

Artykuły przeglądowe

Typy troficzne nicieni

Trophic types of the nematodes

Franciszek Wojciech Kornobis

Zakład Morfologii Zwierząt, Wydział Biologii, Uniwersytet im. Adama Mickiewicza, ul. Umultowska 89, 61-614 Poznań; E-mail: franciszek.kornobis@amu.edu.pl

ABSTRACT. The aim of the article is to present trophic types (i.e non-systematic groups feeding on the same kind of food) of the nematodes. Seven trophic types (covering all known species) are described: (1) microbivores (nematodes feeding on unicellular microorganisms) with two examples: *C. elegans* and the nematodes of two families: Steinernematidae and Heterorhabditidae, (2) parasites of Vertebrates, (3) parasites of Invertebrates with example of the family Acugutturidae, (4) parasites of plants with two examples: *Tylenchorhynchus dubius* and *Heterodera schachtii*, (5) parasites of fungi, (6) predatory nematodes, (7) omnivores (nematodes feeding on different kinds of food). Basic information on the anatomy of the alimentary canal and feeding behaviour of the nematodes are also provided.

Key words: ecology, nematodes, parasites, trophic types.

W roku 1914 amerykański nematolog Nathan Augustus Cobb pisał: "If all matter in the universe except the nematodes were swept away, our world would still be dimly recognisable..." („jeśli cała materia Wszechświata z wyjątkiem nicieni została by zmieciona, nasz świat nadal byłby niewyraźnie rozpoznawalny...") [1, 2]. Czy jest to wyolbrzymienie?

Biorąc pod uwagę szacunki liczebności nicieni, z których najwyższe mówią nawet o 10 [3] czy nawet 30 milionach [4] nicieni na metr kwadratowy gleb lądowych i podobnie wysokich liczebnościach występujących na dnach mórz [5] można stwierdzić, że zdecydowanie nie jest to wyolbrzymienie. Przyczyn takiego rozpowszechnienia jest kilka, a jedną z nich jest szerokie spektrum rodzajów pobieranego pokarmu. To z kolei ma swoje odbicie w różnorodności zachowań, przystosowań anatomicznych, procesów trawienia jak i wchłaniania. Celem niniejszego artykułu jest przedstawienie rodzajów pokarmu pobieranego przez nicienie, a w mniejszym stopniu także przystosowań do jego zdobywania.

Pokarm nicieni — żywy czy martwy?

W niniejszym artykule przyjęto podział systema-

tyczny proponowany przez Maggentiego [6]. Niezależnie jednak od przyjętej systematyki, ogół gatunków nicieni można podzielić na pasożyty i wolno żyjące. Do tych pierwszych zaliczamy 48% znanych rodzajów i aż 60% znanych gatunków.

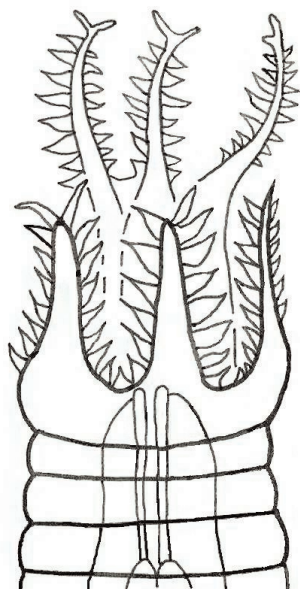
Jeśli chodzi o nicienie wolno żyjące, to żywią się one bakteriami, „glonami”, pierwotniakami, grzybami i bezkręgowcami, w tym innymi nicieniami. Cechą wspólną wymienionych źródeł pokarmu jest fakt, iż są to organizmy żywe. Nasuwa się tu pytanie: czy istnieją nicienie odżywiające się martwą materią organiczną? Na to, wydawałoby się banalne, pytanie trudno jest w wielu przypadkach udzielić jednoznacznej odpowiedzi. Dotyczy to tych nicieni wolno żyjących, u których często trudno jest rozstrzygnąć czy substrat jest połykany celowo, czy też przypadkowo.

Modyfikacje układu pokarmowego nicieni

Przewód pokarmowy nicieni składa się z trzech części: stomodeum, mesenteronu oraz proktodeum, przy czym dwa odcinki skrajne wyróżnia się nie tylko na podstawie funkcji, ale też wyściółki kutikularnej.

W skład pierwszej części, stomodeum, wchodzi: otwór gębowy, jama gębowa, gardziel oraz zastawka gardzielowo-jelitowa. Odcinek ten jest najbardziej zróżnicowanym fragmentem przewodu pokarmowego, który bardziej niż jakikolwiek inny odzwierciedla sposób odżywiania się danego gatunku. Dlatego też to głównie na nim skupiono uwagę w niniejszym artykule.

Stomodeum rozpoczyna się otworem gębowym, o średnicy wahającej się u różnych gatunków od 1 do 25 μm [7]. Otwór ten jest otoczony wargami. Ich liczba bywa zróżnicowana, mogą też zrastać się częściowo lub całkowicie, oraz tworzyć wypustki (Rys. 1).



Rys. 1. *Acrobeles ciliatus* — przykład nicienia o rozbudowanych wargach

Fig.1. *Acrobeles ciliatus* — an example of a nematode with elaborated lips

Leżąca za otworem gębowym jama gębowa może mieć rozmaity kształt, od cylindrycznego, poprzez miseczkowaty, aż do niemal kulistego. Różnorodność jamy gębowej jest związana z różnorodnością pobieranego przez nicienie pokarmu. Przykładowo, u tych, które odżywiają się zawartością komórek roślinnych lub grzybów może znajdować się sztylet, za pomocą którego pobierają pokarm. U nicieni drapieżnych natomiast często na ścianach torebki gębowej występują duże zęby.

