

badania nad behawiorem i biologią roztoczy pasożytujących na pszczołach. Być może kiedyś, dzięki kolejnym eksperymentom poszerzających naszą wiedzę

na temat *V. destructor* i *A. woodi* pszczelarze, a także cała ludzkość, będzie mogła spać spokojniej.

Daniel Stec. Zakład Entomologii Instytutu Zoologii. Uniwersytet Jagielloński. E-mail: daniel_stec@interia.eu.

POLYPODIUM HYDRIFORME USSOV (POLIPODIUM) – NIEZWYKŁY PARZYDEŁKOWIEC PASOŻYTNICZY

Monika Żelazowska, Michał Kobiałka (Kraków)

Pasożytnictwo jest szeroko rozpowszechnioną formą współżycia organizmów, która większości z nas kojarzy się ze światem zwierząt bezkręgowych, takich jak robaki płaskie czy nicienie. Niewiele osób jednak wie, że pasożytów można też szukać wśród parzydełkowców – niższych ewolucyjnie bezkręgowców. W tym typie występuje gatunek, którego strategia życiowa opiera się na bytowaniu kosztem drugiego organizmu. Gatunkiem tym jest *Polypodium hydriforme* Ussov (polska nazwa: polipodium) – pasożyt jesiotrów, niszczący cenną ikrę. Polipodium wpływa negatywnie na zdolność rozrodczą zarażonych samic. Nietrudno się więc domyślić, że występowanie pasożyta jest postrzegane jako niekorzystne także dla człowieka. Polipodium obniża bowiem produkcję kawioru i powoduje straty w hodowli jesiotrów.

Charakterystyka gatunku

Polipodium charakteryzuje się niezwykłymi cechami przystosowawczymi do pasożytnictwa. W jego cyklu życiowym występują postacie wolnożyjące, jak i pasożytujące wewnątrzkomórkowo, zachodzi również zmodyfikowana mejoza i partenogeneza.

Pozycja systematyczna polipodium jest wciąż dyskutowana. Ze względu na posiadanie komórek parzydełkowych gatunek umieszczany jest zazwyczaj w typie parzydełkowców (Cnidaria). Istnieje też koncepcja, aby polipodium włączać do typu myksosporidiowców (Myxozoa), który spokrewniony jest z parzydełkowcami. Przeprowadzone niedawno badania molekularne wskazują na przynależność polipodium do typu parzydełkowców. Systematycy umieszczają polipodium w podtypie meduzowców (Medusozoa), w gromadzie Polypodiozoa. Według innych poglądów gatunek ten zaliczany jest do gromady stłbiopławów (Hydrozoa), podgromady Trachylina, rzędu Narcomedusae.

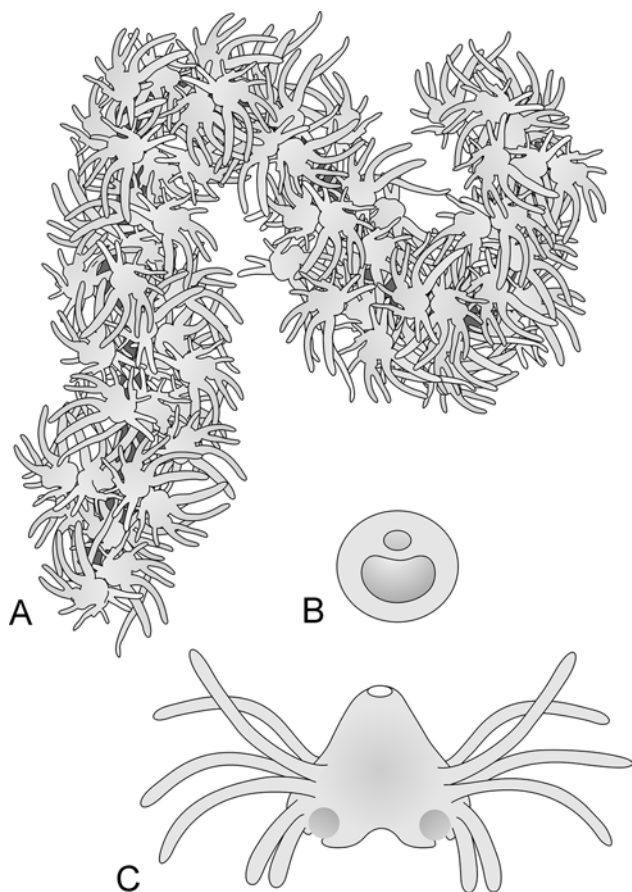
Polipodium zostało po raz pierwszy odkryte w ikrze jesiotra sterleta (*Acipenser ruthenus* L.) z rzeki Wołgi i opisane w drugiej połowie XIX wieku.

