

Niesamowity świat Nudibranchia

Izabela Przednowek, Luiza Bielecka

Wydział Oceanografii i Geografii, Instytut Oceanografii

E-mail: izabela.przednowek@gmail.com

Słowa kluczowe – *Nudibranchia*, *Gastropoda*, *bezmuszlowce*, *behavior*, *mechanizmy obronne*

Wstęp

Nudibranchia (nagoskrzelne) to niezwykle interesujące zwierzęta, zarówno pod względem wyglądu, budowy, jak i sposobów funkcjonowania w środowisku. To morskie mięczaki nie posiadające muszli, które zachwycają swoim pięknem, różnorodnością struktur ciała i ubarwieniem. Stanowią najliczniejszy w gatunki rząd wśród ślimaków tyłoskrzelnych (podgromada Opisthobranchia). Wydawać by się mogło, że te niewielkich rozmiarów ciała organizmy (najczęściej kilkucentymetrowe), pozbawione muszli i jaskrawo ubarwione są bezbronne, łatwe do zauważenia, przez co bardzo podatne na ataki drapieżników. Okazuje się jednak, że Nudibranchia posiadają szereg bardzo ciekawych przystosowań, dzięki którym są w stanie same doskonale funkcjonować jako drapieżniki – polować na organizmy przewyższające je rozmiarami, np. na dorosłe osobniki rurkopławów z gatunku *Physalia physalis*, o długości kolonii około 30 cm (Faulkner i Ghiselin, 1983; Jura, 2002; Błaszak, 2012; Alvim i Pimenta, 2013; Gosliner i in., 2015).

Ślimaki nagoskrzelne stają się bezmuszlowcami na pewnym etapie swojego rozwoju. Początkowo, w stadium larwalnym (veliger) posiadają muszlę, która w trakcie metamorfoz ulega całkowitej redukcji (Harrigan i Alkon, 1978, Bickell i Kempf, 1983; Fraser, 2002; Wägele i Klussmann Kolb 2005; Błaszak, 2012; Gosliner i in., 2015). Zastanawiający jest fakt redukcji muszli, i powody dla których ewolucja tych ślimaków podążyła właśnie w takim kierunku. Większość Gastropoda posiada bowiem muszlę przez całe życie, a jej brak wydaje się więc być równoznaczny z utratą ważnego elementu ochraniającego ciało. W tej kwestii naukowcy stawiają różne hipotezy, które wiążą bardzo ściśle z innymi mechanizmami obronnymi wykształconymi przez te nagie ślimaki. Uważają, że to one przede wszystkim stały się doskonale działającym substytutem utraconej konchy (Faulkner i Ghiselin, 1983; Gosliner i in., 2015).

Nudibranchia kojarzą się głównie z wodami tropikalnymi – najobficiej występują w wodach południowej Afryki (Fraser, 2002). Rejestruje się jednak w niemalże całym oceanie światowym, również w rejonach umiarkowanych, czy też polarnych. Mimo, że ich rozmieszczenie jest w głównej mierze uzależnione od zasolenia danego akwenu, spotykane są także w Morzu Bałtyckim, np: *Alderia modesta*, *Tenellia adspersa*, *Onchidoris muricata* czy *Limapontia capitata* (Jura, 2002; Błaszak, 2012). Ślimaki nagoskrzelne mogą zatem żyć w różnorodnych środowiskach, poczynając od strefy pływów (*Doto fragilis*, *Doris pseudoargus*, *Tritoniella belli*), a kończąc na bardzo dużych głębokościach (*Bathydoris abyssorum*, *Doris kerguelenensis*, *Rostanga ankyra*) (McClintock i in., 1994; Fraser, 2002; Martynov i in., 2006; Valdés, 2001).

Ogólna charakterystyka rzędu Nudibranchia i jego podrzędów

Nudibranchia to najobszerniejszy rząd pod względem liczby osobników w podgromadzie Opisthobranchia (tyłoskrzelne). Ja już wspomniano wcześniej, cechą rozpoznawczą tej grupy zwierząt jest całkowity brak muszli. Ich ciało jest wyraźne spłaszczone, a wielkość nie przekracza kilkunastu centymetrów. Swoją nazwę zyskały od obecności nagich, niczym nieosłoniętych skrzel, znajdujących się na tylnej części grzbietowej (Fraser, 2002; Jura, 2002; Błaszak, 2012).

Nudibranchia poruszają się ruchem wijącym, dzięki płaskiej, mięsistej nodze, która rozciąga się na całej spodniej części ciała ślimaka. Noga produkuje lepki śluz, który wspomaga ruch. Więksi przedstawiciele Nudibranchia poruszają się dzięki skurczom mięśni nogi postępującym od tylnego do przedniego końca ciała. Ślimaki zasiedlające tereny piaszczyste do poruszania się wykorzystują cienkie rzęski, których ruch przypomina naprzemienną pracę wiosła i pozwala zwierzęciu prześlizgnąć się po wydzielonym wcześniej śluzie (Fraser, 2002; Jura, 2002; Błaszak, 2012).

