

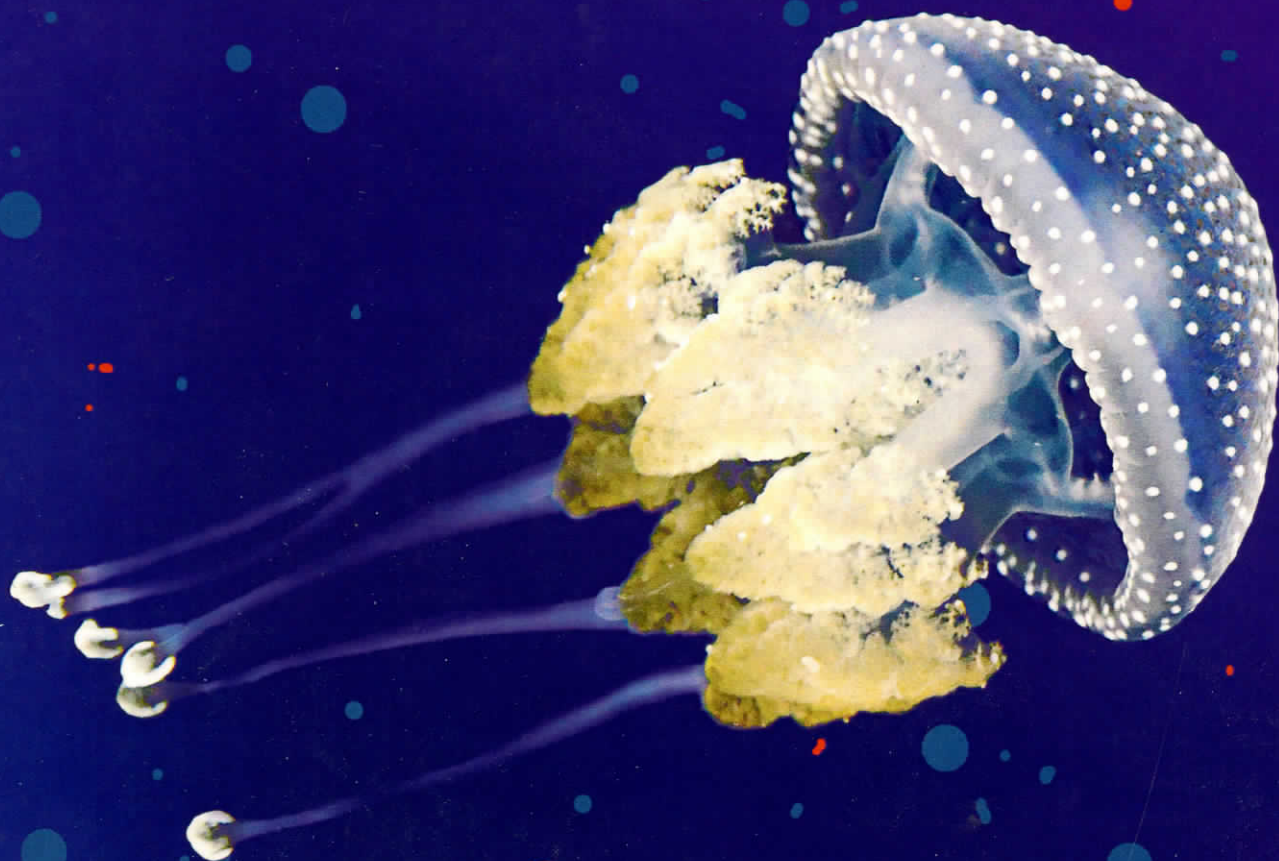
Tom 1 część 1



Zoologia

Bezkęgowce

■ redakcja naukowa Czesław Błaszak



WYDAWNICTWO NAUKOWE PWN



■ Typ: kielichowate — Kamptozoa = Entoprocta (inc. sed.)

