

ANNA WASIK

Zakład Biologii Komórki

Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN

Pasteura 3, 02-093 Warszawa

e-mail: annaw@nencki.gov.pl

BIOLOGIA ANTARKTYCZNYCH TINTINNIDÓW

WPROWADZENIE

Orzęski z podrzędu Tintinnina są organizmami kosmopolitycznymi (PIERCE i TURNER 1993), chociaż w obrębie rodzajów, a często i gatunków mamy do czynienia z wyraźnym zróżnicowaniem terytorialnym; organizmy występujące jedynie w określonym rejonie nazywamy endemitami. O takich właśnie „tintinnidowych” endemitach (aczkolwiek nie tylko) żyjących w zimnych wodach Antarktyki będzie mowa w tym artykule.

Chociaż tintinnidy zasiedlają głównie morza i oceany, to pewna ich grupa spotykana jest także w wodach słodkich. Bez względu na lokalizację, aż 90% tych orzęsków bytuje w górnych warstwach zbiorników wodnych. W wodach ciepłych grubość tej warstwy wynosi około 100 m (MIDDLEBGOOK i współaut. 1987), natomiast w wodach zimnych — 50 m (BUCK i współaut. 1992).

Poza cechami typowymi dla wszystkich Ciliata, tintinnidy posiadają też elementy budowy charakterystyczne tylko dla tej grupy. Pierwszym jest lorika, czyli organiczna osłonka otaczająca i ochraniająca protoplast. Wprawdzie i inne orzęski także mają podobną osłonkę, ale jedynie tintinnidy są organizmami swobod-

nie-pływającymi. Obecność loriki wpływa na budowę zewnętrzną i wewnętrzną tintinnidów, a także na sposób ich badania i klasyfikowania.

Inne elementy budowy typowe wyłącznie dla tej grupy pierwotniaków to między innymi: kapsuły odpowiedzialne prawdopodobnie za utrzymanie równowagi podczas szybkiego pływania, struktury zawierające materiał do budowy nowej loriki czy też zredukowane orzęsienie somatyczne pokrywające protoplast (CORLISS 1979). U orzęsków nagich orzęsienie somatyczne pełni przede wszystkim funkcję lokomotoryczną, a orzęsienie gębowe napędza cząstki pokarmowe do cytostomu. U tintinnidów protoplast znajduje się wewnątrz loriki, dlatego orzęsienie somatyczne uległo wyraźnej redukcji i całkowicie utraciło funkcję lokomotoryczną (LAVALL-PEUTO i BROWNLEE 1986). Przejęło ją orzęsienie gębowe, wystające ponad lorikę w postaci korony membranelli oralnych. Rzęski somatyczne biorą natomiast udział w procesie tworzenia loriki, w usuwaniu produktów przemiany materii z przestrzeni między protoplastem a loriką, a także w pozycjonowaniu protoplastu wewnątrz osłonki.

TROCHE HISTORII

Tintinnidy po raz pierwszy zidentyfikowano w próbach planktonowych pod koniec dziewiętnastego wieku (ENTZ 1884, DADAY 1887). Sto lat później wykazano (np. MIDDLEBGOOK i współaut. 1987), że stanowią one bardzo ważny element łańcucha pokarmowego, będąc łącznikiem między producentami i konsumentami kolejnych poziomów. SHERR i współaut. (1986)

podkreślając ich ogromne możliwości konsumpcyjne, sugerowali, że w szczególnie korzystnych warunkach tintinnidy, wraz z innymi orzęskami, są w stanie pobierać nawet do 60 % pierwotnej produkcji ekosystemów morskich. Sytuacja taka jest możliwa głównie ze względu na znaczne tempo ich rozmnażania się i przemiany materii (TANIGUCHI i KAWAKAMI 1985, VE-

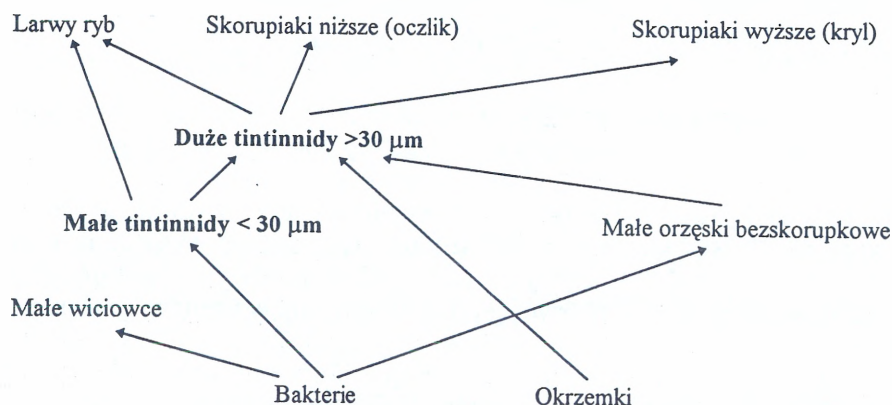
RITY 1985, 1986). Inni autorzy (HEINBOKEL i BEERS 1979, CAPRIULO i CARPENTER 1980), oceniając wprowadzić znacznie niżej możliwości pobierania przez tintinnidy pokarmu (20–40% produkcji pierwotnej), nie negują jednak ich znaczenia w łańcuchu pokarmowym, ponieważ orzęski te są doskonałym źródłem pokarmu dla przedstawicieli mesozooplanktonu (widłonogi, kryl), ryb, ptaków i morskich ssaków (RAKUSASUSZCZEWSKI i NEMOTO 1989, ALDER i BOLTOVSKOY 1991).

Kiedyś uważano, że łańcuch pokarmowy wód antarktycznych jest bardzo prosty i obejmuje glony, kryl i konsumentów kolejnych rzędów. Wynikało z tego, że kryl to konsument I rzędu, czyli fitofag — roślinożerca, i to stwierdzenie powtarzano jako pewnik od czasów BARKLEYA (1940). Dziś już wiemy, że nie jest to prawda, a dowodów na to dostarczyły analizy zawartości żołądków kryla (MACIEJEWSKA 1996, OPALIŃSKI i MACIEJEWSKA 1998), gdzie poza materiałem roślinnym znalazł się zwierzęcy, czasem wielokrotnie objętością przewyższając ten pierwszy. Kryl jest filtratorem i, jak twierdzili MEYER i EL-SAYED (1983), znacznie efektywniej pobiera cząstki powyżej 20 μm , niż mniejsze. Od tych wniosków już tylko krok do stwierdzenia, że w łańcuchu pokarmowym musi istnieć rzeczywisty konsument I rzędu, który na dodatek mógłby pobierać najdrobniejsze cząstki. Ogniem tym okazały się pierwotniaki, a wśród nich tintinnidy, odżywiające się głównie bakteriami i okrzemkami. Tintinnidy są o tyle dogodne w badaniach łańcucha pokarmowego, że ich loriki można odnaleźć w żołądkach konsumentów kolejnych rzędów, czyli widłonogów, wspomnianego kryla, ptaków itd (Ryc. 1).