Naturalnym środowiskiem życia polipodium są rzeki wschodniej Europy i Azji. Jego występowanie odnotowano w rzekach płynących przez tereny należące do Rosji (Wołga, Kama, Don, Oka, Amur, Dwina, Sułak, Kubań, Selenga, Tym, jezioro Chanka), Ukrainy (Dniepr) i Kazachstanu (Ural, Syrdaria, jezioro Bałchasz). Niedojrzałe postacie pasożytnicze obserwowano w ikrze jesiotrów żyjących w rzekach Mołdawii (Dniestr), Rumunii (obszar delty Dunaju) oraz Iranu (rzeka Sefid Rud, będąca częścią zlewiska Morza Kaspijskiego). Postacie niedojrzałe znaleziono także w Ameryce Północnej, w rzekach stanu Michigan (Black River, St. Clair River), stanu Kalifornia (Davis River), stanu Missouri (Osage River), stanu Indiana (rzeka Wabash) oraz w systemie Wielkich Jezior, w prowincjach Manitoba i Saskatchewan w Kanadzie (Nelson River, rzeka Saskatchewan, St. John River). Polipodium odnotowano też w ikrze innych ryb blisko spokrewnionych z jesiotrami: bielegi (*Huso huso* L.), wioślonośa amerykańskiego (*Polyodon spathula* Walbaum) oraz łopatonosa (*Scaphirhynchus platyrhynchus* Rafinesque). Dotychczas nie odnotowano obecności parzydełkowca w ikrze jesiotrów z rzek zachodniej i środkowej Europy – jesiotra atlantyckiego (*A. sturio* L.) i jesiotra ostronosego (*A. oxyrinchus* Mitchell).

Długość życia polipodium wynosi kilka lat. Pasożyt posiada skomplikowany cykl życiowy, który pomimo licznych badań nie został jeszcze dokładnie poznany. Można w nim wyróżnić szereg stadiów, charakteryzujących się odmiennym trybem życia. Występują stadia wolnożyjące: dojrzały stolon i meduza (Ryc. 1A i C) oraz stadia pasożytnicze: gameta dwujądrowa (Ryc. 1B), komórka dwujądrowa, larwa planulokształtna, młodociany – pączkujący stolon. Stadia pasożytnicze

przebywają w oocytach rozwijających się w jajnikach ryb (**pasożytnictwo wewnątrzkomórkowe**). Rozwój pasożyta nie hamuje jednak gromadzenia w oocytach żółtka, które stanowi dla niego pokarm.

Najwięcej informacji na temat polipodium i jego cyklu życiowego dostarczyły opublikowane badania grupy naukowców pod kierunkiem doktor Jekateriny Rajkowej z Instytutu Cytologii Rosyjskiej Akademii Nauk w Sankt Petersburgu.



Ryc. 1. Niektóre z postaci występujące w cyklu życiowym polipodium. A. Wolnożyjący stolon B. Komórka dwujądrowa – pierwsze stadium pasożyta w oocycie jesiotra (we wnętrzu komórki zaznaczono jądra komórkowe; większe – poliploidalne, mniejsze – haploidalne) C. Wolnożyjąca meduza (u nasady ramion lokomocyjnych zaznaczono gonady).