Nagoskrzelne są organizmy drapieżnymi i aktywnie polującymi. Niektóre z nich posiadają język wyposażony w tarkę (radulę) oraz parę chitynowych szczęk wysyconych takimi samymi proteinami, jak te, które budują karapaks krabów i raków. Zęby znajdujące się na raduli układają się w specyficzne wzory, które są charakterystyczne dla różnych gatunków, co stanowi ważną cechę taksonomiczną. Żywią się przede wszystkim bezkręgowcami, np.: Porifera (gąbki), Anthozoa (koralowce) w tym Actiniaria (ukwiały), czy Hydrozoa (stulbiopławy). Niektóre osobniki mają ściśle określone preferencje pokarmowe, żywią się przez całe życie wyłącznie jednym gatunkiem lub jego wybraną częścią ciała (Fraser, 2002; Jura, 2002; Błaszak, 2012).

Nagoskrzelne mają złożony cykl rozwojowy, przechodzą serię przeobrażeń, lecz żyją zazwyczaj krótko – mogą przeżywać od kilku do kilkudziesięciu dni, a tylko niektóre gatunki do ponad roku (Jura 2002; Błaszak, 2012).

Charakterystyka podrzędów należących do Nudibranchia

Nudibranchia dzielą się na cztery podrzędy — Dendronotina, Arminina, Aeolidina oraz Doridina, z czego dwa ostatnie zostały najdokładniej zbadane i opisane przez naukowców (Fraser, 2002; Jura, 2002; Błaszak, 2012).

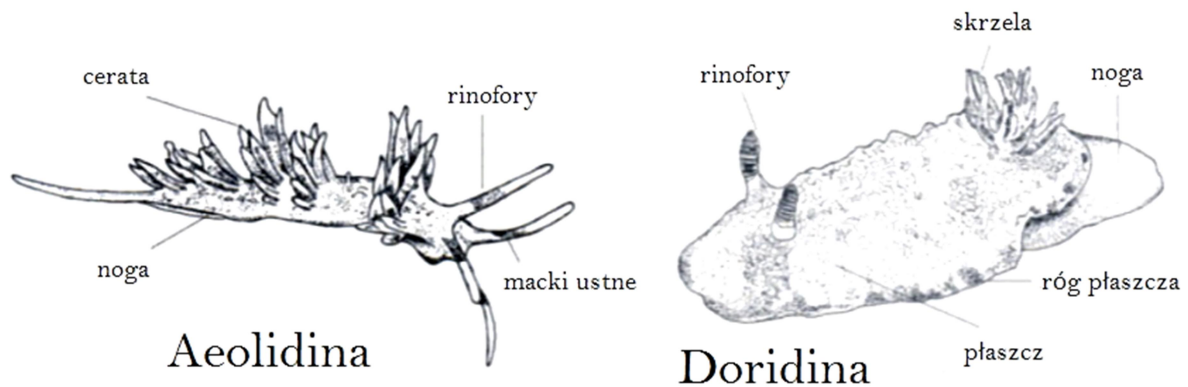
Cechą charakterystyczną podrzędu Aeolidina jest obecność palczastych wyrostków zwanych cerata (Ryc.1; Ryc. 2). Powstały one z przedłużenia płaszczu i rozciągają się na całej długości części grzbietowej. Są to struktury, w które wnikają uchylki gruczołu trawiennego, a na samym ich szczycie znajdują się rezerwuary komórek parzydełkowych, pobranych podczas odżywiania się przedstawicielami Cnidaria (Fraser, 2002; Jura, 2002; Gosliner i in., 2015).

U typowych przedstawicieli podrzędu Doridina płaszcz jest bardzo cienki i rozciąga się do samego końca nogi (Ryc. 1). Jego powierzchnia pokryta jest wyrostkami o różnym kształcie, położeniu oraz liczbie – to ważna cecha taksonomiczna. Ponadto, tkanka płaszczu pełni funkcje obronną dzięki zlokalizowanym w niej gruczołom kwasowym (Fraser, 2002; Jura, 2002).

Zarówno u Aeolidina jak i Doridina wymiana gazowa odbywa się całą powierzchnią ciała, jednakże najważniejszym organem respiracyjnym są skrzel (Ryc.1). U zwierząt należących do Doridina skrzel mają postać wyrostków przypominających pióra i otaczają anus (odbyt) znajdujący się centralnie w tylnej części ciała. Całe zgrupowanie wyrostków nazywa się skrzelowym pióropuszem. Doridina są w stanie ukryć skrzel do woreczka osłonkowego w momencie ataku.

U organizmów reprezentujących podrząd Aeolidina funkcję organu oddechowego pełnią wspomniane wcześniej cerata. Tkanka, która je pokrywa, jest cienka i pozwala na swobodną wymianę gazów pomiędzy organizmem a otoczeniem. Ponadto, cerata mogą być rozgałęzione lub zawierać niewielkie wyrostki, co służy zwiększeniu powierzchni oddechowej zwierząt (Fraser, 2002; Jura, 2002, Gosliner i in., 2015).

Na głowie Nudibranchia znajduje się para palcowatych rinoforów odpowiadających za chemorecepcję. Reagują one na zmiany temperatury, światła oraz składu chemicznego wody. Są to bardzo czułe struktury o różnych kształtach, które stanowią kolejną ważną cechę taksonomiczną (Ryc. 1) (Fraser, 2002; Jura, 2002; Gosliner i in. 2015). Macki ustne tych ślimaków umiejscowione w przedniej części głowy mają za zadanie przytrzymywanie ofiary podczas ataku. Pomagają także w odbieraniu bodźców zewnętrznych oraz są zdolne do identyfikowania zapachów i smaków (Fraser, 2002; Jura, 2002; Gosliner i in., 2015).