Przyjrzyjmy się teraz innemu zagadnieniu. Nie daje się w nim pominąć roli lorik, tym bardziej, że przed laty odgrywały one decydującą rolę w ustalaniu pozycji systematycznej tin-

tinnidów. Wszelkie, nawet najdrobniejsze zmiany kształtu czy wielkości stanowiły wystarczający powód do opisanie nowego gatunku. Późniejsze badania dowiodły, iż osłonki charakteryzują się dużym polimorfizmem (zmiennością), a istniejące klasyfikacje są sztucznie rozdzielane (KOFOID i CAMPBELL 1929, MARSHALL 1969). Współcześni systematycy mają więc ogromne pole do popisu. Wiadomo już powszechnie, że podczas porządkowania systematyki i wyodrębniania form polimorficznych, konieczne jest nie tylko szczegółowe badanie lorik, ale przede wszystkim protoplastów. Dzięki zastosowaniu mikroskopii elektronowej skaninowej i transmisyjnej można obecnie uwzględnić obraz komórkowych struktur oralnych, ułożenie orzęsienia somatycznego oraz ultrastrukturę protoplastów i dopiero na tej podstawie porządkuje się dawne zapisy. Korekty dotyczące niektórych grup znalazły już odbicie w pracach takich znanych systematyków, jak SMALL i LYNN (1985) czy CORLISS (1994).

Loriki tintinnidów stały się także przed laty doskonałym materiałem do badań paleontologicznych. Już w 1885 r. RÜST zlokalizował je na terenie Europy w koprolitach, czyli skamieniałych ekskrementach zwierząt kopalnych okresu jurajskiego, a LAGERHEIM (1901) w depozytach plejstocenijskich. Znalaziono je następnie w materiale kopalnym z okresu górnej jury i kredy na obszarze obu Ameryk, a także w Australii i na Kubie (patrz TAPPAN i LOEBLICH 1968). Najstarsze jednak pokłady, w których stwierdzono skamieliny lorik zlokalizowano na terenie Afryki (Sahara). Pochodziły one z ordowiku (CHENNAUX 1968), co stanowi jednoznaczny dowód, że tintinnidy występowały na Ziemi około 500 mln lat temu. Oczywiście żyły wtedy również inne, nagie orzęski, ale po nich nie został tak ewidentny ślad.



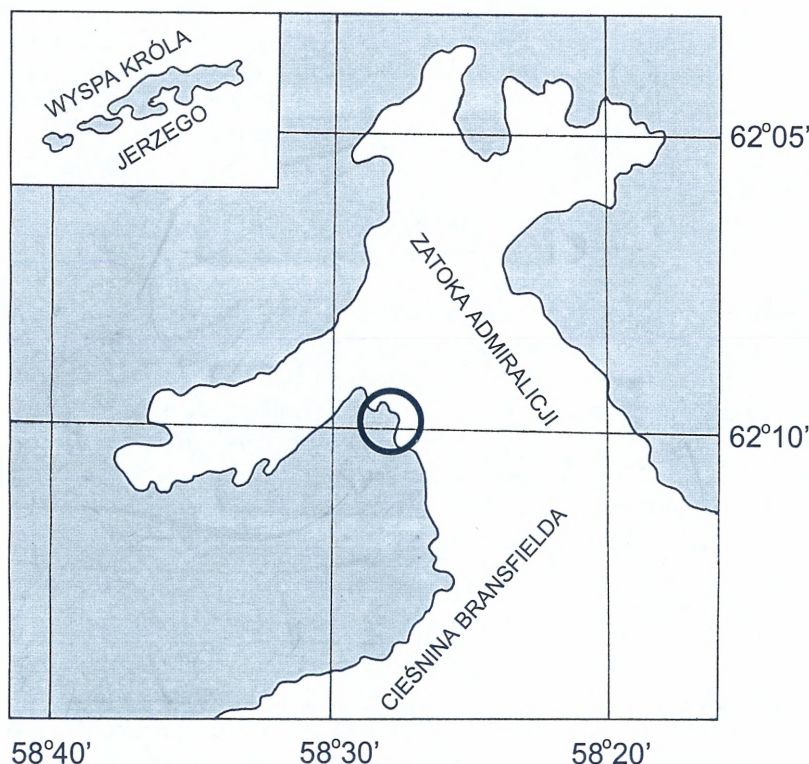
Ryc. 1. Miejsce tintinnidów w łańcuchu pokarmowym.

POLSKIE BADANIA TINTINNIDÓW

Polskie badania tintinnidów dotyczyły jedynie orzęsków pochodzących z wód Bałtyku i obejmowały przede wszystkim analizy ich składu gatunkowego oraz rozmieszczenia w strefie przybrzeżnej (KIRCHNER 1937; BIERNACKA 1948, 1952; WITEK 1993). Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN stał się miejscem, gdzie przeprowadzono pierwsze polskie wielokierunkowe badania tintinnidów zasiedlających wody Antarktyki. Było to możliwe dzięki ścisłej współpracy z Zakładem Biologii Antarktyki PAN. Dzięki jego kierownikowi, prof. dr hab. Stanisławowi Rakusa-Suszczewskiemu, wraz z dwiema koleżankami, Ewą Mikołajczyk i Krystyną Tabeńską, znalazłam się w składzie ekipy naukowej uczestniczącej w wyprawie antarktycznej na pokładzie statku badawczego „Profesor Siedlecki”, która odbyła się w latach 1988/1989. Mogłyśmy więc osobiście brać udział w pobieraniu materiału z różnych głębokości, przy pomocy sieci planktonowej wydoby-

Jak dotąd nikomu nie udało się uzyskać długotrwałej, laboratoryjnej hodowli tintinnidów, a tym bardziej tintinnidów antarktycznych; również i nasze próby utrzymania ich przy życiu nie powiodły się. Ograniczenia te spowodowały, iż unikalny materiał antarktyczny nie mógł służyć do badań fizjologicznych. Posłużył on natomiast do badań ekologicznych, dzięki którym ustalony został skład gatunkowy i zmienność sezonowa tintinnidów, do wyodrębnienia najliczniejszych gatunków, a także do analizy ultrastruktury i wzorca orzęsienia protoplastów dominantów oraz do poznania morfologii i mikroarchitektury lorik.

Materiał badawczy pochodził z wód wokół Szetlandów Południowych, a przede wszystkim z Zatoki Admiralicji (Ryc. 2). Zatoka ta jest największą spośród zatok Wyspy Króla Jerzego. Jej powierzchnia wynosi 122 km², a maksymalna głębokość dochodzi do 500 m. Stanowi ona interesujący rejon badawczy ze względu na swe



Ryc. 2. Rejon badawczy i lokalizacja Polskiej Stacji Antarktycznej (kółko)

wanej z wody przez specjalne wyciągarki, czy też z próbek lodu pobieranego przez nurków. W kolejnych latach, dzięki kolegom zimującym na polskiej stacji im. H. Arctowskiego na Wyspie Króla Jerzego, analizowane były także materiały pobierane z wód Zatoki Admiralicji w ciągu całego roku.

położenie geograficzne i warunki hydrologiczne, ponieważ teren ten podlega silnym oddziaływaniom sił fizycznych: wiatrów cyklonalnych przemieszczających masy powietrza i prądów przemieszczających masy wód. Zatoka jest szeroko otwarta w kierunku Cieśniny Bransfielda, z której napływają do niej wody pochodzące z

Morza Bellingshausena. Zasolenie warstwy powierzchniowej podlega sezonowym fluktuacjom w wyniku topnienia gór lodowych latem, a powstawania lodu morskiego zimą. Temperatura natomiast, wykazuje znaczną stabilność, a ro-

czny zakres jej wahań mieści się w przedziale od $-1,9^{\circ}\text{C}$ do $3,1^{\circ}\text{C}$. Średnie roczne temperatury mierzone w różnych punktach 400-metrowego słupa wody są identyczne i wynoszą $0,4^{\circ}\text{C}$ (RAKUSA-SUSZCZEWSKI 1993).

