

EWOLUCJI ŻYWOROĐNOŚCI WŚRÓD KRĘGOWCÓW

Anna Pecio (Kraków)

Żyworođność w liczbach

W ciągu ponad 540 mln lat ewolucji kręgowców żyworođność pojawiła się w kaŹdej z grup, z wyjątkiem ptaków. W kaŹdej grupie ewoluowała z jajorođności i jak dowodzą najnowsze badania pojawiała się niezaleŹnie, często wielokrotnie na rÓżnych poziomach taksonów (Tab. 1). Najczęściej żyworođność pojawiała się wśród gadów; co najmniej 108 razy wśród gadów łuskonośnych (jaszczurki, węŹe, obrączkowce). Potwierdzono takŹe jej istnienie wśród

charakteryzującą się najmniej ewolucyjnie zaawansowanymi stadiami, w których zarodki podczas rozwoju korzystają głównie z zapasów Źółtka nagromadzonego w oocyocie przed zapłodnieniem. Fakt ten moŹe sugerować, Źe przejście ze strategii jajorođności do żyworođności nastąpiło w niezbyt odległym czasie – najprawdopodobniej w okresie plejstocenu. Potwierdzają to również analizy taksonomiczne, które wykazują, Źe gatunki żyworođne naleŹą do rodzajów, których pozostali przedstawiciele, wykazują jajorođność.

Tab. 1. Liczbowe zestawienie pojawienia się żyworođności wśród rÓżnych taksonów kręgowców. * – *Actinistia* to grupa ryb reprezentowana obecnie przez dwa gatunki żyworođnych latimerii – *L. chalumnae* i *L. menadoensis*. ** – *Rhipidistia* – to grupa wyjściowa dla czworonogów, dla której brak danych o rozrodzie.

GRUPY KRĘGOWCÓW	LICZBA PRZEJŚĆ Z JAJOROĐNOŚCI DO ŹYWOROĐNOŚCI	INNE TAKSONY	PROCENT ŹYWOROĐNYCH GATUNKÓW
RYBY CHRZEŚTNOSZKIELETOWE	>10 x		70 %
RYBY KOŚCISTE	>12 x	RYBY DOSKONAŁOKOSTNE	3 %
		ACTINISTIA*	100%
		RHIPIDISTIA **	????
PŁAZY	>6 x	BEZNOGIE	60%
		OGONIASTE	0,1%
		BEZOGONOWE	0,09%
GADY	>108 x	ŁUSKONOŚNE	20%
PTAKI	0		0
SSAKI	2 x	STEKOWCE	0
		TORBACZE	100 %
		SSAKI ŁOŹYSKOWE	100 %

wymarłych grup, głównie morskich ichtiozaurów i plezjozaurów żyjących w mezozoiku. Żyworođność wielokrotnie pojawiła się wśród ryb¹ – ponad 22 razy oraz wśród płazów – co najmniej 6 razy. Wśród ssaków, gdzie jest obecnie dominującą strategią rozrodu występującą u 99,9% gatunków, najprawdopodobniej ewoluowała niezaleŹnie tylko 2 razy – u przodka torbaczy oraz u przodka ssaków łoŹyskowych.

Liczba pojawiających się przejść od jajorođności do żyworođności nie świadczy jednak o powszechności tej strategii, gdyż czasem są one epizodyczne i dotyczą tylko jednego gatunku w obrębie rodzaju. Wśród gadów łuskonośnych, liczących obecnie około 7 tys. gatunków, zaledwie 20% wykazuje żyworođność,

