

STANISŁAW L. KAZUBSKI

Muzeum i Instytut Zoologii PAN

Wilcza 64, 00-679 Warszawa

e-mail: stankaz@robal.miiz.waw.pl

## PIERWOTNIANKI PASOŻYTNICZE

Pasożytnictwo wśród zwierząt i roślin zostało zauważone już w XVII w., zaś liczące się definicje tego zjawiska zaczęły powstawać dopiero w XIX w. Pierwsza, przedstawiona przez Leuckarta w 1852 r., stwierdza, że pasożyt — organizm „słabszy”, nie mogąc zabić swej ofiary, żyje jej kosztem; natomiast definicja Küchenmeistera z 1855 r. określa jako pasożyty organizmy, które potrzebują innego, odmiennego organizmu, w którym znajdują stałe lub okresowe mieszkanie lub pobierają od niego pokarm, aby się rozwinąć i rozmnożyć. W latach następnych, wraz z postępem nauk biologicznych, powstawały nowe definicje pasożytnictwa, uwzględniające inne jego aspekty (ekologiczne, fizjologiczne, immunologiczne); ich przegląd przedstawia NIEWIADOMSKA i współaut. (1986). Jedną z ostatnich, zaproponowaną przez COMBESA w 1999 r., bardzo rozbudowaną, uwzględnia także zjawiska genetyczne. Zgodnie z tą definicją „pasożyt” czerpie od swego „żywiciela” energię w postaci: substancji (np. tkanki), procesów (reakcji chemicznych, enzymów i tp), pracy (np. przemieszczanie się) lub owoców pracy (gniazda, domy itp), a oba organizmy pozostają w długotrwałym związku, w którym na siebie wzajemnie oddziałują. Tak rozumiane „pasożytnictwo” obejmuje między innymi: mutualizm (symbiozę), polegający na wymianie wzajemnych świadczeń; inkwilinizm — zamieszkanie bez pobierania pokarmu; forezę — transport w określonym czasie i warunkach itd. Zjawisko pasożytnictwa jest niezwykle różnorodne, gdyż bardzo zróżnicowane są elementy tego związku, który często nazywamy „układem pasożyt-żywiciel”, a możliwość ich kombinacji jest niepoliczalna; zróżnicowane są też wzajemne wymagania obu partnerów układu. Szczegółowe omówienie wszystkich tych spraw zostanie przedstawione w jednym z kolejnych numerów KOSMOSU.

Pasożytnictwo wśród pierwotniaków jest reprezentowane niezwykle szeroko. Liczne, duże grupy systematyczne składają się wyłącznie z pasożytów, a w pozostałych również, niekiedy licznie, występują gatunki pasożytnicze. Nim jednak przystąpię do przeglądu pasożytniczych pierwotniaków pragnę uczynić jedną uwagę. Systematyka pierwotniaków na skutek ogromnego wzrostu informacji o tej grupie organizmów przechodzi okres burzliwych przemian (patrz art. KUŹNICKIEGO w tym numerze KOSMOSU). Odkrywane wciąż nowe, często bardzo głębokie różnice między poszczególnymi grupami pierwotniaków, prowadzą do tworzenia nowych taksonów wysokiego szczebla. W tej sytuacji wymienione tu grupy mogą mieć w różnych systematykach różną rangę lub zajmować inne miejsce w systemie pierwotniaków. W obecnym opracowaniu uwzględniono zasadniczo system pierwotniaków przyjęty przez HAUSMANNA i HULSMANNA (1996), wprowadzono do niego jednak liczne zmiany.

**Typ: MICROSPORA lub MICROSPORIDIA** (mikrosporidie)

Najbardziej prymitywne Eukaryota; nie mają wici i mitochondriów; wykazują związki z Prokaryota (obecność podjednostek 16S rybosomalnej RNA). Są pasożytami wewnątrzkomórkowymi, a w ich złożonym cyklu rozwojowym uczestniczy tylko jeden żywiciel. Szczególną właściwością pasożytnictwa mikrosporidii jest to, że zarażona komórka żywiciela często przestaje swoje procesy metaboliczne tak, aby zaspokoić potrzeby komórki pasożyta. W wielu przypadkach pasożyt odżywia się także kosztem sąsiednich, niezarażonych komórek, wywołując naciek o znacznych wymiarach.

Najbardziej charakterystycznym stadium mikrosporidii są spory (Ryc. 1A), które mierzą od 1 do kilku, najwyżej do 20  $\mu\text{m}$ ; zawierają zwiniętą, drobną nić biegunową oraz jedno- lub

dwujądrowy zarodek, zwany amebulą lub sporoplazmą. Zarażenie odbywa się drogą pokarmową. Zarażenie odbywa się drogą pokarmową. W organizmie żywiciela spora wystrzeliwuje nić biegunową (Ryc. 1B), którą zakotwicza się w nabłonku przewodu pokarmowego. Sporoplazma przeciska się przez nić i lokuje w cytoplazmie komórki żywiciela, a następnie

występują u wielu grup bezkręgowców i kręgowców, włączając człowieka. Wśród mikrosporidii wyróżniamy dwie gromady.

**Gromada Metchnikovellidea** obejmuje kilka rodzajów z prymitywnymi, kulistymi lub soczewkowatymi sporami, w których występuje zaczątkowa torebka i stosunkowo krótka nić



Ryc. 1. Microspora.

A — spora mikrosporidii (schemat), a — nić biegunowa, b — amebula (sporoplazma), c — ciało biegunowe (wg Grella); B — kolejne stadia wystrzeliwania nici biegunowej i przeciskania się przez nią amebuli (sporoplazmy) (wg Weisera); C — trzy stadia rozwoju sporonta *Pleistophora* (wg Weisera).

przemieszcza się do właściwego miejsca pasożytowania. Tam przekształca się w mało zróżnicowanego meronta, który rozmnaża się drogą kolejnych podziałów. Meronty przekształcają się w sporonty (Ryc. 1C), w których powstają sporoblasty, z których tworzą się spory. Spora mikrosporidii jest wytworem jednej tylko komórki pasożyta, a w wytwarzaniu poszczególnych jej elementów: otoczki, torebki i nici biegunowej, uczestniczą bardzo rozwinięte struktury błoniaste. Uformowana spora oczekuje na zjedzenie przez następnego żywiciela, co może nastąpić dopiero po śmierci i rozpadzie żywiciela poprzedniego. Być może jest to przyczyna ostrego przebiegu zarażenia mikrosporidiami, często prowadzącego do śmierci żywiciela. Budowa spory oraz szczegółowy przebieg cyklu rozwojowego są ważnymi cechami dla identyfikacji gatunków.

Niektóre gatunki mikrosporidii są hiperpasożytami, gdyż pasożytują u pasożytniczych pierwotniaków lub robaków. Próbowano je wykorzystywać do walki biologicznej z pasożytami i niektórymi szkodnikami roślin, ale nie odnotowano istotnych sukcesów. Ogólnie, ze względu na swoje wymiary, mikrosporidie były słabo poznane, dopiero zastosowanie mikroskopu elektronowego pozwala lepiej poznać ich budowę i biologię.

Mikrosporidie pasożytują u wszystkich grup organizmów, poczynając od pierwotniaków (głównie Apicomplexa, Ciliophora i Myxozoa),

biegunowa. Liczne gatunki Metchnikovella są hiperpasożytami, występują u gregaryn, pasożytujących u pierścienic, zaś mikrosporidie z rodzaju *Chytridiopsis* pasożytują w ściankach jelita chrząszczy, pareczników i ślimaków.

**Gromada Microsporea** obejmuje gatunki z wydłużonymi owalnymi lub rurkowatymi sporami, dobrze rozwiniętymi torebkami i długimi nićmi biegunowymi. Należy tu większość (ponad 1000) gatunków mikrosporidii, spośród których warto wymienić:

*Nosema bombycis*. Spory o wymiarach  $3\text{--}4 \times 2\text{--}2.5 \mu\text{m}$ . Głównym żywicielem jest jedwabnik morwowy (*Bombyx mori*), u którego pasożyt wywołuje chorobę zwaną pebryną. Pasożyt zaraża wszystkie tkanki żywiciela, w tym rozrodcze, z tworzącymi się jajami. Prowadzi to do tzw. zarażenia transowaryjnego, gdy pasożyty przekazywane są następnemu pokoleniu żywicieli przez jaja. Pebryna powoduje wysoką śmiertelność jedwabników i może stanowić poważne zagrożenie dla ich hodowli.

*Glugea anomala*. Spory o wymiarach  $3.5\text{--}4.5 \times 2.5\text{--}3 \mu\text{m}$ . Pasożytuje u ciernika (*Gasterosteus aculeatus*) w komórkach tkanki podskórnej, tkanki łącznej jamy ciała i gonad, w komórkach ściany jelita, pęcherza pławnego i innych narządów, produkując ogromne ilości spor. Skupiska pasożyta zostają otoczone tkanką łączną i tworzą duże, mleczne cysty, widoczne gołym okiem. Przy masowym zarażeniu powoduje śmierć żywiciela.



*Pleistophora hyphessobryconis*. Spory o wymiarach  $4-6 \times 2-2.5 \mu\text{m}$ . Pasożyt neona (*Hyphessobrycon innesi*) i innych ryb akwariowych, występuje w komórkach mięśniowych. Chorobie towarzyszy zmiana zachowania ryb i wysoka śmiertelność.

*Encephalitozoon cuniculi*. Spory elipsoidalne o wymiarach  $2.5 \times 1.5 \mu\text{m}$ . Pasożyt rozsiany w wielu narządach. Po raz pierwszy opisany u królika, występuje także u wielu innych ssaków, notowany u człowieka.

U ludzi mogą także występować inne gatunki mikrosporidii, między innymi *Enterocytozoon bieneusi* i *Septata intestinalis* — stwierdzone w jelicie oraz *Pleistophora* sp. w mięśniach u chorych na AIDS. U ludzi nie odnotowano żadnego specyficznego gatunku mikrosporidii, ale możliwe jest występowanie wielu gatunków, powodujących różne objawy kliniczne, niekiedy prowadzące do śmierci, zwłaszcza u osób z upośledzonym układem odporności.

#### **Typ: RETORTAMONADA** (retortamonady)

Niewątpliwie bardzo dawne wiciowce<sup>1</sup>, bez mitochondriów i aparatu Golgiego. Małe i średnie pierwotniaki, z jednym lub dwoma jądrami komórkowymi, położonymi w przedniej części komórki, i najczęściej 4 wiciami, z których trzy są skierowane do przodu, a jedna do tyłu<sup>2</sup>. Wić ta biegnie zazwyczaj w zagłębieniu tworzącym bruzdę peristomalną, gdzie odbywa się wchłanianie pokarmu. Liczba wici i kształt bruzdy u różnych rodzajów może ulegać zmianom. Pasożyty lub organizmy wolnożyjące, związane ze środowiskiem beztlenowym; tworzą cysty.

Do retortomonad zalicza się dwie gromady.

**Gromada Retortamonadea** — małe (5–20  $\mu\text{m}$ ) pierwotniaki, mające dwie pary kinetosomów, z dwoma (*Retortamonas*) lub czterema (*Chilomastix*) wiciami. Wici skierowane do przodu mają charakter motoryczny. Wić skierowana do tyłu biegnie w głębokiej bruzdzie peristomalnej, otoczonej wydatnymi bocznymi krawędziami. Pasożyty; tworzą cysty przetrwalnikowe, którymi zarażają się nowi żywiele. Występują w jelicie bezkręgowców i kręgowców, gdzie odżywiają się bakteriami; niekiedy są czynnikiem patogennym, powodując biegunki. Najbardziej znane gatunki to *Chilomastix mesnili*, występujący u ludzi i *Ch. gallinarum*, pasożyt drobiu.

**Gromada Diplomonadea** — małe i średnie wiciowce z rozszerzonym przednim i zaostrozonym tylnym końcem. W większości pasożyty; tylko nieliczne gatunki są wolnożyjące. Zalicza się tu rzędy: Enteromonadida i Diplomonadida.

Rząd **Enteromonadida** — mają pojedynczy kariomastigont, składający się z jądra i czterech wici. Wić skierowana do tyłu biegnie w głębokiej bruzdzie. Kilkanaście gatunków, w tym *Enteromonas hominis* — wiciowiec o długości 4–10  $\mu\text{m}$ , który pasożytuje w jelicie człowieka i może powodować biegunki; jest jednak mało patogeniczny.

Rząd **Diplomonadida** — w przedniej części komórki mają dwa kariomastigonty. Wici skierowane do tyłu biegną w głębokich bruzdach na powierzchni komórki lub w cylindrycznych kanałach, przechodzących przez komórkę. Kariomastigonty Diplomonadida są rozmieszczone zgodnie z symetrią osiową, uzyskaną przez obrót o  $180^\circ$ , wzdłuż podłużnej osi komórki. Do Diplomonadida należy około 100 gatunków; liczne z nich są pasożytami i występują najczęściej w jelicie kręgowców; niewielka liczba to gatunki wolnożyjące, występujące w wodach bogatych w substancje organiczne. Tworzą cysty, w których dzielą się na dwa osobniki potomne. Niektóre pasożytnicze gatunki mogą być patogennicne.

W rodzaju *Trepomonas* (Ryc. 2A) wici, skierowane do tyłu, biegną w szerokiej bruzdzie, której dno stanowi pole peristomalne; należą tu zarówno gatunki wolnożyjące, jak i pasożytujące w jelicie traszek i ryb.

*Spironucleus elegans* (Ryc. 2B) jest niewielkim wiciowcem o długości ok. 10  $\mu\text{m}$ ; jego wydłużone jądra znajdują się w przedniej części komórki; po trzy wici z każdego kariomastigontu są skierowane do przodu, a jedna, w cylindrycznym kanale, do tyłu. Pasożytuje u różnych gatunków ryb, także akwariowych; może być patogenniczny.

*Giardia intestinalis* (syn.: *G. lamblia* i *Lambliia intestinalis*) (Ryc. 2C), wiciowiec silnie spłaszczony, o wymiarach do 20  $\mu\text{m}$ , z dwoma jądrami; jego pierwotna symetria została zakłócona przez wytworzenie mocnej przyssawki w przedniej części komórki. Występuje u człowieka w jelicie cienkim, niekiedy w drogach żółcio-

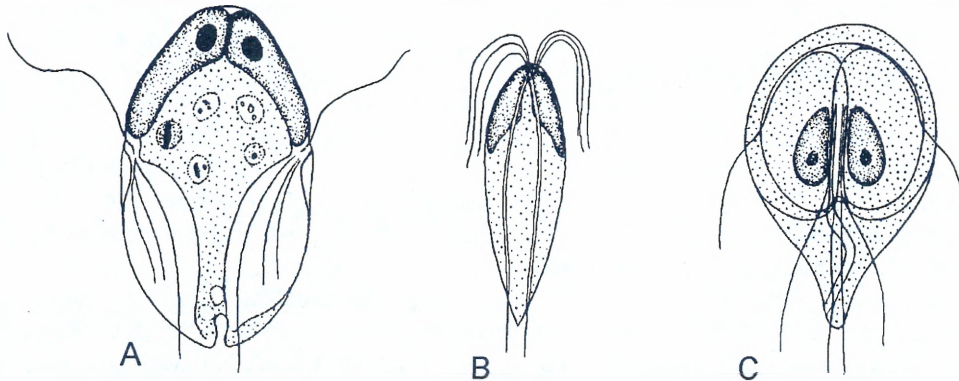
<sup>1</sup>Wiciowce — pierwotniaki charakteryzujące się obecnością jednej lub wielu wici, będącej głównie narządem lokomocji; są postacią występującą u wielu grup systematycznych, albo wyłącznie, albo jako jedno ze stadiów cyklu rozwojowego. W starych systematykach wiciowce (Flagellata lub Mastigophora) były jednostką systematyczną.

<sup>2</sup>Zespół organelli, składający się z jednego jądra komórkowego i najczęściej trzech wici skierowanych do przodu i jednej do tyłu, występujący u Retortamonada i Axostylata jest nazywany kariomastigontem.



wych; tworzy cysty, będące postaciami inwazyjnymi; stosunkowo częsty u dzieci; wywoływana

biegunie, pelty, otaczającej kinetosomy i jądro, oraz kurczliwej kosty, zbudowanej z prążkowa-



Ryc. 2. Diplomonadida.

A — *Trepomonas*;  
B — *Spironucleus elegans*; C — *Giardia intestinalis* (wg Brugerollea).

choroba — lamblioza (lub giardioza) ma niekiedy przebieg ostry.

#### Typ: Axostylata

Wiciowce mające jeden lub wiele kariomastigontów i charakteryzujące się występowaniem aksostylu, pałeczki o budowie tubularnej, która wraz z innymi strukturami pełni funkcje cytoszkieletalne. Nie mają mitochondriów. W większości pasożyty. Typ Axostylata dzieli się na dwie gromady: Oxymonadea i Parabasalea.

**Gromada Oxymonadea** — małe i średnie wiciowce z jednym lub wieloma kariomastigontami w przednim końcu komórki; mają cztery wici i kurczliwy aksostyl. Aparat Golgiego nie występuje. Są obligatoryjnymi beztlenowcami i występują, np. *Oxymonas grandis*, wyłącznie u owadów odżywiających się drewnem (termitów i niektórych karaczanów), uczestniczą w trawieniu celulozy.

**Gromada Parabasalea** — wiciowce, charakteryzujące się występowaniem aparatu parabazalnego, będącego zespołem organelli, składającym się ze spłaszczonych pęcherzyków aparatu Golgiego oraz włókien, odchodzących od kinetosomów czterech podstawowych wici i biegnących do tyłu komórki<sup>3</sup>. Mają jeden lub wiele kariomastigontów, z różną liczbą wici; po zredukowanych wiciach zazwyczaj pozostają kinetosomy lub można odnaleźć ich ślady; mają wydutny, sztywny aksostyl. Pasożyty. Najważniejsze rzędy: Trichomonadida i Hypermastigida.

Rząd **Trichomonadida** (rzęsiutki) — niewielkie wiciowce (5–25 µm), mające najczęściej od 4 do 6 wici, jądro w przedniej części komórki oraz rozwinięty aparat parabazalny. Ich cytoszkielet składa się z aksostylu, który przechodzi przez całą komórkę i wystaje nieco na jej tylnym

nych poprzecznie włókien (Ryc 3A). U niektórych rodzajów wici ulegają redukcji, aż do całkowitego zaniku, jednak zazwyczaj pozostają po nich kinetosomy lub ich ślady. Pasożyty bezkręgowców i kręgowców; niektóre z nich są bardzo patogeniczne.

Spośród Trichomonadida należy wymienić dwie rodziny: Monocercomonadidae i Trichomonadidae.

Rodzina Monocercomonadidae obejmuje wiciowce o dość prostej budowie, mające 4–6 wici, których liczba może ulegać redukcji. Wić skierowaną do tyłu jest wolna lub tylko na krótkim odcinku przylega do komórki. Brak kosty, aparat parabazalny ma najczęściej postać równoległych pałeczek lub kształt znaku  $\wedge$ . Zalicza się tu kilka rodzajów:

*Monocercomonas* — obejmuje gatunki, u których 3 wici są skierowane do przodu, a jedna, całkowicie wolna, do tyłu. Pasożyty jelitowe kręgowców, np. *M. colubrorum*, pasożytuje w jelicie grubym i kloace węży.

*Histomonas* — z jednym gatunkiem *H. meleagridis* (Ryc. 3B), mającym tylko jedną, skierowaną do przodu wić, podczas gdy pozostałe kinetosomy są nagie. Wiciowce te mogą przekształcać się w bezwiciowe formy pełzakowate, które żyją w pobliżu ścianek jelita żywicieli, odżywiają się fagotroficznie i są silnie patogeniczne. Pasożyt indyków, kurcząt, perliczek i bażantów; powoduje duże straty gospodarcze.

*Dientamoeba* — obejmuje jeden gatunek, *D. fragilis*, nie mający wici i zachowujący postać pełzakowatą. Ma dwa jądra, nad którymi jest widoczne wrzeciono kariokinetyczne oraz typowy aparat parabazalny typu Janickiego. Występuje w okrężnicy i jelicie ślepych ludzi oraz u niektórych małp. Ze względu na swą postać

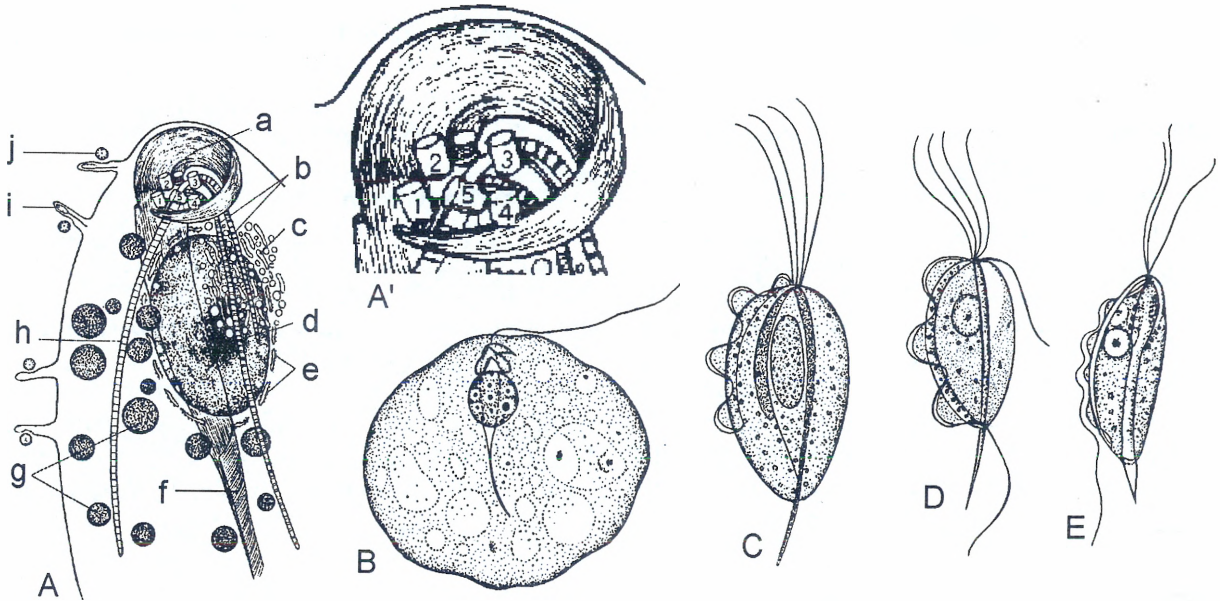
<sup>3</sup>Opisany typ aparatu parabazalnego, nie zawierający DNA, na cześć swego odkrywcy, wybitnego polskiego parazytologa okresu międzywojennego, jest nazywany aparatem parabazalnym typu Janickiego.