Ostatnią część stomodeum stanowi gardziel. Jest to chyba najbardziej złożona część ciała nicienia, charakteryzująca się w przekroju poprzecznym trójdzielny światłem, różną, zależną od gatunku liczbą

zastawek, zespołem gruczołów oraz unerwieniem. Ogólny kształt gardzieli może być różnorodny, związany z rodzajem pobieranego pokarmu. Budowa gardzieli u nicieni takich, jak na przykład *Mononchida*, odzwierciedla mechaniczną aktywność tego regionu w zasysaniu oraz miążdżeniu pokarmu. Inaczej przedstawia się to chociażby u nicieni należących do rzędu *Tylenchida*. Tutaj aktywność mechaniczna gardzieli zostaje ograniczona do zasysania pokarmu. Niezmiernie istotne są za to wyspecjalizowane gruczoły, których wydzieliny mają związek zarówno z trawieniem pokarmu, następującym na zewnątrz ciała nicienia jak i wyspecjalizowanymi aspektami odżywiania się, takimi jak np. wywoływanie specyficznej reakcji rośliny żywicielskiej.

Niezależnie od szczegółów budowy, gardziel u przeważającej większości gatunków jest odpowiedzialna za przyjmowanie pokarmu, a proces połknięcia zależy od siły ssania wytworzonego w gardzieli. Mechanizm ten jest najdokładniej poznany u *Caenorhabditis elegans*. Polega on na zassaniu wody wraz z bakteriami, a następnie przecedzeniu w taki sposób, że bakterie pozostają osadzone na specjalnych wyrostkach, a nadmiar cieczy jest usuwany. Dlatego też według niektórych źródeł [7] można uznać *C. elegans* za organizm filtrujący. Podczas dalszego przesuwania bakterie są w znacznym stopniu miążdżone, jak również mieszane z wydzieliną zawierającą enzymy trawienne.

Skurcze wywołujące konieczne dla procesu zasysania podciśnienia następują z różną częstotliwością, zależną od warunków pobierania pokarmu i oczywiście gatunku. Na przykład, u *Ascaris* średnia częstotliwość skurczów to 4 na sekundę, maksymalna natomiast to około 20. Natomiast u pasożyta roślin — niszczyka zjadliwego (*Ditylenchus dipsaci*) — średnia częstotliwość to około 6,7 skurczu na sekundę.

Gardziel kończy się grupą komórek zwanych zastawką gardzielowo-jelitową, zapobiegającą cofaniu się treści jelita do gardzieli.

Co to jest typ troficzny?

Jako typ troficzny rozumiem tu grupę gatunków, w tym przypadku nicieni, odżywiających się danym typem pokarmu i posiadających przystosowania (anatomiczne, behawioralne, fizjologiczne i inne) do jego zdobywania. Typy troficzne jako takie nie nawiązują bezpośrednio do podziału taksonomicznego, aczkolwiek często gatunki należące do danej jednostki systematycznej odżywiają się zbliżonym

pokarmem. Stwierdzenie to jest prawdziwe zwłaszcza w odniesieniu do niższych jednostek systematycznych (np. rodzaju).

Przedstawiona definicja ma raczej ogólny charakter. Dlatego też typy wyróżniane są nieco arbitralnie. Dotyczy to w szczególności nicieni wolno żyjących, ponieważ w wielu przypadkach trudno jest jednoznacznie określić, czym żywi się dany niciel. W niniejszym artykule podstawą do wyróżnienia typów troficznych jest rodzaj pobieranego pokarmu. Dopiero w dalszej kolejności, tam, gdzie było to istotne, wzięto pod uwagę cechy strukturalne.

Zanim zostaną omówione typy troficzne nicieni, należy wspomnieć o jeszcze jednej kwestii. Otóż podobnie jak w przypadku wszystkich tego typu podziałów w świecie zwierząt, nie wszystkie gatunki można jednoznacznie przyporządkować jakiejś grupie, chociażby ze względu na fakt, iż larwy mogą odżywiać się inaczej niż postacie dorosłe. Zagadnienie komplikuje się jeszcze bardziej, gdy mowa o gatunkach takich jak na przykład *Beddingia* (= *Deladenus*) *siricidicola*. Nicieli ten może występować w dwóch alternatywnych cyklach, w których znacznie różni się i morfologicznie i pod względem pobieranego pokarmu. W jednym żywi się grzybem z gatunku *Amylostereum areolatum*, w drugim natomiast pasożytuje na osach z rodzaju *Sirex*, przy czym może przechodzić z jednego cyklu w drugi [8].

Typy troficzne nicieni

(1) Nicienie żywiące się organizmami jednokomórkowymi

Do grupy tej zaliczamy nicienie odżywiające się np. pierwotniakami czy bakteriami. Żyją one w zasadzie wszędzie tam, gdzie występuje pokarm, którym mogą się żywić, co w praktyce oznacza, że występują niemal wszędzie. Jednakże najliczniej i najpowszechniej występują te, które żywią się bakteriami i one będą głównym przedmiotem dalszych rozważań.