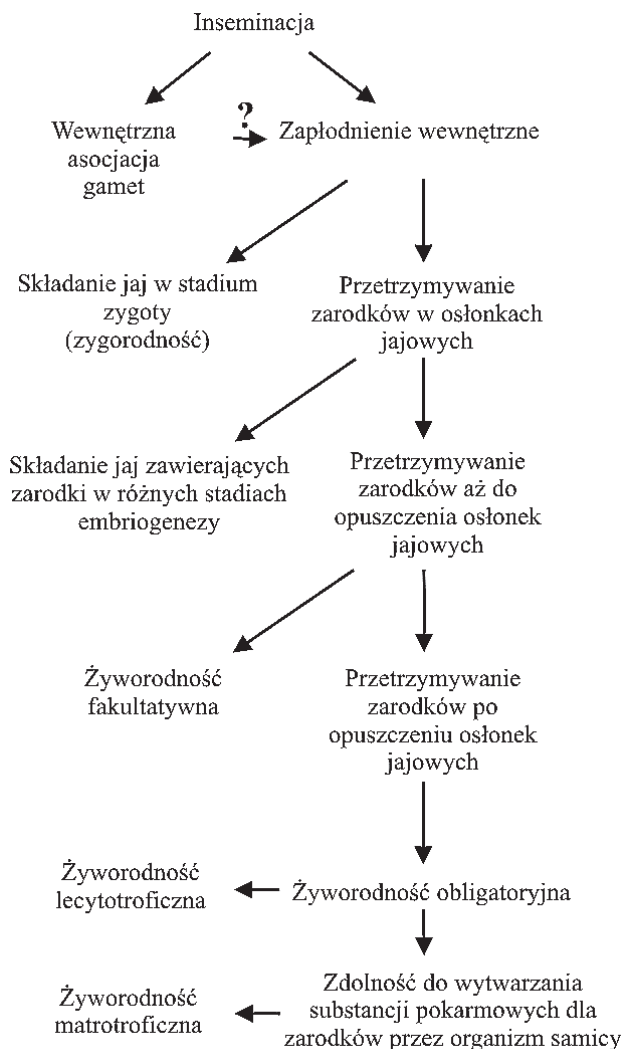
Od jajorođności do żyworođności tylko jeden krok

Powszechnie stosowana obecnie klasyfikacja rozrodu wyróżnia wśród zwierząt jajorođność i żyworođność. Termin jajorođność w języku polskim odnosi się do dwóch form rozrodu. Jedna to taka, w której organizmy składają jaja, a właściwie haploidalne gamety, które łącząc się z uwolnionymi równocześnie plemnikami podlegają zapłodnieniu w środowisku zewnętrznym (np. znakomita większość ryb doskonałokostnych², płazów bezogonowych). Druga odnosi się do organizmów, które składają jaja zapłodnione w drogach rodnych samicy, a więc zawierające zygoty lub zarodki w rÓżnych stadiach rozwoju, często

¹ Ryby (Pisces) to potoczne określenie zwierząt posiadających płetwy i oddychających skrzelami. Obecnie wyróżnia się tarczowce, ryby chrzęstnoszkieletowe, ryby fałdopłetwe, ryby kościste, wykazujące ogromne zrÓżnicowanie między sobą wynikające z wczesnych dywergencji grup i ponad 450 mln lat ich ewolucji.

² Ryby doskonałokostne, Teleostei zwano wcześniej rybami kostnoszkieletowymi.

bardzo zaawansowanych (np. ryby chrzęstnoszkieletowe, płazy beznogie i ogoniaste, gady, ptaki). Natomiast żyworodność to forma rozrodu, w której zarodek po inkubacji opuszcza drogi rodne samicy (lub też kieszenie lęgowe samca np. u koników morskich) jako organizm wolnożyjący. Rozwój zarodka w organizmie samicy może przebiegać częściowo lub przez cały okres w osłonkach jajowych (np. u ryb chrzęstnoszkieletowych) lub bez ich udziału (np. u ssaków). W trakcie inkubacji zarodek korzysta przede wszystkim z ochrony przed mechanicznymi



Ryc. 1. Hipotetyczny scenariusz wydarzeń w ewolucji żyworodności po pojawieniu się inseminacji wewnętrznej.

i chemicznymi czynnikami środowiska zewnętrznego oraz wymiany gazowej, natomiast źródłem energii są zapasy żółtka zgromadzone w oocycie, a po ich wyczerpaniu substancje odżywcze mogą być dostarczane przez organizm samicy. Stąd też wywodzi się dodatkowy epitet żyworodności określany w pierwszym przypadku jako żyworodność lecytotroficzna, a w drugim jako żyworodność matrotroficzna.