*D. fragilis* była długi czas zaliczana do ameb. Dopiero badania wykonane przy użyciu mikroskopu elektronowego pozwoliły na jej właściwe zaszeregowanie systematyczne.

Rodzina Trichomonadidae jest dosyć obszerna i ważna pod względem medycznym i gospodarczym; obejmuje średnie i małe wiciowce, mające 4–6 wici, z których jednej, skierowa-

ustnej i na zębach, pasożytuje także *T. tenax*, który nie jest patogeniczny. U wielu ptaków, w górnej części przewodu pokarmowego, pasożytuje *T. gallinae*, szczególnie patogeniczny dla gołębi.

*Pentatrichomonas* — wiciowce, mające 5 wolnych wici skierowanych do przodu; wic skierowana do tyłu, której towarzyszy membrana



Ryc. 3. Trichomonadida.

A — budowa przedniej części komórki *Trichomonas*, a — pelta, b — włókna parabazalne, c — aparat Golgiego, d — jądro komórkowe, e — retikulum endoplazmatyczne, f — aksostyl, g — hydrogenosomy, h — kosta, i — błona falująca, j — towarzysząca jej wic, skierowana do tyłu, A' — powiększenie części rysunku A, z widocznym rozmieszczeniem ciałek podstawowych wici. 1–4 — ciałka podstawowe wici skierowanych do przodu, 5 — do tyłu, (wg Matterna, Honigberga i Daniela, uproszczone); B — *Histomonas meleagridis* (wg Honigberga i Bennetta); C — *Trichomonas vaginalis*; D — *Pentatrichomonas hominis* (C i D wg Wenricha); E — *Tritrichomonas foetus* (wg Wenricha i Emmersona).

nej do tyłu, towarzyszy membrana falująca, pod którą biegnie kosta. Należą tu rodzaje:

*Tetratrichomonas* — są to wiciowce, mające 4 wolne wici skierowane do przodu i 1 długą skierowaną do tyłu. Jej tylny odcinek wystaje swobodnie za membraną falującą. Do tego rodzaju należą pasożyty bezkręgowców, np. *T. limacis* — występujący u mięczaków, oraz kręgowców, np. *T. gallinarum* — pasożyt drobiu, wyraźnie patogeniczny.

*Trichomonas* — obejmuje wiciowce mające 4 wolne wici skierowane do przodu, a wic skierowaną do tyłu i membrana falująca są krótsze niż cała komórka. Należy tu gatunek *T. vaginalis* (rzesistek pochwy) (Ryc. 3C), patogeniczny dla człowieka. Występuje w układzie moczowym oraz w powiązanych z nim gruczołach; wywołuje rzesistkowicę (trichomonozę), która jest pospolitą chorobą układu moczowo-płciowego kobiet i mężczyzn. Nie tworzy cyst, szerzy się drogą bezpośrednich kontaktów lub przy braku higieny, np. w toaletach itp. U człowieka, w jamie

falująca, jest długa i wystaje poza komórkę. *P. hominis* (Ryc. 3D), występuje w okrężnicy i jelicie ślepym człowieka; nie jest patogeniczny.

*Tritrichomonas* — wiciowce, mające 3 wici skierowane do przodu i jedną stosunkowo długą, której towarzyszy membrana falująca, do tyłu. Liczne gatunki występują u płazów i gadów (np. *T. augusta*), u gryzoni (*T. muris*, *T. caviae*) oraz u innych kręgowców. Najbardziej znany jest patogeniczny dla bydła gatunek *T. foetus* (Ryc. 3E), który występuje w narządach moczowych i rodnych, może uszkadzać tkanki tych narządów oraz prowadzić do poronień; przy prymitywnej hodowli bydła może on stanowić istotny problem gospodarczy.

Rząd **Hypermastigida** obejmuje wiciowce z licznymi wiciami, które mogą tworzyć jedno lub kilka pól na przednim końcu komórki lub być rozmieszczone w spiralnych rzędach, zajmując znaczną część jej powierzchni. Mają jedno jądro, znajdujące się w przedniej części komórki w specjalnym koszyku utworzonym przez prze-



dni odcinek aksostylu oraz włókna aparatu parabazalnego. Nie mają mitochondriów. Podczas podziału tworzy się pozajądrowe wrzeciono podziałowe. Jest znamienne, że mimo występowania wielu wici, w czasie podziału istotną rolę odgrywają zawsze tylko cztery, niekiedy bezwiciowe, kinetosomy (Ryc. 4A). Jeden z nich tworzy atraktofony, do których są przytwierdzone końce wrzeciona kariokinetycznego. Ułożenie tych kinetosomów jest zbliżone do obserwowanego u rodziny Trichomonadidae.

Hypermastigida, z wyjątkiem *Lophomonas*, który występuje u karaczanów, są symbiontami termitów i drewnożerch karaczanów z rodzaju *Cryptocercus*; żyją w ich przewodzie pokarmowym i uczestniczą w trawieniu celulozy; ich masa w przewodzie pokarmowym może osiągać 36 % masy ciała owada. Kawałki celulozy przyklejają się do powierzchni pierwotniaków w tylnej części komórki, a następnie drogą fagocytozy dostają się do jej wnętrza. W organizmie pierwotniaka celuloza ulega trawieniu i przekształca się w glukozę i inne związki organiczne. Związki te są przyswajane przez żywiciela, kiedy

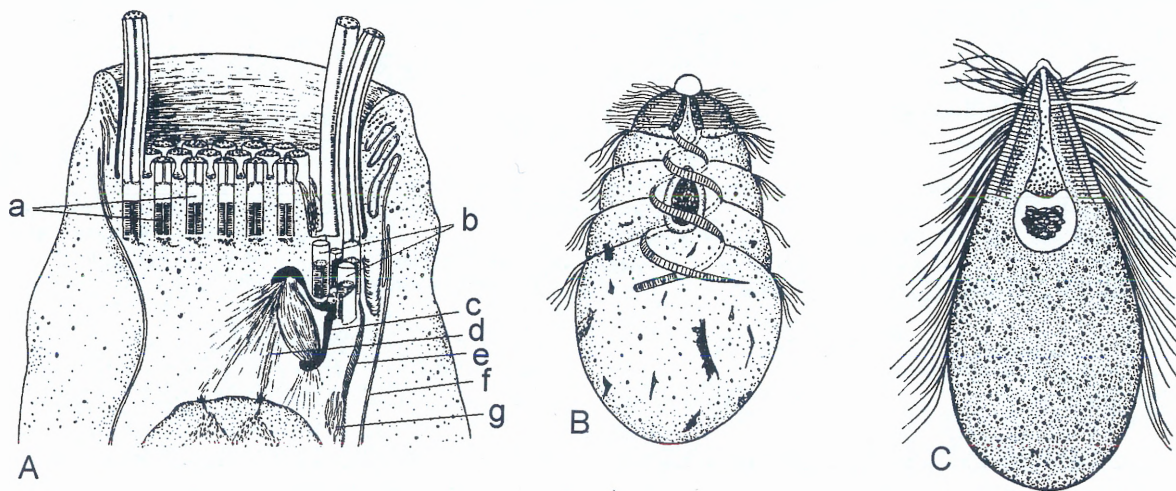
*Lophomonas* (Ryc. 4A) — ma wieniec wici na przednim końcu komórki oraz wydłużony aksostyl, którego przednia, rozszerzona część otacza jądro komórkowe; *L. blattarum* pasożytuje u karaczanów z rodzajów *Blatta* i *Periplaneta*.

*Leptospironympha* (Ryc. 4B) — z ułożonymi spiralnie rzędami wici; pasożyty termitów i drewnożerch karaczanów z rodzaju *Cryptocercus*.

*Trichonympha* (Ryc. 4C) — z kilku rzędami wici, poniżej przedniego końca komórki, ukształtowanego w swoiste rostrum. Pasożyty u karaczanów z rodzaju *Cryptocercus* i u termitów.

#### Typ: EUGLENIDA

Obejmuje wydłużone wiciowce, pływające w wodzie lub pełzające po podłożu. Mają najczęściej dwie wici, wyrastające z niewielkiego zagłębienia zwanego zbiorniczkiem lub rezerwuarem. W powierzchniowej warstwie pellikuli biegną podłużnie ułożone mikrotubule, które nadają komórce określoną sztywność, powodując, że pełzająca po podłożu komórka przemieszcza się tzw. ruchem metabolicznym (euglenoi-



Ryc. 4. Hypermastigida.

A — budowa przedniej części komórki *Lophomonas*, a — pole wiciowe, b — cztery „uprzywilejowane” kinetosomy, c — atraktofony, d — włókno wrzeciona kariokinetycznego, e — włókno parabazalne, f — aksostyl, g — aparat Golgiego (wg Matterna, Honigberga i Daniela); B — *Leptospironympha* (wg Bobylovej); C — *Trichonympha* (wg Clevelanda).

pierwotniak ulegnie strawieniu w dalszej części jelita owada. Wszystkie wiciowce żyjące w symbiozie z termitami i drewnożernymi karaczanami są anaerobami i giną w zetknięciu z tlenem. U Hypermastigida występuje złożony cykl komórkowy, często z procesem płciowym, który odbywa się prawie wyłącznie u gatunków pasożytniczych u drewnożerch karaczanów.

Do Hypermastigida należą między innymi rodzaje:

dalnym). Większość Euglenida ma plastydy, zazwyczaj liczne i zawierające chlorofil. Jednak tylko niektóre są wyłącznie autotrofami; większość pobiera także różne substancje pokarmowe ze środowiska. Niektóre gatunki mogą także żywić się bakteriami, drobnymi pierwotniakami i glonami. Euglenida łatwo przechodzą od autotroficznego do heterotroficznego sposobu odżywiania. Pozwoliło im to opanować bardzo różnorodne środowiska. Wśród nich mają

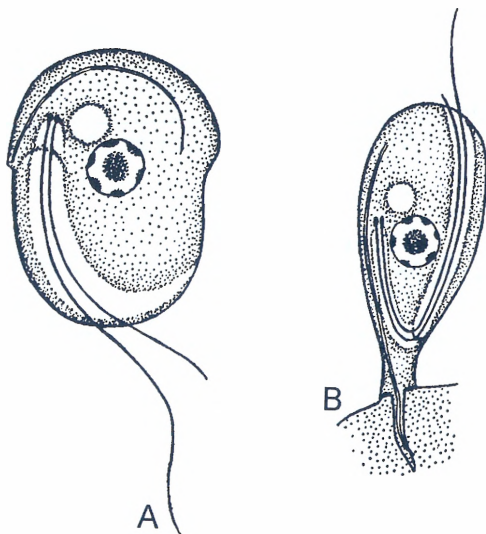
cych plastydów Euglenida są także gatunki pasożytnicze, np. z rodzajów *Parastasia* i *Astasia*, występujące u wodnych bezkręgowców.

#### Typ: KINETOPLASTA

Wiciowce charakteryzujące się obecnością bogatego w DNA kinetoplastu, który stanowi część wielkiego, pojedynczego mitochondrium. Mają jedną lub dwie wici, wyrastające z zagłębienia w powierzchni komórki (zbiorniczka), często jednej z nich towarzyszy błona falująca. Pellikula jest wzmocniona elementami tubularnymi biegnącymi wzdłuż komórki. Pojedyncze pęcherzykowate jądro z wyraźnym jąderkiem. Ogromna większość Kinetoplasta to pasożyty, a nieliczne gatunki wolnożyjące występują w środowiskach bogatych w związki organiczne. Do Kinetoplasta zalicza się gromady: *Bodonea* i *Trypanosomatidea*.

**Gromada *Bodonea*** — mają dwie wici, najczęściej nierównej długości; jedna jest skierowana do przodu, druga do tyłu. Ich kinetoplast jest duży, ale stosunkowo słabo widoczny. Występują najczęściej w wodach słodkich, rzadziej morskich. Istnieją także gatunki pasożytnicze.

W rodzaju *Bodo*, do którego należą małe elipsoidalne wiciowce, obok gatunków wolnożyjących: np. *B. saltans*, który występuje masowo w silnie zanieczyszczonych zbiornikach i *B. caudatus*, który może być gatunkiem koprozoicznym, istnieje *B. urinarius*, który występuje w układzie moczowym u ludzi. Inny gatunek, *Ichthyobodo necator* (syn. *Costia necatrix*) (Ryc. 5),



Ryc. 5. *Bodonea*. *Ichthyobodo necator*.

A — postać pływająca, B — postać pasożytująca na skrzelach ryby (wg Joyona i Loma).

pasożytuje na skrzelach ryb słodkowodnych, powodując poważne uszkodzenia; wywołuje chorobę, kostiozę, szczególnie niebezpieczną dla młodych ryb w warunkach hodowlanych.

**Gromada *Trypanosomatidea***, z jedną rodziną *Trypanosomatidea* — obejmuje wiciowce z tylko jedną wicią lokomotoryczną (Ryc. 6Ah), która może być swobodna, albo między nią a ścianką komórki jest rozpięta błona falująca. Druga wic jest zredukowana do ciała podstawowego (Ryc. 6Ab). Kinetoplast jest zazwyczaj niewielki, bardzo zwarty, zawiera dużo DNA (Ryc. 6Aa). Komórki *Trypanosomatidae* mają kształt od wrzecionowatego i nieco skrzyżowanego (uważanego za typowy, stąd nazwa świdorowiec — trypanosoma), do kulistego. Ważną właściwością *Trypanosomatidae* jest zdolność do zmian morfologicznych, dopasowujących pierwotniaki do środowiska w jakim występują; dotyczy to kształtu komórki, miejsca przytwierdzenia wici i występowania ciała podstawowego oraz obecności błony falującej. Wyróżniono 7 postaci trypanosom: trypomastigota, epimastigota, opisthomastigota, promastigota, choanomastigota, sphaeromastigota i amastigota (Ryc. 6G–M); ponadto ze względu na funkcję, wyróżnia się inwazyjną, metacykliczną postać świdorowców (Ryc. 6E).

Wszystkie gatunki *Trypanosomatidae* są pasożytami i występują u kręgowców, bezkręgowców oraz w roślinach, (np. przenoszony przez owady rodzaj *Phytomonas* Ryc. 6B). U wielu gatunków cykl życiowy jest złożony i odbywa się z udziałem dwu żywicieli. U kręgowców pasożyty występują w osoczu krwi lub niekiedy w innych tkankach. U bezkręgowców żyją w jelicie oraz najczęściej w gruczołach ślinowych. Bezkręgowce są przenosicielami (wektorami) pasożytów; są to zazwyczaj określone gatunki owadów lub pijawek, natomiast krąg żywicieli spośród kręgowców jest szeroki. W rezultacie poszczególne gatunki kręgowców mogą występować w stosunku do siebie jako rezerwuary pasożytów. Utrudnia to bardzo zwalczanie pasożytów występujących u ludzi i zwierząt hodowlanych, gdyż pozostają one u żywicieli, zwanych rezerwuariami, żyjących w otaczającym środowisku.

Wśród *Trypanosomatidae* rodzaje: *Leishmania* i *Trypanosoma* obfitują w szczególnie groźne pasożyty.

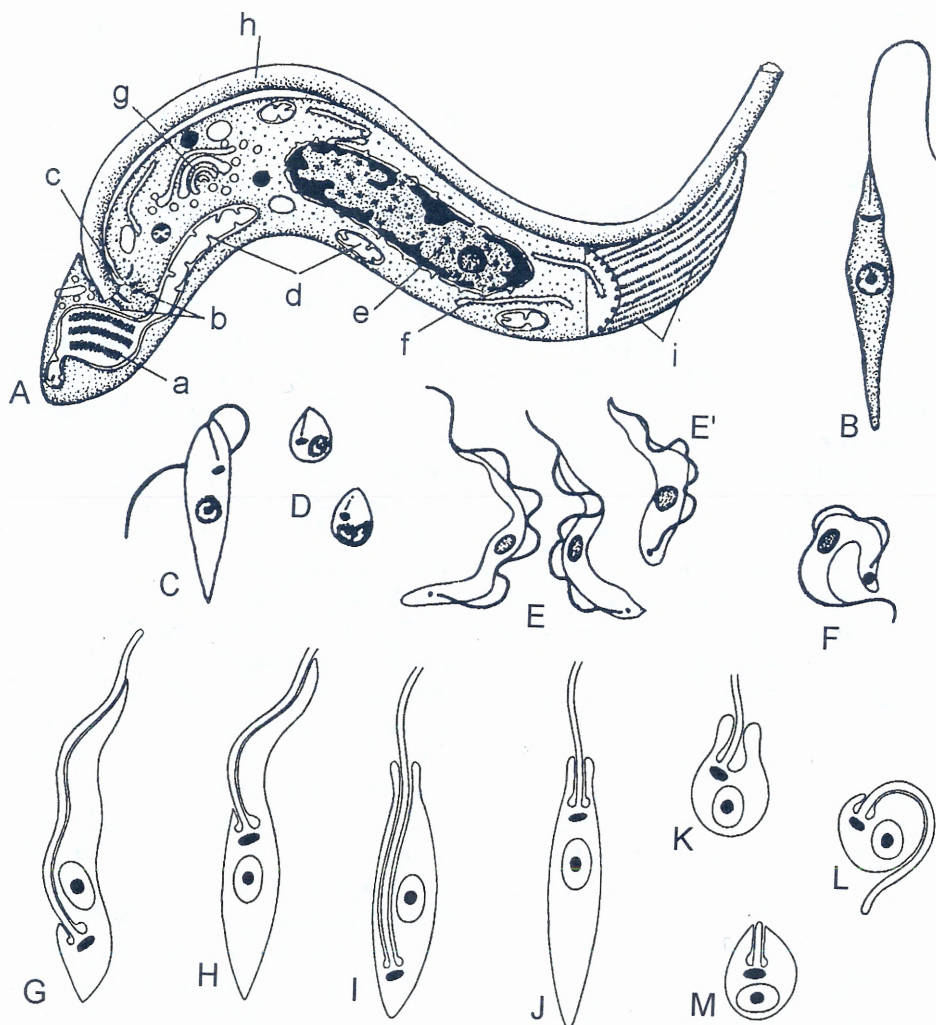
*Leishmania* (leiszmania) obejmuje gatunki, które u kręgowców pasożytują wewnątrzkomórkowo w postaci amastigota (Ryc. 6M), wywołując rozpad tkanek, zaś u owadów (moskitów) w świetle jelita w postaci promastigota (Ryc. 6J). Pasożyty przedostają się do gruczołów ślinowych owadów, a zarażenie kręgowców następuje w momencie ukłucia przez moskita.

*Leishmania donovani*. Pasożyt występuje u człowieka w narządach mięsnych, w komórkach układu siateczkowo-śródbłonkowego śle-



dziony, wątroby, węzłów chłonnych, szpiku, naczyń włosowatych jelita i innych narządów. Wywoływana choroba, leishmanioza narządowa (kala-azar), ma zazwyczaj przebieg ciężki i czę-

dzeniami w miejscach odsłoniętych, narażonych na ukłucia moskitów. Owrzodzenia te goją się, pozostawiając głębokie blizny. Choroba jest rozpowszechniona w Azji, Afryce i Ameryce Ła-



Ryc. 6. Kinetoplastida.

A — *Trypanosoma*, budowa wewnętrzna, a — kinetoplast, b — kinetosomy, c — rezerwuuar u podstawy wici, d — mitochondrium, e — jądro, f — retikulum endoplazmatyczne, g — aparat Golgiego, h — wici, i — tubule podścielające pellikulę (wg Mehlhorna, Haberkorna i Petersa); B — *Phytomonas eimassani*, osobnik pasożytujący w soku roślin (wg Vickermana); C–D — *Leishmania tropica*, C — postać promastigota, D — postać amastigota, 2 osobniki (wg Wenyona); E — *T. brucei* — 2 osobniki trypomastigota, E' — postać metacykliczna; F — *Trypanosoma cruzi* — postać trypomastigota (E i F wg Hoarea); G–M — postacie świdrowców: G — trypomastigota, H — epimastigota, I — opisthomastigota, J — promastigota, K — choanomastigota, L — sphaeromastigota, M — amastigota (wg Hoare'a i Wallaca oraz Bracka).

sto kończy się śmiercią, zwłaszcza u dzieci; jest rozpowszechniona w Azji Południowej i Wschodniej, Ameryce Południowej i Środkowej oraz w Afryce, sporadycznie notowana w południowej Europie. Żywicielami rezerwuuarowymi są psy i niektóre gatunki gryzoni.

*Leishmania tropica* (Ryc. 6C, D). Pasożyt u człowieka występuje w skórze i tkance podskórnej, atakując komórki śródbłonna naczyń krwionośnych i chłonnych skóry. Wywołuje chorobę — leishmaniozę skórna, przejawiającą się występowaniem zmian martwiczych i owrzo-

cińskiej. Żywicielami rezerwuuarowymi są koty, psy i niektóre gryzonie.