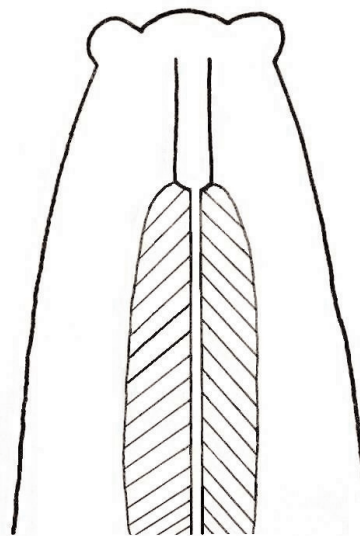
Dla określenia nicieni odżywiających się bakteriami w polskiej literaturze spotyka się niekiedy termin „bakteriofagi” [9]. Jednak w mojej opinii termin ten należy tradycyjnie pozostawić wirusom bakterii i dlatego proponuję nicienie te określać mianem „bakteriożernych”.

Nicienie bakteriożerne zamieszkują bardzo różne siedliska. Występują w wodach, glebie, a także w przewodach pokarmowych innych zwierząt, nie będąc jednocześnie pasożytami. Dodatkowo często

występują bardzo licznie. Przykładowo Wasilewska [9] odnotowała 1 898.000 takich nicieni na metrze kwadratowym ekosystemu polnego.

Powszechnie uważa się, że to właśnie nicienie bakteriożerne były pierwszymi nicielami i to z nich w toku ewolucji powstały pozostałe typy troficzne.

Nicienie bakteriożerne charakteryzują się stosunkowo prostym typem aparatu gębowego (Rys. 2). Żywią się one wciągając bezpośrednio zawieszoną zawierającą bakterie. Dodatkowo mogą niekiedy występować rozbudowane wargi, umożliwiające zdrapywanie bakterii z podłoża. Jako przykłady można podać następujące nicienie: *Caenorhabditis elegans* — jako typowy, wolno żyjący niciel bakteriożerny, a dodatkowo najczęściej badany niciel, oraz nicienie entomopatofagi, u których występuje bardzo interesująca symbioza z bakteriami. Dodajmy jednak, iż te ostatnie bywają też uważane za pasożyty owadów.



Rys. 2. Przykład bakteriożernego przedstawiciela Rhabditida o prostej, rurkowej jamie gębowej

Fig. 2. An example of bacterivorous representative of Rhabditida with a simple, tube-like stoma

Caenorhabditis elegans w warunkach naturalnych żywi się różnymi bakteriami. W warunkach laboratoryjnych natomiast najczęściej hoduje się go w szalkach z pożywką, na której rozwijają się szczepy *Escherichia coli*. Warto jednak zaznaczyć, że nie jest zupełnie obojętne, jakimi bakteriami będzie żywił się niciel. Ma on najbardziej optymalne dla siebie szczepy. Co ciekawe, *C. elegans* (i kilka innych gatunków) można hodować także na czystej pożywce. Regulując skład takiej pożywki ustalono mini-

malne wymagania pokarmowe (np. niezbędne aminokwasy) hodowanego gatunku [10]. Bez odpowiedzi pozostaje natomiast kwestia, czy w tym wypadku pokarm jest pobierany przez powłoki ciała, czy po prostu połykany.

Nicień wykrywa bakterie w otoczeniu, kierując się gradientem wytwarzanych przez nie substancji. Owe substancje mogą być różnorodne, najprostszym przykładem jest CO₂. Wykrywane są z pomocą narządów zmysłów, np. sensilli otaczających otwór gębowy. Warto jednak dodać, że niektóre nicienie posiadają rozbudowane struktury głowowe, pomagające im w wyszukiwaniu bądź selekcjonowaniu pokarmu. Jeśli brakuje stosownych substancji świadczących o obecności pożywienia w otoczeniu, nicienie porusza się w sposób przypadkowy, aż do wykrycia substancji wskazujących na występowanie pokarmu [7].

Niektóre nicienie mogą wchodzić w bardziej złożone związki z bakteriami. Często opisywane są wspomniane już nicienie zwane entomopatofagami. Należą tu dwie rodziny z rzędu Rhabditoidea: Steinernematidae (łącznie 25 opisanych gatunków) oraz Heterorhabditidae (opisanych 9 gatunków) [11]. Pomędzy wymienionymi rodzinami oprócz wielu różnic występuje też wiele podobieństw o charakterze analogii. Poza tym, każda z rodzin wchodzi w symbiozę z innymi bakteriami — bakterie z rodzaju *Xenorhabdus* związane są z Steinernematidae natomiast z rodziną Heterorhabditidae bakterie z rodzaju *Photorhabdus* [12]. Bakterie przenoszone są w obrębie przewodu pokarmowego nicienia.

Cykl życiowy takich nicieni przedstawia się następująco. W glebie swobodnie porusza się larwa, charakteryzująca się wstrzymanym rozwojem. Nie odżywia się ona, ani nie rozwija, a jedynie aktywnie poszukuje owada. Po odnalezieniu właściwego żywiciela nicienie wnika do jego hemocelu, przy czym nicienie z rodziny Steinernematidae dokonują tego przez naturalne otwory ciała owada, np. przetchlinki, natomiast Heterorhabditidae rozrywają oskórek [12]. Po pewnym czasie (od 30 minut do 5 godzin, zależnie od gatunku nicienia) bakterie są uwalniane [13]. Mnożą się one produkując toksyny uśmiercające owada, po czym rozkładają jego wnętrze. W międzyczasie kończy się okres wstrzymanego rozwoju nicienia. Rozpoczyna on żerowanie na mnożących się bakteriach, kończy rozwój i rozmnaża się. Wylęgające się nicienie żerują na resztkach owada, przechodząc „normalny” cykl życiowy z czterema larwami. Dopiero, gdy zaczyna brakować pokarmu, larwy trzeciego stadium przekształ-

cają się w larwy inwazyjne (o wstrzymanym rozwoju), które pobierają symbiotyczne bakterie, a następnie rozpoczynają poszukiwania kolejnego owada [12]. Zależnie od warunków, larwy inwazyjne opuszczają owada po 7–21 dniach.