Maciej Skoracki, Czesław Błaszak

Diagnoza

Mikroskopijne zwierzęta o długości od 0,1 do 5 mm. Ciało podzielone na korpus (kaliks) zawierający wszystkie narządy wewnętrzne oraz trzonek (stylik). Korpus otoczony okółkiem orzęsionych czułek (tentakule). Przewód pokarmowy w postaci podkowy. Centralna część zwoju nerwowego położona w zagięciu przewodu pokarmowego. Układ wydalniczy typu protonefrydialnego. Jama ciała typu pseudocelu, wypełniona komórkami mezenchymatycznymi. Rozdzielnopłciowe lub hermafrodytyczne. Głównie morskie, wyłącznie osiadłe, żyjące pojedynczo lub kolonijnie. Większość żyje w strefach przybrzeżnych, przyczepione do podłoża lub zwierząt. Bruzdkowanie spiralne. W rozwoju obecna larwa trochoforopodobna. W większości bezbarwne i przezroczyste. Znanych ok. 150 gatunków.

Morfologia funkcjonalna

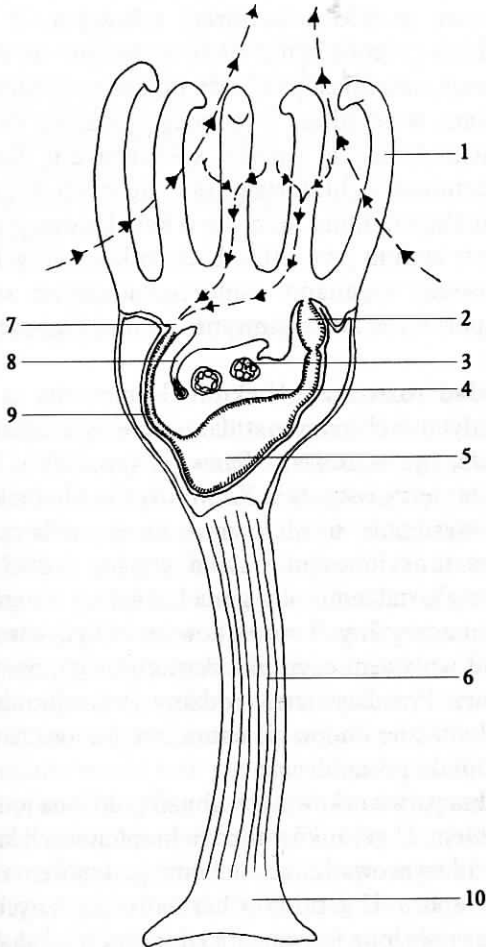
Pojedynczy osobnik (zooid) składa się z kielichowatego korpusu (kaliks) oraz trzonka (stylik). Obszar kaliksa otoczonego przez czułki (atrium) jest w rzeczywistości stroną brzuszną osobnika, zaś wypukła powierzchnia, od której odchodzi trzonek to strona grzbietowa (ryc. 199).

Korpus otoczony jest 6–30 czułkami (tentakulami), które poruszając się niezależnie lub wszystkie razem, służą do napędzania, chwytania i filtrowania pokarmu. Czułki są prostymi epidermalnymi cylindrami wypełnionymi w środku mezenchymą, których wewnętrzna powierzchnia składa się z wysokich i orzęsionych komórek. Wzdłuż wewnętrznej ściany czułek biegną dwa pasma mięśni podłużnych, umożliwiając im zakrzywianie się w kierunku przedsionka, przy podstawie zaś biegnie pasmo mięśni okrężnych. Czułki mogą być tej samej długości lub różnej i wtedy kilka przyoralnych jest dłuższych od pozostałych. W okółku znajdują się dwie większe przerwy, przyoralna i przyanalna, co nadaje zwierzęciu bilateralną symetrię.

Kielichowaty korpus zawiera wszystkie narządy wewnętrzne (ryc. 200). Obszar kaliksa, otoczonego przez tentakule tworzy przedsionek (atrium), wewnątrz którego znajdują się: otwór gębowy i odbytowy, nefrydiopor oraz gonopor. Kutykula okrywająca korpus jest zazwyczaj miękka i elastyczna. U niektórych gatunków (np. *Loxosomatoides* — Loxosomatidae) może tworzyć masywną tarczę dorsalną, ornamentowaną licznymi kolcami lub małymi płytkami. Pod kutykulą znajduje się komórkowa epiderma składająca się z jednej warstwy cylindrycznych komórek. U licznych gatunków (np. *Loxosomella* — Loxosomatidae, *Barentsia* — Barentsiidae), w warstwie tej stwierdzono obecność licznych komórek gruczołowych. Pod nabłonkiem znajduje się płytka