*Trypanosoma* (świdrowce, trypanosomy) obejmuje ponad 200 gatunków, w tym kilka o największym znaczeniu epidemiologicznym i epizootologicznym, wywołujących groźne choroby ludzi i zwierząt hodowlanych, które miały wielki wpływ na losy dużych obszarów Afryki i Azji, położonych w strefie równikowej. Występują u kręgowców, od ryb do ssaków, oraz u ssących krew bezkręgowców, głównie owadów i pijawek. W osoczu krwi kręgowców występuje



postać trypomastigota i epimastigota (Ryc. 6G, H), zaś w tkankach różnych narządów — amastigota (Ryc. 6M), pasożytująca wewnątrzkomórkowo. U owadów, występuje postać trypomastigota, a następnie epimastigota, która przekształca się w nieco mniejszą, krępą, z krótką wicią, postać metacykliczną, będącą formą inwazyjną. W cyklach rozwojowych niektórych gatunków u owadów występuje także postać amastigota. U wielu świdrowców, pasożytujących u ssaków, wykryto interesującą właściwość zmienności antygenowej, gdy antygen, występujący na powierzchni pasożyta, zmienia się w określonej sekwencji. W ten sposób wytwarzanie przez organizm przeciwciał jest nieco spóźnione i nie mogą one przeciwdziałać rozwojowi pasożytów.

Warto wymienić następujące gatunki:

*Trypanosoma evansi* (świdrowiec Evansa, świdrowiec surra) — pasożytuje głównie u koni i wielbłądów, będąc ważnym czynnikiem ograniczającym hodowlę tych zwierząt w Afryce. Brak rozwoju pasożytów u przenosicieli; owady i pijące krew nietoperze przenoszą pasożyty mechanicznie.

*Trypanosoma brucei* (świdrowiec nagany) (Ryc. 6E) — pasożyt bydła oraz wielu zwierząt dzikich i hodowlanych. U bydła wywołuje chorobę zwaną nagana. Rozwój świdrowca odbywa się w jelicie i w gruczołach ślinowych muchy tse-tse (*Glossina palpalis*), gdzie pasożytuje początkowo w postaci trypomastigota, a następnie epimastigota, która przekształca się w postać metacykliczną (Ryc. 6E'). *T. brucei* może być także przenoszona mechanicznie na narządach pyszczkowych owadów, jeżeli ukąszenie zdrowego zwierzęcia następuje wkrótce po piciu krwi zwierzęcia zarażonego. U kręgowców świdrowiec nagany pasożytuje początkowo we krwi, gdzie występuje postać trypomastigota, która intensywnie się rozmnaża. Wraz z rozwojem choroby, wiciowce przedostają się do płynu mózgowo-rdzeniowego, prowadząc do zaostrzenia choroby. Nagana powoduje ataki gorączki, wycieńczenie zwierząt, paraliż mięśni, a następnie śmierć. Choroba jest rozpowszechniona w tropikalnej Afryce.

*Trypanosoma gambiense* i *T. rhodesiense* (świdrowiec gambijski i rodezyjski) — wywołują śpiączkę u ludzi. Pierwszy występuje w wilgotnej Afryce Zachodniej, a drugi dominuje na suchych sawannach Afryki Wschodniej; są przenoszone przez muchę tse-tse. Cykl rozwojowy, właściwości oraz przebieg choroby są u obu gatunków prawie takie same. U człowieka śpiączka afrykańska przejawia się podwyższeniem ciepłoty ciała, bólami głowy i stawów,

powiększeniem narządów wewnętrznych, obserwuje się także chudnięcie i niedokrwistość. Po przedostaniu się pasożytów do płynu mózgowo-rdzeniowego występują zaburzenia psychiczne oraz okresy śpiączki i apatii. Choroba może prowadzić do śmierci.

*Trypanosoma equiperdum* (świdrowiec zaraży stadniczej) — pasożyt koni; nie ma przenosicieli; pierwotniaki są przekazywane w czasie stosunku płciowego. Choroba jest rozpowszechniona w Azji, występowała w Polsce po II Wojnie Światowej.

*Trypanosoma cruzi* (Ryc. 6F). Pasożyt człowieka, wywołuje chorobę Chagasa. Przenosicielami są pluskwiaki: *Triatoma*, *Reduvius*, *Rhodnius* i inne. Trypanosomy pasożytują w jelicie pluskwiaka, gdzie występują w postaci amastigota (Ryc. 6M), która się rozmnaża, a następnie przekształca się w postać epimastigota (Ryc. 6H), która odbywa dalsze podziały i przechodzi do jelita tylnego, gdzie przekształca się w postać metacykliczną, wydalaną z kałem. Do organizmu człowieka *T. cruzi* przedostaje się przez uszkodzenia skóry. Pasożyty przenikają do komórek, przekształcają się w postać amastigota, intensywnie rozmnażają się tworząc ognisko pierwotne. Po pewnym czasie część pasożytów przekształca się w postać trypomastigota i przechodzi do krwi obwodowej. Tu służy jako źródło zarażenia dla żywicieli pośrednich, pluskwików pijących krew, oraz jest roznoszona do innych narządów, gdzie tworzą się ogniska wtórne. *T. cruzi* atakuje komórki układu siateczkowo-śródbłonkowego węzłów chłonnych, wątroby, śledziony, mięśnia serca, mózgu i innych narządów. Choroba Chagasa może mieć przebieg przewlekły lub ostry (szczególnie u dzieci) i wówczas prowadzi do śmierci; jest rozpowszechniona w tropikalnej i subtropikalnej Ameryce Środkowej i Południowej. Liczne zwierzęta, m. in. pancerniki i oposy oraz niektóre zwierzęta domowe, są rezerwuarami *T. cruzi*.

Do tego rodzaju należą także: *T. lewisi*, pasożytująca u szczurów, *T. musculi* u myszy domowej, *T. evotomys* i *T. microti* u drobnych gryzoni, *T. avium* i *T. galinarum* u ptaków, *T. mega* i *T. rotatorium* u płazów oraz *T. carassi*, *T. tincae* i *T. granulatum* u ryb.

Inne rodzaje z rodziny Trypanosomatidae to między innymi: *Leptomonas* pasożytujący u nicieni i owadów, *Crithidia* występujący u owadów, głównie w postaci choanomastigota (Ryc. 6K) i *Blastocrithidia* — pasożyt owadów i kleszczy.

#### **Typ: HETEROLOBOSA**

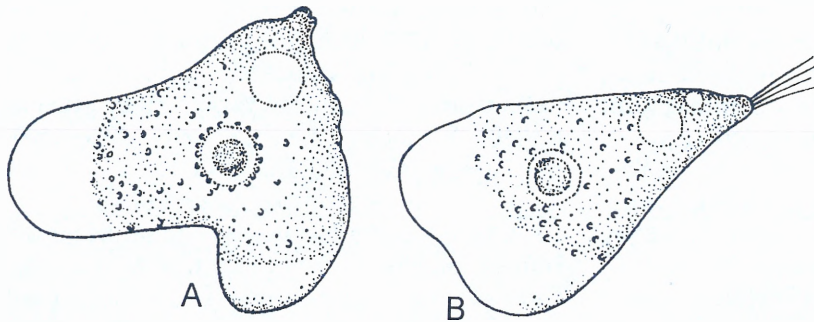
Obejmuje niewielką grupę prymitywnych, najczęściej monopodialnych ameb<sup>4</sup>, u których



czasowo występują wici. Zalicza się do niego dwie gromady, przy czym pasożyty występują tylko u Schizopyrenidea.

**Gromada Schizopyrenidea** obejmuje ok. 100 gatunków zaliczanych do kilku rodzajów. Niewielkie monopodialne i jednojądrowe ameby, mogące łatwo, pod wpływem czynników zewnętrznych, przekształcać się w postać wiciową. Tworzą cysty przetrwalnikowe. Występują w glebie (np. *Naegleria*) lub osadach wód słodkich i morskich.

*Naegleria* — niewielkie, do 40  $\mu\text{m}$  długości, monopodialne ameby, z jednym jądrem, które łatwo przekształcają się w postać z wiciami.



Ryc. 7. Schizopyrenidea. *Naegleria fowleri*.

A — typowa postać pelzaka, B — postać wiciowa (wg Reichenowa).

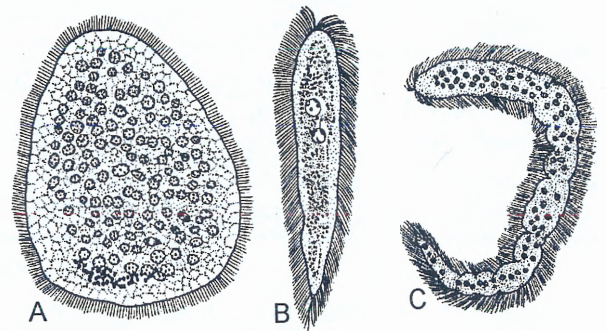
Wśród licznych gatunków występujących w glebie i wodach słodkich, istnieje patogeniczny dla ludzi gatunek *N. fowleri* (Ryc. 7), który po dostaniu się do nosa, może przenikać przez kość sitową do mózgu, gdzie szybko się rozmnaża, powodując amebowe zapalenie mózgu, prowadzące do śmierci w ciągu kilku dni. Mimo, iż wywołująca je ameba jest gatunkiem pospolitym, choroba ta nie jest częsta, gdyż szczepy patogeniczne dla ludzi występują rzadko. *N. fowleri* jest gatunkiem ciepłolubnym i najlepiej rozwija się w naturalnych lub sztucznych zbiornikach, np. basenach kąpielowych, o podwyższonej temperaturze wody.

#### Typ: OPALINEA (opaliny)

Obejmuje swoistą grupę pasożytniczych organizmów, występujących głównie u płazów i rzadko u ryb morskich. Są to duże, spłaszczone lub cygarowate pierwotniaki, mające niekiedy ponad 1 mm długości; pokryte równomiernie, licznymi wiciami równej długości, rozmieszczonymi w ukośnych rzędach. Ich pellikula ma złożoną budowę; między rzędami wici znajdują się podłużne fałdki błony komórkowej, wzmocnione rzędami tubuli. W powierzchniowej warstwie komórki występują także liczne pęcherzyki oraz aparat Golgiego. Endoplazma zawiera

dwa lub więcej jąder, które dzielą się asynchronicznie. Gdy liczba jąder zostanie podwojona, następuje podział komórki, który przebiega równolegle do kinet lub rzadziej prostopadle do nich. Opaliny nie mają aparatu gębowego i ich odżywianie odbywa się całą powierzchnią ciała, osmotycznie lub drogą endocytozy. U opalin występuje roczny cykl życiowy z udziałem procesu płciowego, zsynchronizowany z cyklem życiowym żywicieli. Do opalin zalicza się tylko jeden rząd *Opalinida*, z jedną rodziną *Opaliniidae*. Rodzaje *Opalina* (Ryc. 8A), *Protoopalina* (Ryc. 8B) i *Cepedea* (Ryc. 8C) są częstymi pasożytami płazów krajowych.

*Opalina* obejmują duże, wydłużone i mocno spłaszczone pierwotniaki, z licznymi jądrami. Gatunek *O. ranarum* (Ryc. 8A) jest bardzo częsty u żab. Przez większą część roku w jelicie



Ryc. 8. Opalineae.

A — *Opalina ranarum*; B — *Protoopalina diplocarya*; C — *Cepedea segmentata* (wg Metcalfa).

żywicieli występują duże formy troficzne, rozmnażające się wegetatywnie. Wczesną wiosną, część z nich staje się tomontami i odbywa serię szybkich podziałów, wyprzedzających wzrost.

<sup>4</sup>Ameby — pierwotniaki charakteryzujące się obecnością pseudopodiów (nibynózek), które są narządem lokomocji i służą do pobierania pokarmu; są postacią występującą u wielu grup pierwotniaków, albo wyłącznie, albo jako jedno ze stadiów cyklu rozwojowego. W niektórych systematykach ameby nadal stanowią jednostkę systematyczną.



W rezultacie tworzą się małe, kilkujądrowe osobniki, które przekształcają się w cysty i są wydalane z jelita żaby do środowiska. Warunkiem dalszego rozwoju jest zjedzenie cysty przez kijankę. W organizmie kijanki małe opaliny, które opuściły cystę — gamonty, odbywają kilka podziałów, w rezultacie których tworzą się mikro- lub makrogamety. Po połączeniu gamet zygota otacza się cystą, która jest usuwana do środowiska i dostaje się do jelita następnej kijanki. Tę cystę opuszcza młody trofont, który daje początek nowej linii osobników troficznych. Młode trofonty w organizmie kijanek mogą przekształcać się znowu w tomonty i przechodzić proces płciowy. Opaliny pasożytujące u kijanek, po ich metamorfozie, rozwijają się w osobnikach dorosłych.

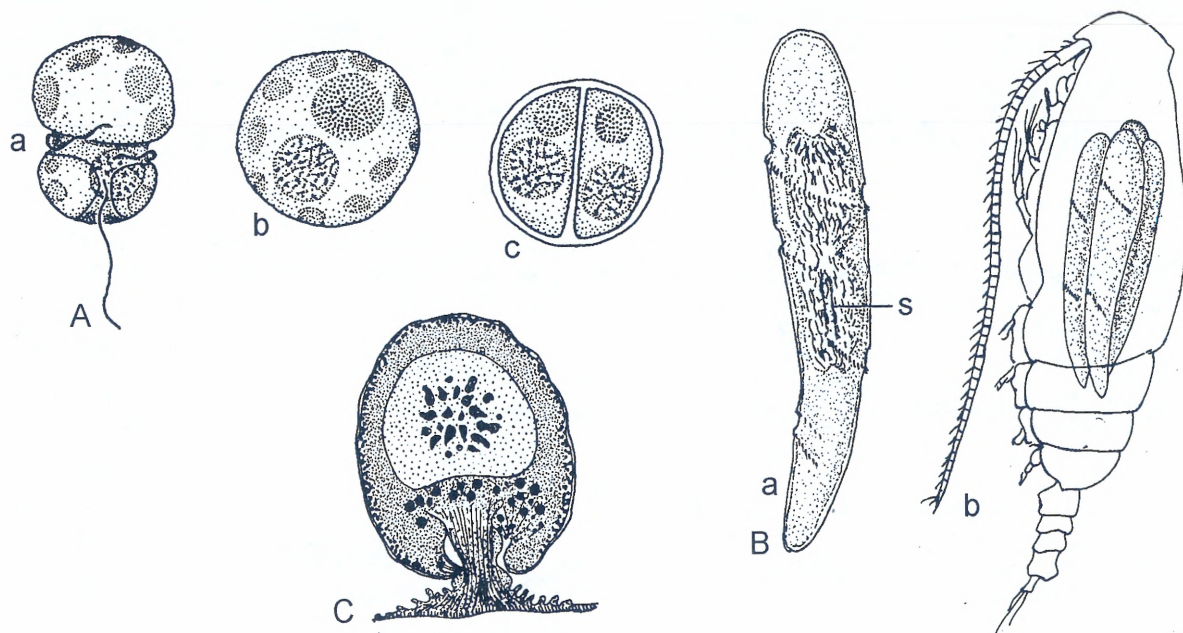
**Typ: DINOFLAGELLATA (bruzdnice)**

Obejmuje obszerną grupę wiciowców, z zazwyczaj licznymi plastydami, zawierającymi chlorofil, często razem z innymi barwnikami, które nadają im złocistożółtą lub brunatną barwę. Pierwotniaki posiadające plastydy odżywiają się w zasadzie autotroficznie, ale mogą także łowić drobne organizmy planktonowe (np. okrzemki, inne wiciowce); istnieją także gatunki bezbarwne. Dinoflagellata mają dwie wici, biegnące w krzyżujących się bruzdach, widocznych na powierzchni komórki. Przednia, spłaszczona wić, przypominająca wstążkę, leży w bruzdzie poprzecznej. Tylna wić wyrasta w końcowej części bruzdy podłużnej, wystaje z niej i porusza

się swobodnie w wodzie (Ryc. 9Aa). Jądro komórkowe Dinoflagellata zawiera mało komponenty białkowej, z czym wiąże się fibrilarne rozmieszczenie chromatyny. Dinoflagellata mają różnorodny kształt, a ich pellicula zawiera celulozę, co nadaje jej sztywność, w wyniku czego tworzy się rodzaj pancerzyka, niekiedy o bardzo złożonym kształcie i urozmaiconej rzeźbie powierzchni. Znanych jest ponad 4000 gatunków Dinoflagellata. Większość występuje w morzu, gdzie są najbardziej pospolitymi organizmami planktonowymi; są częste także w wodach słodkich. Wśród Dinoflagellata stosunkowo liczne są także gatunki pasożytnicze.

Barwne, symbiotyczne gatunki Dinoflagellata, znane pod zbiorową nazwą „zooxantelae”, występują u licznych morskich i słodkowodnych bezkręgowców: jamochłonów (m. in. u koralowców) oraz u mięczaków. W tej grupie znane są gatunki z rodzajów: *Symbiodinium* (Ryc. 9A) i *Amphidinium*. Ich rola sprowadza się do przekazywania gospodarzom produktów fotosyntezy.

Pasożytnicze Dinoflagellata są bardzo zróżnicowane. Część z nich żyje na powierzchni rurkopławów (*Siphonophora*), zachowując nawet plastydy. Inne pasożytując między- lub wewnątrzkomórkowo uległy wielkim przekształceniom, tracąc nie tylko plastydy, ale także wici i charakterystyczne bruzdy. Ich identyfikacja jako Dinoflagellata była możliwa tylko na podstawie budowy jądra komórkowego oraz pływają-



Ryc. 9. Dinoflagellata.

A — *Symbiodinium microadriaticum*, a — postać pływająca, b — postać występująca w tkankach gospodarza, c — jej podział (wg Freudenthala); B — *Blastodinium spinulosum*, a — młody trofont, (s) bruzda podłużna, b — pasożyty w jelicie żywiciela; C — *Oodinium frutillariae* (B i C wg Cachona i Cachona).

cych stadiów młodocianych. Bardziej znane rodzaje: *Blastodinium* (Ryc. 9B) — pasożyt Copepoda, *Haplozoon* i *Oodinium* (Ryc. 9C) — pasożyty pierścinnic, *Ichthyodinium* — pasożyt ikry sardynek. Liczne gatunki pasożytują na pierwotniakach, między innymi na orzęskach z grupy Tintinnina, a nawet na innych bruzdnicach, np. na nocoświatliku — *Noctiluca miliaris*.

**Typ: APICOMPLEXA lub SPOROZOA, TELOSPORIDIA** (sporowce)

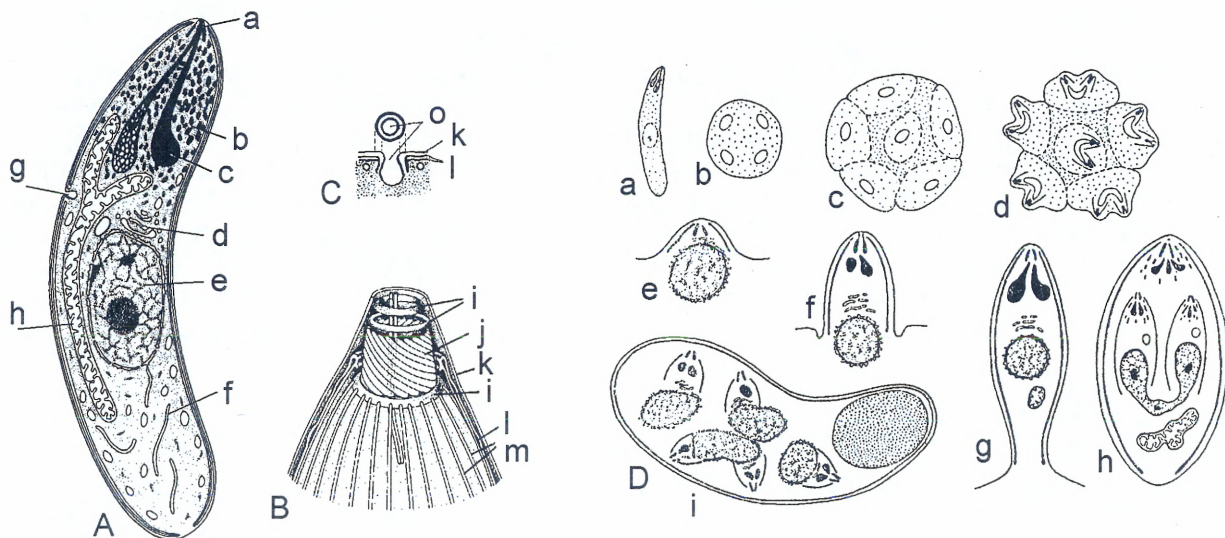
Obszerna grupa pierwotniaków, pasożytujących stale lub czasowo w komórkach bezkręgowców i kręgowców. Kształt ciała ich najbardziej charakterystycznej postaci — trofozoitu, jest mało zróżnicowany; z zasady wydłużony — wrzecionowaty lub bananowaty (Ryc. 10A); u wielu gatunków, w pewnych okresach cyklu życiowego, występują komórki kuliste. Sporowce mają rozwinięty kompleks apikalny (Ryc. 10B), składający się z pierścienia apikal-

szczególnych elementów kompleksu apikalnego różnią się u poszczególnych grup, a nawet gatunków Apicomplexa.

Charakterystyczną cechą Apicomplexa jest także obecność jednej lub więcej mikropor (Ryc. 10C); są to niewielkie, najczęściej 200 nm szerokości i do 350 nm głębokości, zagłębienia w powierzchni komórki. Dno mikropory pokrywa jedynie błona komórkowa. Dla wielu gatunków, między innymi z rodzaju *Plasmodium*, wykazano, że mikropory są miejscami, przez które odbywa się odżywianie komórki pasożyta.

Apicomplexa zazwyczaj nie mają wyodrębnionych organelli ruchu.

U Apicomplexa występuje swoisty sposób podziału komórkowego — schizogonia (Ryc. 10Da-g), polegająca na podziale komórki macierzystej na wiele (niekiedy do kilku tysięcy) komórek potomnych<sup>5</sup>. Podział taki jest poprzedzony wzrostem (niekiedy bardzo znacznym),



Ryc. 10. Apicomplexa.