Ten uproszczony obraz jest w rzeczywistości daleko bardziej złożony. Występuje w nim znaczna ilość interakcji nicieni-bakterie. Bardzo interesujące są tu interakcje związane z unikaniem układu immunologicznego żywiciela. Wykazano na przykład, iż w wielu przypadkach bakterie nie są w stanie same przełamać odporności żywiciela. Szczególnie silnie widać to u niektórych *Steinernematidae*. Nicienie wydziela tu substancje hamujące odpowiedź immunologiczną owada skierowaną przeciwko bakteriom [13]. Również bakterie mnożące się w owadzie wykazują wiele ciekawych właściwości. Należy do nich na przykład wytwarzanie antybiotyków hamujących wzrost innych bakterii, czy wytwarzanie przez *Photorhabdus* repelentów odstraszaających owady padlinożerne [12].

(2) Nicienie pasożyty zwierząt

Na początku należy zauważyć, iż często stosowany podział na nicienie pasożyty kręgowców i bezkręgowców ma z punktu widzenia typów troficznych charakter umowny, nie znajdujący uzasadnienia w rzeczywistych cechach nicieni. Przeprowadzany jest głównie pod kątem jego użyteczności [14]. Combes [15] wyróżnia cztery drogi opanowywania żywicieli przez pasożyty. Wśród nicieni, zarówno pasożytów kręgowców jak i bezkręgowców spotykamy wszystkie z nich.

Pasożyty kręgowców

Nicienie pasożyty kręgowców na tle innych grup nicieni wydają się być dość dobrze poznane. Występują one w 33% z opisanych dotąd rodzajów nicieni. To tyle samo, co liczba rodzajów znanych z wód słodkich i morskich. Wynika to z faktu, iż znacznie więcej specjalistów zajmuje się nicieniami pasożytami kręgowców, niż nicieniami wodnymi [16]. Znaczny stopień poznania dotyczy zwłaszcza pasożytów ptaków i ssaków, a w szczególności człowieka. Jest to dość oczywiste, zważywszy na potrzeby medycyny i weterynarii.

U nicieni pasożytów kręgowców spotykamy trzy typy aparatu gębowego: prosty ssący, wzbogacony dodatkowo o zęby tnące oraz wyposażony w sztylet. Ten pierwszy występuje np. u *Ascaris*, gdzie funkcjonuje jako dwustopniowa pompa. Skurcz przednich mięśni umożliwia przesunięcie pokarmu do

światła gardzieli [17]. W drugim — tnącym — wielkość, kształt, liczba oraz lokalizacja zębów w obrębie aparatu gębowego (grzbietowa, brzuszna) mogą być różne. Dokładny sposób, w jaki używane są zęby zależy od ich budowy i bywa zróżnicowany w zależności od rodzaju i gatunku nicienia. Mogą być używane do odrywania kawałków pożywienia z większej całości, ich cięcia, rozcierania pokarmu, a niekiedy (u *Ancylostoma*) wraz z drobnymi wyrostkami również do jego cedzenia. Trzeci z tych typów, zawierający sztylet, spotykany jest tu rzadziej i zostanie opisany przy pasożytach roślin i grzybów.

Pasożytnictwo u kręgowców spotykamy przede wszystkim w gromadzie Secernentea, gdzie występuje ponad 90% takich nicieni. Charakterystyczny dla tej gromady jest fakt, że inwazyjne jest prawie zawsze trzecie stadium larwalne, jak to ma miejsce na przykład u powszechnie znanego pasożyta tęgoryjca dwunastniczego (*Ancylostoma duodenale*). W drugiej gromadzie, Adenophorea, inwazji mogą dokonywać różne stadia larwalne. Przykładowo, u *Trichinella spiralis* jest to stadium pierwsze [16].

Pasożyty bezkręgowców

Pasożytnictwo nicieni u bezkręgowców jest dość słabo poznane. Opisano dotąd nieco ponad 3500 takich gatunków [18], co przyrównać należy do potencjalnej liczby żywicieli. Dodatkowo, stopień poznania nicieni w poszczególnych grupach żywicieli jest nierównomierny. Przykładowo, opisano dotąd zaledwie 47 gatunków mających za żywicieli ostatecznych przedstawicieli grupy tak dużej jak mięczaki [19].

Ciekawym i dość zaskakującym przykładem mogą być tu gatunki należące do rodziny Acugutturidae. Do rodziny tej należą pasożyty zewnętrzne spotykane na karaczanach, np. *Acugutturus parasiticus* pasożytujący na przybyszce amerykańskiej (*Periplaneta americana*) oraz motylach [20]. Dokładniej zbadano gatunki nicieni z rodzaju *Noctuidonema* pasożytujące na *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera). Nicienie przebijają oskórek za pomocą długiego sztyletu i wsysają hemolimfę owada, wywołując przy okazji chroniczne efekty patogeniczne [20].

(3) Nicienie pasożyty roślin (fitofagi) oraz nicienie pasożyty grzybów (mikofagi)

Wspólną cechą tych dwóch grup nicieni jest posiadanie wydrążonego sztyletu, lub „zęba”. Struktury te służą do nakłuwania ściany komórkowej, tak by dostać się do zawartości komórki, która jest wysysana. Sztylet posiadają także niektóre nicienie

drapieżne, które jednak wtórnie przystosowały się do takiego trybu życia, a wywodzą się najprawdopodobniej od pasożytów grzybów.