Cykl życiowy

Opis cyklu życiowego rozpoczniemy od uproszczonej postaci odpowiadającej polipowi innych parzydełkowców, nazywanej **stolonem** (Ryc. 1A).

Dojrzałe stolony powstają po upływie co najmniej 2 lat od wnikięcia pasożyta do ciała jesiotra. Rozwijające się stolony żyją w oocytach ryb. Przebywają w nich pojedynczo powodując, że oocyty, które zawierają pasożyta są większe od niezakażonych. Ciała stolonów są wydłużone (mają kilkadziesiąt milimetrów) i zbudowane są z licznych połączonych ze sobą

pączków, będących młodocianymi meduzami. Stolony wydostają się z gotowych do złożenia jaj wiosną, bezpośrednio przed tarłem. W zetknięciu z wodą następuje rozpad stolonów, a powstałe meduzy zaczynają pływać w wodzie.

Meduzy są drapieżnikami. Dawniej uważane były za polipy, ponieważ nie mają cech typowych dla meduz – otwory gębowe skierowane są do góry i nie mają narządów zmysłów charakterystycznych dla meduz. Żywią się rurecznikami, wirkami i wrotkami. Chwytają je za pomocą ramion, które wyposażone są w parzydełka, umieszczone pomiędzy komórkami tworzącymi zewnętrzną warstwę ciała – epidermę. Meduzy rozmnażają się bezpłciowo poprzez podziały podłużne, ale tworzą też gonady. Ze względu na typ gonady wyróżnia się trzy rodzaje meduz.

Pierwszy rodzaj to meduzy z gonadami, które ze względu na budowę anatomiczną nazywane są żeńskimi. Produkują one gamety poronne, które nie rozpoczynają mejozy i pozostają diploidalne. W tej postaci są uwalniane z gonad. Gonady żeńskie występują u osobników dużych.

Drugi rodzaj to meduzy z gonadami, które nazywa się umownie męskimi, aby odróżnić je od gonad żeńskich. Gonady męskie produkują gamety rozwijające się dzieworodnie (partenogenetycznie) w zarodki. Meduzy męskie są zazwyczaj mniejsze i nie rozmnażają się bezpłciowo poprzez podziały podłużne.

Trzeci rodzaj meduz to meduzy hermafrodytyczne, które mają oba rodzaje gonad. Rozmiarem są podobne do meduz żeńskich.

Ze względu na liczbę posiadanych ramion wyróżnia się trzy typy meduz: osobniki z 24 ramionami, z 12 oraz z 6 ramionami. Wśród wszystkich meduz licznie przeważają osobniki z 12 ramionami. Mają one 8 ramion zmysłowych (długich) oraz 4 ramiona lokomocyjne (krótkie). Ramiona zmysłowe znajdują się w pobliżu otworu gębowego, służą do obrony i chwytania zdobyczy. Ramiona lokomocyjne znajdują się po stronie przeciwnej do położenia otworu gębowego, skierowane ku dołowi, umożliwiają poruszanie się po podłożu (Ryc. 1C). Osobniki z 24 ramionami to dzielące się przez podziały podłużne osobniki z 12 ramionami.

Podziały podłużne meduz z 12 ramionami zachodzą latem. Przed każdym podziałem po stronie przeciwnej do położenia otworu gębowego powstają dwa nowe zestawy ramion, zawierające dwa ramiona lokomocyjne i cztery zmysłowe. Podział rozpoczyna się w pobliżu nowo utworzonych ramion i postępuje w stronę otworu gębowego. Znaczenie meduz z 6 ramionami, które pojawiają się w cyklu życiowym polipodium pod koniec lata, prawdopodobnie w wyniku

pączkowania osobników z 12 ramionami, nie zostało jeszcze wyjaśnione. Nie wiadomo też, co dzieje się z meduzami jesienią i zimą.