EKOLOGIA TINTINNIDÓW ANTARKTYCZNYCH

Wody otaczające Antarktydę są rejonem o ogromnej produkcji biologicznej. Znaczną część biomasy protozooplanktonu stanowią tam orzęski nagie (np. GARRISON i BUCK 1989), jednak udział tintinnidów jest w tej grupie znaczący (PIERCE i TURNER 1992). W Zatoce Admiralicji oraz w rejonie między Orkadami Południowymi a Wyspą Elephant, w próbach planktonowych, pochodzących z okresu antarktycznego lata 1988/89, zidentyfikowano 19 gatunków *Tintinnina*, wśród których dominantem tego okresu (liczebność, częstotliwość występowania) okazał się należący do endemicznego rodzaju *Cymatocylis*, gatunek *C. convallaria*. Często spotykane były dwa inne gatunki typowe dla tego rejonu *Laackmanniella naviculaefera* i *Codonellopsis gaussi*. Liczebność całkowita tintinnidów w Zatoce Admiralicji w grudniu 1988 r. dochodziła do 4000 komórek w m^3 . W innych punktach badawczych była znacznie niższa (WASIK i MIKOŁAJCZYK 1990).

Podstawowymi przyczynami obserwowanych różnic liczebności w różnych miejscach, zgodnie z sugestią TANIGUCHIEGO i KAWAKAMI (1985), są lokalne skupienia pokarmu, który „tintinnidy mogą gwałtownie konsumować, a w konsekwencji mnożyć się w maksymalnym dla siebie tempie”. Poza dostępnością pożywienia, czynnikiem wpływającym na wzrost ich liczebności jest temperatura. Pamiętajmy jednak, że w rejonie Antarktyki wykazuje ona stałą niską wartość, a mimo to orzęsków jest mniej lub więcej w zależności od pory roku (WASIK i MIKOŁAJCZYK 1994b). Jest to ściśle skorelowane z zakwitem fitoplanktonu, a tym samym z pojawieniem się dużych ilości podstawowego pokarmu, co z kolei regulowane jest intensywnością oświetlenia. Zrozumiały więc stał się fakt obecności tintinnidów prawie wyłącznie w powierzchniowych warstwach wód. To tam znajdują one najkorzystniejsze warunki do rozwoju, odpowiednią temperaturę, oświetlenie, a także niezbędną ilość pokarmu.

POLSKI WKŁAD W PORZĄDKOWANIE SYSTEMATYKI TINTINNIDÓW

Jak już wspomniałam przyczyną stale nieuporządkowanej systematyki tintinnidów jest różnorodność morfologiczna ich lorik. Na polimorfizm ten wpływają przede wszystkim zmienne warunki środowiska modyfikujące sposób powstawania nowej loriki (BAKKER i PHAFF 1976, LAVAL-PEUTO i BROWNEE 1986)

BOLTOVSKOY i współaut. (1990) sugerowali na podstawie badań morfometrycznych, że dwa endemity antarktyczne, *C. affinis* i *C. convallaria* (Ryc. 3), mogą być formami polimorficznymi tego samego gatunku i zaproponowali stosowanie dla nich nazwy — *C. affinis/convallaria*. Analiza materiału pobranego z wód Zatoki Admiralicji w cyklu rocznym 1990/1991 (WASIK i MIKOŁAJCZYK 1994b) umożliwiła przedstawienie szeregu dowodów potwierdzających tę sugestię. Okazało się mianowicie, iż forma *convallaria* o skróconej dolnej części loriki (Ryc. 3b) dominuje latem, natomiast forma *affinis* o wydłużonej lorice (Ryc. 3a) — zimą. Jesień i wiosna, to okres występowania form przejściowych, u których w zależności od pory roku obserwowane jest skracanie lub wydłużanie dolnego fragmentu loriki.

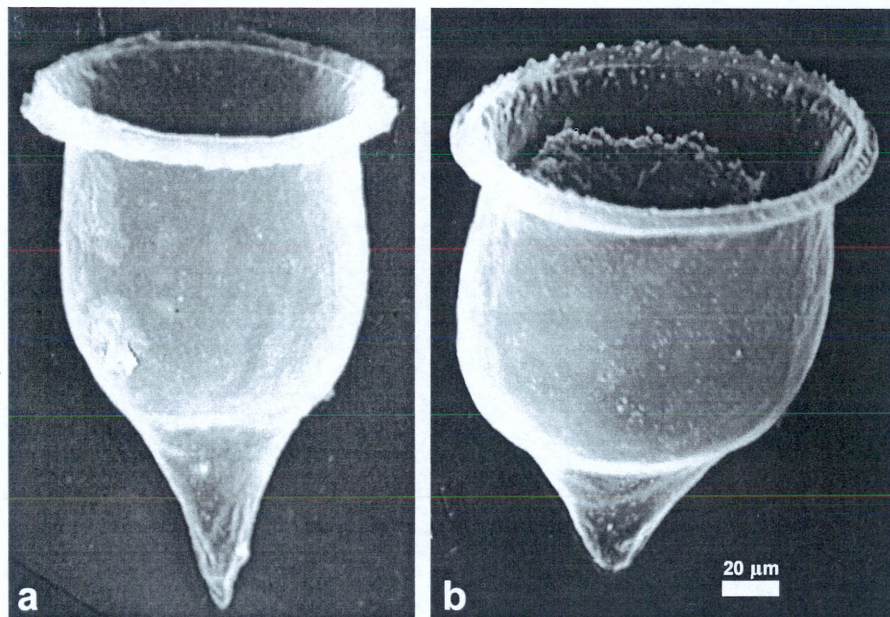
Obecność stadiów przejściowych pozwalała wnioskować, iż *C. affinis* i *C. convallaria* są rzeczywiście formami polimorficznymi tego samego gatunku, jednak ostateczny dowód uzyskano dopiero po zbadaniu ultrastruktury protoplastów oraz po przeprowadzeniu analizy porównawczej orzęsienia somatycznego i oralnego obu form.

ANALIZA PORÓWNAWCZA PROTOPLASTÓW CYMATOCYLIS AFFINIS I C. CONVALLARIA

Do czasu rozpoczęcia tych badań, nie było nawet wstępnych danych dotyczących morfologii i ultrastruktury protoplastów tintinnidowych endemitów antarktycznych. Dość dokładnie, natomiast, przebadane były pod względem ultrastruktury, jak i obrazu wzorca orzęsienia somatycznego i oralnego, wybrane gatunki tintinnidów zasiedlających inne rejony (LAVAL 1971, 1972; LAVAL-PEUTO i współaut. 1979; HEDIN 1975, 1976a, b; FOISSNER i WILBERT 1979; SNIĘŻEK i współaut. 1991; CHOI i współaut. 1992).