A — budowa merozoitu kokcydii, B — kompleksu apikalnego, C — mikropory, schematycznie, a — kompleks apikalny, b — mikronemy, c — roptrie, d — aparat Golgiego, e — jądro, f — retikulum endoplazmatyczne, g — mikropora, h — mitochondrium, i — pierścienie apikalne, j — konoid, k — błona komórkowa, l — układ membran wewnętrznych, ścianki spłaszczonej alweoli, m — podłużne mikrotubule, występujące w pellikuli o — otwór mikropory (A i C wg Scholtyssecka, B wg Scholtyssecka i Mehlhorna); D — rozmnażanie *Apicomplexa*, schematycznie, a-g — kolejne etapy schizogonii (merogonii), h — endodyogenia, i — endopolygenia (wg Scholtyssecka, Sheffielda i Hammonda).

nego i konoidu, tworzących razem z włóknami subpellikularnymi wzmocnienie przedniej części komórki, oraz z zespołu roptrii i mikronem, będących organellami o charakterze gruczołowym, które niewątpliwie odgrywają ważną rolę w przenikaniu pasożyta do wnętrza komórki żywiciela. Szczegóły budowy oraz liczba po-

szczególnie, gdy liczba osobników potomnych ma być duża. Następnie odbywają się wielokrotne podziały jądra, po czym jądra potomne zbliżają się do peryferii komórki. W pobliżu każdego jądra powstają elementy przyszłego kompleksu apikalnego. Towarzyszy temu stopniowe wyciąganie się komórki potomnej. W ten sposób przy-

<sup>5</sup> Jeżeli w wyniku takiego podziału powstają komórki ponownie rozmnażające się wegetatywnie (merozoity), proces jest nazywany merogonią, jeżeli powstają gamety — gametogonia, a jeżeli sporozoity — sporogonia.



szły merozoit formuje się niejako od przodu, przy czym podział materiału komórki macierzystej nie jest całkowity i pozostaje zawsze większe lub mniejsze ciało resztkowe. U Apicomplexa występują także dwa inne sposoby rozmnażania się, oparte na tej samej zasadzie: endodyogenia, gdy wewnątrz komórki macierzystej tworzą się dwa osobniki potomne (Ryc. 10Dh) i endopolygenia, gdy tworzy się od kilku do kilkunastu osobników potomnych (Ryc. 10Di).

Dla Apicomplexa charakterystyczne jest występowanie złożonych cykli rozwojowych (życiowych) z udziałem jednego lub dwu żywicieli, przy czym pewne odcinki cykli mogą zachodzić w środowisku zewnętrznym. W cyklach rozwojowych można wyróżnić trzy okresy: (1) wegetatywny (troficzny), gdy odbywa się wzrost komórki pasożyta, albo następuje zwiększenie liczby pasożytów w wyniku intensywnych podziałów (merogonie), (2) gametogenezy, kończący się procesem płciowym — połączeniem gamet oraz (3) sporogenezy, w czasie którego tworzą się niekiedy liczne sporozoit. Apicomplexa są haplontami i pierwszy podział po utworzeniu się zygoty jest podziałem redukcyjnym.

Do Apicomplexa zalicza się 3 obszerne gromady: Gregarinaea, Coccidea i Hematozoa, różniące się od siebie szczegółami cykli życiowych.

**Gromada Gregarinaea** (gregaryny) — pasożyty występujące najczęściej w przewodzie pokarmowym bezkręgowców oraz w komórkach nabłonka jelita i w jego świetle u niektórych strunowców. Przedni biegun gregaryny zawiera elementy przekształconego kompleksu apikalnego; tedy m. in. odbywa się odżywianie się pasożytów. Pod względem ogólnej budowy można wyróżnić następujące typy gregaryn: *monocystidea* — o jednolitej komórce, *dicystidea* — o komórce podzielonej przegrodą (septą) na dwie części, przednią — protomerit i tylną — deutomerit, oraz *tricystidea*, posiadające dodatkowo przedni element zwany epimeritem, służący do kotwiczenia komórki pasożyta w nabłonku jelita żywiciela. We wszystkich przypadkach, komórka gregaryny zawiera tylko jedno jądro umieszczone w deutomericie. Cykl życiowy gregaryn przebiega z udziałem jednego żywiciela, jednak u każdego rzędu jego szczegółowy przebieg jest inny, dotyczy to zwłaszcza rozmnażania się pasożytów.

Gregaryny przejawiają pewną ruchliwość. Znane są następujące typy ich ruchu: metaboliczny, polegający na przewężaniu i przelewaniu zawartości komórki; robakowaty (lub skrętowy), polegający na uginaniu ciała, oraz typowe dla gregaryn — ślizganie się po podłożu. Ten ostatni sposób ruchu bardzo długo był wyjaś-

niany siłą odrzutową wydzielanego śluzu. Badania w mikroskopie elektronowym i skaningowym wykazały jednak, że jest on powodowany ruchami żeberek, które znajdują się na powierzchni pellikuli, zaś wydzielany śluz jedynie ułatwia ślizganie się po podłożu. Gregaryny są pospolitymi pasożytami bezkręgowców, zwłaszcza owadów i odgrywają dużą rolę w regulacji ich liczebności.

Gregaryny dzielą się na rzędy: Archigregarinida, Eugregarinida i Neogregarinida.

Rząd **Archigregarinida** obejmuje niewielką grupę gregaryn pasożytujących u pierścienic (*Annelida*), sikwiaków (*Sipunculoidea*), żołądźców (*Helminthomorpha*) i żachw (*Ascidacea*). Ich trofozoity są wydłużone, robakowate i pozbawione sept, a na ich powierzchni widoczne jest podłużne prążkowanie. W ich cyklach rozwojowych rozród schizogoniczny zachodzi we wszystkich trzech okresach: troficznym, gametogenezie i sporogenezie. Na przykład u gatunku *Selenidioides hollandi* (Ryc. 11A) merogonia odbywa się w komórkach epitelialnych jelita tylnego wieloszczeta *Sabellaria alveolata*. Wewnątrz gametocysty powstaje po kilkadziesiąt gamet żeńskich — kulistych i męskich — wydłużonych z krótkimi wiciami; po kopulacji gamet tworzy się 12–24 oocyst, a w każdej z nich powstają 4 sporozoit i ciało resztkowe.

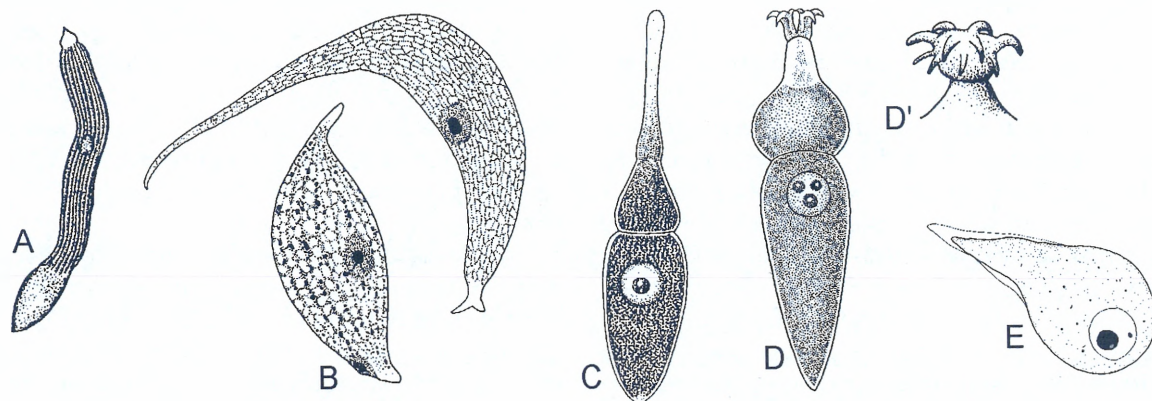
Rząd **Eugregarinida** obejmuje większość znanych gregaryn, pasożytujących zazwyczaj u pierścienic (*Annelida*) i stawonogów (*Arthropoda*), głównie w przewodzie pokarmowym. Zaliczane są tu gregaryny o budowie ciała od *monocystidea* do *tricystidea*, o różnym kształcie od robakowatego do prawie kulistego i o różnym sposobie poruszania się. Ich rozwój uległ uproszczeniu — brak jest merogonii w wegetatywnej części cyklu. Sporozoit, po wydostaniu się ze spory, przenika do komórki nabłonkowej jelita żywiciela, gdzie odbywa początkowy wzrost. Następnie pasożyty wydostają się do światła jelita, tam dalej rosną, osiągając niekiedy znaczne wymiary. Na przykład *Porospora gigantea*, pasożytująca w jelicie homarów osiąga 10 mm długości. Wyrośnięte trofozoity przekształcają się w żeńskie i męskie gamonty, które łączą się tworząc tzw. syzygia. Syzygia wytwarzają otoczkę, wewnątrz której jądra obu gametocytów wielokrotnie się dzielą, tworząc liczne gamety żeńskie — kuliste i męskie — wydłużone i wiciowe, które łączą się nie opuszczając gametocysty. Każda zygota otacza się własną otoczką, tworząc spórę odporną na czynniki zewnętrzne. Wewnątrz spory drogą kolejnych podziałów tworzą się sporozoit.

Do tej grupy należą między innymi gatunki: *Monocystis agilis* (Ryc. 11B) — duża gregary-



na, o długości do 500  $\mu\text{m}$ , bez sept, pasożytująca w pęcherzykach nasiennych dżdżownic. *Gregarina blattarum* — pospolity pasożyt karaczanów, którego wielkie gamonty o długości do 500 i szerokości do 200  $\mu\text{m}$ , z dobrze widoczną septą, występują w jelicie m.in. *Blatta orientalis*. *G. polymorpha* pasożytujący w jelicie chrząszcza mącznika (*Tenebrio molitor*) i *G. longirostris* (Ryc. 11C) występujący w jelicie chrząszcza *Thanasimus formicarius*, a także zaopatrzona w

jednak u poszczególnych grup (nawet rodzajów) w jego przebiegu występują różnice, zwłaszcza, że uczestniczy w nim 1 lub 2 żywicieli. Podstawowym sposobem rozrodu kokcydii jest schizogonia, jednak tu dodatkowo występują jej odmiany: endodyogenia i endopolygenia. Kokcydie mogą pasożytować w różnych komórkach ciała żywicieli, najliczniejsze są jednak gatunki występujące w komórkach nabłonka jelita. Wśród kokcydii jest wiele gatunków o dużym



Ryc. 11. Apicomplexa, Gregarina.

A — *Selenidioides hollandei* (wg Schrevela); B — *Monocystis agilis*, dwa osobniki, w różnym stopniu skurczone (wg Hesse); C — *Gregarina longirostris*; D — *Ancylospora pileata*, cały osobnik, D' — epimerit powiększony (C i D wg Légera); E — *Caulleryella pipientis* (wg Buschkiela).

epimerit *Ancylospora pileata* (Ryc. 11D, D'), pasożytująca w larwach chrząszczy z rodzaju *Omophlus*.

Rząd **Neogregarinida** — obejmuje gregaryny, u których wtórnie, w troficznej części cyklu rozwojowego, występuje merogonia. Prowadzi to do wielkiego wzrostu liczby pasożytów, które jednak nie osiągają dużych wymiarów. Po uzyskaniu odpowiedniej intensywności zarażenia rozpoczyna się gametogeneza, a następnie sporogeneza. Pasożytyują u owadów wewnątrz komórek cewek Malpighiego, jelita, hemocelu i tkanki tłuszczowej, powodując niekiedy duże uszkodzenia ciała swych żywicieli. Na przykład *Lipocystis polyspora* pasożytuje w tkance tłuszczowej wojsilki (*Panorpa communis*), *Caulleryella pipientis* (Ryc. 11E) — w jelicie larw komara *Culex pipiens*, a *Ophryocystis mesnili* — w komórkach cewek Malpighiego larw mącznika (*Tenebrio molitor*).

**Gromada Coccidea** (kokcydia, ziarniaki) obejmuje obszerną grupę sporowców, będących typowymi pasożytami wewnątrzkomórkowymi, o małych wymiarach, bez wyspecjalizowanych narządów ruchu, natomiast z dobrze rozwiniętym kompleksem apikalnym, który pozwala na łatwe wnikanie do komórek żywiciela. Cykl życiowy podobny jak u pozostałych sporowców,

medycznym i weterynaryjnym znaczeniu. Gromada dzieli się na 3 rzędy: Coelotrophiida, Adeleida i Eimeriida.

Rząd **Coelotrophiida**. Skupia nieliczne gatunki (kilka rodzajów), u których brak schizogonii w wegetatywnej części cyklu. U większości gatunków pasożytnictwo przebiega pozakomórkowo. Należą tu pasożyty morskich pierścienic, głównie wieloszczetów. Na przykład *Eleutheroschizon duboscqui* jest przyczepiony do nabłonka jelita wieloszczeta *Scoloplos armiger*, a *Grellia dinophili* występuje w jamie ciała pierścienicy *Dinophilus gyrociliatus*.

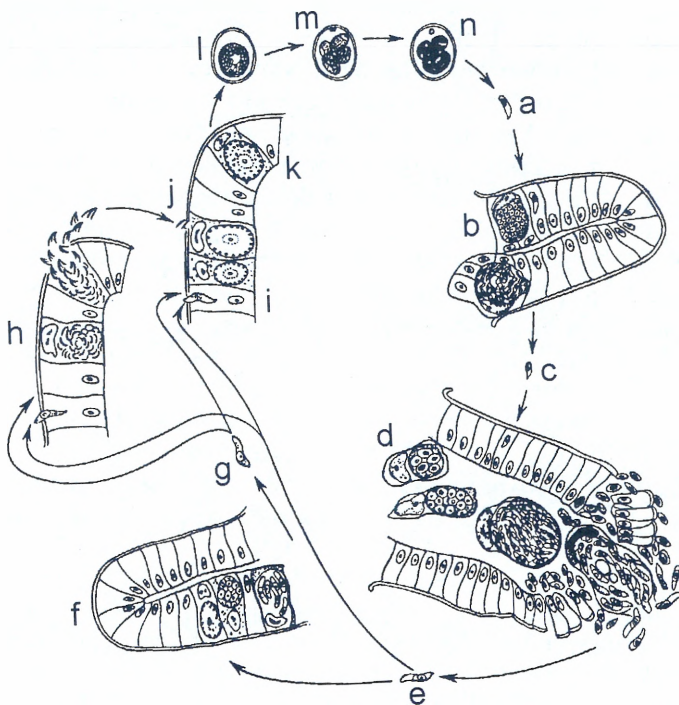
Rząd **Adeleida**. Cechą charakterystyczną cyklu życiowego tych pasożytów jest tworzenie się syzygium przez połączenie makrogamety i mikrogamonta. Pozostający w tym zespole mikrogamont produkuje 1–4 mikrogamety, po czym następuje połączenie się gamet. W procesie sporogenezy powstają oocysty, zawierające liczne spory z właściwą dla każdego gatunku liczbą sporozoitów. Adeleida obejmuje około 10 rodzajów; pasożytyją one głównie u bezkręgowców: u pijawek — rodzaj *Orcheobius*, mięczaków — *Klossia helicina*, pareczników (*Chilopoda*) — rodzaj *Adelea*, owadów — przedstawiciele rodzajów *Adelina* i *Legerella* oraz u kręgowców — *Klossiella muris* i *K. cobayae*. Niektóre gatunki



mają dwóch żywicieli: kręgowca, u którego zachodzi wegetatywna część cyklu i część gametogenezy, oraz bezkręgowca, u którego odbywa się dojrzewanie gamet, zapłodnienie i sporogeneza, zakończona wytworzeniem oocysty, zawierającej spory ze sporozoitami. W rodzaju *Hepatozoon* żywicielami są kręgowce (ssaki i gady) oraz ssące krew kleszcze i owady, zaś w rodzaju *Haemogregarina* — gady oraz owady i pijawki.

Rząd **Eimeriida**. Zalicza się tu większość znanych gatunków kokcydii. Są to pasożyty wewnątrzkomórkowe, stosunkowo mało zróżnicowane morfologicznie. Ich merozoity mają niewielkie wymiary, dobrze wykształcony kompleks apikalny, zazwyczaj robakowatą postać; różnią się między sobą głównie wydłużeniem ciała. Ich budowa wewnętrzna, na poziomie ultrastrukturalnym, jest w zasadzie jednakowa, różni się jedynie szczegółami. Duże różnice występują natomiast w przebiegu cykli rozwojowych, które są charakterystyczne nawet dla poszczególnych rodzajów. Wspólną cechą Eimeriida jest występowanie schizogonii w wegetatywnej (troficznej) części cyklu życiowego. Mikrogamety i makrogamety rozwijają się niezależnie od siebie. Zygota nie jest ruchliwa. Sporozoity są zazwyczaj chronione przez oocystę odporną na czynniki środowiska, zwłaszcza w cyklach, które przebiegają z udziałem tylko jednego żywiciela. Jednak u wielu grup występuje zmiana żywicieli. Liczne gatunki Eimeriida, szczególnie z rodzajów: *Eimeria*, *Isospora*, *Toxoplasma* i *Sarcocystis*, wywołują groźne choroby ludzi i zwierząt.

*Eimeria* obejmuje ok. 1000 gatunków, pasyżujących u wielu kręgowców i niektórych bezkręgowców. Rozwój przebiega z udziałem jednego żywiciela, a występowanie oocyst w środowisku zewnętrznym jest obligatoryjne. Cykl życiowy *Eimeria* jest przedstawiony na Ryc. 12. Oocysty dostają się do organizmu wraz z pokarmem. W przewodzie pokarmowym ich otoczki ulegają strawieniu, a sporozoity przenikają do ścianek nabłonka jelita (Ryc. 12a), gdzie przekształcają się w kuliste schizonty, które intensywnie rosną, a następnie dzielą się schizogonicznie (Ryc. 12b). Merozoity atakują następne komórki (Ryc. 12c, e, g); może istnieć kilka (najczęściej trzy) generacji schizontów; prowadzi to do dużego wzrostu liczby pasożytów, co może powodować uszkodzenie nabłonka jelita (Ryc. 12d, f). Po osiągnięciu określonego zagęszczenia, wnikające do nabłonka jelita merozoity rozwijają się w gamonty. Gamonty żeńskie przekształcają się w makrogamety (Ryc. 12i), zaś gamonty męskie produkują liczne mikrogamety, zaopatrzone w dwie lub trzy wici (Ryc. 12h). Zapłodnienie makrogamet odbywa się w komórkach żywiciela (Ryc. 12j, k), po czym zygoty wypadają do światła jelita, gdzie wytwarzają maszyną otoczkę, przekształcając się w oocysty, które zostają usunięte z organizmu żywiciela wraz z zawartością jelita. Tworzenie się sporocyst i sporozoitów odbywa się w środowisku zewnętrznym w ciągu 24–48 godz. (Ryc. 12l–n). U rodzaju *Eimeria* oocysta zawiera 4 sporocysty, z 2 sporozoitami w każdej. Dojrzałe oocysty są bardzo odporne na wiele czynników i przez długi czas zachowują zdolność do inwa-



Ryc. 12. Apicomplexa Coccidea. Cykl rozwojowy *Eimeria tenella*.

a — sporozoit, wnikający do nabłonka jelita kurcząt, b — schizogonia I generacji, c — merozoit I generacji, d — schizogonia II generacji, kolejne stadia, e — merozoit II generacji, f — schizogonia III generacji, g — merozoit III generacji, h — rozwój mikrogametocyta i tworzenie się mikrogamet, i — rozwój makrogametocyta i tworzenie się makrogamet, j — kopulacja gamet, k — zygota, l — oocysta wydalana z organizmu kurcząt, m — sporulacja oocysty, n — oocysta z 4 sporocystami, zawierającymi po 2 sporozoity, gotowa do zakażenia nowego osobnika żywiciela (wg Levine'a).



zji. Oocysty poszczególnych gatunków różnią się między sobą wymiarami i szczegółami budowy zewnętrznych powłok. Poszczególne gatunki *Eimeria* charakteryzują się dość wysoką specyficznością w stosunku do żywiciela, a nawet do określonej części jelita, w której prawie wyłącznie występują.

Do *Eimeria* zalicza się wiele ważnych z gospodarczego punktu widzenia pasożytów, które ze względu na łatwość szerzenia się mogą powodować groźne epizooty u niektórych zwierząt gospodarskich. Na przykład: *E. carpellii* — pasożytuje w nabłonku jelita karasi i karpia, wywołując niekiedy poważne epizooty; *E. brunetti* — występuje w tylnej części jelita cienkiego kur; *E. tenella* (Ryc. 12) — pasożytuje w ślepych wyrostkach jelita kur i jest szczególnie patogeniczna dla kurcząt. Wymienione kokcydie oraz *E. necatrix* mogą powodować wielkie straty w hodowlach. *E. meleagridis* — jest patogenicznym pasożytem ślepych wyrostków jelita indyków; *E. stiedae* — wysoce patogeniczny pasożyt królików, wraz z *E. perforans*, *E. magna* i innymi gatunkami może powodować duże straty w hodowli tych zwierząt; *E. falciformis* jest pospolitym pasożytem myszy; *E. deblickei* — pasożytuje u świń; *E. bovis* i *E. zuernii* — pasożyty bydła, szeroko rozpowszechnione w wielu krajach, mogą wywoływać poważne procesy chorobowe. Obecnie większość tych chorób jest opanowana przez profilaktyczne podawanie w karmie leków — kokcydiostatyków.

*Cyclospora* jest bliski pod względem molekularnym rodzajowi *Eimeria*, choć różni się od niego budową oocyst, które zawierają dwie sporocysty, z dwoma sporozoitami. Należą do niego gatunki występujące u bezkręgowców, np. *C. glomericola*, pasożyt skulic (Diplopoda) i kręgowców, np. *C. talpae*, pasożytująca w wątrobie i *C. caryolitica* — w jądrach enterocytów kreta. W latach 80. w wielu rejonach świata, stwierdzono u ludzi, u których występowały biegunki, oocysty podobne do *Cyclospora*. W połowie lat 90. opisano w Peru nowy gatunek — *C. cayetanensis*, występujący u ludzi w nabłonku jelita cienkiego. Źródłem zarażenia cyklisporami ludzi jest woda, zanieczyszczona oocystami.