Jak już wspomniano, uważa się, że ten typ pasożytnictwa powstał w wyniku przystosowania się niewyspecjalizowanych nicieni bakteriożernych. Zaproponowano nawet kilka teorii mających wyjaśnić, w jaki sposób nastąpiło przekształcenie cylindrycznej torebki gębowej w sztylet charakterystyczny dla pasożytów roślin i grzybów [21]. Sztylet większości gatunków można porównać do igły strzykawki, z otworem położonym nieco z boku, co zapobiega jego zatykaniu. Z jego pomocą nicien przekłują ścianę komórkową, wstrzykuje wydzieloną enzymatyczną (niekiedy o charakterze trawienym), po czym wysysa zawartość komórki. U większości gatunków średnica światła sztyletu nie przekracza 0,5 μm , co stanowi filtr dla bakterii [22]. Do wnętrza mogą jednak wnikać wirusy, dlatego też część gatunków należących do rodzin Trichodoridae i Longidoridae jest ich wektorami (u pozostałych nicieni fitofagów nie zaobserwowano przeniesienia wirusów).

Pasożytowanie na grzybach lub roślinach występuje u prawie wszystkich przedstawicieli rzędu Tylenchida, prawie wszystkich Aphelenchida i części Dorylaimida. Dotychczas opisano nieco ponad cztery tysiące takich nicieni [18]. Trzeba jeszcze dodać, iż niektóre nicienie mogą pasożytować zarówno na grzybach jak i na roślinach. Przykładem może tu być znany jako szkodnik roślin uprawnych niszczyk ziemniaczak (*Ditylenchus destructor*). Z reguły interpretuje się to jako trwającą radiację adaptatywną, przystosowującą mikofaga do pasożytowania na roślinach wyższych.

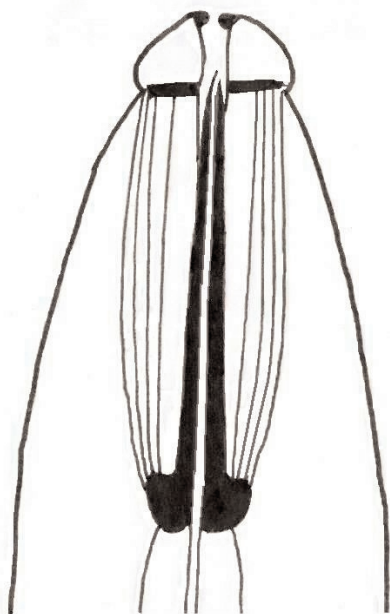
Nicienie fitofagi

Pod tą nazwą kryją się nicienie pasożytujące na roślinach naczyniowych. Ich przeciętne rozmiary to około 0,5–1,5 mm, opisano zaś dotąd nieco ponad 4100 gatunków [18]. Szczególnie licznie występują w agrocenozach oraz łąkach i pastwiskach pielęgnowanych, gdzie mogą stanowić nawet 40% wszystkich nicieni [9]. Są to prawie wyłącznie obligatoryjne pasożyty, które substancje potrzebne do wzrostu i rozmnażania mogą pobrać tylko z żyjących komórek roślin [10]. Wyjątkiem są tu wspomniane już nicienie żerujące również na grzybach.

Nicienie mogą pasożytować na różnych częściach roślin, zarówno jako pasożyty zewnętrzne, jak i pasożyty wewnętrzne. Przykładowo *Aphelenchoides besseyi* jest zewnętrznym pasożytem mery-

stemu apikalnego, załączni, pręcików i innych części ryżu [23]. Trzeba stwierdzić jednak, że większość nicieni pasożytów roślin związana jest z korzeniami.

Nicienie pasożytujące na korzeniach mogą być zarówno pasożytami zewnętrznymi, jak i wewnętrznymi. Te drugie, po wnikięciu do korzenia muszą dostać się na właściwe, zależne od gatunku, miejsce pasożytowania. W tym celu używają sztyletu (sztylet przedstawiony jest na Rys. 3) do wstrzykiwania wydzieliny rozpuszczającej (gatunki poruszające się w głąb rośliny wewnątrz komórek) lub osłabiającej ścianę komórkową, bądź blaszkę środkową (gatunki poruszające się między komórkami) [10]. Wydzielinami tymi mogą być celulazy, które są syntezowane przez samego nicienia, a nie przez bakterie [24]. Gdy blaszka środkowa ulegnie rozpuszczeniu, komórki mogą się rozsuwać [25], umożliwiając nicieniowi przemieszczanie się w tkance.



Rys. 3. Przykład pasożyta roślin: nicienie należący do Tylenchida

Fig. 3. An example of parasite of plants: the nematode belonging to Tylenchida

Uważa się, że pierwotny typ nicienia — pasożyta roślin to ruchliwy pasożyt zewnętrzny o szerokim spektrum roślin żywicielskich. Odżywia się on nakłuwając tkankę rośliny z zewnątrz, a sam proces trwa stosunkowo krótko. Ów pierwotny typ nicienia ewoluował stopniowo w kierunku osiadłego trybu życia. Zmiany obejmowały utratę przez samicę kształtu robakowatego na rzecz workowatego, co

wiąże się ze zwiększoną produkcją jaj. Oprócz tego obserwuje się degenerację przewodu pokarmowego samców, oraz zwiększenie powierzchni amfidiów (chemoreceptorów). Zwiększa to ich czułość, co jest korzystne przy odnajdywaniu roślin żywicielskich.