Analiza porównawcza morfologii i ultrastruktury protoplastów *C. affinis* i *C. convallaria* wykazała ich identyczność. Okryte są dwiema błonami, wewnętrzną plazmalemą i zewnętrzną perylemmą. Typowa dla wszystkich tintinnidów (Choreotrichida) perylemma, jest także obserwowana u pewnych przedstawicieli Oligotrichida i Stichotrichida, aczkolwiek jedynie u tintinnidów pokrywa nie tylko komórkę, ale

osmofilne granule przybierają różne formy. U *Favella ehrenbergii*, *Parafavella gigantea* (HEDIN 1975) i *Tintinnopsis parva* (LAVAL-PEUTO i współaut. 1979) występują jako rozsiane „ciałka lori-kotwórcze”, zaś u *Petalotricha ampula* i *Cyttarocylis brandti* — jako obłonione twory zwane morulami (LAVAL 1971, 1972). U badanych dotąd tintinnidów morule były zbudowane z elementów luźno lub ściśle upakowanych, nato-

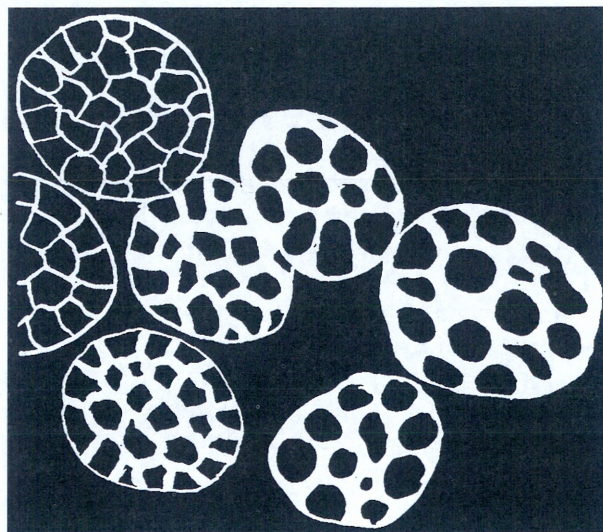


Ryc. 3. *Cymatocylis affinis/convallaria* — zdjęcie z mikroskopu skaningowego. a. forma *affinis*, b. forma *convallaria*.

także rzęski oralne i somatyczne. Poza lorikę „wystaje” wieniec 19 membranelli adoralnych (gębowych), a tworzące go rzęski są na szczytach lub bezpośrednio pod nimi wyraźnie rozdęte (WASIK i MIKOŁAJCZYK 1991). Dla tak zmienionych struktur przyjęto terminy „discocilia” lub „paddle cilia” (TAMARIN i współaut. 1974). Wykryto je dotychczas jedynie u nielicznych morskich bezkręgowców, między innymi gąbek (BERGQUIST i współaut. 1977) i mięczaków (VERNI 1985) oraz jedynego orzęska *Euplotes* sp. (VERNI 1985). Na membranellach adoralnych zlokalizowane są typowe dla wielu (choć nie dla wszystkich) tintinnidów zgrubienia tworzące prążki. Ich ilość jest różna w zależności od gatunku. Zaledwie dwa znaleziono u *Tintinnopsis parva* (LAVAL-PEUTO i współaut. 1979), trzy u *C. affinis/convallaria* (WASIK i MIKOŁAJCZYK 1992), natomiast ponad 10 u rodzajów *Petalotricha* i *Cyttarocylis* (LAVAL 1971, 1972).

Szczególnie interesującymi strukturami wewnątrzkomórkowymi występującymi jedynie u tintinnidów są granule zawierające materiał, którego sekrecja pozwala na formowanie nowej loriki. Zjawisko sekrecji i rolę białek regulujących ten proces omówione zostały w jednym z poprzednich numerów KOSMOSU (WASIK 1999). W zależności od gatunku elektronowo gęste,

miast w cytoplazmie *C. affinis/convallaria* po raz pierwszy stwierdzono współwystępowanie obu form (Ryc. 4) (WASIK i MIKOŁAJCZYK 1992). W interfazie były one zlokalizowane w dolnej części komórki, natomiast w czasie podziału przemieszczały się pod wieniec membranelli oralnych.



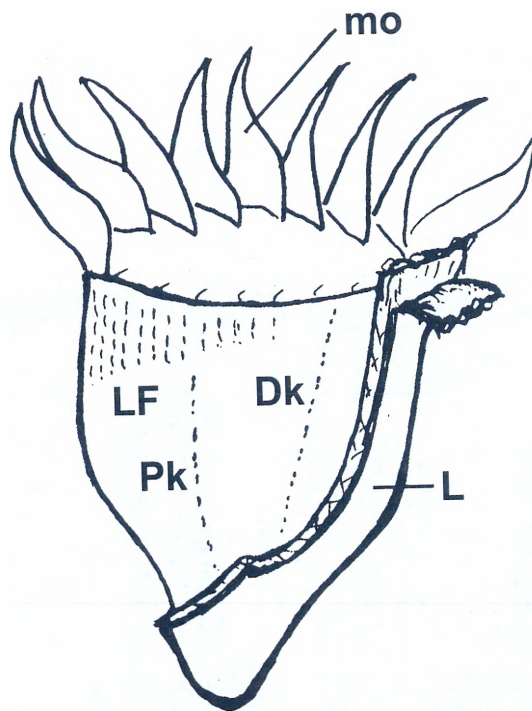
Ryc. 4. Schemat morul o różnym stopniu upakowania na podstawie zdjęcia z mikroskopu transmisyjnego.

Ta zamiana lokalizacji struktur lorikotwórczych w zależności od fazy cyklu życiowego potwierdza schemat tworzenia nowej loriki proponowany przez BIERNACKĄ (1952), który szczegółowo przedstawiłam omawiając przebieg procesu sekrecji (WASIK 1999); tutaj przypominam tylko, że zgromadzony pod koniec podziału pod membranellami oralnymi protera materiał lorikotwórczy, po całkowitym rozdzieleniu komórek potomnych, spływa w dół rotującego protoplastu i formuje nową lorikę.

Wśród struktur wewnątrzkomórkowych na szczególną uwagę zasługują ponadto, charakterystyczne jedynie dla tintinnidów, elektronowo gęste kapsuły. Jakkolwiek ich rola nie jest jednoznacznie wyjaśniona, to sugeruje się, że mogą to być mikrotoksocysty lub statocysty, pozwalające na utrzymanie równowagi podczas szybkiego pływania (LAVAL 1971).

ANALIZA PORÓWNAWCZA WZORCA ORZĘSIENIA SOMATYCZNEGO I ORALNEGO

Opis ultrastruktury protoplastów nie wystarczy jednak aby ocenić czy mamy do czynienia z formami polimorficznymi. Zgodnie z sugestią LAVAL-PEUTO i BROWNLEE (1986), dopiero zbadanie wzorca orzęsienia somatycznego i oralnego może dać jednoznaczną odpowiedź. Badania wykazały identyczność orzęsienia *C. affinis* i *C. convallaria* (WASIK i MIKOŁAJCZYK 1994a). Orzęsienie somatyczne tworzy 1 kineta wentralna (Vk), 10 kinet pola prawego (RF), 1 kineta dorsalna (Dk), 28 kinet pola lewego (LF) oraz 1 kineta posterioralna (Pk), a orzęsienie oralne 19 membranelli gębowych (mo), o których już wspomniałam (Ryc. 5).