Znając kryteria klasyfikacji rozrodu łatwo sobie wyobrazić, że przejście z jajorodności do żyworodności lecytotroficznej jest tylko kolejnym stadium w ciągłości sekwencji wydarzeń. Jeśli weźmiemy pod uwagę organizm, u którego samica składa jaja zawierające zarodki w finalnym stadium rozwoju, to wystarczającym elementem jest opóźnienie w złożeniu jaj i wówczas mamy do czynienia z porodem, gdyż wylęganie z osłonek nastąpi w organizmie samicy. Uwolnienie zarodka z organizmu samicy może być równoczesne z wylęgnięciem z osłonek lub może nastąpić nieco później, ale zarodek nie będzie otrzymywał żadnych dodatkowych substancji pokarmowych tworzonych przez organizm samicy. Takie sporadyczne epizody określa się jako żyworodność fakultatywną i to one mogą sugerować jak wyglądały pierwsze etapy rozwoju żyworodności obligatorijnej. Interesujących danych na temat ewolucji żyworodności dostarczają także niektóre gatunki współcześnie żyjących ryb chrzęstnoszkieletowych oraz jaszczurek, u których występuje wewnątrzgatunkowe zróżnicowanie form rozrodu. Na przykład populacje podgatunku *Galeus arae arae* z rodziny rekinkowatych, Scyliorhinidae, należą do form żyworodnych, podczas gdy *G. a. antilensis* do jajorodnych. Podobnie obie formy rozrodu są cechą jaszczurki żyworodnej, *Zootoca vivipara*. Do form żyworodnych należą populacje żyworodki zamieszkujące strefę klimatu umiarkowanego, podczas gdy populacje zasiedlające rejony południowej Europy (północna Hiszpania, południowa Francja, obszary austriackich Alp Karnijskich i sąsiadujący z nimi obszar Słowenii) są jajorodne. Młode jaszczurki rodzą się po ok. 50–90 dniach od zapłodnienia jaj. Osłony jajowe pękają często dopiero w czasie porodu, jeszcze w ciele samicy. W Pirenejach i na Sachalinie samica składa jaja, z których jaszczurki wylęgają się często po około 1–24 godzin od złożenia.

Powyższe dane są znakomitym przykładem ilustrującym hipotetyczny scenariusz ewolucji żyworodności (Ryc. 1). Tak więc, to najprawdopodobniej możliwość przetrzymywania jaj zawierających zarodki w bardziej zaawansowanych stadiach rozwoju doprowadziła do powstania żyworodności, która w najprostszej formie jest ekstremalną formą jajorodności. W pierwszych etapach ewolucji żyworodności zarodki mogły w organizmie samicy zachować całkowitą autonomię, natomiast kolejne jej etapy, w których następowało wydłużanie czasu przetrzymywania zarodków powodowało tworzenie różnorodnych zależności pomiędzy zarodkiem i samicą, powiązanych z procesami wymiany metabolitów i dostarczania zarodkowi substancji odżywczych po wyczerpaniu się zapasów żółtka.

Dlaczego niektóre zarodki stają się kanibalami?

Pojawienie się żyworodności wielokrotnie wśród kręgowców, a często w danej gromadzie czy taksonie o niższej randze oznacza, że za każdym razem ewoluowała ona niezależnie z jajorodności występującej u bezpośredniego przodka. Niezależne pojawianie się żyworodności ma też inny aspekt, a mianowicie za każdym razem wiąże się z innymi modyfikacjami umożliwiającymi inkubację zarodka. U owodniowców modyfikacjom podlega zawsze ten sam zespół tkanek. Ze strony zarodka są to błony płodowe: owodnia, omocznia, kosmówka, błona żółtkowa, natomiast ze strony samicy: wyspecjalizowane fragmenty jajowodów, tworzące najczęściej macice. Wśród ryb i płazów rodzaj tkanek zaangażowanych jest bardziej zróżnicowany. Ze strony zarodka to najczęściej obficie unaczynione partie ciała jak na przykład woreczek żółtkowy, woreczek osierdziowy, które posiadają ścieniały nabłonek, natomiast ze strony samicy to głównie tkanki budujące układ rozrodczy, czyli jajowód lub jajnik. Stopień modyfikacji wszystkich wyżej wymienionych struktur zależy od relacji zarodek-samica. Jeśli zarodek zachowuje dużą autonomię, wówczas organizm samicy dostarcza mu tylko ochrony oraz zapewnia wymianę gazową. W takiej sytuacji zarodek podczas rozwoju korzysta tylko z zapasów żółtka nagromadzonego w oocycie (żyworodność lecytotroficzna). Wówczas rodzące się zarodki są niewielkich rozmiarów, co oznacza, że ich masa jest niższa od pierwotnej masy oocyty. Jeśli rodzące się zarodki przewyższają masę oocyty, to mamy dowód na otrzymywanie przez nie substancji odżywczych od samicy (żyworodność matrotroficzna).