*Cryptosporidium* obejmuje kilka gatunków, z których *C. parvum* występuje u człowieka, inne pasożytują u ssaków, ptaków, płazów i ryb. *C. parvum* ma cykl życiowy podobny do cyklu *Eimeria*. Najważniejsze różnice to pasożyto-

nie w komórkach nabłonka jelita tuż pod błoną komórkową oraz bardzo małe wymiary oocyst (4–6 m), zawierających po 4 sporozoity. Pasożyty wywołują u ludzi o normalnej odporności, niewielkie biegunki, które dość szybko zanikają. Niestety po ustaniu objawów choroby trofozoity *C. parvum* pozostają w nabłonku jelita. W przypadku obniżenia odporności żywiciela, pasożyty ponownie szybko się dzielą i niszcząc duże połączenia nabłonka jelita, wywołują ostre biegunki i mogą prowadzić do śmierci. Z tego powodu *C. parvum* jest uważany za przyczynę jednej z infekcji oportunistycznych<sup>6</sup>. *C. parvum* jest szczególnie niebezpieczny, gdyż może szerzyć z pomocą wody pitnej, zanieczyszczonej oocystami, przedostającymi się ze ścieków. Pasożyt ten produkuje ogromną liczbę oocyst, które są bardzo trwałe (wytrzymują chemiczną obróbkę wody) i tak małe, że przechodzą przez filtry piaskowe. W latach 1984–96 około 0,5 miliona osób ucierpiało od kryptosporidiozy w USA, Wielkiej Brytanii i Japonii, a do 500 milionów osób jest zarażonych tym pasożytem w krajach Azji, Afryki i Ameryki Łacińskiej.

*Isospora* grupuje pasożyty kręgowców. Zalicza się tu gatunki tworzące oocysty, zawierające po 2 sporocysty z 4 sporozoitami w każdej. Otoczka oocyst jest bardzo delikatna, ulega rozerwaniu i sporocysty zazwyczaj występują samodzielnie. Ten typ oocyst jest nazywany oocystami typu *Isospora*. Przebieg cyklu rozwojowego *Isospora* jest w zasadzie zbliżony do rozwoju *Eimeria*. Różnica polega na tym, że w wegetatywnej części cyklu, obok schizogonii, często występuje endopolygenia, zaś w cyklu życiowym może pojawiać się żywiciel pośredni (kręgowiec), u którego *Isospora* występuje pozajelitowo w cystach, zawierających pojedyncze pasożyty. Uzyskane dane (głównie eksperymentalne) wskazują, że w żywicielu pośrednim może następować rozmnażanie się pasożytów, ale ma ono ograniczony charakter, podobnie jak trwanie samej inwazji. Zjawisko żywicielstwa pośredniego zostało stwierdzone dopiero u kilku gatunków. Do rodzaju *Isospora* należą: *I. lieberkuehni* — pasożyt żaby zielonej, *I. felis* — pasożyt kota i *I. rivolta* — pasożyt psa i kota; u obu ostatnich gatunków żywicielami pośrednimi mogą być myszy, szczury i chomiki. *I. belli* jest niepatogenicznym pasożytem człowieka.

*Toxoplasma* (toksoplazma). Należy tu tylko jeden gatunek — *T. gondii* o dużym znaczeniu

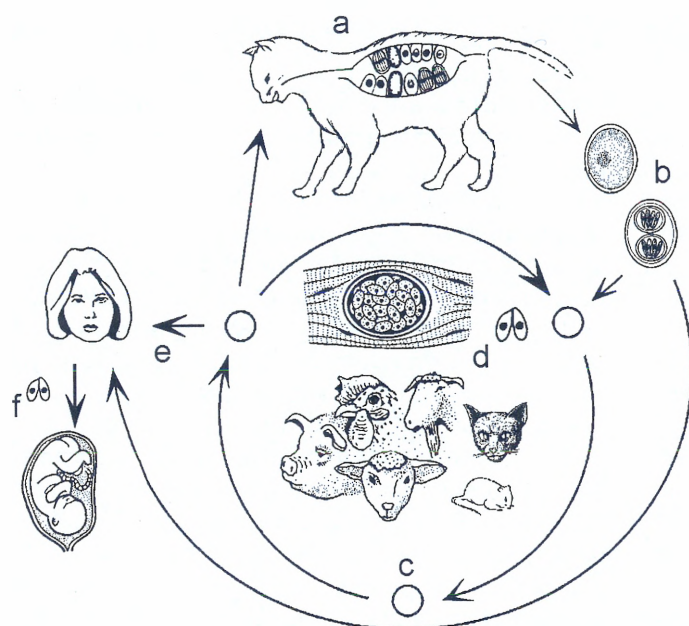
<sup>6</sup>Inwazje oportunistyczne. Choroby wywoływane m. in. przez pasożyty, które zazwyczaj występują w organizmie w ilościach śladowych, nie powodując odczuwalnych objawów; najczęściej człowiek jest nieświadomy takiego zarażenia. Jednak wystarczy obniżenie odporności: z przyczyn fizjologicznych, nabyte — AIDS lub wywołane lekami supresyjnymi, aby pasożyty się uaktywniły. Taka inwazja może szybko przejść w formę ostrą i zakończyć się śmiercią. Do pasożytów oportunistycznych zalicza się grupę kilkunastu pierwotniaków oraz bakterie, grzyby i nicienie.



dla zdrowia człowieka i bardzo szczególnym cyklu życiowym. Zasadniczo uczestniczy w nim dwu żywicieli: żywiciel ostateczny — kot oraz liczne gatunki żywicieli pośrednich, w tym człowiek; jednak cykl może się zamknąć wyłącznie w organizmie kota lub pasożyt może długo krążyć wśród żywicieli pośrednich (Ryc. 13).

U żywiciela ostatecznego — kota, obligatoryjnie odbywa się jelitowa część cyklu (Ryc. 13a), na którą składa się wegetatywne rozmnażanie się

nazwane tachyzoitami (od gr. tachos — szybki) lub endozoitami; powodują one rozpad komórek żywiciela, szybko rozprzestrzeniają się w organizmie, a nawet przenikają do płodu. Tachyzoity wywołują ostrą formę toksoplazmozy. Występują m. in. w fibroblastach, komórkach układu siateczkowo-śródbłonkowego, w komórkach parenchymy wątroby, pneumocytach, komórkach mięśnia sercowego, w neuronach; były także notowane w erytrocytach ptaków.



Ryc. 13. Apicomplexa. Coccidea. Cykl rozwojowy *Toxoplasma gondii*.

a — jelitowa część cyklu: rozmnażanie się pasożytów w nabłonku jelita kota, gametogeneza, kopulacja gamet i tworzenie się oocyst, b — dojrzewanie oocyst w środowisku zewnętrznym, c — krążenie toksoplazm u żywicieli pośrednich, d — bradyzoity i tachyzoity, e — zakażenie człowieka, f — zakażenie płodu. Istnieje także możliwość zarażenia kota oocystami bez udziału żywicieli pośrednich (wg Kazubskiego).

komórek pasożyta, gametogeneza, kopulacja gamet i tworzenie oocyst. Sam rozród komórek toksoplazmy w jelicie kota odbywa się w sposób bardzo różnorodny, drogą endodyogenii, endopolygenii oraz typowej schizogonii. Inwazja rozpoczyna się od komórek nabłonka jelita czczego, następnie obejmuje jelito kręte i okrężnicę. Gametocyty występują w jelicie cienkim, głównie w jego tylnej części. Mikrogametocyty produkują średnio 12 mikrogamet. Zapłodnienie makrogamet i tworzenie się oocyst odbywa się tak, jak u innych kokcydii. Oocysty są usuwane na zewnątrz, tam odbywa się tworzenie sporocyst i sporozoitów (Ryc. 13b). Oocysty *T. gondii* są typu *Isospora*; zawierają po 2 sporocysty z 4 sporozoitami w każdej, jednak otoczka ulega rozerwaniu i sporocysty z zasady występują samodzielnie.

Dojrzałe sporocysty dostają się w czasie pobierania pokarmu do żywiciela pośredniego, u którego odbywa się pozajelitowa, tkankowa część cyklu (Ryc. 13c, d). Sporozoity przenikają przez jelito do tkanek żywiciela, stając się trofozoitami; mają bardzo małe wymiary, osiągają długość 4–8 μm. Takie trofozoity, które odżywiają się intensywnie i dzielą endodyogenicznie, są

Po pewnym czasie część pasożytów zaczyna się rozmnażać wolniej i traci możliwość szybkiego przenikania do innych komórek żywiciela. Takie toksoplazmy tworzą cysty, otoczone ścianką komórki żywiciela; mogą one zawierać wielką liczbę pasożytów zwanych bradyzoitami (od gr. bradys — powolny) i pozostają w organizmie bardzo długo, nawet do kilku lat. Cysty zawierające bradyzoity są znajdowane głównie w mózgu, sercu i mięśniach szkieletowych; czasem występują także w innych tkankach. Notujemy wówczas przewlekłą formę toksoplazmozy.

Żywicielami pośrednimi *T. gondii* są liczne gatunki ssaków, należące głównie do gryzoni, zajęczaków, owadożernych, drapieżnych, torbaczy i naczelnych, włączając w to człowieka. Toksoplazmy są także notowane u ptaków, m. in. kurcząt, gołębi i kanarków. Eksperymentalnie zarażono niektóre gatunki gadów, m. in. jaszczurki, żółwe, kameleony i inne. W przypadku zarażenia kota, w jego organizmie rozwijają się zarówno stadia jelitowe, jak i pozajelitowe; jest więc on jednocześnie żywicielem ostatecznym i pośrednim. Zarażenie żywicieli pośrednich między sobą oraz zarażenie żywiciela ostatecznego — kota, odbywa się przez zjedzenie



fragmentu tkanek, zawierającego trofozoity (tachyzoity) lub cysty z bradyzoitami, lub drogą bezpośrednich kontaktów, gdyż trofozoity znajdują się także w wydzielinach i wydalinach zwierząt (w ślinie, mleku, wydzielinie pochwy, nasieniu, w moczu i w kale). Istnieje także możliwość przekazywania toksoplazm organizmom potomnym w czasie formowania się płodu, gdyż toksoplazmy wytwarzają ogniska w macicy i łożysku.

U ludzi *T. gondii* wywołuje groźną chorobę — toksoplazmozę nabytą lub wrodzoną (Ryc. 13e, f). Toksoplazmoza nabyta jest typową antropozoonozą (tj. chorobą odzwierzęcą). W swej postaci ogólnej przejawia się gorączką, bólami głowy, objawami zapalenia płuc i mięśnia sercowego, powiększeniem węzłów chłonnych i wielu narządów wewnętrznych, wysypką, niekiedy objawami zapalenia mózgu. Postać podostra, występująca najczęściej u dzieci, manifestuje się głównie jako zapalenie ośrodkowego układu nerwowego. Zmiany te mogą prowadzić do śmierci; nawet w przypadku wyleczenia pozostawiają trwałe ślady. Toksoplazmoza wrodzona przejawia się już w pierwszych miesiącach życia i przebieg jej może być ciężki, często prowadzi do śmierci. W wielu przypadkach przejawia się ona wodogłowie, zapaleniem gałki ocznej oraz ogniskową martwicą krwotoczną mózgu. Nawet w przypadku wyleczenia, takie dzieci charakteryzują się postępującym niedorozwojem umysłowym i fizycznym. Zarażenie wewnątrzmaciczne prowadzi często do poronień albo do narodzenia martwego płodu.

*Sarcocystis* (sarcocystis). Należą tu gatunki, u których występują sporocysty typu *Isospora*, a w cyklu rozwojowym uczestniczy 2 żywicieli — ostateczny i pośredni. U żywicieli ostatecznych, którymi mogą być ludzie lub zwierzęta odżywiające się mięsem innych kręgowców, odbywa się gametogeneza, tworzenie oocyst oraz formowanie sporocyst, zawierających po cztery sporozoity. Otoczką oocysty jest bardzo delikatna, często ulega rozerwaniu i do środowiska zewnętrznego wydalone są sporocysty. Zarażenie żywicieli pośrednich, którymi mogą być też różne zwierzęta kręgowce, odbywa się z pobieraniem pokarmu. Sporozoity przenikają do tkanek i przekształcają się w trofozoity, które rozmnażają się schizogonicznie. Prowadzi to do ogólnego zarażenia organizmu. Po pewnym czasie rozpoczyna się tworzenie cyst. W ciągu kilku następnych miesięcy cysty rosną, stają się grubościenne i uzyskują charakterystyczną strukturę. Wewnątrz cysty pojawiają się przegrody dzielące ją na szereg komór wypełnionych merozoitami. Gatunki różnią się wymiarami cyst i ultrastrukturą ich ścianek. Cysty mogą przez

długi czas utrzymywać się w organizmie żywiciela pośredniego. Zarażenie żywiciela ostatecznego następuje przez zjedzenie mięsa zawierającego takie cysty. W jelicie żywiciela ostatecznego merozoity uwalniają się, przenikają do nabłonka jelita i przekształcają się w gametocyty (w jelicie żywiciela ostatecznego brak wegetatywnego rozmnażania się pasożytów). Dalszy rozwój, tworzenie gamet oraz formowanie oocyst i sporulacja odbywają się w sposób typowy.

Rodzaj *Sarcocystis* ma bardzo ciekawą historię. Początkowo była to jednostka znacznie wyższej rangi (gromada lub rząd), do której zaliczano pasożyty mające postać cyst, występujących w tkance mięśniowej zwierząt. Cysty te były wypełnione małymi, robakowatymi merozoitami. Dopiero badania z użyciem mikroskopu elektronowego oraz eksperymenty z zarażeniem wykazały prawdziwą naturę tych pasożytów. Pełny cykl życiowy *Sarcocystis* został poznany dopiero w latach 70. i obecnie rodzaj jest poddawany rewizji systematycznej. W związku z tym w jego składzie znajdują się gatunki od dawna zaliczone do tej jednostki taksonomicznej, ale znane jedynie z cyst np.: *S. mischeriana*, mający duże, kilkumilimetrowej długości cysty występujące w mięśniach świni oraz *S. lindemanni* notowany u człowieka, a także gatunki, których cykl rozwojowy został poznany i który przebiega zgodnie z przedstawionymi tu zasadami. Dla tych ostatnich wprowadzono nowe nazwy. Na przykład *S. ovis*, której sporulujące oocysty występują u psa notowane były uprzednio jako duża forma *Isospora bigemina*, zaś mikroskopijne cysty występujące u owiec traktowane były uprzednio jako *S. tenella* oraz *S. bovis*, której sporulujące oocysty notowano uprzednio u ludzi i niektórych naczelników, jako słabo patogeniczny gatunek *I. hominis*, zaś cysty opisywano u bydła jako *S. fusiformis*.

**Gromada Haematozoa** obejmuje zróżnicowaną grupę sporowców pasożytujących w elementach komórkowych krwi (erytrocytach, leukocytach) oraz komórkach układu siateczkowo-śródbłonkowego naczyń krwionośnych. Od pozostałych sporowców różnią się uproszczonym kompleksem apikalnym i obecnością w cyklu życiowym ruchliwej zygoty — ookinety. W cyklach życiowych Haematozoa uczestniczy dwu żywicieli: kręgowiec, u którego odbywa się wegetatywna część cyklu i gametogeneza oraz bezkręgowiec, u którego gamety dojrzewają, odbywa się ich kopulacja oraz proces sporogenezy. Żadne stadium rozwojowe w tych cyklach nie występuje w środowisku zewnętrznym, a sporozoity tworzą się w gruczołach ślinowych przenosicieli i są wstrzykiwane kręgowcom w czasie



ssania krwi. Gromadę Haematozoa dzieli się na 2 rzędy: Haemosporidia i Piroplasmida.

Rząd **Haemosporidia** (krwinkowce) obejmuje stosunkowo obszerną grupę sporowców, które podczas wegetatywnej części cyklu życiowego pasożytują w komórkach krwi, układu siateczkowo-śródbłonkowego oraz w komórkach mięsnych niektórych narządów wewnętrznych. Gametocyty z zasady występują w komórkach krwi obwodowej, co zapewnia dalszy rozwój pasożytów, który odbywa się w organizmie owadów odżywiających się krwią. U owadów zachodzi dojrzewanie i kopulacja gamet, tworzenie się ruchliwej ookinety oraz sporogeneza. Sporozoity krwinkowców nie są okryte otoczką.

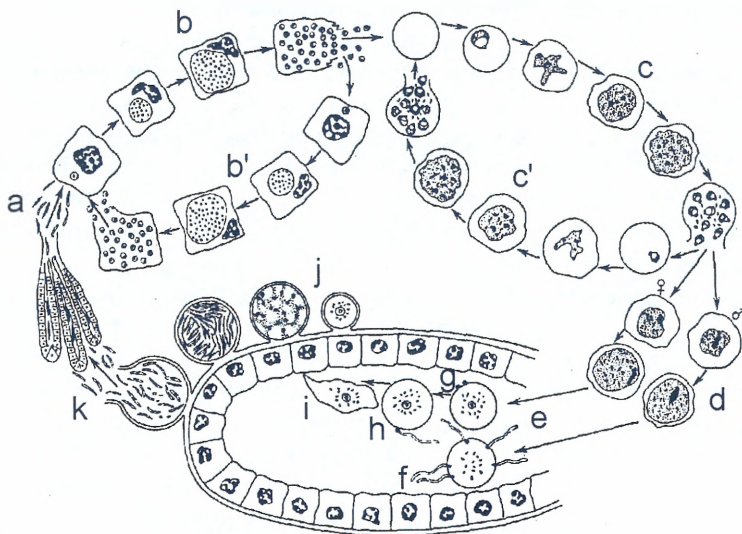
Do rzędu Haemosporidia zaliczana jest tylko jedna rodzina Plasmodiidae.

Rodzaj *Plasmodium* (zarodźce) obejmuje typowe pasożyty czerwonych ciałek krwi, występujące u gadów, ptaków i ssaków, w tym także u człowieka. Występują u nich dwa cykle rozrodu. Jeden odbywa się w narządach wewnętrznych: w komórkach wątroby ssaków, w komórkach układu siateczkowo-śródbłonkowego ptaków oraz w komórkach układu krwiotwórczego i układu siateczkowo-śródbłonkowego gadów; pasożyty wtedy nie produkują pigmentu. Drugi cykl rozrodu pasożytów odbywa się w czerwonych ciałkach krwi; wówczas w wyniku rozkładu hemoglobiny następuje produkcja pigmentu. Merozoity *Plasmodium* różnią się od merozoitów innych sporowców szczegółami budowy kompleksu apikalnego, a przede wszystkim obecnością tylko dwu roptrii. Gametocyty zarodźców rozwijają się tylko w dojrzałych erytrocytach, a żywicielami, w których odbywa się proces płciowy pasożytów, są różne gatunki komarów. Rodzaj *Plasmodium* liczy blisko 200

gatunków, zgrupowanych w kilka podrodzajów, różniących się szczegółami cykli rozwojowych; należą tu najważniejsze pasożyty człowieka.

*Plasmodium* (*Plasmodium*) *vivax*, *P. (P.) malariae*, *P. (P.) ovale* i *P. (Laverania) falciparum* — zarodźce malarii. U człowieka występują wymienione 4 gatunki zarodźców, które wywołują zimnicę, malarię (staro-włoskie — *mala aria* — złe powietrze), groźną chorobę, która od zarania dziejów dziesiątkuje ludzkość w niektórych rejonach świata, i która odcisnęła swe piętno zarówno na historii, jak i rozwoju cywilizacji i kulturze. Cykl rozwojowy zarodźców malarii, występujących u człowieka przedstawia Ryc. 14. Sporozoity przedostają się do organizmu człowieka w chwili ukłucia, wraz z wydzielaną gruczołami ślinowymi zarażonego komara (Ryc. 14a). Pasożyty początkowo przebywają w układzie krwionośnym, ale już przed upływem godziny wnikają do wątroby. Tu sporozoity stają się egzoerytrocytalnymi schizontami, które rosną, a następnie dzielą się schizogonicznie, tworząc bardzo liczne merozoity, tzw. kryptozoity, o wymiarach 1–2  $\mu\text{m}$  (Ryc. 14b, b'). Ich liczba u *P. falciparum* wynosi około 40 tys.; u tego gatunku występuje tylko jedno pokolenie kryptozoitów, wszystkie przedostają się do krwi, gdzie zarażają erytrocyty, a zarażenie wątroby wygasa. U *P. vivax* w podziale schizogonicznym tworzy się około 10 tys. merozoitów, które mogą przenikać zarówno do komórek wątroby, dając następne pokolenia kryptozoitów, jak i wnikać do ciałek krwi. W tym przypadku zarażenie wątroby może trwać długo, co powoduje nawroty malarii nawet po całkowitym ustąpieniu pasożytów z krwi obwodowej. Podobna sytuacja występuje u gatunków — *P. malariae* i *P. ovale*.

W krwi obwodowej merozoity wnikają do erytrocytów, stając się trofozoitami, które inten-



Ryc. 14. Apicomplexa. Haematozoa. Cykl rozwojowy *Plasmodium*.

a — sporozoity, b, b' — schizogonia egzoerytrocytalna (w komórkach wątroby), c, c' — schizogonia erytrocytalna (w krwinkach), d — rozwój mikro- i makrogametocytów, e — gametocyty wraz z krwią dostają się do żołądka komara, f — tworzenie się mikrogamet, g — dojrzewanie makrogamety, h — kopulacja gamet i tworzenie się zygoty, i — ookineta, j — oocysta i kolejne stadia sporogenezy, k — sporozoity opuszczają oocystę i przedostają się do gruczołów ślinowych komara (wg Garnham).



sywnie rosną, przyjmując początkowo postać pierścienia, a następnie postać schizonta, charakterystyczną dla danego gatunku (Ryc. 14c, c'). Po upływie określonego czasu schizonty dzielą się tworząc właściwą dla każdego gatunku liczbę merozoitów. Charakterystyczną cechą tej części cyklu jest to, że wszystkie pasożyty znajdują się w tej samej fazie rozwoju komórkowego i wszystkie podziały schizogoniczne odbywają się jednocześnie; dotyczy to także momentu atakowania nowych erytrocytów. Okresy między kolejnymi schizogoniami wynoszą trzy dni dla *P. vivax*, *P. falciparum* i *P. ovale* oraz cztery dni dla *P. malariae*. Rozpad erytrocytów, uwalnianie się pasożytów i produktów ich przemiany materii (pigmentu) powodują ostrą reakcję organizmu, tzw. ataki malarii, przejawiające się gorączką i jej nagłymi skokami, bólami głowy, nudnościami, niekiedy biegunkami i zaburzeniami czynności serca. Choroba może prowadzić do śmierci. Objawy choroby i jej skutki są różne w przypadku różnych gatunków. Za najbardziej niebezpieczny gatunek uchodzi *P. falciparum*, wywołujący malarię podzwrotnikową. Merozoity, powstające w trakcie schizogonii wewnątrzkrwinkowej, wnikają ponownie do erytrocytów, dając początek następnemu pokoleniu schizontów. Część z nich przekształca się w gametocyty (Ryc. 14d).