Ryc.1. Schemat budowy zewnętrznej dwóch głównych podrzędów Nudibranchia
(Fraser 2002, zmienione)

Na temat przedstawicieli podrzędów Arminina oraz Dendronotina w literaturze znajduje się niewiele informacji. Ślimaki te są najbardziej podobne do Aeolidina przez występowanie wyrostków cerata. Arminina opisywane są jako najmniejsze i najbardziej zróżnicowane pod względem wyglądu zewnętrznego. Ciało ich jest spłaszczone i silnie wydłużone, anus znajduje się w przedniej części ciała. Dendronotina mają odbytnicę umiejscowioną z prawej strony ciała, a rinofory otoczone są rurkowatymi osłonkami. U przedstawicieli obu podrzędów skrzela biegną wzdłuż boków ciała pod płaszczem (Fraser, 2002; Jura, 2002; Gosliner i in., 2015).



Ryc. 2. Nudibranchia z podrzędu Aeolidina.

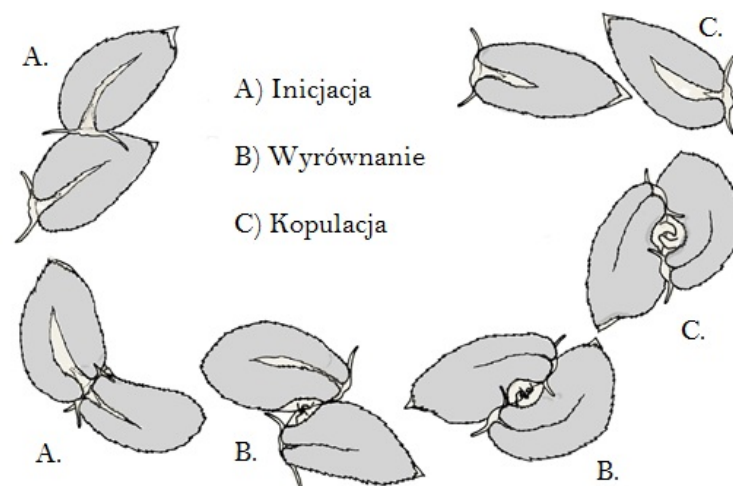
(Zdjęcie wykonane przez Izabelę Przednowek podczas nurkowania w Hiszpanii, Aiguafreda, 07.2016)

Rozmnażanie i rozwój

Zapłodnienie i składanie jaj

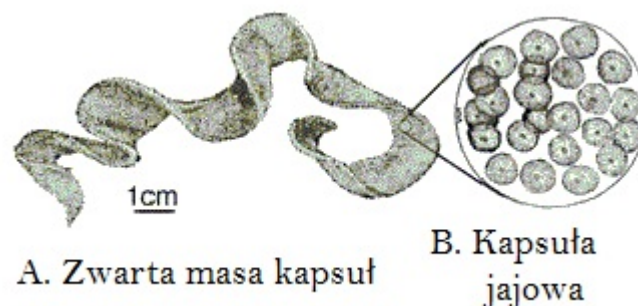
Wszystkie Nudibranchia to hermafrodyty — mogą zachowywać się jak organizm żeński lub męski. Są to zwierzęta, u których nie dochodzi do samozapłodnienia. Zapłodnienie jest krzyżowe, co oznacza, że poszczególne osobniki muszą parować się z innym, aby doszło do wymiany pakietów spermy (Fraser, 2002; Jura, 2002; Boroń i Szlachciak, 2013). Organy rozrodcze Nudibranchia znajdują się po prawej stronie ciała ślimaka. Cały proces prowadzący do wymiany pakietów spermy można podzielić na trzy etapy (Wyeth i Willows, 2006; Boroń i Szlachciak, 2013) (Ryc. 3):

- pierwszy etap to inicjacja (Ryc. 3A) — organizmy odbywają taniec godowy, który polega na wzajemnym dotykaniu ciała, następnie ślimaki odwracają się do siebie przodem i poruszają się zgodnie z ruchem wskazówek zegara do momentu aż będą do siebie zwrócone prawą stroną;
- drugi etap to tzw. wyrównanie (Ryc. 3B) — osobniki poruszają się, zwalniając i przyspieszając, dochodzi do wyrównania narządów kopulacyjnych względem siebie;
- trzeci etap to kopulacja (Ryc. 3C) — jest to ostatni etap, w którym dochodzi do zapłodnienia wewnętrznego, czyli wzajemnego przeniesienia pakietów spermy za pomocą organów kopulacyjnych; po zakończeniu kopulacji ślimaki rozdzielają się i odchodzą od siebie.