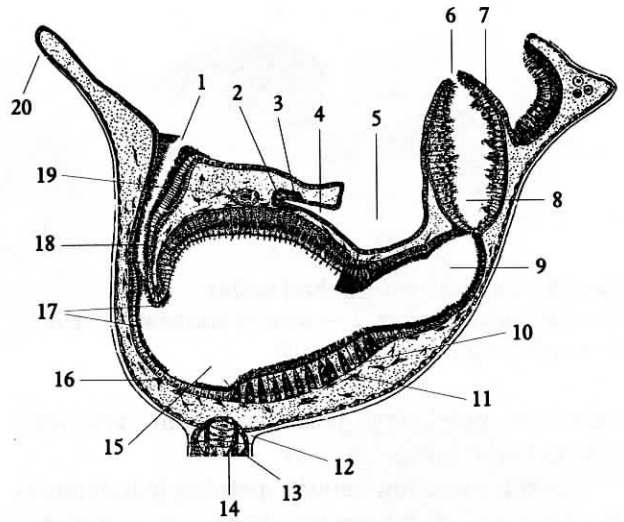
podstawna, pod którą występuje muskulatura ściany ciała w formie podłużnych włókien. Muskulatura w kaliksie prezentuje się w postaci rzadko rozmieszczonych pasm, stąd też mała ruchliwość tego regionu.

Kaliks przechodzi bezpośrednio w stylik albo jest od niego oddzielony septą. U form kolonijnych, u nasady kaliksa występuje zgrubiała struktura — szyjka, będąca miejscem regeneracji oraz wzrostu. W szyjce występuje rozdzielenie umięśnienia korpusu i trzonka. Występuje tu również aparat gwiaździsty, pomagający przy transporcie materiałów odżywczych, poprzez wytwarzanie rytmicznych skurczów. Jest to cecha wspólna (synapomorficzna) dla wszystkich kolonijnych Kamptozoa, z wyjątkiem rodzaju *Loxocalypus* (Loxocalypodidae).



Ryc. 199. Kamptozoa, schemat budowy wraz z zaznaczonym obiegiem wody.

1 — czułki, 2 — otwór odbytowy, 3 — gonada, 4 — zwój nerwowy, 5 — jelito, 6 — mięśnie trzonka, 7 — otwór gębowy, 8 — protonefrydium, 9 — przelyk, 10 — dysk czepny (wg Storcha, 2003, zm.)



Ryc. 200. *Pedicellina* — przekrój.

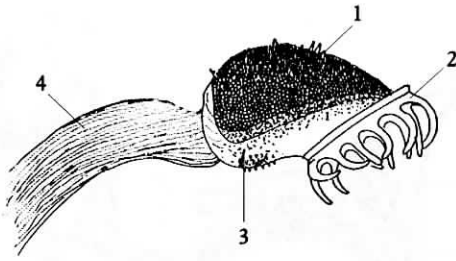
1 — otwór gębowy, 2 — komórki gruczołowe gonoduktu, 3 — gonodukt, 4 — gonofor, 5 — atrium, 6 — otwór odbytowy, 7 — stożek analny, 8 — rektum, 9 — jelito, 10 — komórki gruczołowe jelita, 11 — komórki absorpcyjne, 12 — septa, 13 — trzonek, 14 — mięśnie trzonka, 15 — żołądek, 16 — strefa bezrzęskowa, 17 — strefa orzęsiona, 18 — przelyk, 19 — zwój nerwowy, 20 — czułek (wg Becker, 1937)

Trzonek zawiera subepidermalną pochwę z podłużnych włókien mięśni, pozwalając na pochylanie się całego ciała w różnych kierunkach. Komórki mięśniowe mają prymitywną budowę i składają się z części kurczliwej — mięśniowej i plazmatycznej — nabłonkowej, której długie wyrostki dochodzą do nerwów motorycznych. Budową tą, Kamptozoa nawiązują do komórek nabłonkowo-mięśniowych nicieni.

Bazalna część stylika zaopatrzona jest w płytkę czepną (dysk czepny), zawierającą liczne komórki gruczołowe — gruczoły pedalne. Służy ona zwierzęciu do przytwierdzenia się do podłoża.