Współcześnie, przynajmniej częściowo można rozpoznać przedstawicieli tych kolejnych stadiów rozwoju ewolucyjnego. Może się to stać podstawą podziału fitofagów. Przykładowo, Hussey i wsp. [26] zaproponowali podział na cztery takie podtypy:

- migrujące pasożyty zewnętrzne;
- osiadłe pasożyty zewnętrzne (żywią się one w jednym tylko miejscu — czasem wręcz na jednej tylko komórce, same pozostając na zewnątrz);
- migrujące pasożyty wewnętrzne (wnikają do korzenia, a następnie okresowo odżywiają się przesuając się przez tkankę korzenia; te pasożyty wywołują rozległe uszkodzenia tkanek);
- osiadłe pasożyty wewnętrzne.

Jako przykłady podam gatunki stanowiące pierwszy i ostatni podtyp fitofagów (są to też przykłady początku i końca rozwoju ewolucyjnego, o którym mowa była wyżej).

Pierwszy z tych gatunków to nitek pospolitak (nazwa polska za Szczygłem [27]), *Tylenchorhynchus dubius*. Jest to pospolity na polach uprawnych nicienie żerujący na komórkach epidermalnych i włóśnikach. W jednym miejscu nicienie żywi się średnio przez 10 minut, po czym przemieszcza się dalej. Cały cykl życiowy trwa około 40–48 dni, przy czym wszystkie jego etapy odbywają się w glebie, a wszystkie stadia (oczywiście z wyjątkiem jaj) mają typowy, „robakowaty” kształt i zachowują zdolność ruchu.

Zupełnie inaczej przedstawia się cykl życiowy mątwika burakowego (*Heterodera schachtii*). W otoczce jajowej rozwija się pierwsze stadium larwalne (L1), które linieje jeszcze w otoczce. Wykluwa się dopiero drugie stadium larwalne (L2). Aktywnie porusza się ono w glebie, wyszukując roślinę żywicielską, a następnie wnika do korzenia. Gdy dostanie się już we właściwe miejsce, nicienie penetruje komórkę. Dokonuje tego przekłuwając wielokrotnie ścianę komórkową i wydzielając przez sztylet produkty gruczołów gardzielowych. Produkty te wnikają do wnętrza komórki poprzez mały otwór w błonie, bądź też łączą się z receptorem w błonie. Wywołuje to zmiany morfologiczne, fizjologiczne i molekularne w obrębie komórki [28]. Dochodzi do zmian w ekspresji rozmaitych białek, a sama komórka staje się rodzajem zasobnika, z którego nicienie czerpie pokarm. Dodatkowo do-

chodzi do rozpuszczenia ścian pomiędzy komórkami, skutkiem czego ich cytoplazmy zlewają się, tworząc syncytium. Żywiąc się na tak uformowanych komórkach młodociany nicienie przechodzi kolejne stadium larwalne (trzecie). W tym miejscu rozdzielają się drogi samca i samicy. U samicy tylna część ciała przebija ryzodermę, podczas gdy przednia pozostaje przymocowana do syncytium. Po osiągnięciu tego stadium samica linieje po raz ostatni, uzyskując kształt cytryny. Pozostaje przytwierdzona do korzenia. Samiec natomiast po ostatnim linieniu uzyskuje smukły kształt i opuszcza korzeń. Porusza się w glebie, przywabiany feromonami samic. Następnie zapładnia nieruchomą, pasożytującą w korzeniu samicę. Jaja odkładane są we wnętrzu jej ciała, które stopniowo, na skutek twarzenia naskórka przekształca się w cystę. Z takiej cysty wylęgają się larwy drugiego stadium, które poszukują korzenia rośliny żywicielskiej, zapoczątkowując nowy cykl.

Nicienie mikofagi

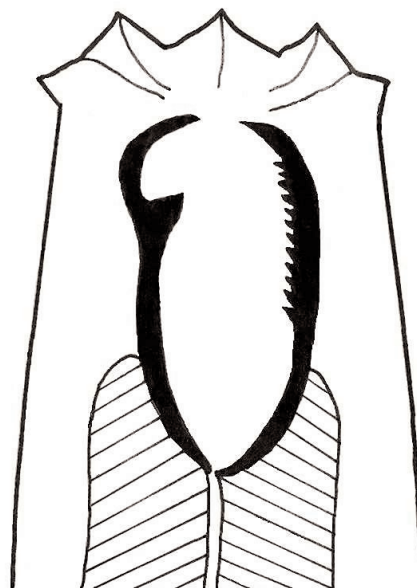
Nicienie odżywiające się grzybami należą do różnych rodzajów z rzędu Tylenchida (np. *Ditylenchus*), Dorylaimida (np. *Leptonchus*) oraz Aphelenchida (np. *Aphelenchus*) [17]. Ich sztylety jak również mechanizm pobierania pokarmu są zbliżone do pasożytów roślin. W środowisku nicienie te uwalniają z grzybów dostępny dla roślin azot, poza tym ogólnie przyspieszają obieg materii. Zazwyczaj odżywiają się tylko grzybami określonych gatunków, co być może stanowi „ucieczkę” przed toksynami wytwarzanymi przez liczne grzyby [17]. Wiele nicieni mikofagów odżywia się grzybami mikoryzowymi, co w dalszej kolejności wpływa na wzrost roślin [29]. Szczególnie licznie występują w lasach, gdzie na przykład Wasilewska [9] odnotowała ok. 822 000 takich nicieni na metrze kwadratowym.

