, mas nunca com os estilos torácicos. A autora evidencia pontos que favorecem a teoria das nadadeiras em detrimento dos estilos coxais. Por outro lado, a teoria explica porque as asas são movimentadas por músculos sub-coxais dando a impressão de serem velhas estruturas adaptadas dos artrópodos.

5. Teoria do lobo paranotal. Foi proposta por Woodward, (1876) sendo sustentada por Ross (1955); Hinton (1963); Leston (1963); Wigglesworth (1963b); Flower (1964); Hamilton (1971), Wooton (1976), Gillott (1980) e Elzinga (1987). É, portanto, a teoria mais aceita e a que encontra o maior número de adeptos e defensores. De acordo com Wooton (1976) no período Devoniano, pequenos insetos possuíam uma expansão lateral rígida no tergo torácico conhecida como paranota. Grandes lobos paranotais são encontrados no protórax de muitos insetos fósseis apesar das asas só estarem presentes no meso e metatórax dos insetos (Gillott, 1980). (Atualmente, paranotas são descritas em tisanuros, crustáceos, ácaros e miriápodos e servem como proteção da lateral do corpo e dos apêndices). Esta proteção teria se tornado larga, e eventualmente articulada, agindo basicamente como para-quedas em insetos que tinham o hábito de saltar das árvores. Este desenvolvimento ocorreu de forma lenta

sendo que inicialmente as projeções serviam apenas para diminuir a velocidade de queda. Depois evoluíram para estruturas móveis dando aos insetos capacidade de planar. Depois tornaram-se ainda mais móveis controlando a direção do voo e finalmente como abas ou aerofólios direcionando a aterrissagem (Wootton, 1976). A aquisição da capacidade de movimento destes crescimentos protorácicos, ainda que pequena, poderia ter aumentado o controle de altitude, sendo importante para uma aterrissagem em posição favorável para uma rápida fuga de um predador (Hinton, 1963).

A principal evidência que suporta esta teoria é oriunda do desenvolvimento de tecas alares em insetos imaturos e a presença de lobos paranotais em um grupo relacionado a Thysanura do qual acredita-se que os insetos modernos tenham evoluído (Hamilton, 1971).

Apesar dos estudos avançados de paleontologia, ontogenia e filogenia a questão da origem das asas dos insetos está longe de ser resolvida. A teoria do lobo paranotal é a mais popular e aceita por ser mais lógica, porém muitas evidências contrárias tem sido levantadas. As teorias das nadadeiras e das brânquias cobertas não podem ser totalmente descartadas e ao que parece, apenas novos achados fósseis poderão elucidar esta polêmica.

CONCLUSÕES

- a) Não há uma teoria universalmente aceita, devido a falta de evidências fósseis complementares.
- b) A teoria do lobo paranotal é a que tem um maior número de adeptos por apresentar mais evidências ontogênicas e paleontológicas.
- c) Outras teorias, a exemplo da teoria das nadadeiras e das brânquias cobertas, à luz do atual conhecimento, não podem ser totalmente descartadas.

ABSTRACT

The origin of wings in insects is a very polemical and controversial issue. None of the current theories are fully accepted because they are not completely founded in fossil evidence. Five of the main theories were reviewed and discussed based on the literature: the fin theory, gill-cover theory, stylus theory, spiracular flap theory, paranotal theory. Though the paranotal theory has been most accepted, the subject is still open for discussion.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 1 ATKINS, M. D. *Insects in perspective*. New York : Macmillan, 1978. 513 p.
- 2 CHAPMAN, R. F. *The insects* : structure and function. Cambridge : Harvard University Press, 1982. 919 p.
- 3 ELZINGA, R. J. *Fundaments of entomology*. Englewood Cliffs : Prentice-Hall, 1987. 435 p.
- 4 FLOWER, J. W. On the origin of flight in insects. *Journal of Insects Physiology*, London, v. 10, p. 81-88, 1964.
- 5 GILLOTT, C. *Entomology*. New York : Plenum Press, 1980. 413 p.
- 6 HAMILTON, K. G. A. The insect wing, Part I. Origin and development of wings from notal lobes. *Journal of Kansas Entomology Society*, Manhattan, v. 44, n. 4, p. 421-433, Oct. 1971.
- 7 HINTON, H. E. Discussion : the origin of flight in insects. *Procedures of the Royal Entomological Society of London*, London, v. 28, n. 6, p. 24-25, 1963.
- 8 JOHNSON, C. G. Discussion : the origin of flight insects. *Procedures of the Royal Entomological Society of London*, London, v. 28, n. 6, p. 26-27, 1963.
- 9 KUKALOVA-PECK, J. Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. *Journal of Morphology*, New York, v. 156, p. 53-126, 1978.
- 10 LESTON, D. Discussion : the origin of flight in insects. *Procedures of the Royal Entomological Society of London*, London, v. 28, n. 6, p. 27-29, 1963.
- 11 ROSS, H. H. The evolution of insect orders. *Entomological News*, Philadelphia, v. 66, n. 8, p. 197-208, Oct. 1955.
- 12 WIGGLESWORTH, V. B. Discussion : the origin of flight in insects. *Procedures of the Royal Entomological Society of London*, London, v. 28, n. 66, p. 23-24, 1963a.
- 13 _____. Origin of wings in insects. *Nature*, London, v. 197, p. 97-98, 1963b.
- 14 _____. The evolution of insect flight. *Symposium of the Royal Entomological Society of London*, London, v. 7, p. 255-269, 1976.
- 15 WOOTON, R. J. The fossil record and insect flight. *Symposium of the Royal Entomological Society of London*, v. 7, p. 235-254, 1976.

Recebido para publicação em 29 de setembro de 1994