Pseudocel z komórkami mezenchymatycznymi wypełnia wnętrze tentakuli, trzonka oraz przestrzeń między ścianą ciała i przewodem pokarmowym. Pseudocel kaliksa jest oddzielony od pseudocelu trzonka (wyjątek *Loxosoma*) aparatem gwiaździstym (ryc. 201).

Układ nerwowy i narządy zmysłów. Bardzo prosto zbudowany, co związane jest z osiadłym trybem życia. Centralny układ nerwowy obejmuje pojedynczy zwój nerwowy zlokalizowany w zagłębieniu U-kształtnego jelita. Trzy pary nerwów biegnące od zwoju odchodzą do czułków. Jedna para nerwów bocznych biegnących wzdłuż kaliksa i stylika, unerwia narządy wewnętrzne. Brak jest podnabłonkowego układu nerwowego. Nie występują połączenia



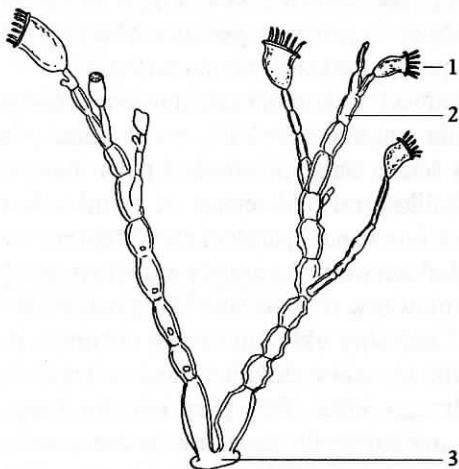
Ryc. 201. *Loxosomatoides*, pokrój ogólny.

1 — kutykularna tarcza, 2 — wieniec czułek, 3 — kaliks, 4 — stylík (wg Annandale, 1908).

nerwowe pomiędzy poszczególnymi zooidami u form kolonijnych.

Funkcje narządów zmysłu spełniają jednokomórkowe wyrostki dotykowe (mechanoreceptory) zlokalizowane pod epidermą kaliksa i czułek. U niektórych gatunków po bokach kielicha występują zmysłowe papille będące chemo- i mechanoreceptorami.

Układ pokarmowy i odżywianie. U-kształtny układ pokarmowy zajmuje większą część wnętrza kaliksa i jest dwubocznie symetryczny. Otwór gębowy jest położony w przedniej części przedsionka. Jest poprzecznie wydłużonym, orzęsionym otworem zlokalizowanym tuż przy podstawie czułek. Otwór gębowy prowadzi do lejkowatej jamy gębowej, a ta przechodzi w cylindryczny przełyk, który otwiera się do workowatego żołądka, najbardziej wydatnego organu w przewodzie pokarmowym. W żołądku zlokalizowane są komórki gruczołowe i absorpcyjne. Jelito prowadzi do terminalnego rektum, który otwiera się odbytem w tylnej części przedsionka. Otwór odbytowy często znajduje się na stożkowatym wzniesieniu analnym. Układ pokar-



Ryc. 202. *Urnatella*, fragment kolonii.

1 — kaliks, 2 — trzonek, 3 — dysk czepny (wg Cori, 1936)