Rys. 3. Schemat przedstawiający etapy prowadzące do zapłodnienia
(*www1 ; zmienione*)

Zapłodnione jaja nagoskrzelnych wydalane są z ciała ślimaka przez otwory kopulacyjne. Upakowane są w specjalnych kapsułach wypełnionych śluzem, zawierającym substancje odżywcze niezbędne do ich prawidłowego rozwoju. Kapsuły jajowe tworzą zwartą masę, kształtem przypominają wstążkę (Ryc. 4) (Harrigan i Alkon, 1978; Bickell i Kempf, 1983; Boroń i Szlachciak, 2013).

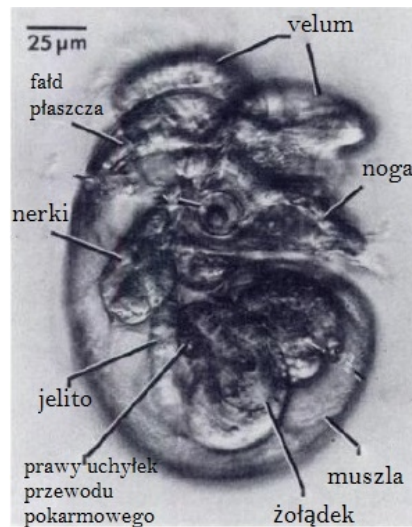


Ryc. 4. Schematyczny rysunek przedstawiający wstęgę zawierającą kapsuły jajowe
(*ryc. Bert Elliot i Trevor Kincaid, Uniwersytet w Waszyngtonie, www2; zmienione*)

Rozwój po wykluciu larwy z jaja

Pierwsza larwa, która rozwija się jeszcze w osłonach jajowych to trochofora. Po około dziesięciu dniach od złożenia jaj, wylęga się bardziej zaawansowana w rozwoju larwa typu veliger (Ryc. 5), która swoim wyglądem bardzo przypomina planktotroficzną larwę innych Opisthobranchia. Charakterystyczną cechą larwy jest obecność muszli, która w późniejszych etapach rozwoju zostanie odrzucona. Larwa veliger posiada dwie główne części ciała — głowową oraz trzewiową. Część głowowa składa się z dwóch płatów rzęskowych tworzących velum (żagielek), które pełnią funkcję lokomocyjną oraz służą do chwytania pożywienia. Znajduje się tam również statocysta – narząd równowagi. Część trzewiowa zawiera w sobie przewód pokarmowy, nerki i okryta jest muszlą.

Przewód pokarmowy składa się z przełyku, żołądka, uchyłków przewodu pokarmowego, z czego prawy uchyłek jest o wiele mniejszy niż lewy, oraz z jelita (Harrigan i Alkon, 1978; Bickell i Kempf, 1983).



Ryc. 5. Zdjęcie przedstawiające larwę przedstawiciela gatunku *Melibe leonina* bezpośrednio po wykluciu z jaja (Bickell i Kempf, 1983; zmienione)

Podczas całego procesu wzrostu i rozwoju larwy, można wyróżnić trzy stadia: stadium bezpośrednio po opuszczeniu jaja, kolejne, w którym pojawia się oko, oraz ostatnie stadium, kiedy larwa jest zdolna do osiedlenia się i dalszej metamorfozy związanej ze zrzuceniem muszli. Stadium drugie rozpoczyna się po około szesnastu do dwudziestu dni po wykluciu, natomiast stadium trzecie po upływie około trzydziestu do maksymalnie czterdziestu ośmiu dni po wykluciu (Bickell i Kempf, 1983). Wraz z upływem dni i przeobrażaniem się u larwy rośnie muszla, która ostatecznie osiąga określoną wielkość (około 250 μm), dopiero wtedy zwierzę jest w stanie ją odrzucić. Czas, jaki upływa od osiedlenia się larwy do zrzucenia muszli trwa od dwunastu do dwudziestu czterech godzin (Bickell i Kempf, 1983).

Mechanizmy obronne Nudibranchia

Z pozoru niewielkie i bezbronne Nudibranchia posiadają wysoce rozwinięte mechanizmy obronne, co czyni je morskimi drapieżcami. W zależności od przynależności taksonomicznej, mechanizmy te w obrębie poszczególnych gatunków różnią się, co wynika w głównej mierze z odmiennej budowy anatomicznej. Dla wszystkich przedstawicieli Nudibranchia uniwersalne są natomiast ubarwienie ostrzegawcze oraz kamuflaż (Fraser, 2002; Jura, 2002; Błaszak, 2012; Gosliner i in., 2015).

Kleptoknidoza

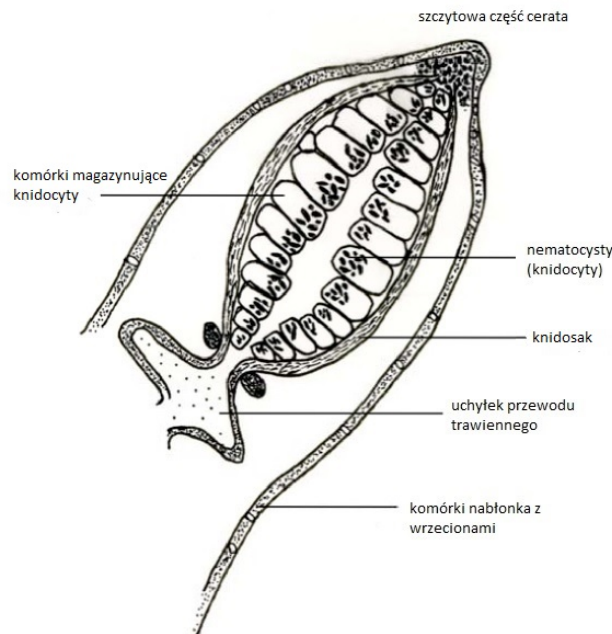
Komórki parzydełkowe Cnidaria (parzydełka, knidy, parzawki) tworzone są przez komórki interstycjalne, które mają wysoki potencjał biologiczny, przez co mogą być formami pierwotnymi dla wszystkich rodzajów komórek u parzydełkowców. Knidy mają owalny kształt, otoczone są chitynową kapsułą. Wewnątrz posiadają jamę wypełnioną cytoplazmą oraz zwiniętą nicią, która zostaje wyrzucona z komórki w momencie zetknięcia się wystającego ponad powierzchnię naskórka wyrostka