Sposób przekazywania i rodzaj tych substancji jest ogromnie zróżnicowany. Jednym z najprostszych sposobów występującym u wielu gatunków ryb chrzęstnoszkieletowych i płazów ogoniastych (np. *Salamandra atra*) jest oofagia i adelfofagia. Zjawiska te są możliwe dzięki odmiennej regulacji hormonalnej cyklu rozrodczego, objawiającego się dojrzewaniem kolejnych generacji oocytów, pomimo obecności zarodków w macicy, które u innych kręgowców jest hamowane przez wytwarzanie funkcjonalnego ciała żółtego (*corpus luteum*). Ten typ matrotrofii nie wymaga żadnych modyfikacji tkanek ani ze strony samicy ani zarodka. Zarodki odżywiają się oocytami zasobnymi w żółtko lub – przejawiając wewnątrzmaciczny kanibalizm pożerają zarodki powstałe z później zapłodnionych jaj. W końcowym efekcie w każdym jajowodzie tylko najstarszy zarodek finalizuje rozwój i rodzi się jako doświadczony drapieżnik. Wśród owodniowców takie zjawiska nie występują,

gdyż wydłużone przetrzymywanie zarodków w ciele macicy stało się możliwe dzięki wytwarzaniu przez komórki ciała żółtego hormonu – progesteronu, hamującego okresowo skurcze jajowodów oraz dojrzewanie kolejnych generacji oocytów.

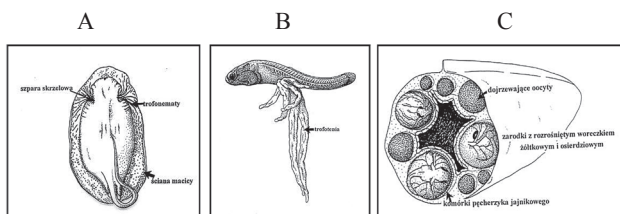
Wzajemne relacje pomiędzy samicą i zarodkiem są bardzo zróżnicowane

Kolejnymi etapami w ewolucji żyworodności było pojawianie się okresowych modyfikacji w układzie rozrodczym samic. Najczęściej związane są one ze wzrostem unaczynienia ścian jajowodów, zapobiegającym niedotlenieniu zarodków oraz uzyskaniem zdolności do wytwarzania różnych substancji odżywczych tworzonych przez komórki nabłonka jajowodu uwalnianych do światła narządu lub przekazywanych bezpośrednio komórkom zarodka, wyspecjalizowanym w absorpcji. Te modyfikacje przyczyniły się do powstania różnorodnych narządów (np. łożysk) służących do wymiany metabolitów między zarodkiem i samicą, które wydłużyły okres inkubacji zarodków w ciele samicy. Tutaj warto dodać, że w ewolucji kręgowców pojawiły się także modyfikacje innych tkanek, umożliwiających inkubację zarodków. U ryb doskonałokostnych dotyczą one jajników, a także niektórych partii skóry tworzących kieszenie lub torby łęgowe przez samce koników morskich (Syngnathidae). Te ostatnie formy wykluczają konieczność zapłodnienia wewnętrznego, a nawet związku zarodka z samicą, ale są zgodne ze skróconą definicją żyworodności zawartej w *Encyclopedia of Reproduction* (1998) określającej ją jako „... rodzenie żywych zarodków (nie jaj) inkubowanych w ciele rodziców...”. Niemniej jednak nie ulega wątpliwości, że dominującą rolę w inkubowaniu zarodków odgrywają w każdej gromadzie kręgowców samice.