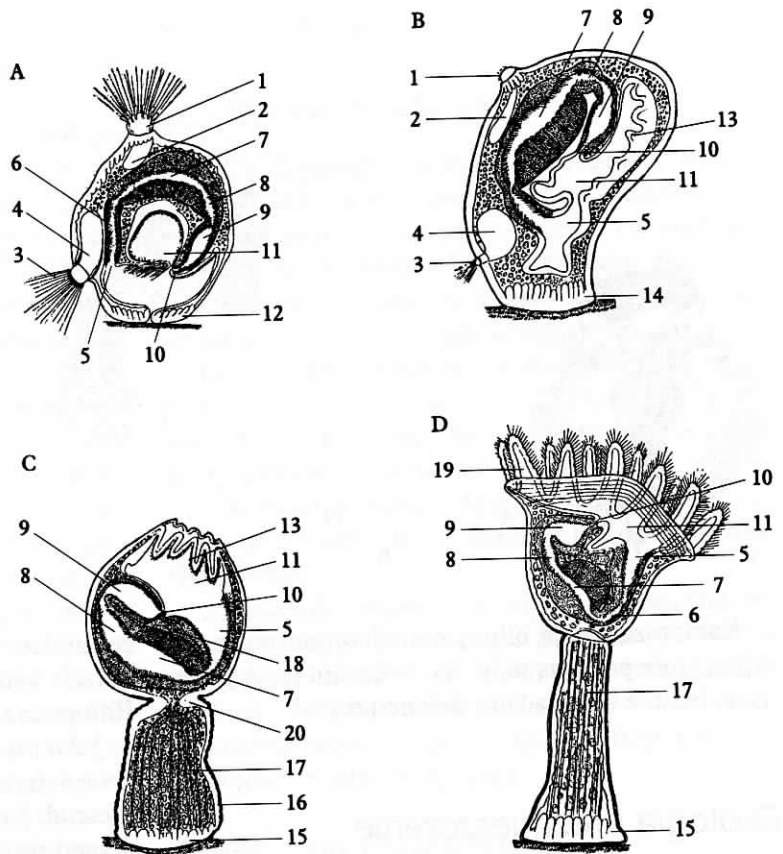
mowy zawiera na całej powierzchni jednowarstwowe epitelium, złożone z różnej wysokości komórek. Orzęsienie całego przewodu pokarmowego wspomaga przesuwanie pokarmu. Przewód pokarmowy pozbawiony jest mięśni, znajdują się tu jedynie pojedyncze włókna z nim związane, głównie w okolicach otworu gębowego i przełyku. Pokarmem Kamptozoa są okrzemki, pierwotniaki oraz szczątki organiczne. Pokarm naganiany jest do otworu gębowego za pomocą czułek i ich rzęsek. Trawienie — zewnątrzkomórkowe.

Układów oddechowego i krwionośnego brak. Wymiana gazowa odbywa się poprzez ścianę ciała.

Układ wydalniczy. Protonefrydialny. Obecna jest para komórek płomykowych zlokalizowanych pomiędzy przełykiem i zwojem nerwowym. Kanałiki komórek płomykowych łączą się w pojedynczy kanał wydalniczy uchodzący pojedynczym nefrydioporem w tyle za otworem gębowym. U form morskich protonefrydia służą wyłącznie do osmoregulacji, natomiast produkty przemiany materii są wydalane w żołądku. U jedynego gatunku słodkowodnego *Urnatella gracilis*, spełniają one funkcje wydzielnicze i zbudowane są z licznych komórek terminalnych, które łączą się w kanał główny uchodzący w atrium (ryc. 202). U form kolonijnych dodatkowymi organami osmoregulacyjnymi są organy porowate, zlokalizowane na całej długości stylików.

Układ rozrodczy. Niektóre Kamptozoa są hermafrodytami (*Loxosomatidae*), inne są rozdzielнопłciowe, np. w rodzaju *Barentsia* (ryc. 205). Przypuszcza się, że wszystkie Kamptozoa są obojnakami, gdyż występuje u nich zjawisko gonochoryzmu, a więc funkcjonowanie tylko gonady jednej płci (przy wykształceniu obu gonad żeńskiej i męskiej). Płeć poszczególnych osobników może być odwracalna pod wpływem czynnika zewnętrznego, np. temperatury. Przedstawiciele rodziny *Pedicellinidae* to symultaniczne obojnaki, natomiast *Loxosomatidae* to obojnaki protandryczne.

Jedna para workowatych gonad położona jest nad żołądkiem. U gatunków rozdzielнопłciowych krótki przewód wyprowadzający uchodzi gonoporem z tyłu nefrydioporu. U gatunków hermafrodytycznych para jąder położona jest za parą jajników, ich kanał nasienny łączy się z jajowodem, formując wspólny przewód (gonodukt). Wspólny gonopor jest zlokalizowany za nefrydioporem, u podstawy wgłębienia (komora genitalna, lęgowa), która wykorzystywana jest przez samice oraz przez gatunki obojnaczne jako wylęgarnia dla rozwijających się jaj.



Ryc. 203. *Pedicellina*, metamorfoza.