czuciowego (kindocyłu) z potencjalnym napastnikiem bądź ofiarą (Grabda, 1984; Jura, 2002; Błaszak, 2015). Parzydełka przystosowane są przede wszystkim do aplikowania substancji trujących i paraliżujących. Stanowią niesamowitą, naturalną barierę ochronną dla parzydełkowców, jak i ułatwienie podczas polowania. Pomimo zabójczych umiejętności parzydełkowców, wiele zwierząt pochodzących z różnych gromad poluje na nie, nie tylko po to, by się nimi odżywić, ale także w celu przejścia ich mechanizmu obronnego. Kleptoknidoza to nic innego jak przechwytywanie obcych parzydełek, nie trawienie ich i wykorzystywanie w celu własnej obrony. Jest to bardzo powszechne zjawisko wśród przedstawicieli Aeolidina, należących do Nudibranchia (Martin, 2003; Greenwood, 2009).

Można zadać pytanie, w jaki sposób Aeolidina bronią się przed zabójczym działaniem parzydełek. Otóż są one wyposażone w specjalne mechanizmy chroniące je przed szkodliwym działaniem komórek parzydełkowych. Zwierzęta te posiadają między innymi bardzo twardą osłonkę kutykularną, zbudowaną z chityny, która pokrywa nabłonek przedsionka jamy ustnej oraz przełyku. Kutykula zapobiega degradacyjnym oraz nieodwracalnym zmianom, jakie mogłoby nieść ze sobą szkodliwe działanie komórek parzydełkowych (Martin i in., 2007 za Greenwood, 2009). W procesie ochrony ślimaka przed szkodliwym działaniem parzydełek bardzo ważną funkcję pełni także śluz, którym są pokryte. Podstawowym i najważniejszym zadaniem śluzu jest ochrona skóry poprzez neutralizację komórek parzydełkowych. Niemniej jednak należy zwrócić uwagę na to, że zneutralizowane komórki parzydełkowe w żaden sposób nie przyczyniają się do sprawnego funkcjonowania mechanizmu obronnego ślimaków, zatem są one bezużyteczne. Dowiedziono, że największa ilość knidocytów neutralizowana jest przez te ślimaki, które tak naprawdę nie żerują na parzydełkowcach (Mauch i Elliott, 1997; za Greenwood, 2009).

Dzięki wyżej opisanym mechanizmom, Nudibranchia są w stanie pochłoniąć komórki parzydełkowe, nie wyrządzając sobie przy tym większej szkody. Te komórki, które nie uległy neutralizacji w momencie zetknięcia się z warstwą śluzu, przechodzą przez uchylki przewodu pokarmowego w przeciągu dwóch lub trzech godzin od ich pochłonięcia. Następnie kierowane są do knidosaku (Ryc. 6), gromadzącego parzydełka podczas procesu kleptoknidozy. Jest to struktura wypełniona komórkami, które mają za zadanie przechowywanie knidocytów. Knidocyty, które nie osiągnęły jeszcze swojej pełnej dojrzałości i nie są zdolne do paraliżowania, dojrzewają wewnątrz tych komórek. Pozostają w nich aż do momentu wykorzystania ich przez ślimaka lub rozkładu przy udziale lizosomów (Martin, 2003; Greenwood, 2009). Najważniejszą funkcją knidocytów jest obrona przed napastnikami. W momencie kiedy parzydełka zostają uwolnione z cerata (palczaste wyrostki na grzbiecie ślimaka), wypuszczają substancje toksyczne oraz paraliżujące. Co ciekawe, Nudibranchia posiadają faktyczną kontrolę nad liczbą uwalnianych komórek parzydełkowych (Greenwood, 2009).

Nudibranchia posiadające parzydełka zapożyczone od Cnidaria wykazują wzmoczoną drapieżność, a ich cerata są bardzo szybko regenerowane (Miller i Byrne, 2000 za Greenwood, 2009). Frick (2005) (z Greenwood 2009) przedstawił dowody świadczące o tym, że rodzaj komórek parzydełkowych pobieranych przez dany gatunek ślimaka jest ściśle związany ze środowiskiem w jakim bytuje oraz z rodzajem pokarmu, na jakim żeruje. Co więcej, ślimak jest w stanie pochłaniać takie komórki parzydełkowe, które dają mu najwięcej korzyści oraz sprawiają, że staje się on silnym morskim drapieżnikiem (Martin, 2003; Greenwood, 2009). Podczas ataku zwierzę nastrosza cerata i ostrzegawczo macha nimi w kierunku przeciwnika. W momencie gdy dojdzie do ataku, ślimak odpycha wyrostkami napastnika, tak aby jego część głowowa oraz trzewiowa zostały nietknięte (Aguado i Marin, 2006).