U ryb chrzęstnoszkieletowych oraz płazów beznożnych wyspecjalizowane fragmenty jajowodów przetrzymujące zarodki po opuszczeniu przez nie osłonek jajowych uzyskały zdolność do sekrecji różnych płynów zawierających białka i tłuszcze (histotrof, mleczko maciczne) wydzielanych do ich światła, a następnie wchłanianych przez nabłonki powierzchni ciała zarodka jako pokarm. Wyspecjalizowane fragmenty jajowodów u niektórych żyworodnych płaszczek (Rajidae) mogą tworzyć też taśmowate wypustki (= trofonematy), które trafiają przez szparę skrzelową, zwaną tryskawką do gardzieli zarodka, uwalniając sekrecje do światła lub przekazując je komórkom nabłonka jamy gębowej zarodka (Ryc. 2 A). Podobnie u niektórych żyworodnych ryb doskonałokostnych – *Jenynsia linneata* czy *Cymatogaster aggregata* występuje wrastanie tkanki jajnika pomiędzy szpary

skrzelowe służące do wymiany gazowej, ale u *Ogilba cayurum* wrastająca do jamy gębowej zarodka tkanka jajnika tworzy brodawkę i wykazuje wzmożoną aktywność wydzielniczą.

Zdolność do wydzielania substancji zawierających białka i tłuszcze jest powstała niezależnie modyfikacją wśród płazów beznogich (np. wśród przedstawicieli podrodziny Typhlonectidae). Mogą one być wydzielane do światła jajowodów i wchłaniane przez rozrośnięte skrzela zewnętrzne zarodków, które mają nietypowy, workowaty kształt. Jednak najbardziej unikalną adaptacją zarodków jest histofagia, czyli zjadanie nabłonka jajowodów przez zarodki zaopatrzone w specjalne zęby, funkcjonujące tylko w okresie zarodkowym. Ustawiczne zeszkrobwanie nabłonka jest równocześnie czynnikiem stymulującym jego intensywne narastanie.



Ryc. 2. Różnicowane przystosowania do przekazywania substancji pokarmowych wśród organizmów matrotroficnych. A – trofonematy wnikające przez szparę skrzelową (tryskawkę) do gardzieli u płaszczki. B – trofotenia, czyli odrośla, będące uzewnętrznieniem układu pokarmowego zarodków u przedstawicieli rodziny Goodeidae. C – ciąża wewnątrzpęcherzykowa – zarodki gupika otoczone przez komórki pęcherzyka jajnikowego przetrzymywane w ścianie jajnika.

Łożysko – najbardziej wyspecjalizowany narząd w przekazywaniu substancji pomiędzy zarodkiem i samicą

Łożysko jest narządem powstałym ze ścisłego połączenia (fuzji) tkanek zarodka i samicy, które służą do wymiany fizjologicznej czyli pobierania pokarmu, eliminacji metabolitów i wymiany gazowej. Ta definicja umożliwia zaklasyfikowanie jako łożysko narządów występujących nie tylko u ssaków łożyskowych, lecz także u torbaczy oraz wśród ryb i gadów łuskonośnych. Takie ścisłe połączenia występujące wśród ryb chrzęstnoszkieletowych (np. u płaszczki *Gymnura micrura*) dotyczą trofonemat wnikających do gardzieli (Ryc. 2 A).

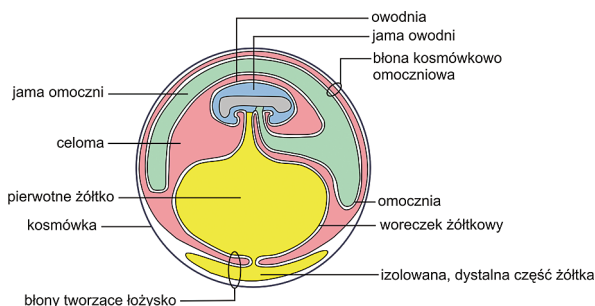
Wśród żyworodnych ryb doskonałokostnych zarodki przetrzymywane są w jajnikach. U wszystkich przedstawicieli tego taksonu stanowiących połowę wszystkich współcześnie żyjących kręgowców, czyli ok. 29 tys. gatunków – układ rozrodczy składa się zasadniczo z gonad, a więc u samic nie występują jajowody. Żyworodność w tej grupie jest strategią rzadką – dotyczy ok. 3% gatunków (ok. 500 gatunków),