A — larwa trochoforopodobna, B-C — kolejne stadia larwalne (w trakcie metamorfozy), D — postać dorosła; 1 — organ apikalny, 2 — zwój apikalny, 3 — organ przedgębowy, 4 — zwój preoralny, 5 — otwór gębowy, 6 — przelyk, 7 — żołądek, 8 — jelito, 9 — rektum, 10 — otwór odbytowy, 11 — westibulum, 12 — nabłonek trzonka, 13 — związek tentakuli, 14 — dysk czepny, 15 — gruczoły pedalne dysku czepnego, 16 — trzonek, 17 — mięśnie, 18 — zwój nerwowy, 19 — wieniec czułków, 20 — septa (wg Cori, 1936)

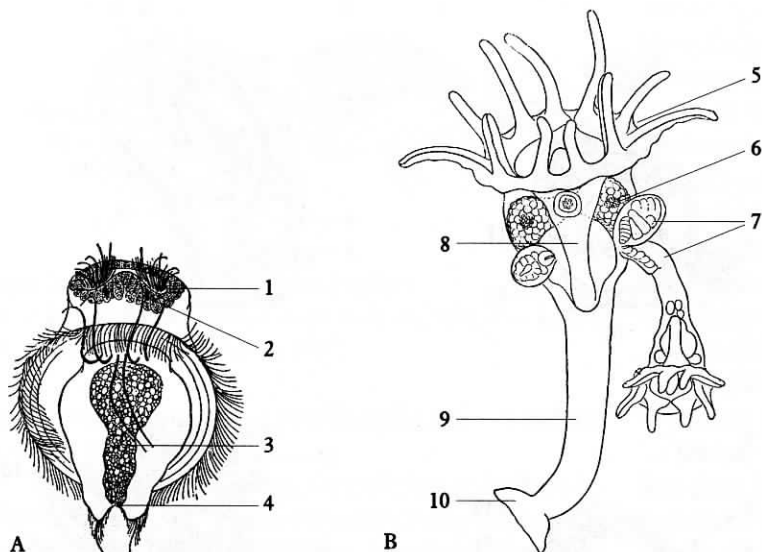
Rozmnażanie i rozwój

Zapłodnienie zwykle odbywa się poprzez obce gamety. U niektórych gatunków występuje opieka nad potomstwem. Zapłodnione najczęściej w jajnikach, polilecytalne jaja umieszczone są w woreczkowatym zagłębieniu atrium (komora lęgowa). Tu następuje rozwój aż do wolno pływającej larwy. U gatunku *Urnatella gracilis* rozwój do stadium larwy zachodzi w jajniku. W rodzaju *Pedicellina*, dorosła larwa wydostaje się z przewodów rozrodczych wprost do jamy ciała organizmu macierzystego (ryc. 203).

Bruzdkowanie jest spiralne. Z telomezoblastów (4d), powstają tylko komórki mezenchymatyczne (mezoderma?). Gastrulacja opisywana jest jako emboliczna. Powstaje larwa trochoforopodobna(?), charakterystyczna dla wielu Spiralia. Larwa zbudowana jest z przedniej episfery i spłaszczonej lub wpukłonej hyposfery, która po stronie brzusznej ma pokryty rząskami wyrostek ryjąco-czepny (nóżkę). Podobnie jak u trochofory przed otworem gębowym znajduje się prototroch, a za nim — metatroch. Na szczycie episfery obecny jest zmysłowy aparat apikalny. Larwa Kamptozoa ma dodatkowy organ nerwowy-

-zmysłowy — organ preoralny, nieobecny u trochofory. Poza tym, obecne są: zwój podgardzielowy, podkowiasty przewód pokarmowy oraz para protonefrydiów. Larwa po uzyskaniu odpowiedniej ilości materiałów odżywczych odrywa się od embrjonalnego stylika, za pomocą którego jest ona połączona z organizmem macierzystym. Prowadzi planktoniczny (ryc. 204.A) lub bentosowy tryb życia (okres ten trwa od kilku godzin do kilku dni). Pływając krótki czas w wodzie osiada na podłożu prototrochem bądź regionem frontальnym (Loxosomatidae). U formy osiadłej następuje głęboka metamorfoza. Przedni biegun larwy staje się tarczą czepną, zaś organ apikalny i preoralny degeneruje.

Rozmnażanie bezpłciowe polega na ektodermalnym pączkowaniu (ryc. 205). Gatunki żyjące pojedynczo pączkują zawsze po stronie gębowej ściany kaliksa, a następnie odcepiają się od formy macierzystej. Formy kolonijne pączkują albo na styliku (*Urnatella*), albo przy podstawie stylika (*Pedicellina*). W tych przypadkach osobniki pączkujące nie odrywają się, tworząc rozgałęzione kolonie drzewkowate. U niektórych gatunków (*Barentsia*) wytwarzane są pączki lęgowe, które po oderwaniu się od osobnika dają początek nowej kolonii.