Badania meduz pochodzących z hodowli laboratoryjnej wykazały, że w mezoglei ramion znajdują się komórki, które budową przypominają komórki mięśni gładkich. Przypuszcza się, że pochodzą z komórek interstycjalnych, które w stadium młodocianego stolonu opuściły swoje pierwotne miejsce (epidermę) i przedostały się do mezoglei.

Badania wykazały także, że gonady żeńskie meduz, podobnie jak u innych parzydełkowców są gonadami czasowymi, które mogą powstawać u jednego osobnika kilkakrotnie w ciągu sezonu. Są to dwa pęcherzyki, zaopatrzone w przewody wyprowadzające (gonodukty), uchodzące do jamy chłonno-trawiącej. W odróżnieniu od stułbiopławów, których gonady żeńskie pochodzą z ektodermy (epidermy), gonady żeńskie polipodium powstają z komórek endodermy (gastrodermy). Gonady te zawierają diploidalne komórki płciowe (gonocyty) oraz komórki poliploidalne (nazywane komórkami odżywczymi), które pełnią funkcje gruczołów apokrynowych. Komórki płciowe są uwalniane z gonad i przez gonodukty trafiają do jamy chłonno-trawiącej. Zaobserwowano, że zarówno wśród meduz żyjących w warunkach naturalnych, jak i wśród meduz hodowanych w warunkach laboratoryjnych, występuje obumieranie całych gonad żeńskich.

Gonady męskie występują w liczbie czterech, nie mają gonoduktów i znajdują się u podstawy ramion (Ryc. 1C). Po osiągnięciu maksymalnych rozmiarów, wystają do wnętrza jamy chłonno-trawiącej meduz hermafrodytycznych i męskich. Gonady męskie powstają jako uwypuklenia komórek endodermy. Wnętrze uwypukleń wypełniają gonocyty otoczone bezkomórkową osłonką, która w części gonady przylegającej do ektodermy zawiera wieczko. Wieczko zbudowane jest z komórek, które pochodzą z ektodermy. Pomiędzy komórkami wieczka znajdują się parzydełka. Gonocyty zawarte we wnętrzu gonad męskich powstają w wyniku podziałów mitotycznych zaopatrzonych w witki komórek endodermy. Z każdej dzielącej się mitotycznie komórki endodermy powstaje jedna komórka somatyczna i jeden gonocyt. Komórka somatyczna może ulegać dodatkowemu podziałowi mitozy. W efekcie gonocyto wi towarzyszy jedna lub dwie komórki somatyczne (o kształcie czapeczki).

Gonocyty mają wszystkie chromosomy w parach homologiczne, w każdej parze identyczne sekwencje liniowo ułożonych genów i ulegają dwóm podziałom. Badacze określają te podziały jako mejozę, ponieważ

przebiegają one w dwóch etapach oraz dochodzi do redukcji liczby chromosomów. W czasie pierwszego podziału gonocyty wchłaniają w procesie fagocytozy towarzyszące im komórki somatyczne. Liczba chromosomów w jądrze komórkowym gonocyty zostaje zredukowana (z $2n$ do $1n$) i powstają dwie komórki nierównej wielkości. Mniejsza komórka, nazywana ciałkiem kierunkowym, kontynuuje mejozę, a po zakończeniu drugiego podziału obumiera. Podczas następnego podziału pozostałej komórki (większej) nie dochodzi do cytokinezy. W efekcie w gonadzie męskiej z każdej pojedynczej komórki rozpoczynającej oba opisane podziały powstaje tylko jedna komórka potomna, która zawiera dwa haploidalne jądra komórkowe oraz wchłonięte komórki somatyczne. Jedno z jąder tej komórki w krótkim czasie staje się poliploidalne ($6n$ – jest to jądro drugiego ciała kierunkowego), podczas gdy drugie pozostaje haploidalne. Opisany podział porównywany jest do powstawania gamet żeńskich, a gonada nazywana męską może być w istocie gonadą żeńską. Należy podkreślić, że określanie płci osobników jest jedynie kwestią umowną, a przyjętym kryterium jest budowa anatomiczna gonad.