Ryc. 6. Schemat cerata w przekroju podłużnym sporządzony na podstawie organizmu *Spurilla neapolitana* (Greenwood, 2009; zmieniony)

Aposematyzm i mimikra

Aposematyzm, czyli ubarwienie ostrzegawcze to jeden z częściej spotykanych mechanizmów obronnych u Nudibranchia. Bardzo powszechnym zjawiskiem u tych ślimaków jest również mimikra. Zjawisko to polega na upodobnieniu się do tych zwierząt, które posiadają bardziej wyspecjalizowane mechanizmy obronne. Zyskują one wówczas bezpieczeństwo, bowiem zmniejsza się prawdopodobieństwo ataku drapieżnika. W parze z mimikrą u Nudibranchia często występuje kleptoknidoza (spotykana u przedstawicieli Aeolidina) (Haber i in., 2010).

Chemiczne mechanizmy obronne

Innym, często spotykanym przystosowaniem, wykorzystywanym przez część przedstawicieli Nudibranchia, w tym między innymi Doridina, jest wydzielanie substancji chemicznych pobranych przez zwierzę podczas żerowania na takich organizmach, jak np. Porifera (Faulkner i Ghiselin, 1983; Avila i in., 2000; Karuso i Scheuer, 2002; Haber i in., 2010). Porifera to nisko uorganizowane bezkręgowce, które posiadają pewne specyficzne, aktywne biologicznie związki chemiczne. U gąbek, które pozbawione są szkieletu, substancje te są o dosyć rozpowszechnione oraz występują w wysokim

stężeniu, co wskazuje na to, że pełnią one funkcję obronną (Faulkner i Ghiselin, 1983).). Badania przeprowadzone na Porifera dowodzą, że organizmy, które posiadają metabolity wtórne (wspomniane powyżej związki chemiczne ulokowane w wakuolach, pełniące funkcje obronne, odstrasżające czy też przywabiające) są znacznie rzadziej atakowane przez potencjalnych napastników (Faulkner i Ghiselin, 1983).

Obecność metabolitów produkowanych przez gąbki została stwierdzona u ślimaków należących do Nudibranchia, bytujących w tym samym środowisku co przedstawiciele Porifera (Faulkner i Ghiselin, 1983; Karuso i Scheuer, 2002; Haber i in., 2010). Dowiedziono tego poprzez analizę porównawczą związków chemicznych obecnych u Nudibranchia i u Porifera, na których ślimaki żerują. Na przykład, metabolit 1-metyloguanozyna zidentyfikowany u gąbki z gatunku *Tedania digitata* został zidentyfikowany również w gruczołach trawiennych ślimaka *Anisodoris nobilis* (Karuso i Scheuer, 2002). Kolejny, udokumentowany przykład związku pomiędzy Nudibranchia a Porifera to występowanie dokładnie tych samych metabolitów u *Cadlina luteomarginata* oraz *Axinella* sp (Faulkner i Ghiselin, 1983; Karuso i Scheuer, 2002).

Wraz z substancjami chemicznymi ślimaki pobierają również pigmenty, co zostało uznane jako mechanizm pasywnej obrony chemicznej (Faulkner i Ghiselin, 1983; Karuso i Scheuer, 2002). Doskonałym przykładem jest ślimak *Rostanga pulchra*, który żyje tylko i wyłącznie na czerwonych gąbkach (Avila i in., 2000). Pobiera z nich barwniki karotenoidowe, co skutkuje zmianą jego ubarwienia. Kamuflaż zyskiwany dzięki specjalistycznej diecie nie jest zbyt powszechny u morskich bezkręgowców, dlatego też uważa się go jedynie za uboczny skutek obecności pigmentów w pożywieniu. Ważniejsze dla zwierząt są pozyskane substancje chemiczne, które w starciu z napastnikiem są o wiele bardziej skuteczne niż kamuflaż (Faulkner i Ghiselin, 1983; Avila i in., 2000).

Muszla a styl życia

Muszla okrywająca korpus ślimaka to skorupa ochraniająca zewnętrzne partie ciała ślimaka przed drapieżnikami takimi, jak np. ryby, kraby czy inne drapieżniki posiadające zdolność ruchu (Wägele i Klussmann Kolb, 2005).