Ryc. 5. Diagram ułożenia orzęsienia somatycznego *C. affinis/convallaria* — strona grzbietowa (L — lorika)

Tak więc wielokierunkowe, porównawcze badania protoplastów *C. affinis* i *C. convallaria* (WASIK i MIKOŁAJCZYK 1992, 1994a, b) pozwoliły na znalezienie jednoznacznych dowodów wskazujących, że mamy tu do czynienia z formami polimorficznymi jednego gatunku. Wyniki te zostały wykorzystane w wykazie pierwotniaków Antarktyki opracowanym przez PETZA i współaut. (1995).

PRZYJRZYJMY SIĘ DOKŁADNIEJ LORICE

Lorika pojawia się w tym artykule na tyle często, że przyjrzymy się jej dokładnie. Jej morfologia jest wyraźnie odmienna w zależności od rodzaju i gatunku tintinnidów. Loriki mogą więc być hialinowe, czyli gładkie — nie posiadające na swej powierzchni cząstek lub aglutynowane, a więc oblepione cząstkami mineralnymi lub/i organicznymi. Oblepiona może być cała lorika lub tylko jej dolna część zwana kielichem. W tym ostatnim przypadku, górna część — szyjka, pozostaje zawsze hialinowa (patrz WASIK 1999; Ryc. 1, str. 19).

Na temat powstawania lorik istnieje wiele, często przeciwstawnych teorii, najdokładniej jednak, jak już wspomniałam, proces ten opisała BIERNACKA (1952). Do dziś, mimo rozwoju techniki, nie został on jednak szczegółowo prze-

śledzony. Tym samym na wiele pytań dotyczących powstawania loriki, jej mikroarchitektury, a także możliwości i sposobów selekcjonowania cząstek oraz ich przyklejania nie ma satysfakcjonujących odpowiedzi. Tym bardziej interesująca wydawała się więc próba wyjaśnienia przynajmniej niektórych kwestii.

Można było przypuszczać, że proponowane przez różnych autorów (BIERNACKA 1952; TAPPAN i LOEBLICH 1968, GOLD i MORALES 1976) rozmaite sposoby tworzenia lorik, ogromna różnorodność ich kształtów, a także odmienna „lepkość” kielichów i szyjek (do jednej części loriki cząstki przyklejają się, a do drugiej nie), powinny znaleźć odbicie w różnej morfologii ich powierzchni oraz mikroarchitekturze. Aby dodatkowo sprawdzić ewentualny wpływ warunków środo-

wiska na powstawanie lorik, do badań wykorzystane były także gatunki dominujące w Bałtyku (*Helicostomella subulata* i *Tintinnopsis lobiancoi*) oraz w Morzu Białym (*Parafavella denticulata*).

Morfologia zewnętrznych powierzchni lorik rzeczywiście okazała się nadspodziewanie rozmaita. Badania rozpoczęto od dokładnego (duże powiększenia mikroskopu scanningowego) przyjrzenia się hialinowym powierzchniom lorik różnych gatunków (WASIK i współaut. 1997a). I okazało się, że to co w małych powiększeniach mikroskopu świetlnego wydawało się gładkie nie zawsze jest takie naprawdę. Rzeczywiście gładkie były loriki *C. affinis/convallaria*. Powierzchnia innych lorik hialinowych (np. *Helicostomella subulata*, *Cymatocylis vanhoffeni*) oraz hialinowa szyjka *L. naviculaefera*, pokryte są drobnymi granulkami, a lorika *P. denticulata* — granulami i wypustkami. Z kolei, na powierzchni szyjki *C. gaussi* widoczne są jedynie wypustki, o długości różnej w zależności od ich lokalizacji. Interesujące było także zbadanie powierzchni lorik gatunków częściowo lub całkowicie aglutynowanych, w rejonie oblepienia, ale w miejscach pozbawionych cząstek. Była ona całkowicie gładka, tak samo zresztą, jak i wewnętrzna powierzchnia wszystkich badanych lorik, kontaktująca się bezpośrednio z protoplastem.

Budowa wewnętrzna, czyli mikroarchitektura ścian lorik nie była dotąd zbyt dobrze poznana. KOFOID i CAMPBELL (1929), a potem LAVAL-PEUTO i BROWNEE (1986) wskazywali, iż struktura ich, w zależności od gatunku, może być różnorodna, od wakuolarnej, poprzez tubularną, aż do jednolicie zwartej. Aby zajrzeć do wnętrza lorik zastosowaliśmy metodę ich kontrolowanego niszczenia i wielokrotnego napylania złotem. Wynik był zaskakujący! Przy tak różnej zewnętrznej morfologii powierzchni, ich mikroarchitektura była bardzo podobna (WASIK i współaut. 1997a). U wszystkich badanych tintinnidów ściany były trójwarstwowe, w budowie swej przypominające plaster miodu (Ryc. 6). Ewentualne różnice dotyczyły jedynie wielkości lub zwielokrotnienia poszczególnych elementów.

Precyzyjne w swej mikroarchitekturze skorupki zbudowane są z substancji organicznych. KOFOID i CAMPBELL (1929) uważali, że może to być głównie chityna, a DOGIEL i współaut. (1962) twierdzili, że jest to kompleks białkowo-węglowodanowy, który nazwali tektyną. Rentgenowska analiza składu pierwiastkowego potwierdziła organiczny charakter materiału budulcowego (GOLD i MORALES 1975, WASIK i współaut. 1997b), co zresztą nie powinno być zaskoczeniem, skoro loriki powstają w wyniku procesu sekrecji (WASIK 1999).