ale powstała niezależnie w kilku rzędach. Największa liczba gatunków żyworodnych występuje wśród ryb piękniczkowatych (Poeciliidae) zasiedlających głównie Stany Zjednoczone i Amerykę Południową oraz Goodeidae, które występują w stanie Nowada i w Meksyku. Wymieniam te rodziny jako przykład unikalnych i bardzo odmiennych modyfikacji w relacji zarodek-samica. W pierwszym przypadku łożysko tworzy się pomiędzy komórkami pęcherzykowymi oocyty, które po zapłodnieniu tworzą między sobą połączenia ściśle i pośredniczą w przekazywaniu wszystkich substancji do zarodka tkwiącego w ścianie jajnika. Taki stan określa się jako ciąża wewnątrzpęcherzykowa, a wyjątkowym zjawiskiem jest tutaj brak owulacji i utworzenie przez komórki Graffa składowej łożyska (Ryc. 2 C). U ssaków komórki pęcherzyka jajnikowego tworzą wspomniane powyżej ciało żółte, które w przypadku zapłodnienia i zagnieżdżenia się zarodka hamują dojrzewanie kolejnych generacji oocytów oraz wytwarzają hormony (gestageny) podtrzymujące ciążę. U piękniczkowatych komórki Graffa odgrywają istotną rolę w utrzymaniu ciąży, ale nie hamują dojrzewania kolejnych generacji oocytów. Umożliwiło to pojawienie się jeszcze innego, unikalnego wśród ryb kostnoszkieletowych zjawiska – ciąży zwielokrotnionej (spotęgowanej), kiedy to w jajniku obserwuje się wiele generacji rozwijających się zarodków. W drugim przypadku, u przedstawicieli rodziny Goodeidae, zarodki rozwijają się w jamie jajnika, do której tworzony jest histotrof, wchłaniany przez nabłonek jelita zarodka, wyspecjalizowany funkcjonalnie w absorbowanie substancji z otoczenia. Nabłonek jelita ulega uzewnętrznieniu, tworząc rozetowate wypuklenia w formie odrośli wokół odbytu (Ryc. 2 B).

U ryb chrzęstnoszkieletowych najczęściej występuje tzw. łożysko woreczka żółtkowego. Pomiędzy śluzówką macicy a ścianami bogato unaczynionego woreczka żółtkowego dochodzi do adhezji, co ułatwia bezpośrednio przekazywanie substancji odżywczych zarodkom. Zarodki *Scoliodon laticaudus* ulegają bardzo wczesnej implantacji przylegając dystalnym fragmentem woreczka żółtkowego do ściany śluzówki macicy. Ich jaja są nietypowe wśród żarłaczy, gdyż są mikrocytalne oraz pozbawione osłonek jajowych, a więc podobne jak u ssaków, toteż relacje pomiędzy zarodkiem i samicą przypominają zależności istniejące u ssaków drapieżnych.

W tworzeniu łożyska owodniowców biorą udział błony płodowe zarodka, najczęściej obficie unaczynione: błona woreczka żółtkowego i omocznia, a także kosmówka. Kontaktując się ze śluzówką macicy mogą do niej przylegać lub wrastać w głąb endometrium jak to się dzieje u ssaków.

Wśród gadów łuskonośnych istotną rolę pełni roztająca się wraz ze wzrostem zarodka znakomicie unaczyniona omocznia oraz błona żółtkowa. Właściwe miejsce kontaktu zarodka z błoną jajowdów tworzy się w miejscu oddzielenia się izolowanego fragmentu woreczka żółtkowego (Ryc. 3).



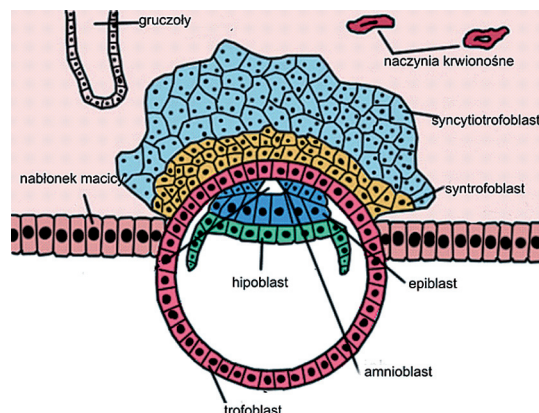
Ryc. 3. U gadów łuskonośnych łożysko utworzone jest przez błony otaczające izolowaną dystalną część żółtka.

Dobrze zanalizowanym przypadkiem żyworodności są południowoamerykańskie scynki z rodzaju *Mabuya*, wykazujące ekstremalną formę odżywiania przez łożysko. Podczas rozwoju zarodki zwiększają swoją masę aż o 99%, w stosunku do suchej masy mikrocytalnych oocytów osiagających zaledwie 0,9–1,3 mm.