Powstała podczas opisanego podziału komórka nazywana jest **gametą dwujądrową**. Gamety dwujądrowe dostają się do ciała jesiotrów. Nie zostało jednoznacznie wyjaśnione w jaki sposób się to odbywa. Obserwacje polipodiów w warunkach laboratoryjnych wykazały, że gonady męskie zawierające gamety dwujądrowe (nazywane gametoforami) rozrywają ściany ciała meduz i zostają przyczepione do ciała jesiotrów. Meduzy wykorzystują w tym celu parzydełka i po zakończeniu tego procesu giną. Przyczepianie gametoforów do skóry ryby zachodzi jednak niezbyt często, a meduzy, które nie mają w pełni rozwiniętych gonad, nie interesują się jesiotrami. Jedną z hipotez zakłada, że meduzy muszą osiąść na ikrze złożonej na dnie rzeki i tam oczekiwać na wylęg ryb, aby uwolnić gamety i wprowadzić je do ich ciała. Według innej hipotezy gamety mogą się uwalniać z gametoforów i wnikać wraz z plemnikami do jaj jesiotra przez otwór mikropylarny, znajdujący się w osłonach jajowych. Zaobserwowano także, że stolony wkrótce po wydostaniu się z ciała jesiotra mogą przyczepiać się do jaj składanych przez samice podczas tarła.

Od momentu dostania się do wnętrza oocyty ryby, gametę dwujądrową nazywa się **komórką dwujądrową** (Ryc. 1B). Komórka rośnie (ma większą średnicę od gamety dwujądrowej), a poliploidalność jednego z jej jąder zwiększa się do $52n$. Cytoplazma komórki dwujądrowej zawiera ziarna, w skład których wchodzi białka i mukopolisacharydy.

Komórka dwujądrowa występująca w oocycie znajdującym się w stadium rozwojowym nazywanym prewitelogenezą (czyli przed rozpoczęciem gromadzenia żółtka) podlega dalszemu przekształceniu. Polega to na tym, że każde z jej jąder wraz z fragmentem cytoplazmy zostaje otoczone błoną komórkową (czyli zachodzi cellularyzacja). Być może jest to dokończenie opisanego wcześniej drugiego podziału mejozy (cytokineza). W efekcie w oocycie jesiota powstają dwie komórki różnej wielkości. Większa komórka i jej jądro mają kształt miseczki, w zagłębieniu której znajduje się mniejsza komórka. Większa komórka stanowi barierę oddzielającą mniejszą komórkę od cytoplazmy oocyta jesiota i bierze udział w pobieraniu substancji odżywczych – żółtka. Komórka ta nazywana jest trofamnionem. Jądro komórkowe trofamnionu rośnie, rozgałęzia się, by w końcowych etapach rozwoju polipodium w oocycie jesiota ulec fragmentacji. Mniejsza komórka (mająca pojedynczy zestaw chromosomów) rozpoczyna podziały mitotyczne, nazywane podziałami bruzdkowania, które prowadzą do powstania zarodka. Należy pamiętać, że zachodzą one bez wcześniejszego zapłodnienia, czyli zarodek rozwija się partenogenetycznie. W wyniku bruzdkowania powstają komórki o amebowatym kształcie – blastomery. Partenogenetyczny rozwój zarodka z niezapłodnionej gamety uznaje się za szczególne przystosowanie do pasożytnictwa.