Gametocyty dostają się do żołądka komara wraz z krwią (Ryc. 14e) i szybko dojrzewają; z makrogametocyty powstaje jedna gameta żeńska, zaś z mikrogametocyty 6–8 mikrogamet (gamet męskich). Mikrogamety mają charakterystyczną postać wiciową (Ryc. 14f–h). W żołądku komara zachodzi kopulacja gamet i powstaje ookineta (Ryc. 14i). Ookineta przenika do ścianki żołądka, rośnie i po jego zewnętrznej stronie tworzy kulistą oocystę. Jądro oocysty dzieli się wielokrotnie, dając początek licznym sporoblastom, w których tworzą się liczne sporozoitów (Ryc. 14j, k). Każda oocysta produkuje 10 tys. lub więcej sporozoitów, które aktywnie przedostają się do gruczołów ślinowych, gdzie są gotowe do zarażenia następnych kręgowców. Rozwój pasożytów w organizmie komara trwa od 10 dni do 3 tygodni (niekiedy dłużej), zależnie od temperatury otoczenia i gatunku zarodźca. Przenosicielami malarii, występującej u ssaków, są najczęściej komary z rodzaju *Anopheles*. A oto bardziej szczegółowa charakterystyka gatunków, występujących u człowieka:

*Plasmodium (Plasmodium) vivax*. Schizonty o kształcie amebowatym, występują obficie we krwi obwodowej; tworzą 18–24 merozoitów. Zarodek ruchliwy jest szeroko rozpowszechniony w krajach tropikalnych i subtropikalnych, w Europie spotyka się go głównie w krajach śród-

ziemnomorskich. Wywołuje zimnicę trzydniową, tzw. trzeciaczkę o przewlekłym przebiegu.

*P. (P.) malariae*. Dojrzałe schizonty mają kształt pasma, tworzą 8–12 merozoitów. Zarodek pasmowy jest rozpowszechniony w krajach tropikalnych i subtropikalnych. W Afryce Zachodniej może występować także u szympan-sów. Wywołuje zimnicę czterodniową, tzw. czwartaczkę.

*P. (P.) ovale*. Schizonty są zazwyczaj okrągłe, zajmują do 3/4 krwinki i tworzą 8–10 merozoitów. Zarodek owalny występuje w tropikalnej Afryce, na Filipinach, Nowej Gwinei i Półwyspie Indochińskim. Wywołuje zimnicę przypominającą trzeciaczkę o nietypowym przebiegu.

*P. (Laverania) falciparum*. We krwi obwodowej występują prawie wyłącznie gamonty o kształcie bananowatym lub półksiężycowatym, silnie deformujące krwinki. Schizonty rzadko są tu notowane, występują zazwyczaj w zbrylonych erytrocytach w narządach wewnętrznych, tworzą 8–32 merozoitów. Zarodek sierpowy jest szeroko rozpowszechniony w tropikalnej Afryce, w pasie na południe od Sahary. Wywołuje malarię (zimnicę) podzwrotnikową o ciężkim przebiegu. Podwyższona temperatura ciała występuje co 24–48 godzin lub stale. Jest zaliczana do trzeciaczek.

Na malarię cierpi około 200 milionów ludzi, a wg danych WHO rocznie umiera około miliona dzieci zarażonych tą chorobą.

Oprócz zarodźców występujących u ludzi warto także wymienić inne gatunki:

*Plasmodium (P.) knowlesi*, który występuje u małp wąskonosych, głównie makaków i langurów, na Półwyspie Malajskim, w Indonezji oraz na Tajwanie; pojedyncze przypadki były notowane u ludzi, wywołując malarię typu codziennego.

*P. (P.) cynomolgi*, który występuje u azjatyckich małp wąskonosych — makaków i langurów, ale nie zaraża człowieka.

*P. (Vinckeia) berghei* — z małymi erytrocytalnymi schizontami i kulistymi gametocytami; którego naturalnymi żywicielami są leśne gryzonie z Nigerii, a przenosicielami komary z rodzaju *Anopheles*. Gatunek ten zaraża zwierzęta laboratoryjne: szczury, myszy, chomiki i jest przedmiotem licznych badań eksperymentalnych.

Do rodziny Plasmodiidae należą m. in. także: liczący około 150 gatunków rodzaj *Haemoproteus*, rozpowszechniony u ptaków i gadów oraz rodzaj *Leucocytozoon* liczący około 70 gatunków, występujący u ptaków.

Rząd **Piroplasmida** (piroplazmy). Zalicza się tu stosunkowo niewielką, ale niezwykle ważną grupę pasożytów, występujących w limfocy-



tach, erytrocytach i innych komórkowych elementach krwi kręgowców. Piroplazmy charakteryzują się ogólnie małymi wymiarami (do 10  $\mu\text{m}$ ). Ich merozoity są zbudowane w sposób typowy dla sporowców, mają jedynie mniejsze wymiary i uproszczenia w budowie kompleksu apikalnego, szczególnie konoidu i pierścienia apikalnego. Ze względu na wymiary i konieczność opierania się prawie wyłącznie na badaniach z użyciem mikroskopu elektronowego, wiele szczegółów budowy piroplazm i ich cyklu życiowego podlega wciąż weryfikacji. Cykl życiowy piroplazm jest w zasadzie taki sam jak u innych Hematozoa, a różnice wynikają ze specyfiki ich przenosicieli, którymi są kleszcze. Zarażenie kleszczy odbywa się w czasie ssania krwi zarażonych zwierząt. W nabłonku jelita kleszczy oraz ich gruczołach ślinowych pasożyty przekształcają się w gamety, które kopulują, tworząc ruchliwą zygotę, tak zwaną ookinetę. W procesie sporogenezy jest produkowana wielka liczba sporozoitów, którymi są zarażane zwierzęta kręgowe w czasie ssania krwi przez kleszcze. Do rzędu piroplazm zalicza się między innymi rodzaje: *Babesia* i *Theileria*, różniące się cyklami życiowymi.

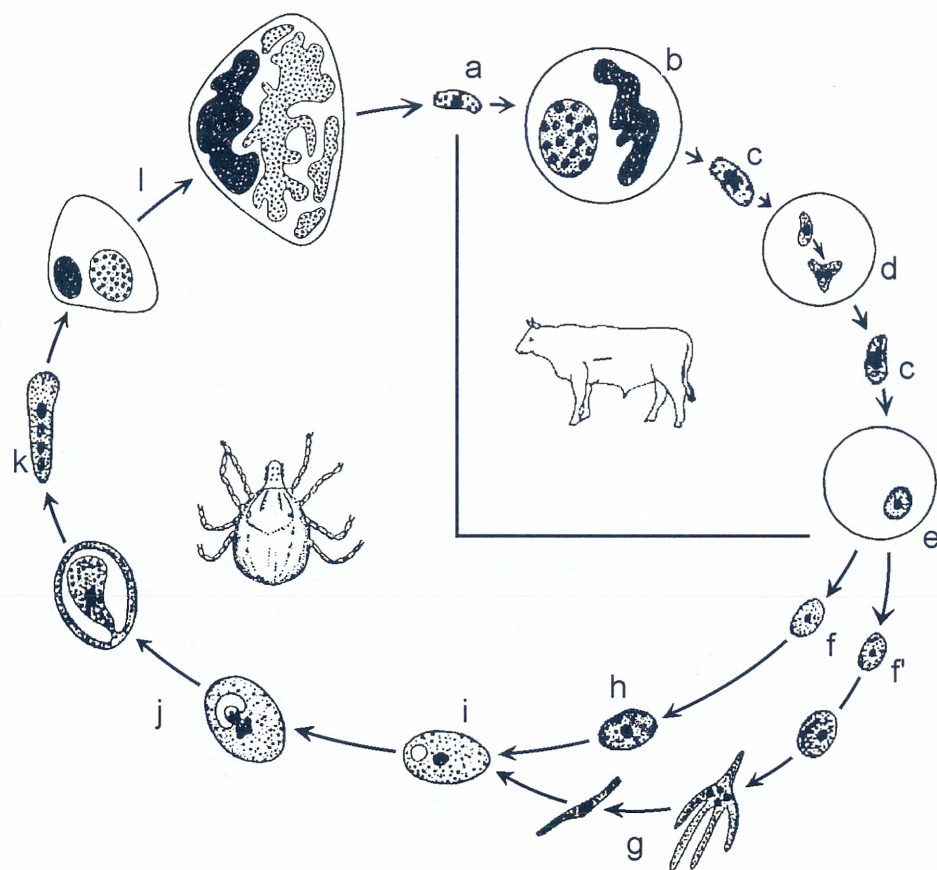
*Babesia* — zaliczone tu pasożyty występują u kręgowców (ssaków i ptaków) w erytrocytach, w których rozmnażają się przez podział na 2 osobniki, drogą pączkowania lub schizogonii. Powstają wówczas gruszkowate merozoity, które atakują następne erytrocyty żywiciela. Są gatunki o małych merozoitach (o długości 1,0–2,5  $\mu\text{m}$ ) — między innymi *B. bovis*, *B. divergens*, *B. ovis* i *B. felis* oraz o dużych merozoitach (o długości 2,5–5,0  $\mu\text{m}$ ) — *B. bigemina*, i *B. canis*. Część merozoitów przekształca się w owalne gamety. Przenosicielami babeszii są kleszcze z rodzajów: *Boophilus*, *Dermacentor*, *Rhipicephalus* lub *Ixodes*; w ich jelicie gamonty przekształcają się w gamety, które wnikają do nabłonka jelita. Tu odbywa się proces płciowy, który ma postać syngamii. Po podziale zygoty tworzy się ruchliwa ookineta. Dalsze, schizogoniczne rozmnażanie się babeszii ma miejsce w hemocytach, a także w komórkach cewek Malpighiego, mięśniach, w tkance subkutikularnej oraz w jajnikach kleszczy. Umiejscowienie się pasożytów w jajnikach powoduje zarażenie komórek pokolenia kleszczy. Ma to wielkie znaczenie dla szerzenia się piroplazm. Kleszcze piją krew tylko kilkakrotnie, w związku z kolejnymi linieniami, przy czym zmieniają żywiciela. Krew dużych zwierząt, między innymi bydła, piją tylko dorosłe okazy lub nimfy. W związku z tym, zarażony kleszcz często może zarazić kolejną sztukę bydła dopiero w następnym pokoleniu.

U kleszczy zarażonych transowaryjnie, pasożyty nadal rozmnażają się w komórkach jelita produkując merozoity podobne do tych, które tworzą się w organizmie macierzystym. Merozoity przenikają do gruczołów ślinowych, gdzie przekształcają się w schizonty, które produkują małe, okrągłe lub gruszkowate sporozoity, zarażające kręgowce.

Babeszie występują zarówno u zwierząt dzikich, jak i udomowionych. Ich rozpowszechnienie jest związane głównie z występowaniem kleszczy — przenosicieli, stąd ich częstsze występowanie na suchych obszarach strefy subtropikalnej i tropikalnej. Wśród bardziej znanych gatunków należy wymienić: *B. bigemina* — pasożyta bydła i niektórych dzikich przeżuwaczy, wywołującego ciężką chorobę bydła, znaną jako gorączka teksaska, szczególnie częstą na suchych obszarach strefy tropikalnej i subtropikalnej Ameryki; *B. bovis* — pasożyta bydła i niektórych jeleni, rozpowszechnionego w Europie i północnej Afryce; *B. divergens* — pasożyta bydła, który jest niekiedy notowany u ludzi; *B. equi* — (syn. *Nuttallia equi*) — pasożytującą w erytrocytach koni, tworzącą w nich grupy w kształcie krzyża, powoduje ona bardzo niebezpieczną chorobę koni, dającą objawy tzw. „krwawego moczu”, notowaną również w Polsce; *B. canis* — pasożytuje u psów i innych bliskich gatunków, a *B. felis* u kota domowego i innych dzikich kotów; oba te gatunki mogą wywoływać chorobę o ostrym przebiegu; *B. moshkovskii* — pasożytuje u kurcząt i indyków oraz u niektórych dzikich ptaków, jej występowanie w świecie i patogeniczność są słabo poznane.

*Theileria* — pasożyty występują nie tylko w erytrocytach, lecz także w limfocytach, histocytach i erytroblastach zwierząt kręgowych (Ryc. 15b, d), wywołując bardzo groźne choroby u hodowlanych i dzikich przeżuwaczy. Są przenoszone przez kleszcze *Rhipicephalus* i *Hyalomma*, do których dostają się wraz z krwią kręgowców (Ryc. 15e). W jelicie kleszcza gamonty (Ryc. 15f, f'), przekształcają się w makrogamety (Ryc. 15h) lub po podziale, w wydłużone, robakowate mikrogamety (Ryc. 15g). Zygota (Ryc. 15i) usadowiona w komórce nabłonka jelita kleszcza rośnie i przekształca się w ruchliwą kinetę (Ryc. 15j), która przenika do komórek gruczołów ślinowych (Ryc. 15k, l). Tu ponownie odbywa się wzrost pasożyta, który dzieli się schizogonicznie. Powstają wówczas liczne małe sporozoity służące do zarażania zwierząt kręgowych (Ryc. 15a). Teilerie przeżywają tylko jedno linienie kleszczy i ich postacie inwazyjne są gotowe już przy następnym ssaniu krwi. W przypadku zarażenia się teileriami larw kleszczy, zarażenie może być przeniesione na kręgowce przez nim-





Ryc. 15. Apicomplexa, Haematozoa. Cykl rozwojowy *Theileria*.

a — sporozoit, b — schizont w limfocycie, c — uwolniony merozoit, d — podziały pasożyta w erytrocytach, e — owalne postacie pasożyta w erytrocytach, gamonty, f, f' — gamonty w jelicie kleszcza, g — tworzenie się mikrogamet, h — dojrzwienie makrogamety, i — łączenie się gamet i tworzenie zygoty, j — tworzenie się kinety, k — kineta przenikająca do gruczołów ślinowych kleszcza, l — tworzenie się sporozoitów w gruczołach ślinowych kleszcza (wg Mehlhorna i współaut., ze zmianami).

fy, a w przypadku zarażenia się nimf — przez postacie dorosłe. U *Theileria* nie występuje zarażenie transowaryjne.

Pasożyty wszczepione przez kleszcze do organizmu kręgowca umiejscawiają się początkowo w węzłach limfatycznych, gdzie atakują przede wszystkim limfocyty i limfoblasty, w których się intensywnie rozmnażają (Ryc. 15b). Powoduje to powiększanie się komórek żywicielskich, w których są widoczne tzw. makroschizonty (ze względu na barwienie się giemzą, zwane także błękitnymi ciałkami Kocha), zawierające średnio 8 jąder. Liczba komórek zawierających makroschizonty może sięgać kilkudziesięciu procent i wiąże się z ostrymi stanami chorobowymi. Następnie w limfocytach pojawiają się postacie pasożyta z licznymi (50–120) kulistymi jądrami, zwane mikroschizontami. Mikroschizonty rozpadają się tworząc maleńkie merozoity o długości 1  $\mu\text{m}$  o silnie zredukowa-

nym kompleksie apikalnym (brak konoidu i tubuli subpellikularnych) (Ryc. 15c). Jednocześnie pojawia się zarażenie erytrocytów komórkami pasożytów o podobnych wymiarach, ale nieco innej budowie. Teilerie występujące w erytrocytach (Ryc. 15e) mają kształt przecinkowaty, kulisty lub amebowaty, a kompleks apikalny jest u nich całkowicie zredukowany. Zarówno sprawa rozmnażania się tych postaci w erytrocytach, jak i niektóre kwestie cyklu życiowego teilerii nie są do końca poznane.

Do rodzaju *Theileria* należy kilka gatunków: *Th. parva* i *Th. annulata* występują u bydła i bawołów. Pierwszy wywołuje w Afryce bardzo niebezpieczną chorobę zwierząt zwaną „gorączką wschodniego wybrzeża”, drugi nieco mniej patogeniczny, występuje także w południowej Europie i w Azji i może prowadzić do śmierci u 10–90% zwierząt. *Th. hirci* i *Th. ovis* występują u kóz i owiec.



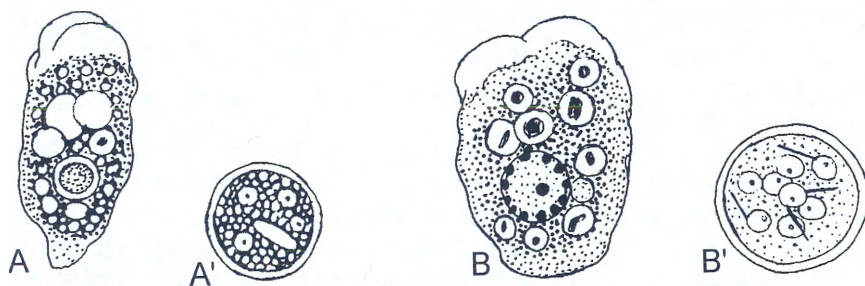
**Typ: AMOEBOZOA** (pełzakowce)

Obejmuje obszerną grupę pierwotniaków mających pod błoną komórkową kurczliwy korteks, zawierający filamenty aktynowe, i w związku z tym mogących zmieniać swój kształt. Poruszają się i zdobywają pokarm za pomocą pseudopodiów (nibynózek) różnego typu. Występują w wodzie, często na dnie zbiorników, w środowiskach wilgotnych, w glebie. Do pełzakowców są zaliczane gromady: *Lobosea*, w której występują gatunki pasożytnicze oraz *Acanthamoeba* i *Filosea*.

**Gromada Lobosea** obejmuje pełzakowce, które mają zasadniczo postać ameb (pełzaków), wysuwających pojedyncze lub liczne pseudopodia, najczęściej płatkowate lub nitkowate. Służą one zarówno do poruszania się komórki (ruch amebowy, patrz art. GRĘBECKIEGO w tym numerze KOSMOSU), jak i do pobierania pokarmu (fagocytoza). Część *Lobosea* ma powierzchnię nagą, natomiast część posiada skorupkę. Ich

ulegają zmianom pod wpływem warunków środowiska. Rozmnażanie odbywa się przez podział komórki, niekiedy wewnątrz cysty. Ameby nagi występują w środowiskach przesyconych wodą, w ściółce, glebie, w osadach i na roślinach, w zbiornikach wodnych wszystkich niemal typów. Liczne gatunki wiodą pasożytniczy tryb życia. Do najbardziej znanych pasożytów należą:

*Entamoeba histolytica* (pełzak czerwoni) (Ryc. 16A, A'). Niewielkie pełzaki z szerokimi, słabo zaznaczonymi nibynózkami, występują w jelicie grubym kręgowców. Tak zwana forma *minuta*, o średnicy 10–20  $\mu\text{m}$ , jest niepatogeniczna, zaś forma *magna*, o średnicy 20–50  $\mu\text{m}$ , patogeniczna dla człowieka. U ludzi powszechnie występuje forma *minuta*, żyjąca w świetle jelita i tworząca cysty, które są wydalane do środowiska i służą do rozprzestrzeniania się pasożyta. Mamy wówczas do czynienia z tak zwanym nosicielstwem. Cysty pełzaka czerwoni



Ryc. 16. Amoebozoa. Gymnamoebia.

A — *Entamoeba histolytica*, postać aktywna, A' — cysta; B — *E. coli*, postać aktywna i B' — cysta (wg Kudo).

cytoplazma jest zróżnicowana na żelifikowaną ektoplazmę i bardziej płynną endoplazmę, w której znajduje się aparat jądrowy, inne organelle komórkowe oraz wodniczki pokarmowe. Większość gatunków ma pojedyncze jądro, mogą jednak występować dwa lub więcej jąder. Gatunki słodkowodne posiadają wodniczki tętniące, których brak u większości gatunków morskich i u pasożytów. Większość *Lobosea* dzieli się drogą prostego podziału na 2 osobniki; jedynie u niektórych gatunków (często pasożytniczych), występuje podział wielokrotny lub pączkowanie, również prowadzące do wytworzenia wielu osobników potomnych. Gromada *Lobosea* dzieli się na 2 obszerne rzędy: *Gymnamoebia* — ameb (pełzaki) nagi, w którym występują gatunki pasożytnicze, i *Testacealobosia* — ameb (pełzaki) skorupkowe.

Rząd **Gymnamoebia** ameb (pełzaki) nagi obejmuje bardzo różnorodną grupę organizmów. Z zasady nie mają żadnych struktur ochronnych na powierzchni komórki. Tworzą nibynóżki płatkowate lub nitkowate. Te pierwsze mogą być pojedyncze (niekiedy jest to cecha gatunkowa) lub może ich być kilka lub kilkanaście. Nibynóżki nitkowate są zawsze liczne. Charakter i liczba nibynózek u wielu gatunków

ki są charakterystyczne i w wyniku podziałów zawierają: 1, 2 lub 4 jądra komórkowe. W pewnych, nie do końca znanych, okolicznościach pełzaki formy *minuta*, przechodzą do pasożytowania na powierzchni jelita, powiększają swoje wymiary i przekształcają się w formę *magna*. Forma ta odżywia się złuszczonego nabłonkiem i krwinkami, powoduje nadżerki, które na skutek wtórnego zarażenia bakteriami mogą przekształcać się w krwawiące owrzodzenia. Wywoływana choroba — pełzakowica, przejawia się krwawą biegunką i nie leczona może prowadzić do śmierci. Pełzakowica jest szczególnie częsta w ciepłych strefach klimatycznych, w krajach o niższych standardach higieny; częściej ulegają jej przyjezdni. *E. histolytica* występuje także u małp, psów i innych kręgowców.