Naukowcy uważają, że jedną z przyczyn, dla których część ślimaków, w tym Nudibranchia, odrzuciła swoją muszlę, może być zasiedlanie nowych środowisk (Wägele i Klussmann Kolb, 2005). Według badaczy, kiedy ślimaki rozpoczęły swoją ekspansję, tj. odkrywanie nowych terenów i adaptowanie się do nowych warunków środowiskowych, wymusiło to na nich pewne zmiany zarówno na poziomie morfologicznym, jak i fizjologicznym. Można to zobrazować, porównując bezmuszlowca i ślimaka z muszlą. Dzięki redukcji skorupy ślimaki należące do Aeolidina są w stanie odżywiać się Hydrozoa, czego nie potrafią muszlowce. Z kolei ryjące w dnie ślimaki, które posiadają muszlę, mają wyspecjalizowaną tarczę głowową zachodzącą na konchę, w efekcie czego zwierzę ma bardziej opływowy kształt ciała. Ślimaki nie posiadające muszli należące do Anaspidea oraz Sacoglossa to organizmy, które pobierają pigmenty oraz chloroplasty z roślin, którymi się żywią. Dzięki temu, że nie są ograniczone konchą, fotosynteza może zachodzić wewnątrz ich ciała. Do nich podobne są Nudibranchia, które w zbliżony sposób wykorzystują zooksantelle, magazynując je w przewodzie pokarmowym (Muniain, 2001; Wägele i Klussmann Kolb, 2005; Gosliner i in., 2015). Zarówno przedstawiciele Sacoglossa, jak i Nudibranchia, dzięki symbiozie z fotosyntetyzującymi glonami mogą przetrwać przez długi czas bez pożywienia — najdłuższy, zarejestrowany okres czasu

u Sacoglossa to nawet osiem miesięcy, natomiast u Nudibranchia dziesięć miesięcy Gosliner i in., 2015).

Mechanizmy obronne – post– czy preadaptacja po utracie muszli

Podgromada Opisthobranchia skupia ślimaki posiadające muszlę, ale również i takie, które tej muszli nie posiadają. Nudibranchia stanowią jeden z niewielu rzędów, który charakteryzuje się całkowitym brakiem muszli — z wyłączeniem stadium larwalnego (Gosliner i in., 2015). Uważa się, że zupełna redukcja muszli została skompensowana u tych zwierząt przez różne, specjalnie dostosowane do wymagań środowiska adaptacje, w tym wysoko wyspecjalizowane mechanizmy obronne (Faulkner i Ghiselin, 1983; Grkovic, 2005).

Zgodnie z nowoczesną teorią ewolucji utratę muszli wyjaśnia się zyskami ekonomicznymi (Faulkner i Ghiselin, 1983; Grkovic i in., 2005). Zdaniem naukowców, brak muszli jest równoznaczny z bardzo dużą oszczędnością kosztów związanych z jej powstawaniem, odbudową oraz samym transportem. Z drugiej strony brak muszli powoduje wzrost ryzyka ataku napastnika (Faulkner i Ghiselin, 1983). Według Faulkner'a i Ghiselin'a (1983) korzyści wynikające z redukcji muszli zaczynają się wzrastać wtedy, gdy zostanie ona zastąpiona alternatywnym, niezbyt kosztownym w utrzymaniu innym środkiem ochrony. Patrząc jednak z innej perspektywy, można jednak stwierdzić, że związki chemiczne czy komórki parzydełkowe pobierane z pożywienia przez Nudibranchia, owszem zmniejszają koszty związane z ich potencjalną produkcją do zera, ale również wysoki jest ich koszt utrzymania (Faulkner i Ghiselin, 1983; Grkovic i in., 2005). Faulkner i Ghiselin (1983) badając powiązanie pomiędzy utratą muszli a rozwojem mechanizmów obronnych, postawili dwie hipotezy:

- chemiczne mechanizmy obronne są post-adaptacją, czyli wyewoluowały po tym, jak zwierzęta utraciły muszlę;
- chemiczne mechanizmy obronne są preadaptacją, pozwoliły ślimakom przygotować się do życia bez muszli.

Badacze ci w swojej pracy skłaniają się ku hipotezie preadaptacyjnej – według nich mechanizmy obronne rozwijały się powoli, stopniowo wraz z redukcją muszli. Pierwsza hipoteza zakładająca post-adaptację wydaje się być mniej prawdopodobna, ponieważ w momencie „rezygnacji” z muszli zwierzęta pozostałyby bezbronne, bez innego, alternatywnego mechanizmu obronnego (Faulkner i Ghiselin, 1983). Badania Wägele i Klussmann Kolb (2005) zdają się potwierdzać hipotezę preadaptacyjną. Dowiedli oni bowiem, że takie struktury, jak gruczoły kwasowe czy cerata z komórkami parzydełkowymi występują tylko u tych taksonów, które utraciły muszlę.

Literatura

- Aguado, F., Marin, A., 2007, Warning coloration associated with nematocyst-based defences in aeolidiidean nudibranchs. *Journal of Molluscan Studies*, 73(1), 23–28.
- Alvim, J., Pimenta, A. D., 2013, Taxonomic review of the family Discodorididae (Mollusca: Gastropoda: Nudibranchia) from Brazil, with descriptions of two new species. *Zootaxa*, 3745(2), 152–198.