Dalsze podziały bruzdkowania prowadzą do powstania **moruli**. Stwierdzono, że komórki moruli są diploidalne. Naukowcy przypuszczają, że stają się diploidalne, gdyż w trakcie bruzdkowania blastomery łączą się ze sobą. Łączenie blastomerów przypomina samozapłodnienie, lecz nie zapewnia zmienności genetycznej uzyskiwanej podczas procesu zapłodnienia. Zmienność ta utrzymywana jest wyłącznie dzięki procesowi crossing-over podczas mejozy. Jest to kolejna osobliwość w cyklu życiowym polipodium. W zależności od stopnia rozwoju oocytów jesiota, podziały bruzdkowania pasożyta mogą być na niektórych etapach zatrzymywane i następnie wznowiane (zależy to głównie od tego, czy dany oocyt należy do grupy oocytów dojrzałych i czy będzie wykorzystany w bieżącym tarle). Zarodek w stadium moruli może więc przeżyć w oocycie nawet rok. Gdy komórki moruli ulegają dalszym podziałom, ich liczba wzrasta, **zarodek** wydłuża się i rozpoczyna się gastrulacja. Powstają dwa listki zarodkowe: ektoderma i endoderma. Zaobserwowano zaskakujące zjawisko, polegające

na tym, że położenie powstałych listków zarodkowych ulega odwróceniu. Po zakończeniu gastrulacji na zewnątrz zarodka znajduje się więc endoderma, a wewnątrz ektoderma. Komórki zewnętrznej warstwy mają wici, a apikalne części komórek warstwy wewnętrznej zawierają cząsteczki mukopolisacharydów. Takiego położenia listków zarodkowych nie opisano w rozwoju innych parzydełkowców.

W następnym roku zarodek zbudowany z dwóch warstw rozrasta się i przekształca w **larwę planulo-kształtną**. Początkowo larwa jest kulista, następnie wydłuża się i powstają na niej zawiązki pączków. Larwa tkwi w trofamnionie, przez który jest odżywiana. W drugim roku cyklu życiowego polipodium w oocytach jesiotów (lub w trzecim roku, gdy zarodek zostaje na dłużej zatrzymany w stadium moruli) zawiązki pączków przekształcają się w pączki. Od tego momentu postać ta nazywana jest **stolonem**. Stolon tkwi w trofamnionie, jest wydłużony i ma postać pnia, na którym osadzone są ułożone liniowo pączki (w liczbie kilkunastu). Każdy pączek znajdujący się w stolonie pokryty jest dwoma karbami. Z każdego karbu wyrasta po 12 ramion, skierowanych do wnętrza stolonu. Ramiona mają parzydełka. Stolon pozwoli rosnąć, przesuwać żółtko w oocytach jesiota do ich środka, sam zajmuje położenie przy brzegu.

W stolonie gotowym do wydostania się z jaja ramiona pączków i całe pączki wynicowują się przez otwór gębowy stolonu. Warstwy ciała (listki zarodkowe) wracają na swe pierwotne położenie, czyli ektoderma (epiderma) na zewnątrz, endoderma (gastroderma) do wewnątrz. Każdy z pączków skierowany jest teraz w stronę cytoplazmy oocyta jesiota.

Końce pączka rozwidlają się. Na każdym z rozwidleń znajduje się 6 ramion – dwa krótkie (położone w pobliżu miejsca gdzie pączek jest rozwidlony) i cztery długie (na brzegu każdego z rozwidleń). Tak zbudowany stolon opuszcza oocyt i przez jajowody ryby wypływa na zewnątrz. Tuż przed wylęgnięciem się stolonu trofamnion degeneruje. Żółtko z jaja jesiota zostaje wchłonięte przez otwór gębowy stolonu do jamy chłonno-trawiącej. Ponieważ zawiązki otworów gębowych pączków pozostają cały czas połączone ze stolonem, żółtko z jaja jesiota zostaje tym samym wchłonięte do jam chłonno-trawiących pączków. Będzie stanowić rezerwuuar pokarmu w pierwszej fazie pobytu stolonu i meduz poza oocytom (przez 6–8 dni).