*Entamoeba coli* (pełzak okrężnicy) (Ryc. 16B, B'). Pełzaki o wymiarach 15–40  $\mu\text{m}$  z szerokimi, tępo zakończonymi nibynózkami, występujące w jelicie grubym człowieka. W jelicie występuje także stadium przejściowe do cysty (tzw. precysta), które jest lekko owalne, nie pobiera pokarmu i nie porusza się. Cysta okrągła lub lekko owalna ma średnicę 10–30  $\mu\text{m}$ ; są w niej widoczne: 1, 2 lub 4–8 jąder komórkowych, niekiedy liczba jąder jest większa i osiąga



18–32. *E. coli* jest niepatogenicznym komensalem człowieka; notowanym także u psów i świń.

Znane są inne gatunki z tego rodzaju *E. bovis*, *E. equi*, *E. anatis*, *E. ranarum*, występujące u licznych kręgowców i bezkręgowców.

Należąca już do innego rodzaju, np. *Entamoeba blattae* pasożytuje w jelicie karaczana, zaś *Cytamoeba bacterifera* — w czerwonych ciałkach krwi płazów.

**Typ: CILIATA, CILIOPHORA** (orzęski)

Obejmuje obszerną grupę pierwotniaków, charakteryzujących się specyficzną budową powierzchniowej warstwy komórki, pellikuli<sup>7</sup>, zawierającej liczne alweole oraz elementy fibrillarne i tubularne. Powierzchnię komórki pokrywa orzęsienie, które może być jednorodne lub zróżnicowane na somatyczne i gębowe (patrz art. FABCZAK i FABCZAK w tym numerze KOSMOSU). Orzęsienie somatyczne może się różnicować, przekształcając się częściowo w tzw. orzęsienie tigmotaktyczne lub ulegać częściowej lub całkowitej redukcji. Oba procesy, od siebie niezależne, są częste u gatunków pasożytniczych. Rzęski somatyczne i ich pochodne (np. cirri, szczecinki i membranelle) są narządami ruchu, ich współdziałanie powoduje określone przemieszczanie się pierwotniaka. Orzęsienie gębowe kieruje pokarm do cytostomu. Orzęsienie i położenie innych struktur powierzchniowych, np. cytostomu, otworków wydalniczych wodniczek tętniących i komórkowego otworu odbytowego (*cytopyge*) wyznaczają przód i tył organizmu.

Charakterystyczną cechą orzęsków jest zróżnicowanie jąder komórowych na: mikronukleus i makronukleus. U niektórych gatunków oba rodzaje jąder mogą występować w liczbie dwu lub więcej.

Orzęski rozmnażają się przez podział w czasie którego z osobnika macierzystego powstają dwa osobniki potomne (rozmnażanie, patrz art. KOŚCIUSZKO i PRZYBÓŚ w tym numerze KOSMOSU). U niektórych gatunków pasożytniczych osobniki potomne przystępują do następnego podziału jeszcze przed rozdzieleniem się osobników macierzystych; tworzą się wówczas niekiedy długie łańcuchy orzęsków. U wielu gatunków, zwłaszcza pasożytniczych, przed podziałem orzęsek otacza się cystą, w której może się tworzyć wiele osobników potomnych.

U niektórych gatunków orzęsków, zwłaszcza u osiadłych form pasożytniczych, oprócz postaci odżywiającej się — trofonta, występuje postać foronta, która służy do rozprzestrzeniania się pasożyta, zazwyczaj z pomocą innego gatunku jako środka transportu.

Orzęski występują w środowiskach wodnych lub przesyconych wodą; żywią się bakteriami, sinicami, okrzemkami lub są drapieżnikami. Liczne orzęski bytują w lub na innych organizmach jako pasożyty lub symbionty.

Systematyka orzęsków opiera się obecnie głównie na budowie elementów ultrastrukturalnych, towarzyszących kinetosomom somatycznych rzęsek oraz na budowie orzęsienia gębowego (SMALL i LYNN 1985). Zgodnie z tą systematyką u Ciliata wyróżnia się trzy podtypy:

**Podtyp: Postciliodesmatophora** z gromadami: Karyorelictea i Spirotrichea,

**Podtyp: Rhabdophora** z gromadami: Prostomatea i Litostomatea,

**Podtyp: Cyrtophora** z gromadami: Phyllopharyngea, Nassophorea, Oligohymenophorea i Colpodea.

Pasożytnicze orzęski są rozrzucone prawie we wszystkich gromadach i tworzą grupy różnej rangi: podgromady, rzędy, podrzędy, rodziny lub rodzaje. W wielu przypadkach gatunki pasożytnicze występują pojedynczo w rodzajach grupujących formy wolnożyjące. W dalszej części tekstu będą omówione tylko te taksony, w których znajdują się pasożyty.

**Gromada Spirotrichea**, podgromada **Heterotricha**. W tej grupie znajdują się liczne pasożyty, zaliczane do kilku rzędów.

Rząd: **Clevelandellida** obejmuje orzęski żyjące w jelicie bezkręgowców i kręgowców np.: *Nyctotherus ovalis*, pasożytujący w jelicie karaczana, *Nyctotheroides cordiformis* z jelita żab, *Sicuophora xenopi* z jelita ksenopusa.

Rząd: **Plagiotomida** z rodzajem *Plagiotoma* (Ryc. 17A), do którego należy *P. lumbrici* pospolity pasożyt, występujący w jelicie dżdżownic.

Rząd: **Armophorida**, którego większość gatunków to saprobionty, lecz niektóre, m. in. z rodzajów *Metopus* i *Parametopus* żyją w jelicie szkarłupni.

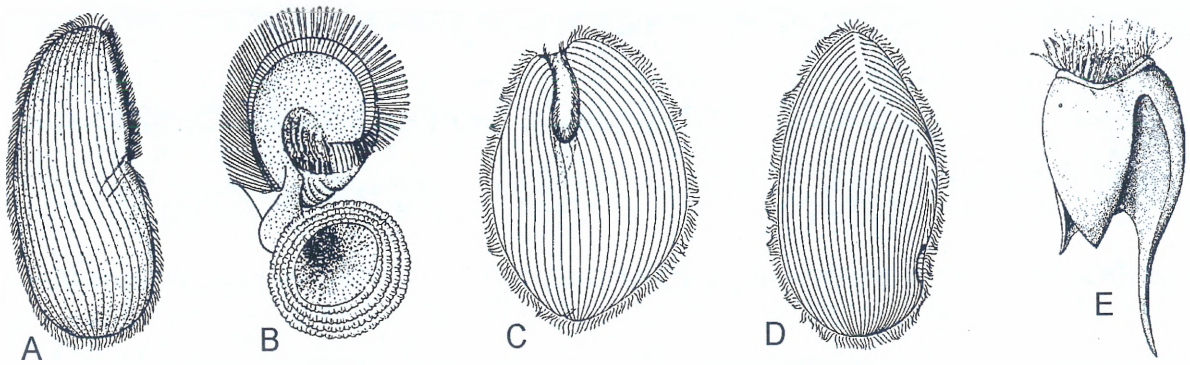
Rząd: **Licnophorida**, należy tu rodzaj *Licnophora* (Ryc. 17B), z pięknym wieńcem adoralnych membraneli, którego przedstawiciele żyją na powierzchni wodnych organizmów.

Również na powierzchni naszych słodkowodnych stulbi występuje orzęsek *Kerona polyporum* z podgromady **Stichotrichia**.

**Gromada Litostomatea**. Wszystkie gatunki podgromady **Trichostomatia** są, albo pasożytami, albo tzw. endosymbiontami, też mieszczącymi się we współczesnej definicji pasożytnictwa. Do rzędu **Vestibuliferida** jest zaliczany rodzaj *Balantidium* (Ryc. 17C) z ponad 50 gatunkami, pasożytującymi w jelitach różnych

<sup>7</sup>W literaturze protozoologicznej warstwa powierzchniowa u orzęsków i niektórych innych pierwotniaków często jest określana jako „korteks” (podobnie jak w wielu komórkach tkankowych).





Ryc. 17. Ciliata.

A — *Plagiotoma*; B — *Licnophora*; C — *Balantidium*; D — *Isotricha*; E — *Entodinium* (wg Corlissa).

zwierząt od owadów do ssaków. *B. xenopi* pasożytuje w jelicie prostym u *Xenopus fraseri*. *B. coli* występuje kosmopolitycznie u ludzi, małp i świń. Ma kształt gruszkowaty, 30–150  $\mu\text{m}$  długości i jest równomiernie pokryte południkowo biegnącymi rzędami rzęsek. Na przednim biegunie komórki występuje zagłębienie w postaci krótkiej bruzdy prowadzącej do cytostomu. Tworzy kuliste cysty o wymiarach 45–90  $\mu\text{m}$ . U ludzi bywa notowany z różną częstością; zazwyczaj jest niepatogeniczny; niekiedy jednak niszczy śluzówkę, wywołując owrzodzenia jelita i biegunkę. Do tego rzędu należą także dwie rodziny: Isotrichidae i Paraisotrichidae, grupujące orzęski: masowo występujące w jelicie przeżuwaczy — rodzaj *Isotricha* (Ryc. 17D) oraz w wyrostkach ślepych i okrężnicy koni, np. *Paraisotricha colpoidea*. Orzęski pasożytujące u przeżuwaczy są pozbawione mitochondriów, które zastępują hydrogenosomy.

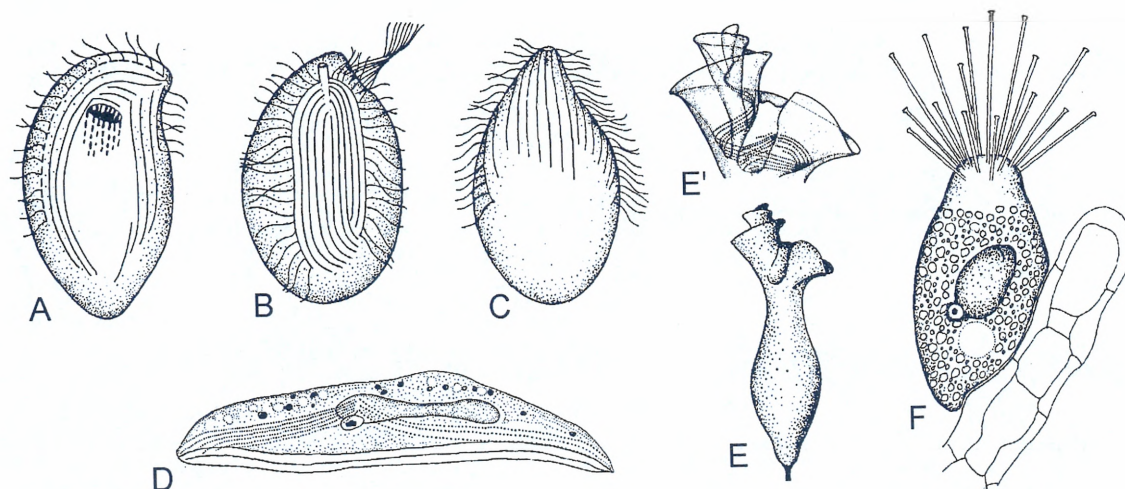
Do tej samej podgromady należy także rząd **Entodiniomorpha** z podrzędami: Archistomatina, Blepharocorythina i Entodiniomorpha. Zaliczane tu gatunki występują w przewodzie pokarmowym różnych kręgowców; Archistomatina są częste w okrężnicy i wyrostkach ślepych u koni (np. *Alloiozona trizona* i *Blepharosphaera intestinalis*) podobnie jak *Blepharocorythina* (np. *Blepharocorys uncinata*). *Raabena bella*, została opisana u słonia. Entodiniomorpha występują w żwaczach i czepcu u zwierząt parzystokopytnych, np. *Entodinium caudatum*, w jelicie grubym u nieparzystokopytnych, np. *Cycloposthium bipalmatum* u konia, oraz u niektórych gryzoni i małp człekokształtnych, odżywiających się pokarmem roślinnym, np. *Troglopytella gorillae*.

Orzęsienie somatyczne Entodiniomorpha zostało zredukowane do kilku grup rzęsek, tworzących niewielkie pęczki. Część ich otacza gębę, inne są rozmieszczone na pozostałej części komórki. Szczególnie złożoną budową mają

Entodiniomorpha. W ich cytoplazmie znajdują się pęczki kurczliwych włókienek, umożliwiające wciąganie grup rzęskowych oraz zamykanie przedsionka gęby w momencie skurczu komórki; są one także pokryte grubą, sztywną pellikulą, która warunkuje złożony kształt ciała z wyrostkami, kolcami, np. u *Entodinium* (Ryc. 17E). Sztywność orzęsków zwiększają płytki szkieletalne, znajdujące się w warstwie kortykalnej. Mikronukleus i duży makronukleus znajdują się w grzbietowej części orzęska. Wobec występowania wewnątrz komórki licznych elementów strukturalnych, przestrzeń w endoplazmie, w której odbywa się trawienie, jest poważnie zredukowana. Entodiniomorpha występują w przewodzie pokarmowym zwierząt w ogromnych ilościach, do 1 miliona osobników w 1  $\text{cm}^3$  zawartości. Uczestniczą w trawieniu celulozy. Początkowo orzęski pożerają rozdrobnione fragmenty roślinne, trawia je, a następnie w dalszej części przewodu pokarmowego same są trawione przez swych żywicieli, którzy uzyskują tą drogą białko zwierzęce.

**Gromada Phyllopharyngea.** Do podgromady Phyllopharyngia, rzędu **Cyrtophorida** należy rodzaj *Chilodonella* (Ryc. 18A) z dwoma gatunkami *Ch. cyprini* i *Ch. hexasticha*, pasożytującymi na rybach i mogących powodować chilodonelozę, szczególnie niebezpieczną dla narybku i młodych ryb w hodowli w okresie zimowym; choroba ta może także występować w akwariach. Pozostałe gatunki *Chilodonella* odżywiają się glonami lub bakteriami, żyjąc w wodzie o różnym stopniu zanieczyszczenia. Należy jednak odnotować, że jeszcze przynajmniej dwa gatunki: *Ch. cucullanus* i *Ch. uncinata* mogą także, w niesprzyjających warunkach (zanieczyszczenie środowiska, deficyt tlenowy), osiadać na skrzelach ryb. Do tego rzędu należy także podrząd **Hypocomatina** z jedną rodziną Hypocomitidae do której jest zaliczanych kilka rodzajów orzęsków, np.: *Hypocoma* (Ryc. 18B)





Ryc. 18. Ciliata.

A — *Chilodonella*; B — *Hypocoma*; C — *Raabella helensis*; D — *Sphaenophrya dosiniaie*; E — *Spirochona* — widok ogólny, E' — przednia część komórki z widocznymi rzędami rzęsek; F — *Trichophrya piscium* osiadła na płatkach skrzelowych ryby (A–C i E wg Corlissa, D wg Chattona i Lwoffa, F wg Ergensa i Loma).

i *Heterocoma*, żyjących w jamie skrzelowej osłonnic (Tunicata), u żachw (Ascidia) i salp (Salpida), gdzie odżywiają się innymi orzęskami (Peritricha i Suctoria) lub komórkami nabłonka żywicieli.

Do tej samej podgromady należy także rząd **Rhynchodida**, obejmujący orzęski z orzęsieniem zredukowanym do kilkunastu lub kilku rzędów tigmotaktycznych, i mających zamiast gęby swoistą ssawkę, którą są przytwierdzone do skrzelu swych żywicieli. Występują głównie u wodnych mięczaków, np. *Hypocomagalma dreissenae* u *Dreissena*, *Raabella helensis* (Ryc. 18C) u *Mytilus*, *Hypocomatidium fabius* u *Cardium*. Inny gatunek, *Sphaenophrya dosiniaie* (Ryc. 18D), nie ma ssawki, jest zaś rozplaszczony na powierzchni skrzelu małżów. Dzięki pracom J. Jarockiego i Zdz. Raabego wiele gatunków z tego rzędu zostało opisanych z Polski.

Podgromada **Chonotrichia** obejmuje obszerną grupę osiadłych orzęsków, między innymi *Isochona*, *Heterochona*, *Spirochona* (Ryc. 18E), żyjących na powierzchni pancerzy skorupiaków (Crustaceomorpha). Mają one orzęsienie silnie przekształcone (Ryc. 18E'); rozmnażają się przez pączkowanie, przy czym na pączkach (tomitach) orzęsienie ma wzór typowy dla grupy. Chonotrichida są bardzo specyficzne w stosunku do swych żywicieli, a w wielu przypadkach wykazują nawet daleko posuniętą topospecyficzność; poszczególne gatunki występują wyłącznie na określonej części pancerza lub odnóży swego gospodarza. Oczywiście trudno byłoby udowodnić jakąś bezpośrednią ich szkodliwość dla gospodarzy, jednak bardzo „obrośnięte” orzęskami osobniki mogą być upośle-

dzone pod względem ruchu i łatwiej stawać się łupem drapieżników.

Podgromada **Suctoria** jest obszerną grupą orzęsków silnie przekształconych pod wpływem osiadłego trybu życia; są kuliste, często o kształcie nieregularnym, zazwyczaj osadzone na nóżce. Dorosłe postacie osiadłe pozbawione są orzęsienia, mają go formy młodociane — małe elipsoidalne lub wydłużone tomity, dające następnie początek nowym osobnikom. Suktorie nie mają cytostomu, który jest zastąpiony przez liczne rurczki ssące, przez które pokarm (zawartość wysysanej komórki) jest przetaczany bezpośrednio do wnętrza pierwotniaka, gdzie tworzą się wodniczki pokarmowe. Orzęski te występują na powierzchni roślin i przedmiotów zanurzonych w wodzie, a także na okrywach wodnych bezkręgowców i kręgowców; odżywiają się zazwyczaj drobnymi pierwotniakami. Liczne gatunki są endopasożytami i występują u żywicieli należących do różnych grup systematycznych, włączając w to pierwotniaki. *Trichophrya piscium* (Ryc. 18F) pasożytuje na skrzelach wielu gatunków ryb słodkowodnych, natomiast *Tachyblaston ephelotensis* występuje u suktorii z rodzaju *Ephelota*, a *Sphaerophrya sol* w zagłębieniach na powierzchni pantofelka — *Paramecium*.

Gromada **Oligohymenophorea**. W należącej tu podgromadzie **Hymenostomatia** pasożytnicze orzęski są rozproszone w różnych rzędach. I tak, w rzędzie **Hymenostomatida** w rodzaju *Tetrahymena* (Ryc. 19A), obok ponad 20 gatunków wolnożyjących, są pasożyty, między innymi: *T. limacis* pasożytująca w wątrobie i *T. rostrata* — w nerce wielu gatunków ślimaka.

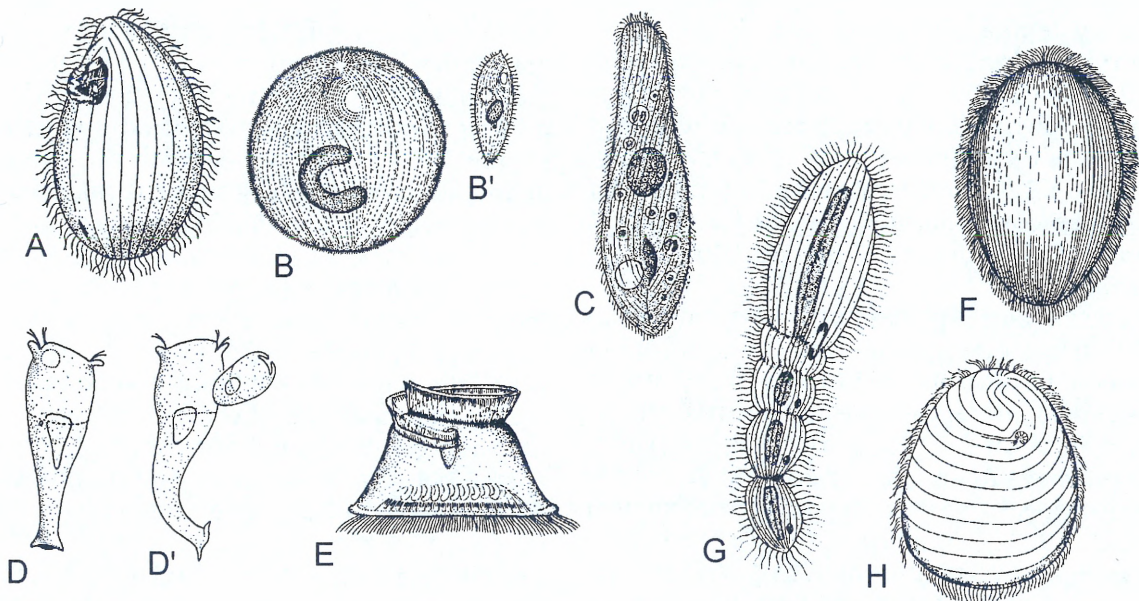


ków lądowych, a *T. stegomyiae* i *T. chironomi* w jamie ciała larw komarów. W tym samym rzędzie, ale w odrębnym podrzędzie **Ophryoglenina**, grupującym gatunki odżywiające się martwymi tkankami zwierząt, znajdującymi się w wodzie, występuje rodzaj *Ichthyophthirius* z kilkoma gatunkami pasożytującymi u ryb. Najbardziej znany u nas *I. multiphiliis* (kolorzések) (Ryc. 19B) pasożytuje pod nabłonkiem skóry wielu gatunków ryb, powodując poważne jej uszkodzenia, często prowadzące do śmierci żywiciela. W czasie pasożytowania orzęski te nie dzielą się lecz rosną do ponad 2 mm średnicy, po czym opuszczają ranę, opadają na dno zbiornika, gdzie incystują. Wewnątrz cysty w wyniku podziałów tworzy się około 2000 osobników potomnych — tomitów (Ryc. 19B'), które

w jamie płaszczowej słodkowodnych mięczaków.