Zróznicowanie łożysk występuje także wśród ssaków łożyskowych, u których żyworodność wywodzi się od jednego przodka. Wczesna implantacja blastocysty wywołała zróżnicowanie na grupę komórek zewnętrznych dających przyszły fragment łożyska zwany trofoblastem oraz grupę komórek, z których różnicują się tkanki zarodka zwany węzłem zarodkowym. Dla rozwijającego się zarodka w przyszłości zostanie utworzone łożysko, głównie przez kosmówkę i omocznia pośredniczące w wymianie fizjologicznej i interakcjach hormonalnych. Ale typy łożysk wśród ssaków łożyskowych są różne; np. u ssaków parzystokopytnych tzw. łożysko nabłonkowo-kosmówkowe, u mięsożernych śródłonkowo-kosmówkowe, natomiast gryzonie i ssaki naczelnne wykazujące znaczną redukcję wszystkich tkanek pośrednich, co powoduje ścisłe połączenie naczyń krwionośnych samicy i zarodka zwane łożyskiem krwio-kosmówkowym. Z tego też powodu implantacja zarodków wywołuje także wiele wzajemnych interakcji pomiędzy zarodkiem i samicą. Komórki śluzówki macicy wytwarzają białka – blastokininy oraz proteazy, które rozpuszczają komórki warstwy promienistej (*zona radiata*) ułatwiając adhezję trofoblastu, który z kolei indukuje zmiany w błonie śluzowej macicy (*endometrium*) macicy, powodujące wzrost jej unaczynienia w tkance łącznej i wzmoczoną aktywność wydzielniczą po implantacji zarodka (Ryc. 4).

Żyworodność jako adaptacja

Przyczyny tak wielokrotnego i niezależnego powstania żyworodności sugerują, że ten typ rozrodu popierany przez dobór naturalny przynosił ogromne korzyści w określonych warunkach. U ryb chrzęstnoszkieletowych częściej występuje ona u form pe-



Ryc. 4. Początkowe fazy implantacji zarodka u ssaków łożyskowych implikujące zmiany w ścianie macicy. Zarodek wykazuje zróżnicowanie na komórki trofoblastu, pośredniczące w wymianie substancji pokarmowych oraz komórki węzła zarodkowego: hipoblast, amnioblast epiblast, z których rozwinię się zarodek. Syncytiotrofoblast i syntrofoblast stanowi zewnętrzną część trofoblastu posiadającą zdolność inwazji w ścianę macicy znacznie zwiększającą powierzchnię wymiany składników odżywczych.

łagicznych (np. u żarłaczy czy mant *Mobulidae*) niż przydennych (np. płaszczki), co sugeruje, że to najprawdopodobniej żyworodność umożliwiła zasiedlenie wód otwartych poprzez przeniesienie rozwoju do wnętrza ciała samicy, co umożliwiło nieograniczone przemieszczanie się w dogodne siedliska. U ryb doskonałokostnych żyworodność występuje głównie u gatunków o niewielkich rozmiarach. Spośród wymienionych grup tylko skorpenowate osiagają wielkość powyżej 30 cm, natomiast większość osiagają rozmiary zaledwie kilku centymetrów. Tak więc, dobór naturalny popierał każdą formę opieki nad potomstwem, w tym żyworodność, która zwiększała szansę przeżycia potomstwa. Dzięki temu sukces rozrodczy jest możliwy wśród organizmów, u których wielkość składanych jaj lub/ oraz ich liczba jest skorelowana z wielkością ciała.

Wśród gadów łuskonośnych obserwuje się wyraźnie częstsze występowanie form żyworodnych w chłodniejszym klimacie, pomimo, że ten sam gatunek lub gatunek blisko z nim spokrewniony występujący w cieplejszym rejonie jest jajorodny, np. wspomniana jaszczurka żyworodna lub gniewosz plamisty *Coronella austriaca*. Pozostawianie złożonych jaj w gnieździe w rejonach klimatu umiarkowanego niesie ryzyko, że zarodki, których tempo rozwoju jest ściśle uzależnione od temperatury nie sfinalizują rozwoju