(4) Nicienie drapieżne

Do tej grupy zalicza się gatunki żyjące w wodach słodkich i słonych oraz w glebie. Są to organizmy żywiące się drobnymi bezkręgowcami takimi jak wrotki, wazonkowce czy inne nicienie, a także pierwotniaki. Trzeba jednak zaznaczyć, że drapieżnictwo nie zawsze jest obligatoryjne, a w warunkach głodu niektóre nicienie mogą również połykać bakterie. Pod względem sposobu połykania nicieni można je podzielić na dwie podgrupy:

— **nicienie „połykające”**, np. *Diplogaster*, *Mononchus*, *Anatonchus*. U nicieni tych otwór gębowy jest szeroki, a w ich jelicie można zaobserwować

wyraźne szczątki ofiar [10] — nicienie te połykają je w całości lub najpierw rozrywają. W obrębie aparatu gębowego mogą występować rozmaite zęby bądź wyrostki służące do miażdżenia lub przesiewania pokarmu (Rys. 4). Nicienie te unieruchamiają ofiarę chwytając ją, w czym dodatkowo pomaga praca ssąca gardzieli. Niekiedy też (np. u *Mononchoides*) spotyka się nacinanie oskórka ofiary, a następnie wysysanie wnętrza [17];



Rys. 4. *Proinichulus muscorum* — przykład nicienia drapieżnego o obszernej jamie gębowej zaopatrzonej w ząb i leżące naprzeciw niego ząbkowane listwy służące do przebijania oskórka ofiary

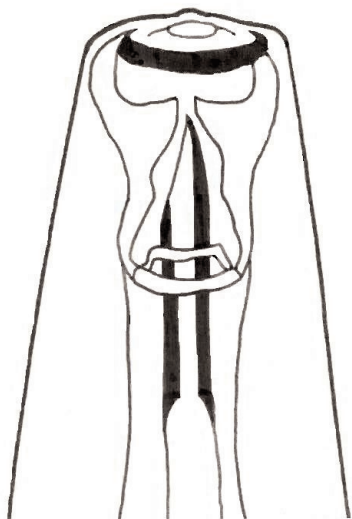
Fig. 4. *Proinichulus muscorum* — an example of a predatory nematode with a large stoma, provided with a tooth and opposite serrated strip, used to puncture prey cuticle

— **nicienie „nakłuwające”**, np. *Seinura*, *Laimaphelenchus*. Wysysają one zawartość ciała ofiary poprzez światło sztyletu. Ofiarę unieruchamiają poprzez rozerwanie jej narządów wewnętrznych [17]. U *Seinura* występuje dodatkowo jad, paralizujący ofiarę.

Nicienie drapieżne są stosunkowo nieliczne w warunkach lądowych (glebowych). W ekosystemach lądowych są one szczególnie związane ze środowiskami leśnymi, mniej licznie występują na łąkach, skrajnie nieliczne są na glebach ornych. Ogólnie rzecz biorąc ich względnie wysoką liczebność stwierdza się tylko w ekosystemach naturalnych i mało przekształconych [12]. Mogą mieć jednak duże znaczenie w ekosystemach wodnych.

(5) Nicienie wszystkożerne (zwane niekiedy pantofagami)

Typ ten wymieniam za Wasilewską [30]. Co prawda w cytowanym artykule jest mowa o nicieniach glebowych, nie widzę jednak przeszkód by umieścić w tej grupie także te, które występują w innych środowiskach. Zaliczamy tu nicienie odżywiające się zróżnicowanym pokarmem roślinnym i zwierzęcym, w skład którego może wchodzić zawartość komórek roślinnych, strzępki grzybów, „glony”, bakterie, pierwotniaki i inne organizmy. Na łądzie najliczniej występują w ekosystemach trawiastych, gdzie mogą stanowić 24% wszystkich nicieni [30]. Nicienie odżywiające się w ten sposób występują np. w rodzajach *Achromadora* czy *Tobriulus* [9]. Przykład takiego nicienia przedstawiony jest na Rys. 5.



Rys. 5. Wszystkożerny przedstawiciel Dorylaimida z szerokim, rurkowatym styletem

Fig. 5. Omnivorous representative of Dorylaimida with a broad, tube-like stylet

Podsumowanie

Przedstawione powyżej bogactwo typów troficznych nicieni umożliwia im życie w niemal wszystkich środowiskach na Ziemi. Jest ono wynikiem znacznej i długotrwałej radiacji adaptatywnej, której uległy nicienie. To, oraz wspomniany już fakt ogromnej ich liczebności wskazuje, że mają one bardzo duży, acz często niedoceniany, wpływ na ogólne funkcjonowanie ekosystemów.

Podziękowania

Chciałbym złożyć serdeczne podziękowania

prof. dr hab. Czesławowi Błaszakowi za cenne wskazówki udzielane w trakcie pisania niniejszego artykułu.