Ryc. 204. A — pływająca larwa *Loxosoma*; 1 — organ preoralny, 2 — oczy, 3 — jelito, 4 — anus. B — pączkująca *Loxosoma*; 5 — wieniec czułek, 6 — jajnik, 7 — pączki młodych osobników, 8 — przełyk, 9 — styl, 10 — dysk czepny (wg Atkins, 1932)

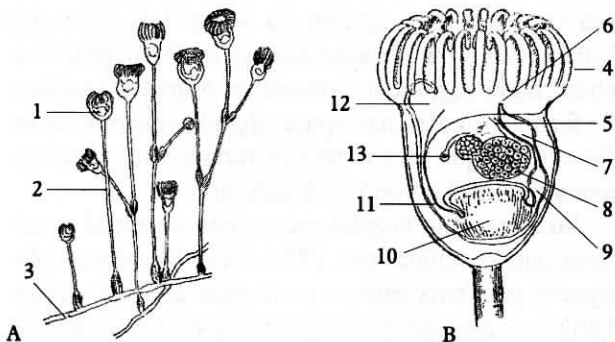
Kamptozoa mają olbrzymie zdolności regeneracyjne, które polegają m.in. na tworzeniu nowego kaliksa, łącznie z narządami wewnętrznymi.

Ekologia i rozmieszczenie

Kamptozoa są pojedynczo żyjącymi lub kolonialnymi epizoikami. Za wyjątkiem gatunku *Urnatella gracilis*, wszystkie pozostałe zasiedlają wody morskie. Są szeroko rozmieszczone geograficznie, ale występują nielicznie. Kamptozoa zasiedlają głównie przybrzeżne wody. *Loxosomatidae* są zawsze znajdowane przyczepione do innych zwierząt, podczas gdy *Pedi-*

cellinidae egzystują przyczepione do wodorostów, muszli ślimaków, kolonii tułbiopławów i innych Entoprocta.

Jako osiadłe zwierzęta prowadzą ograniczony ruchowo tryb życia. Choć stwierdzono, że niektóre spośród *Loxosomatidae* są zdolne do aktywnego przemieszczania się, np. *Loxosoma saltans*, który zasiedla rurki wieloszczetów, jest opisywany jako ekstremalnie aktywny, poruszając się po powierzchni ciała wieloszczeta, wręcz gimnastycznymi ruchami. U gatunku tego, obecne są cztery dłuższe tentakule na oralnym biegunie, zaopatrzone w sztywne i czepne wyrostki. Osobnik porusza się pochylając koronę w kierunku podłoża i przyczepia się za pomocą tych wyrostków. Następnie dysk trzonka zajmuje nową lokalizację. U form kolonijnych ruch poszczególnych zooidów jest albo wahadłowy, albo rotacyjny.



Ryc. 205. Rodzaj *Barentsia*.

A — część kolonii; 1 — kaliks, 2 — styl, 3 — stolon. B — pojedynczy osobnik; 4 — wieniec czułek, 5 — gonodukt, 6 — otwór odbytowy, 7 — jelito tylne, 8 — gona, 9 — jelito środkowe, 10 — żołądek, 11 — przełyk, 12 — otwór gębowy, 13 — protonefrydium (wg Hyman, 1951, zm.)

Filogeneza

Pozycja systematyczna Kamptozoa i stosunki pokrewieństwa z innymi organizmami są niejasne i jak dotąd Kamptozoa nie mają ustabilizowanej pozycji w systemie zoologicznym.

Kamptozoa należą niewątpliwie do Protostomia. Mają liczne cechy, które są znane tylko u Spiralia, lecz ich pozycja wewnątrz tej grupy jest trudna do ustalenia. Typ bruzdkowania oraz pierwotna jama ciała wskazują na umiejscowienie Kamptozoa wśród acelomatycznych Spiralia.