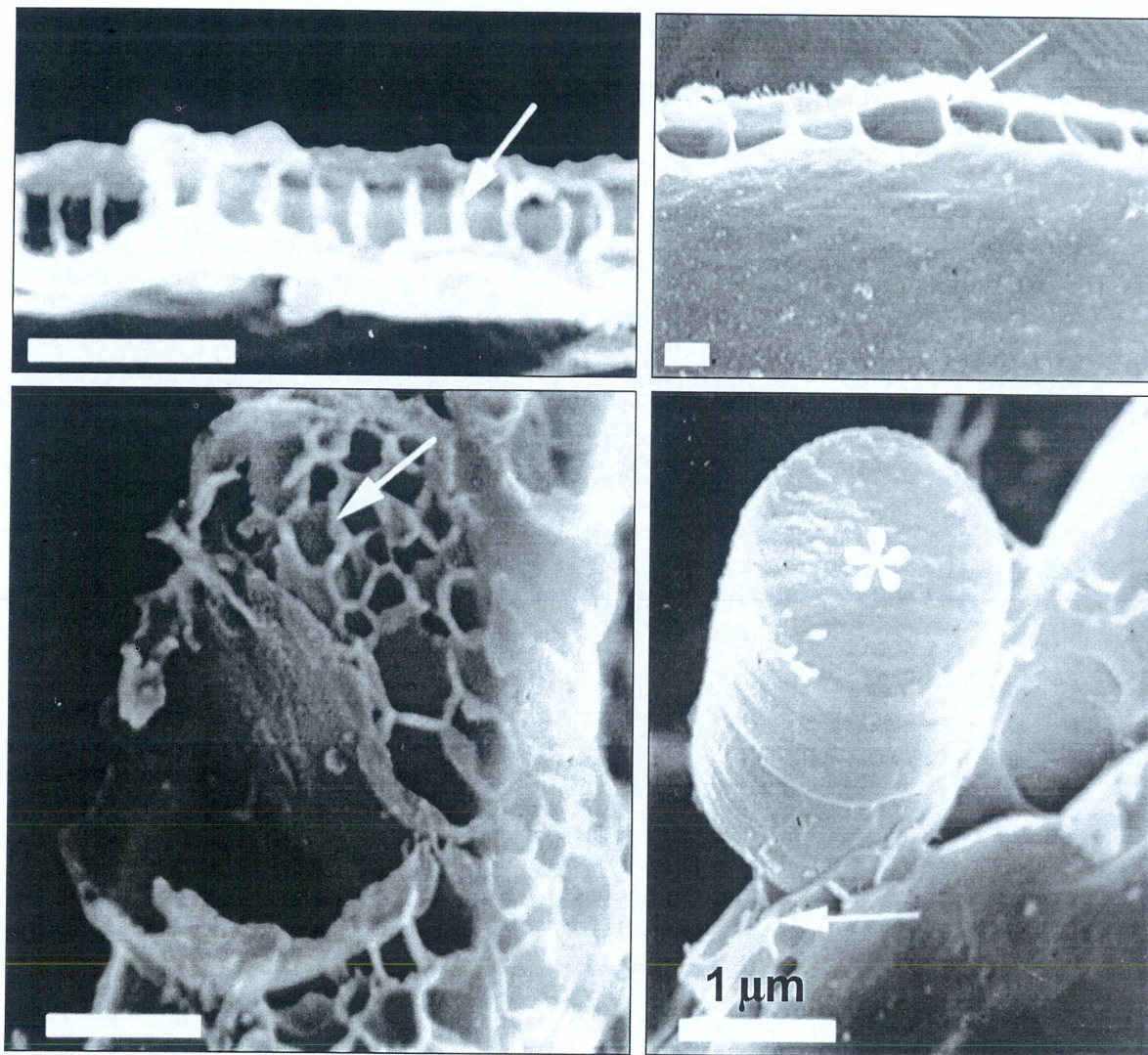
CO I JAK PRZYKLEJA SIĘ DO LORIK ?

Aktywna rola tintinnidów w „wyłapywaniu” ze środowiska cząstek, które będą osadzone na lorikach nie jest kwestionowana, jednak stale trwa dyskusja czy i w jaki sposób orzeski te są zdolne selekcjonować przyklejany materiał. O takiej możliwości świadczy fakt tworzenia przez tintinnidy skorupki oklejonych wyłącznie cząstkami mineralnymi, mimo że w środowisku są obecne także cząstki organiczne (GOLD i MORALES 1976). W przypadku lorik aglutynowanych, bez względu na to czy oblepiona jest cała lorika, czy tylko jej część, proporcje między ilością aglutynowanego materiału biologicznego i mineralnego są odmienne u różnych gatunków. Loriki oklejone wyłącznie materiałem mineralnym określone są jako „opiaszczone” (ang. arenaceous), podczas gdy te, na powierzchni których, znajdują się cząstki zarówno mineralne, jak i organiczne (głównie okrzemki) — jako „zlepkowe” (ang. agglomerated). W przypadku tintinnidów antarktycznych zostało stwierdzone ponad wszelką wątpliwość, że materiałem biologicznym przyklejonym do powierzchni lo-

rik są przede wszystkim puste domki okrzemkowe (WASIK i współaut. 1996).

Mechanizm selekcji i przyklejania się cząstek do nowej loriki pozostaje nadal nieznany. Sugestia GOLDA i MORALES (1976), że „opiaszczone” loriki powstają w osadach przydennych, a „zlepkowe” — w toni wodnej wydaje się mało prawdopodobna. GOWING i GARRISON (1992) uznali za nierealne, aby podział komórek, kiedy to tworzone są nowe loriki, odbywał się w osadach dennych, czasem na znacznych głębokościach, a stadium interfazy przy powierzchni. Biorąc pod uwagę, iż tempo rozmnażania się tintinnidów wynosi do 3 podziałów w ciągu doby (VERTY 1986), rzeczywiście trudno wyobrazić sobie ich ciągle pionowe wędrówki w toni wodnej.

Zaproponowana przez GOLDA i MORALES (1976) klasyfikacja lorik w zależności od rodzaju przyklepanych cząstek okazała się zbyt ogólna. Szczególnie dotyczyło to lorik uznanych przez tych autorów za „opiaszczone”, gdyż jak wykazały badania, często są one aglutynowane także materiałem organicznym (WASIK i współ-



Ryc. 6. Mikroarchitektura ścian lorik w formie plastra miodu u wybranych gatunków tintinnidów (strzałka). Gwiazdka — okrzemka na powierzchni loriki.

aut. 1996). Na przykład na powierzchni skorupki uznawanego za gatunek „opiaszczony” *Tintinnopsis lobiancoi*, jednego z sezonowych dominantów Bałtyku, obok cząstek mineralnych znajdują się także okrzemki. Interesująca różnica była stwierdzona dla orzęsków antarktycznych. Na powierzchni *Codonellopsis gaussi* dominowały puste domki okrzemkowe, ale u innego gatunku tego samego rodzaju *Cd. balechi*, lorika była oblepiona wyłącznie cząstkami mineralnymi. *Laackmanniella naviculaefera*, z kolei, ma na powierzchni swych lorik prawie wyłącznie cząstki natury organicznej (WASIK i współaut. 1996), choć taka ewentualność w klasyfikacji GOLDA i MORALES (1976) w ogóle nie została wzięta pod uwagę.

Podczas badania rodzaju i ilości cząstek biologicznych na lorikach gatunków antarkty-

cznych, okazało się, iż w zależności od czasu i punktu poboru prób, zmianie ulega dominant okrzemkowy. Porównując uzyskane wyniki z jednocześnie prowadzonymi badaniami składu okrzemkowego w środowisku (LIGOWSKI i KOPCZYŃSKA 1991) okazało się, że okrzemki dominujące na lorikach, w środowisku nie osiągały znaczących liczebności. Stanowić to może kolejny dowód aktywności tintinnidów w selekcjonowaniu cząstek przyklejanych do powierzchni nowo tworzonych lorik. Nie należy zapominać jednak o prawdopodobnej różnej lepkości lorik, (a nawet ich rejonów) wykazującej tym samym rozmaite powinowactwo do znajdujących się w środowisku cząstek.