Do podgromady **Peritrichia** zalicza się tylko dwa rzędy: Sessilida i Mobilida. W rzędzie **Sessilida**, obejmującym gatunki osiadłe, obok licznych form wolnożyjących np. *Vorticella* występują także gatunki pasożytnicze np. *Apiosoma piscicola* (Ryc. 19D, D'), *A. carpelli* i inne, które, choć niezbyt patogeniczne, mogą przy masowej inwazji powodować śnięcie narybku. Inne rodzaje i gatunki mogą występować na powierzchni lub w jamach (skrzelowej, płaszczowej) różnych wodnych kręgowców i bezkręgowców.

U orzęsków z rzędu **Mobilida** zamiast nóżki, służącej do przytwierdzenia się do podłoża, występuje tarcza z charakterystycznymi wzmocnieniami w postaci tak zwanych „haków”, umo-



Ryc. 19. Ciliata.

A — *Tetrahymena*; B — *Ichthyophthirius multiphiliis*, wyrośnięta postać pasożyta, B' — inwazyjny tomit (bardziej powiększony); C — *Thigmophrya*; D — *Apiosoma piscicola* trofont, D' — osobnik w czasie podziału, z widocznym pączkiem; E — *Trichodina*; F — *Anoplophrya lumbrici*; G — *Radiophryoides komarecki*; H — *Foettingeria actiniarum* (A, E-F, H wg Corlissa, B wg Ergensa i Loma, C wg Fenchela, D wg Loma i de Puytoraca, G wg Loma).

atakują nowych żywicieli. *I. multiphiliis* jest szczególnie niebezpieczny w hodowlach ryb i w akwariach.

W drugim rzędzie **Scuticociliatida** należącym do tej samej podgromady gatunki z kilku rodzajów, między innymi: *Philaser*, *Entodiscus*, *Entorphidum*, żyją w jelicie szkarłupni Echinodermata, natomiast *Thigmophrya* (Ryc. 19C), występują w jamie płaszczowej morskich małżów, a *Myxophyllum steenstrupi* jest częsty w jamie płaszczowej naszych ślimaków lądowych np. pospolitej bursztyнки — *Succinea putris*. Do tego rzędu zaliczany jest także podrząd **Thigmotrichina** z kilkoma rodzinami i kilkunastoma rodzajami, np. *Ancistrumina*, *Boveria*, *Hysterocinetia*, grupującymi gatunki występujące

żliwiająca przemieszczanie się ich nad powierzchnią substratu. Orzęski te zwane pospolicie trichodinami, od najbardziej licznego i znanego rodzaju *Trichodina* (Ryc. 19E), występują na powierzchni różnych wodnych bezkręgowców i kręgowców, w jamach np. płaszczowej lub skrzelowej, a także w pęcherzu moczowym ryb i płazów, jamie płaszczowej i jelicie tylnym mięczaków lądowych. I tak: *Urceolaria mitra* występuje na wypławkach, *Trichodina pediculus* na powierzchni ciała hydr, lecz także na skórze różnych gatunków ryb, szczególnie młodych; *T. reticulata* jest charakterystycznym pasożytem skrzeli i skóry karasi; *T. nigra* — pasożytuje u karpia, płoci, leszczy i innych ryb słodkowodnych; *T. vesicularum* — w pęcherzu moczowym



traszek (*Triturus*); *Trichodinella epizootica* — na skrzelach wielu gatunków ryb, a *Vauchomia nephritica* — w pęcherzu moczowym północnoamerykańskich szczupaków. Chorobotwórczość trichodin dla ryb nie jest wielka; jednak w pewnych okolicznościach, np. w czasie hodowli w zamkniętych zbiornikach, mogą one wywoływać straty, szczególnie u narybku i młodych ryb.

Podgromada **Astomatia** obejmuje tylko jeden rząd **Astomatida**, do którego należy obszerna grupa orzęsków wyróżniających się brakiem gęby i orzęsienia gębowego. Zazwyczaj mają one dość duże wymiary, często są silnie wydłużone, a większość jest spłaszczona. Są pokryte jednolitym, mało zróżnicowanym orzęsieniem. Są pasożytami jelitowymi glebowych, słodkowodnych i morskich skąposzczetów, nieliczne występują u wypławków i płazów. Przykładami mogą być: *Anoplophrya lumbrici* (Ryc. 19F) — szeroki, spłaszczony orzęsek z jelita dżdżownic (*Lumbricus*) oraz *Radiophrya pungens* z rurecznika (*Tubifex*), który osiąga długość do 1200  $\mu\text{m}$  i dzieli się katenularnie, tworząc łańcuchy liczące do ośmiu osobników potomnych, lub nieco mniejszy *Radiophryoides komarecki* (Ryc. 19G).

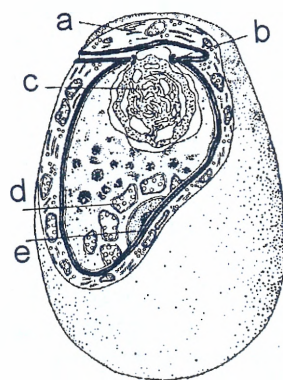
Podgromada **Apostomatia** obejmuje niewielką grupę orzęsków ze spiralnie ułożonym orzęsieniem i bardziej lub mniej zredukowanym cytostomem, któremu może towarzyszyć charakterystyczna rozeta. W większości są one osiadłe na pancerzach morskich raków. Mają bardzo złożone cykle rozwojowe, często z udziałem dwu żywicieli, np. u *Spirophrya subparasitica* osobniki troficzne występują w jamie gastralnej meduzy *Cladonema*, a u *Foettingeria actinurum* (Ryc. 19H) w jamie gastralnej ukwiałów m. in. *Actinia*, zaś stadium foronta obu gatunków występuje na pancerzach różnych morskich raków.

#### Typ: HAPLOSPORIDIA (haplosporidia)

Niewielka grupa pierwotniaków, pasożytniczych w komórkach, międzykomórkowo lub w jamie ciała wodnych bezkręgowców: pierścienic, skorupiaków i przede wszystkim mięczaków. Grupa stosunkowo słabo poznana, o dość złożonym cyklu rozwojowym. Trofozoity mają postać niewielkich plazmodiów, w których tworzą się jednojądrowe spory z wieczkiem, bez nici biegunowej, zawierające ameboidalną postać inwazyjną (Ryc. 20). Zarażenie odbywa się drogą pokarmową. Pasożyty z rodzaju *Haplosporidium* mogą powodować znaczne straty w hodowlach ostryg.

#### Typ: MYXOZOA

Pasożyty kręgowców i bezkręgowców, występujące w tkankach lub świetle niektórych na-



Ryc. 20. Budowa spory *Haplosporidium*.

a — wieczko, b — otwór spory, c — ciało achromatyczne, d — okołojądrowe mitochondria, e — jądro (wg Ormiera i de Puytoraca).

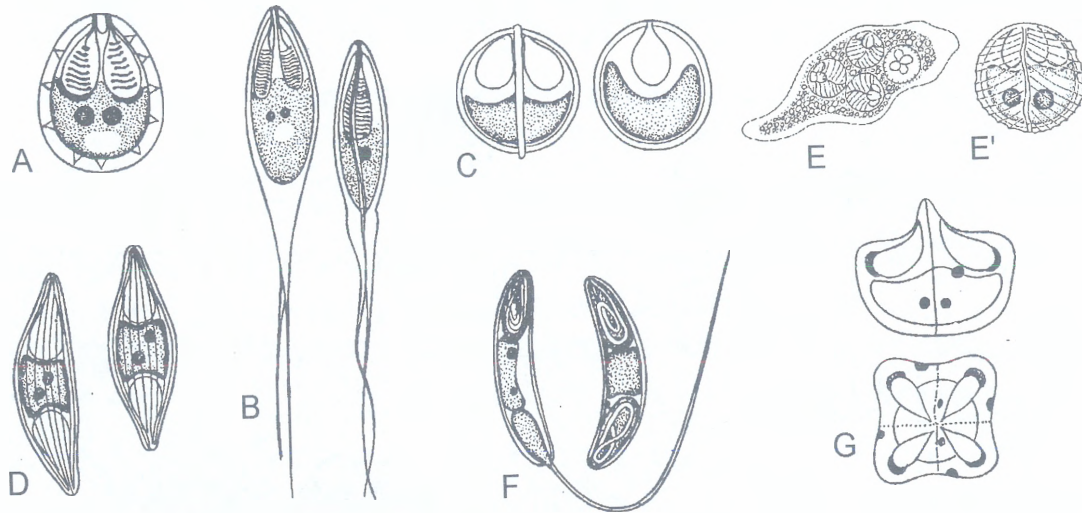
rządów, o złożonych cyklach rozwojowych. Tworzą stadia troficzne w postaci wielojądrowych plazmodiów, w których zachodzi dość złożony proces tworzenia spor. Charakterystycznymi postaciami Myxozoa są wielojądrowe spory, zaopatrzone w torebki biegunowe (zbliżone budową do parzydełek jamochłonów), zawierające nici biegunową. Żywiciel zaraża się połykając spory. Gdy otoczka spory zostaje nadtrawiona, nici biegunowa, na skutek działania wysokiego ciśnienia płynu we wnętrzu torebki, wystrzela i wbija się w nabłonek jelita gospodarza. Po zakotwiczeniu spory, wydostaje się z niej inwazyjna, jedno- lub dwujądrowa amebula, mająca postać pełzaka, która penetruje do tkanek gospodarza. Po usadowieniu się we właściwym miejscu pasożytowania, amebula przekształca się w formę troficzną. W obrębie Myxozoa wyróżnia się gromady: Myxosporea i Actinomyxidea.

**Gromada Myxosporea** (myksospora, myksosporidie). Pasożyty ryb i płazów. Występują w tkankach, głównie skrzeli, oraz w innych narządach (u wielu ryb słodkowodnych), także w mięśniach (zwłaszcza u ryb morskich), lub w świetle narządów (pęcherz moczowy i moczowody) u ryb i płazów. Stadia troficzne o postaci plazmodiów, występujące w tkankach, mogą mieć duże wymiary i niekiedy tworzą cystę; produkują one ogromną liczbę spor. Natomiast plazmodia występujące w świetle narządów są niewielkie, przemieszczają się ruchem zbliżonym do ruchu pełzaka, mogą się dzielić i wytwarzają niewiele spor. Spory mają 1–6 (najczęściej 2) torebki biegunowe. Cykl rozwojowy myksosporodiów jest typowy dla Myxozoa. Najczęściej spotykane w naszych gatunkach wodach to: *Myxobolus bramae*, *M. exiguus* (Ryc. 21A) i *M. mülleri* na skrzelach u ryb karpio-tych, *Henneguya lobosa* (Ryc. 21B) u szczupa-



ków, *M. squamae* na skórze brzany, *Sphaerospora carassi* (Ryc. 21C) na skrzelach karasi. Niektóre myxosporidie powodują znaczne szkody w hodowli ryb, np. *Myxosoma cerebralis*, wywołująca tzw. kołowaciznę pstrągów. Pasożyt

wojowy przebiega podobnie jak u innych Myxozoa. Spory mają po 3 torebki biegunowe, a ich skorupka składa się z 3 części połączonych szwami; u wielu gatunków występują po 3 długie wyrosty ogonowe. Liczba ameboidalnych za-



Ryc. 21. Myxozoa. Myxosporidia. Spory mikrosporidii:

A — *Myxobolus exiguus*; B — *Henneguya lobosa* (A i B wg Sołtyńskiej); C — *Sphaerospora carassi* (wg Kudo); D — *Myxidium lieberkuehni* (wg Ergensa i Loma) (B–D — po dwa osobniki widoczne w różnych płaszczyznach); E — *Chloromyxum truttae*, sporoblast, E' — spora (wg Legera); F — *Sphaeromyxa cottidarum*, dwie spory, jedna z wystrzeloną nicią biegunową (wg Żukowa); G — *Kudoa clupeiidae*, spora widoczna z boku i od wierzchołka (wg Meglitscha).

lokalizuje się w chrząstkach czaszki oraz w kręgach ogonowych tych ryb, powodując zniekształcenia ciała i zaburzenia ruchu prowadzące do śmierci. W świetle narządów wewnętrznych ryb słodkowodnych występują m.in.: *Myxidium lieberkuehni* (Ryc. 21D) w pęcherzu moczowym szczupaka i *Chloromyxum truttae* (Ryc. 21E, E') w pęcherzu żółciowym pstrągów.

U ryb morskich występują myksosporidie z tych samych rodzajów, np.: *Myxobolus aeglefini* u ryb dorszowatych i płastug lub *Henneguya zschokkei* w mięśniach pacyficznych łososi. Znane są także rodzaje typowo morskie, np. *Sphaeromyxa* z gatunkiem *S. cottidarum* (Ryc. 21F) występującym u głowaczy (Cottidae) z Morza Japońskiego oraz rodzaj *Kudoa*, do którego należy kilkanaście gatunków, zazwyczaj o dużym znaczeniu gospodarczym, np.: *Kudoa clupeiidae* (Ryc. 21G) — pasożyt śledzia i m.im. morszczuka, *K. thyrssites* — pasożyt morszczuka i innych gatunków ryb. Pasożyty te przeważnie występują w mięśniach szkieletowych ryb. Po śmierci ryby pasożyty z pomocą wytwarzanych enzymów powodują rozpuszczenie tkanek żywiciela, powodując uwolnienie maleńkich spor z czterema torebkami biegunowymi.

**Gromada Actinomyxidia** (aktinomyksidia), to licząca kilkadziesiąt gatunków grupa pasożytów pierścienic (Annelida). Ich cykl roz-

rodków wynosi u różnych gatunków od 1 do ok. 100. Występują w komórkach wyściełających jamę ciała i w nabłonku jelita skąposzczetów; na przykład *Triactinomyxon ignotum* (Ryc. 22A, A'), *Guyenotta sphaerulosa* (Ryc. 22B) i *Siedleckiella silesiaca* (Ryc. 22C, C') są pasożytami rurecznika (*Tubifex*), natomiast *Sphaeractinomyxon stolci* (Ryc. 22D) pasożytuje w ściankach jelita *Clitellia* i *Hemitubifex*.

Pojawiły się ostatnio prace wskazujące, że cykle rozwojowe Actinomyxidia stanowią część cyklu rozwojowego myksosporidii, tworząc swoistą przemianę pokoleń. Zgodnie z tym poglądem spory *Myxosoma cerebralis*, wydalone przez pstragi, są zjadane przez rureczniki (*Tubifex*); w nich rozwijają się postacie *Triactinomyxon*, których spory stanowią materiał inwazyjny dla ryb. Zjawisko to zostało odnotowane jeszcze dla kilku innych gatunków; mimo to wymaga ono nadal wielu wyjaśnień.

Podsumowując przedstawiony przegląd pasożytniczych pierwotniaków należy stwierdzić, że zjawisko pasożytnictwa jest w tej grupie organizmów niezwykle szeroko rozpowszechnione. Pasożytnictwo nie było dotychczas odnotowane jedynie u nielicznych taksonów rangi typu, np. u Caryoblasta, Choanoflagellata, Granuloreticulosa lub Actinopoda, ale są to typy albo nieliczne, albo wysoce wyspecjalizo-

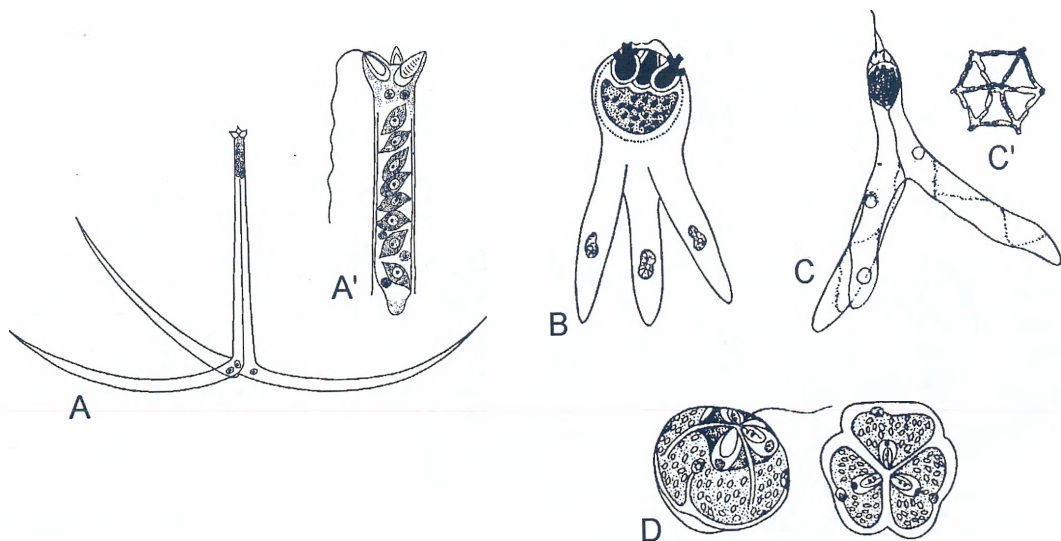


wane, na przykład w większości planktonowe. Są to także grupy, nie do końca poznane i można spodziewać się znalezienia u nich jeszcze nie jednej zaskakującej właściwości.

Pierwotniaki pasożytnicze mogą występować prawie u wszystkich grup organizmów, od

powiedzieć, że pasożytnictwo wewnątrzkomórkowe jest dla pierwotniaków szczególnie charakterystyczne.

Wszystko wskazuje na to, że pierwotniaki są znakomitym materiałem żeby być pasożytami. Składają się na to ich niewielkie wymiary, które



Ryc. 22. Myxozoa, Actinomyxidia.

Spory aktinomyksidii: A — *Triactinomyxon ignotum*, spora ogólny widok, A' — powiększona część z torebkami biegunowymi i zarodkami (wg Stolca); B — *Guyenotta sphaerulosa* (wg Naville); C — *Siedleckiella silesiaca*, pojedyncza spora, C' — grupa spor, połączonych przydatkami ogonowymi, umożliwiającymi unoszenie się w wodzie (wg Janiszewskiej); D — *Sphaeractinomyxon stolci*, spora widoczna z boku i od wierzchołka (wg Caullery i Messnila).

pierwotniaków do kręgowców, zdarza się im nawet pasożytowanie w obrębie własnego typu. Oczywiście są grupy szczególnie przez pasożyty „ulubione” — głównie wodne bezkręgowce i poszczególne gromady kręgowców, wliczając w to człowieka.

Z przedstawionego przeglądu wynika także, że pasożytnictwo pierwotniaków ma bardzo różnorodny charakter. Pierwotniaki mogą zasiedlać powierzchnię swych żywicieli, a szczególnie rozmaite zagłębienia lub jamy na tej powierzchni. Nie ma chyba także narządu w organizmach bezkręgowców i kręgowców, który nie mógłby być zaatakowany przez pasożytnicze pierwotniaki; przy czym pasożyty mogą występować zarówno w świetle narządu, jak i w jego tkankach, a nawet w komórkach. Można nawet

pozwalają penetrować małe i bardzo wyspecjalizowane środowiska (np. wewnątrz komórki) oraz wielką fizjologiczną i metaboliczną plastyczność (są gatunki, które mogą zależnie od sytuacji być autotrofami albo heterotrofami; mieć metabolizm tlenowy lub beztlenowy). Sprzyja temu także ogromne zróżnicowanie gatunkowe. Współczesna systematyka pierwotniaków jest już ogromnie rozbudowana, a wciąż jeszcze znajduje się nowe taksony, bardzo różniące się od dotychczas poznanych. Pierwotniaki są niewątpliwie także najstarszą grupą Eukaryota i miały dużo czasu na ewolucję i przystosowanie się do wszelkich warunków, w tym także do wykorzystania innych organizmów jako swego środowiska życia.



## PARASITIC PROTOZOA

## Summary

The parasitic protozoa belonging to different systematic groups of Protozoa are reviewed.

## LITERATURA POLECANA PRZEZ AUTORA

- CACHON J., CACHON M., 1987. *Parasitic Dinoflagellates*. [W:] *The Biology of Dinoflagellates*. TAYLOR F. J. R. (red.), Blackwell Scientific Publications.
- COMBES C., 1999. *Ekologia i ewolucja pasożytnictwa. Długotrwałe wzajemne oddziaływania*. PWN, Warszawa.
- CORLISS J. O., 1979. *The ciliated Protozoa*. Wyd. 2, Pergamon Press, Oxford.
- ERGENS R., LOM J., 1970. *Původci parazitárních nemocí ryb*. Academia, Praha.
- GRABDA J., 1981. *Zarys parazytologii ryb morskich*. Wyd. 2, PWN, Warszawa.
- GRASSE P.-P., 1953. *Traité de Zoologie, Protozoaires: Rhizopodes, Actinopodes, Sporozoaires, Cnidosporides*. Masson et C<sup>ie</sup>, Paris, tom I, cz. II.
- GRASSE P.-P., 1994. *Traité de Zoologie* [W:] *Infusoires ciliés*. PUYTORAC DE P. (red.), T. II, fasc. II, Masson, Paris, tom II cz. II.
- HAUSMANN K., HULSMANN N., 1996. *Protozoology*. Wyd. 2, Thieme Verlag, Stuttgart.
- KAZUBSKI S. L., 1989. *Podkrólestwo: Protozoa — pierwotniaki*. [W:] *Zoologia bezkręgowce*. GRABDA E. (red.). PWN, Warszawa, tom I, cz. 1, 45-239.
- LEE J. J., HUTNER S. H., BOVEE E. C., 1985. *An illustrated guide to the Protozoa*. Society of Protozoologists, Kansas.
- NIEMIADOMSKA K., POJMAŃSKA T., MACHNICKA B., GRABDA-KAZUBSKA B., 1986. *Zarys parazytologii ogólnej*. PWN, Warszawa.
- SMALL E. B., LYNN D. H., 1985. *Phylum Ciliophora Doflein, 1901*. [W:] *An illustrated guide to the Protozoa*. LEE J. J., HUTNER S. H., BOVEE E. C. (red), Society of Protozoologists, Kansas.
- Artykuły w czasopismach: *Parasitology Today*, *Wiadomości parazytologiczne*.