Jedna z hipotez wskazuje na bliskie pokrewieństwo Kamptozoa (Entoprocta) z Bryozoa (Ectoproc-

ta). Opiera się ona na podobieństwie rozwoju ontogenetycznego przedstawicieli rodziny Loxosomatidae do rozwoju Bryozoa. U Loxosomatidae larwa nie przechodzi metamorfozy, lecz przekształca się w postać dorosłą na drodze neotenicznego pączkowania, podczas którego ciało larwy degeneruje. Ten sposób rozwoju u Bryozoa jest regułą. U obu grup występuje ektodermalny rodzaj pączkowania (bez udziału entodermi). Hipoteza ta sugeruje, że Kamptozoa byłyby grupą wyjściową dla Bryozoa. Istnieje jednak wiele cech wskazujących na wyraźne różnice między tymi grupami. Do takich cech należą m.in. bruzdkowanie promieniste u Bryozoa, podczas gdy u Kamptozoa jest ono spiralne. Inna jest organizacja larw u obu grup oraz odmienny plan budowy postaci dorosłych. Zasadnicza różnica dotyczy jamy ciała. U Kamptozoa nie występuje wtórna jama ciała, podczas gdy Bryozoa mają celomę. Co prawda, u Kamptozoa przy bruzdkowaniu spiralnym powstają telomezoblasty (4d), ale z nich tworzą się tylko komórki mezenchymatyczne a nie mezoderma z wtórną jamą ciała. Niektóre poglądy sugerują wspólne pokrewieństwo Kamptozoa, Mollusca i Sipuncula na podstawie ogólnego podobieństwa trochoforopodobnych larw.

Molekularna analiza sekwencji kodujących 18S rRNA u Kamptozoa, Bryozoa, Polychaeta, Sipuncula i Mollusca wskazuje tylko na pokrewieństwo Kamptozoa z Polychaeta.

Tak więc, biorąc pod uwagę często sprzeczne ze sobą poglądy dotyczące pokrewieństwa Kamptozoa z innymi grupami, wyraźnie widać trudności w prawidłowym umieszczeniu ich w systematyce. Tym bardziej, że nie udało się jak dotąd wskazać cechy u Kamptozoa, która wskazywałaby na bliskie pokrewieństwo z jakimś innym typem Spiralia. Być może Kamptozoa są bocznym odgałęzieniem niesegmentowych organizmów należących do Spiralia z larwą trochoforopodobną od pierścienicopodobnych przodków. Stąd też ich pozycja systematyczna w aktualnym stanie wiedzy należy traktować jako *incertae sedis* między Acoelomata i Coelomata.

Systematyka

Gromada: Solitaria

Formy pojedynczo żyjące, z pączkowaniem na kielichu. Częste epizoiki. Jedna rodzina: Loxosomatidae.

Loxosomella claviformis — częste na bocznych stronach myszy morskiej (*Aphrodite aculeata*).

Loxosomella athiusae na parapodiach, zaś *L. obesa* na stronie grzbietowej tego samego gospodarza.

Loxosomella brochobola — ma po obu stronach otworu gębowego nematocytopodobne organy z długimi klejącymi nićmi, które wyrzucone służą do chwytania ofiary (podobnie do wolwentów u Cnidaria). Żyją na koloniach Bryozoa z rodzaju *Porella*, które to z kolei często zasiedlają kolonie *Halecium* (Hydroida).

Loxosomella seiryoini — częsty na *proboscis Goldfingia margaritacea* (Sipuncula). Pojedynczy osobnik gospodarza może być zasiedlony przez kilkaset osobników tego gatunku.

Loxomespilon perezi — najmniejszy gatunek, o zooidach wielkości 0,1 mm.

Gromada: Coloniales

Formy kolonijne, kielich i stylik wyraźnie oddzielone szyjką. Pączkowanie stylikowe. Kaliks ze zdolnościami do regeneracji. Trzy rodziny: Barentsiidae, Pedicellinidae, Loxocalypodidae.

Barentsia robusta — największy znany gatunek o całkowitej długości 7 mm, gdzie kaliks osiąga wymiary tylko 0,8 mm.

Barentsia benedeni — zooidy 0,5-5 mm, kolonie występujące często na małżach. Wytwarzają stolony przetrwalnikowe. Obecne w wodach Morza Północnego i Bałtyku.

Urnatella gracilis — jedyny słodkowodny gatunek, znany z Ameryki Północnej i Europy.

Pedicellina cernua — zooidy do 1 mm. Euryhialnowe, częste na krasnorostach.