Wątpliwości i pytań pozostających bez odpowiedzi jest w badaniach tintinnidów jeszcze wiele. Najważniejsze dotyczą sposobu powsta-

wania w procesie popodziałowym lorik, ich składu chemicznego oraz jednoznacznych dowodów na aktywność selekcjonowania cząstek oblepiających osłonki. Ogromne pole do działania mają

także badacze interesujący się fizjologią tej grupy, pod warunkiem jednak przewyciężenia trudności z laboratoryjną hodowlą tych niesłychanie interesujących orzęsków.

BIOLOGY OF ANTARCTIC TINTINNIDS

Summary

Cosmopolitan free-swimming ciliates from the suborder Tintinnina have their protoplast protected by the lorica. They live in oceans and seas occupying a significant place in the food web, linking the producers and higher level consumers. These ciliates forming a systematically distinct group; they have, besides the attributes typical for all Ciliata, some features characteristic for them only. Still not well known Antarctic tintinnids are an interesting material for ecological research, as well as for precise analysis their

morphology and ultrastructure. Characterization of species composition and seasonal succession led to the statement that *Cymatocylis affinis*/*convallaria* is an austral dominant. Detailed examinations of protoplast and ciliature gave a proof that high polymorphism is typical for tintinnids. Comparative analysis of morphology and microarchitecture of different loricae indicated that despite the differences in their forms and place of living, their internal composition is identical, forming a honeycomb-like structure.

LITERATURA

- ALDER V. A., BOLTOVSKOY D., 1991. Microplanktonic distribution patterns west of the Antarctic Peninsula, with special emphasis on the tintinnids. *Polar Biol.* 11, 103–112.
- BAKKER C., PHAFF W. J., 1976. Tintinnida from coastal waters of the S. W. Netherlands. I. The genus *Tintinnopsis* Stein. *Hydrobiologia* 50, 101–111.
- BERGQUIST P. R., GREEN C. R., SINCLAIR M. E., ROBERTS H. S., 1977. The morphology of cilia in sponge larvae. *Tissue and Cell* 9, 179–184.
- BARKLEY E., 1940. Nahrung und Filterapparat des Walkreb-schens *Euphausia superba* Dana. *Z. Fisch.* 1, 65–156.
- BIERNACKA I., 1948. Tintinninea Zatoki Gdańskiej i wód przyległych. *Biul. Mor. Lab. Ryb. Gdynia* 4, 73–91.
- BIERNACKA I., 1952. Studies on the reproduction of some species of the genus *Tintinnopsis* Stain. *Ann. Univ. Mariae Curie-Skłodowska* 6, 211–247.
- BOLTOVSKOY D., DINOFRIO E. O., ALDER V., 1990. Interspecific variability in Antarctic tintinnids: the *Cymatocylis affinis*/*convallaria* species group. *J. Plankton Res.* 12, 403–413.
- BUCK K. R., GARRISON D. L., HOPKINS T. L., 1992. Abundance and distribution of tintinnid ciliates in an ice edge zone during the austral autumn. *Antarct. Sci.* 4, 3–8.
- CAPRIULO G. M., CARPENTER E. J., 1980. Grazing by 35 to 202 μ m microzooplankton in Long Island Sound. *Marine Biol.* 56, 319–326.
- CHENNAUX G., 1968. Présence de tintinnoidiens dans l'Ordovicien du Sahara. *Acad. Sci. Paris, Compt. Rend.* 266, 86–87.
- CHOI J. K., COATS D. W., BROWNLEE D. C., SMALL E. B. Morphology and infraciliature of three species of *Eutintinnus* (Ciliophora, Tintinnina) with guidelines for interpreting protargol-stained Tintinnine ciliates. *J. Protozool.* 39, 80–92.
- CORLISS J. O., 1979. *The Ciliated Protozoa*. Pergamon Press, Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt.
- CORLISS J. O., 1994. An interim utilitarian („user-friendly”) hierarchical classification and characterization of the Protists. *Acta Protozool.* 33, 1–51.
- DADAY E. VON., 1887. Monographie der Familie der Tintinnodeen. *Mitt. zool. Stn. Neapel* 7, 473–591.
- DOGIEL W. A., POLJAMSKY J. I., CHAISSIN E. M., 1962. *General Protozoology*. Russian Acad. Sci. Press, Moscow, Leningrad (po rosyjsku).
- ENTZ G., 1884. Über Infusorien des Golfes von Neapel. *Zool. Sta. Neapel, Mitt* 5, 289–444.
- FOISSNER W., WILBERT N., 1979. Morphologie, Infraciliature und Ökologie der limnischen Tintinnina: Tintinnidium fluviale Stein, Tintinnidium pusillum Entz, Tintinnopsis cylindrata und Codonella cratera Leidy (Ciliophora, Polyhymenophora). *J. Protozool.* 26, 90–103.
- GARRISON D. L., BUCK K. R., 1989. Protozooplankton in the Weddell Sea, Antarctica: abundance and distribution in the ice-edge zone. *Polar Biol.* 9, 341–351.
- GOLD K., MORALES E. A., 1975. Tintinnina of the New York Bight: lorica of *Parafavella gigantea*, *P. parumdentata* and *Ptychocylis obtusa*. *Trans. Amer. Micros. Soc.* 94, 142–145.
- GOLD K., MORALES E. A., 1976. Studies on the sizes, shapes, and the development of the lorica of agglutinated Tintinnida. *Biol. Bull.* 150, 377–392.
- GOWING M. M., GARRISON D. L., 1992. Abundance and feeding ecology of larger protozooplankton in the ice edge zone of the Weddell and Scotia Seas during the austral winter. *Deep-Sea Res.* 39, 893–919.
- HEDIN H., 1975. On the ultrastructure of *Favella ehrenbergii* (Claperade & Laackmann) and *Parafavella gigantea* (Brandt), Protozoa, Ciliata, Tintinnida. *Zoon* 3, 11–18.
- HEDIN H., 1976 a. Examination of the tintinnid ciliate *Parafavella denticulata* (Ehrenberg) by scanning microscopy and the Bodian protargol technique. *Acta Zool. (Stockholm)* 57, 113–118.
- HEDIN H., 1976 b. Microtubules and microfilaments in the tintinnid ciliate *Ptychocylis minor* Jorgensen. *Zoon* 4, 3–10.
- HEINBOKEL J. F., BEERS J. R., 1979. Studies on the functional role of tintinnids in the Southern California Bight. III. Grazing impact of natural assemblages. *Marine Biol.* 52, 23–32.
- KIRCHNER Z., 1937. Tymczasowy wykaz wymoczków polskiego Bałtyku. *Biul. St. Mor., Hel* 2, 28–31.
- KOFOID C. A., CAMPBELL A. S., 1929. A conspectus of the marine and fresh-water Ciliata belonging to the suborder Tintinninoidea, with descriptions of the new species principally from the Agassiz expedition to the Eastern Tropical Pacific 1904–1905. University of California Press, Berkeley, California.
- LAGERHEIM G., 1901. Om Lämningar af Rhizopoder, Heliozoer och Tintinnider i Sveriges och Finlands lakustrina kvar-tärfäglaringar. *Geol. Fören. Stockholm, Förh* 23, 469–520.
- LAVAL M., 1971. Mise en évidence par la microscopie électronique d'un organite d'un type nouveau chez Ciliés Tintinnides. *Protistologie, C.R. Acad. Sci., Paris* 273, 1383–1386.