Literatura

- [1] Cobb N.A. 1914. Nematodes and their Relationships. US Department of Agriculture Yearbook.
- [2] Lamshead P.J.D. 2004. Marine Nematode Biodiversity. In: *Nematology Advances and Perspectives. Volume I. Nematode Morphology, Physiology and Ecology*. (Eds. Z.X. Chen, S.Y. Chen, D.W. Dickson). CABI Publishing, Wallingford: 438–468.
- [3] Yeates G.W. 2004. Ecological and Behavioural Adaptations. In: *Nematode Behaviour* (Eds. R. Gaugler, A.L. Bilgrami). CABI Publishing, Wallingford: 1–24.
- [4] Norton D.C., Niblack T.L. 1991. Biology and Ecology of Nematode. In: *Manual of Agricultural Nematology*. (Ed. W.R. Nickle). Marcel Dekker Inc., New York: 47–72.
- [5] Lamshead P.J.D. 2004. Marine Nematode Biodiversity. In: *Nematology Advances and Perspectives. Volume I. Nematode Morphology, Physiology and Ecology* (Eds. Z.X. Chen, S.Y. Chen, D.W. Dickson). CABI Publishing, Wallingford: 438–468.
- [6] Maggenti A.R. 1991. Nemata: Higher Classification. In: *Manual of Agricultural Nematology*. (Ed. W.R. Nickle). Marcel Dekker Inc., New York: 147–187.
- [7] Munn E.A., Munn P.D. 2002. Feeding and Digestion. In: *The Biology of Nematodes* (Ed. D.L. Lee) Taylor & Francis, London: 211–232.
- [8] Maggenti A. 1981. General Nematology. Springer-Verlag, New York.
- [9] Wasilewska L. 1981 Ocena funkcji nicieni glebowych w ekosystemach leśnych, łąkowych i polnych. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* 249: 53–68.
- [10] Yeates G.W. 1998. Feeding in free-living soil nematodes. In: *The Physiology and Biochemistry of Free-living and Plant-parasitic Nematodes* (Eds. R.N. Perry, D.J. Wright). CABI Publishing, Wallingford: 245–269.
- [11] Adams B.J., Nguyen K.B. 2002. Taxonomy and Systematics. In: *Entomopathogenic Nematology* (Ed. R. Gaugler). CABI Publishing, Wallingford: 1–33.
- [12] Forst S., Clarke D. 2002. Bacteria-Nematode Symbiosis. In: *Entomopathogenic Nematology* (Ed. R. Gaugler). CABI Publishing, Wallingford: 57–77.
- [13] Dowds B.C.A., Peters A. 2002. Virulence Mechanisms. In: *Entomopathogenic Nematology* (Ed. R. Gaugler). CABI Publishing, Wallingford: 79–98.
- [14] Weischer B., Brown D.J.F. 2000. An Introduction to Nematodes: General Nematology. Pensoft, Sofia.
- [15] Combes C. 1999. Ekologia i ewolucja pasożytnictwa. Długotrwałe wzajemne oddziaływania. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

- [16] Anderson R.C. 2000. Nematode Parasites of Vertebrates. CABI Publishing, Wallingford.
- [17] Biligrani A.L., Gaugler R. 2004. Feeding Behaviour. In: *Nematode Behaviour* (Eds. A.L. Biligrani, R. Gaugler). CABI Publishing, Wallingford: 91–126.
- [18] Hugot J.P., Baujard P., Morand S. 2001. Biodiversity in helminthes and nematodes as a field of study: an overview. *Nematology* 3: 199–208.
- [19] Grewal P.S., Grewal S.K., Adams B. 2003. Parasitism of molluscs: Types of associations and evolutionary trends. *Journal of Nematology* 35: 146–156.
- [20] Marti O.G., Lalanne-Cassou B., Silvain J.F., Kermarrec A., Simmons A.M. 2000. Ectoparasitic nematodes (Aphelenchoidoidea: Acugutturidae) of Lepidoptera and Blattodea in Guadeloupe. *Nematology* 2: 669–684.
- [21] Baldwin J.G., Ragsdale E.J., Bumbarger D. 2004. Revised hypotheses for phylogenetic homology of the stomatostylet in tylenchid nematodes. *Nematology* 6: 623–632.
- [22] Ferraz L.C.C.B., Brown D.J.F. 2002. An Introduction to Nematodes: Plant Nematology. Pensoft, Sofia.
- [23] Bridge J., Luc M., Plawright R.A. 1990. Nematode parasites of rice. In: *Plant Parasitic Nematodes in Subtropical and Tropical Agriculture* (Eds. M. Luc, M. Sikora, R.A. Bridge). CABI International, Wallingford: 69–108.
- [24] Bird A.F., Downton J.S., Hawker J.S. 1975. Cellulase secretion by second stage larvae of the root-knot nematode (*Meloidogyne javanica*). *Marcellia* 38: 165–169.
- [25] Szweykowska A., Szweykowski J. 2000. Botanika, tom I: Morfologia. Wydawnictwo Naukowe PWN.
- [26] Hussey R.S., Grundler F.M.W. 1998. Nematode parasitism of plants. In: *The Physiology and Biochemistry of Free-living and Plant-parasitic Nematodes*. (Eds. R.N. Perry, D.J. Wright). CABI Publishing, Wallingford: 213–243.
- [27] Szczygieł A. 1981. Polskie nazwy nicieni pasożytów roślin. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* 249: 123–125.
- [28] Hussey R.S., Davis E.L. 2004. Nematode esophageal glands and plant parasitism. In: *Nematology. Advances and Perspectives. Volume I. Nematode morphology, physiology and ecology* (Eds. Z.X. Chen, S.Y. Chen, D. Dickson). CABI Publishing, Wallingford: 258–294.
- [29] Zunke U., Perry R.N. 1997. Nematodes: harmful and beneficial organisms. In: *Fauna in Soil ecosystems*. (Ed. G. Benckiser). Marcel Dekker Inc., New York: 85–133.
- [30] Wasilewska L. 1971. Klasyfikacja troficzna nicieni glebowych i roślinnych. *Wiadomości Ekologiczne* 17: 381–388.

Wpłynęło 22 lutego 2007

Zaakceptowano 10 czerwca 2007