- Avila, C., Iken, K., Fontana, A., Cimino, G., 2000, Chemical ecology of the Antarctic nudibranch *Bathydoris hodgsoni* Eliot, 1907: defensive role and origin of its natural products. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 252(1), 27–44.
- Bickell, L. R., Kempf, S. C., 1983, Larval and metamorphic morphogenesis in the nudibranch *Melibe leonina* (Mollusca: Opisthobranchia). *The Biological Bulletin*, 165(1), 119–138.
- Błaszak, C. (red.), 2009, *Zoologia: bezkręgowce*. Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Boroń, A., Szlachciak J., 2013, *Różnorodność i taksonomia zwierząt* Tom 1. Charakterystyka i systematyka zwierząt. Uniwersytet Warmińsko-Mazurski w Olsztynie.
- Faulkner, D. J., Ghiselin, M. T., 1983, Chemical defense and evolutionary ecology of dorid nudibranchs and some other opisthobranch gastropods. *Marine Ecology Progress Series*, 13(2), 295–301.
- Fraser, V., 2002, *More reef fishes and nudibranchs: east and south coast of Southern Africa*, Struik Publishers.
- Gosliner, T., Valdéz, Á., Behrens, D. W., 2015, *Nudibranch and Sea Slug Identification: Indo-Pacific*.
- Grabda, E., 1985, *Zoologia, Bezkręgowce*. Tom I/II, PWN.
- Grkovic, T., Appleton, D. R., Copp, B. R., 2005, Chemistry and Chemical Ecology of some of the Common Opisthobranch Molluscs Found on the Shores of NE New Zealand. *Chemistry in New Zealand*, 69(4), 12–15.
- Haber, M., Cerfeda, S., Carbone, M., Calado, G., Gaspar, H., Neves, R., Maharajan V., Cimino G., Gavagnin M., Ghiselin M., Mollo, E., 2010, Coloration and defense in the nudibranch gastropod *Hypselodoris fontandraui*. *The Biological Bulletin*, 218(2), 181–188.
- Harrigan, J. F., Alkon, D. L., 1978, Larval rearing, metamorphosis, growth and reproduction of the eolid nudibranch *Hermisenda crassicornis* (Eschscholtz, 1831)(Gastropoda: Opisthobranchia). *Biological Bulletin*, 154(3), 430–439.
- Jura, C., 2002, *Bezkręgowce: podstawy morfologii funkcjonalnej, systematyki i filogenezy*. Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Karuso, P., Scheuer, P. J., 2002, Natural products from three nudibranchs: *Nembrotha kubaryana*, *Hypselodoris infucata* and *Chromodoris petechialis*. *Molecules*, 7(1), 1–6.
- Martin, R., 2003, Management of nematocysts in the alimentary tract and in cnidosacs of the aeolid nudibranch gastropod *Cratena peregrina*. *Marine Biology*, 143(3), 533–541.
- Martin, R., Walther, P., 2003, Protective mechanisms against the action of nematocysts in the epidermis of *Cratena peregrina* and *Flabellina affinis* (Gastropoda, Nudibranchia). *Zoomorphology*, 122(1), 25–32.
- Martynov, A. V., Korshunova, T. A., Savinkin, O. V., 2006, Shallow-water opisthobranch molluscs of the Murman coast of the Barents Sea, with new distributional data and remarks on biology. *Ruthenica*, 16(1-2), 59–72.
- McClintock, J. B., Baker, B. J., Slattery, M., Heine, J. N., Bryan, P. J., Yoshida, W., Davies-Coleman M. T., Faulkner, D. J., 1994, Chemical defense of common antarctic shallow-water nudibranch *Tritoniella belli* eliot (Mollusca: Tritonidae) and its prey, *Clavularia frankliniana* rouel (Cnidaria: Octocorallia). *Journal of Chemical Ecology*, 20(12), 3361.
- Muniain, C., Marín, A., Penchaszadeh, P., 2001, Ultrastructure of the digestive gland of larval and adult stages of the sacoglossan *Elysia patagonica*. *Marine Biology*, 139(4), 687–695.

- Schmitt, V., Anthes, N., & Michiels, N. K., 2007, Mating behaviour in the sea slug *Elysia timida* (Opisthobranchia, Sacoglossa): hypodermic injection, sperm transfer and balanced reciprocity. *Frontiers in Zoology*, 4(1), 17-25.
- Wägele, H., Klussmann-Kolb, A., 2005, Opisthobranchia (Mollusca, Gastropoda)—more than just slimy slugs. Shell reduction and its implications on defence and foraging. *Frontiers in Zoology*, 2(3), 1–18.
- Wyeth, R. C., Willows, A. D., 2006, Field behavior of the nudibranch mollusc *Tritonia diomedea*. *The Biological Bulletin*, 210(2), 81–96.
- Valdés, Á., 2001, Deep-sea cryptobranch dorid nudibranchs (Mollusca, Opisthobranchia) from the tropical west pacific, with descriptions of two new genera and eighteen new species. *Malacologia*, 43(1-2), 237–311.

Źródła internetowe:

- www 1. <http://www.asnailsodyssey.com/LEARNABOUT/NUDIBRANCH/nudiRepr.php> (26.05.2018)
- www 2. <http://www.asnailsodyssey.com/LEARNABOUT/NUDIBRANCH/nudiEgg.php> (26.05.2018)

Krótką notką o autorze: *Studentka II roku Oceanografii II stopnia. Jej zainteresowania koncentrują się wokół zagadnień związanych z ratowaniem i odbudową ekosystemów morskich oraz funkcjonowaniem ekosystemów polarnych. Ponadto interesuje się również podwodnym wulkanizmem, jego aktywnością i skutkami dla środowiska. Jej jedną z dużych pasji jest nurkowanie.*