- LAVAL M., 1972. Ultrastructure de *Petalotricha ampulla* (Fol) comparision avec d'autres tintinnides et avec les autres de Ciliés. *Protistologica* 11, 369–386.
- LAVAL-PEUTO M., BROWNLEE D. C., 1986. Identification and systematics of the Tintinnina (Ciliophora): evaluation and suggestions for improvement. *Ann. Inst. Oceanoogr.*, Paris 62, 69–84.
- LAVAL-PEUTO M., GOLD K., STORM E. R., 1979. The structure of *Tintinnopsis parva*. *Trans. Amer. Soc.* 98, 204–212.
- LIGOWSKI R., KOPCZYŃSKA E., 1991. Distribution of net phytoplankton in the sea ice zone between Elephant Island and the South Orkney Islands (December 1988-January 1989). *Pol. Polar Res.* 12, 529–546.
- MACIEJEWSKA K., 1996. *Odżywianie się kryla antarktycznego Euphausia superba Dana*. Oficyna Wydawnicza IE PAN, Dziekanów Leśny.
- MARSHALL S. M., 1969. *Protozoa*. [W:] J.H.FRASER, V.Kr.HANSEN (red.). *Conceil Permanent Int'l pour l'Exploration de la Mer*. Charlottenlund Slot, Denmark cz. 117–126.
- MEYER M. A., EL-SAYED S. Z., 1983. Observations on carnivorous feeding in Antarctic calanoid copepods. *Antarctic Rec.* 14, 72–79.
- MIDDLEBROOK K., EMERSON C. W., ROFF J. C., LYNN D. H., 1987. Distribution and abundance of tintinnids in the Quoddy Region of the Bay of Fundy. *Can. J. Zool.* 65, 594–601.
- OPALIŃSKI K. W., MACIEJEWSKA K., 1998. *Ocean Południowy — królestwo kryla*. Kosmos 47, 525–533.
- PETZ W., SONG W., WILBERT N., 1995. Taxonomy and ecology of the ciliate fauna (Protozoa, Ciliophora) in the endope-gial and pelagial of the Weddell Sea, Antarctica. *Staphia* 40, 1–223.
- PIERCE R. W., TURNER J. T., 1992. Ecology of planktonic ciliates in marine food webs. *Rev. aquat. Sci.* 6, 139–181.
- PIERCE R. W., TURNER J. T., 1993. Global biogeography of marine tintinnids. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 94, 11–26.
- RAKUSA-SUSZCZEWSKI S., 1993. *The Marine Antarctic Coastal Ecosystem of Admiralty Bay*. Zakład Biologii Antarktyki, Polska Akademia Nauk, Warszawa.
- RAKUSA-SUSZCZEWSKI S., NEMOTO T., 1989. Ciliates associations on the body of krill (*Euphausia superba* Dana). *Acta Protozool.* 28, 77–86.
- RÜST D., 1885. Beiträge zur Kenntniss der fossilen Radiolarien aus Gesteinen des Jura. *Phaleontographica New Ser.* 11, 273–321.
- SHERR E. B., SHERR B. F., PAFFENHOFER G. A., 1986. Phagotrophic Protozoa as food for metazoans: a „missing” trophic link in marine pelagic food webs? *Mar. Microb. Food Webs* 1, 61–80.
- SMALL E. B., LYNN D. H., 1985. *Phylum Ciliophora*. [W:] *An illustrated guide to the Protozoa*. LEE J. J., HUTNER S. H., HUTNER E. C. (red.) Society of Protozool., Lawrence, Kansas, str. 393–575.
- SNIEŻEK J. H., CAPRIULO G. M., SMALL E. B., RUSSO A., 1991. *Nolaculus hudsonicus* n.sp. (Nolaculusidae n.fam.) a bilaterally symmetrical tintinnine ciliate from the Lower Hudson River Estuary. *J. Protozool.* 38, 589–594.
- TAMARIN A., LEWIS P., ASKEY J., 1974. Specialized cilia of the byssus attachment plaque forming region in *Mytilus californianus*. *J. Morph.* 142, 321–328.
- TANIGUCHI A., KAWAKAMI R., 1985. Feeding activity of a tintinnid ciliate *Favella tarakaensis* and its variability observed in laboratory cultures. *Mar. Microb. Food Webs* 1, 17–34.
- TAPPAN H., LOEBLICH A. R., JR., 1968. Lorica composition of modern fossil Tintinnida (Ciliate Protozoa), systematics, geological distribution and some new tertiary taxa. *J. Paleontol.* 42, 1378–1394.
- VERTY P. G., 1985. Grazing, respiration, excretion and growth rates of tintinnids. *Limnol. Oceanogr.* 30, 1268–1282.
- VERTY P. G., 1986. Grazing of phototrophic nanoplankton by microzooplankton in Narragansett Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 29, 105–115.
- VERNI F., 1985. *Litonotus-Euplotes* (predator-prey) interaction: ciliary structure modifications of the prey caused by toxicysts of the predator (Protozoa, Ciliata). *Zoomorphology* 105, 333–335.
- WASIK A., 1999. *Proces sekrecji a tworzenie lorik u orzęsków z podrzędu Tintinnina*. Kosmos 48, 19–27.
- WASIK A., MIKOŁAJCZYK E., 1990. Tintinnids near pack-ice between South Shetland and the South Orkney Islands (26 Dec. 1988–18 Jan. 1989). *Acta Protozool.* 29, 229–244.
- WASIK A., MIKOŁAJCZYK E., 1991. Discocilia (paddle cilia) in the marine ciliate *Cymatocylis convallaria* (Tintinnina). *Cell Biol. Inter. Rep.* 15, 485–491.
- WASIK A., MIKOŁAJCZYK E., 1992. The morphology and ultra-structure of the Antarctic Ciliate, *Cymatocylis convallaria* (Tintinnina). *Acta Protozool.* 31, 233–239.
- WASIK A., MIKOŁAJCZYK E., 1994 a. Infraciliature of *Cymatocylis affinis/convallaria* (Tintinnina). *Acta Protozool.* 33, 79–85.
- WASIK A., MIKOŁAJCZYK E., 1994 b. Annual cycle of tintinnids in the Admiralty Bay with an emphasis on seasonal variability in *Cymatocylis affinis/convallaria* lorica morphology. *J. Plankt. Res.* 16, 1–8.
- WASIK A., MIKOŁAJCZYK E., LIGOWSKI R., 1996. Agglutinated loricae of some Baltic and Antarctic Tintinnina species (Ciliophora). *J. Plankt. Res.* 18, 1931–1940.
- WASIK A., MIKOŁAJCZYK E., GOŁĘBIEWSKA M., 1997 a. Morphology and microstructure of selected Tintinnina loricae. *Acta Protozool.* 36, 31–38.
- WASIK A., MIKOŁAJCZYK E., GOŁĘBIEWSKA M., SIKORA J., 1997 b. X-ray analysis and cytochemical staining of some tintinnid loricae. *Acta Protozool.* 36, 153–155.
- WITEK Z., 1993. Structure and function of the marine ecosystem in the Gdańsk Basin on the basis of studies performed in 1987. *Oceanol.* 63, 1–124.