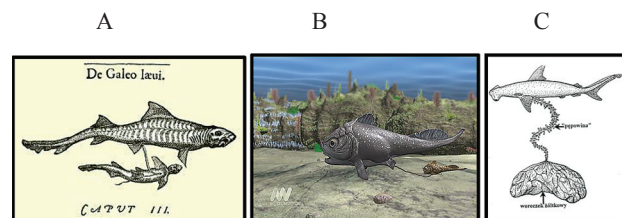
przed nastaniem okresu optymalnego dla żerowania lub przed nadejściem zimy. Tak więc, stopniowe wydłużanie okresu przetrzymywania jaj w ciele samicy, wygrzewającej się w ciągu dnia na słońcu, zapewnia zarodkom wyższą temperaturę, wpływającą na przyspieszenie tempa ich rozwoju. Żyworodność daje również korzyści gatunkom występującym na pustyniach np. scynkom; skrajnie wysokie temperatury powodowałyby przegrzewanie jaj wywołując śmiertelne uszkodzenia lub wysuszenie jaj, natomiast zdolności termoregulacyjne samic decydujących o poddaniu się solaryzacji lub chowaniu się przed słońcem w zacienione miejsca obniża śmiertelność zarodków.

Kiedy żyworodność pojawiła się wśród kręgowców po raz pierwszy?

Na to pytanie do niedawna odpowiedź była bardzo trudna, bo szczątki wymarłych zwierząt zachowują się głównie w postaci skamieniałych tkanek zmineralizowanych (zęby, elementy szkieletu), a nie miękkich tkanek układu rozrodczego. Znaleźiska z paleozoiku wśród wymarłych przedstawicieli ryb pancernych zwanych tarczowcami (Placodermi) z rodziny Ptyctodontidae dotyczące zmodyfikowanych płetw brzusznych, pozwalały domniemywać obecność inseminacji wewnętrznej (a także zapłodnienia wewnętrznego³) w tej grupie, gdyż płetwy były podobne do płetw brzusznych współczesnych ryb chrzęstnoszkieletowych, u których funkcjonują one jako narządy kopolacyjne. Domniemywany w latach 60. XX wieku sposób przekazywania gamet u przedstawicieli rodziny Ptyctodontidae nie sugerował, że było to zjawisko szeroko rozprzestrzenione w tej grupie ryb. Ponadto, nie przypuszczano nawet, że ryby chrzęstnoszkieletowe, najbliższe spokrewnione z tarczowcami mogły ten sposób po nich odziedziczyć. Powszechnie sugerowano też, że zapłodnienie zewnętrzne było pierwotnym sposobem rozrodu kręgowców, a przekazywanie plemników do dróg rodnych samicy i przetrzymywanie zarodków jest bardziej zmodyfikowanym sposobem rozrodu, który pojawił się w ewolucji kręgowców znacznie później. Tym bardziej nie przypuszczano, że wśród tarczowców występowały tak wyspecjalizowane modyfikacje związane z żyworodnością.

Ten stan wiedzy zmieniły badania prowadzone przez zespół paleontologów australijskich (J. A. Long, K. Trinajstić, G.C. Young) i angielskich (Z. Johanson z Muzeum Historii Naturalnej w Londynie). Znaleźli

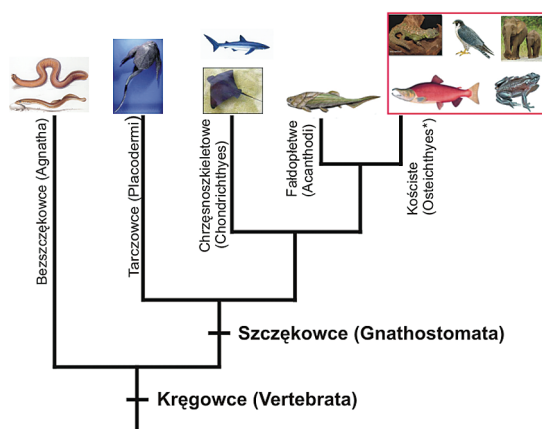
oni w okolicy Kimberley w Zachodniej Australii, w pokładach z górnego dewonu w formacji Gogo znakomicie zachowane zarodki w ciele samic z rodzaju *Materpiscis*, *Austroptyctodus* i *Incisoscutum*, należących do trzech różnych grup ryb pancernych – gromady dominującej w faunie morskiej syluru i dewonu, czyli ok. 360–430 mln lat temu. Jest to rzadki przypadek znaleziska, w którym znakomicie zostały zachowane tkanki miękkie. Początkowo sądzono, że zachowane tkanki wewnątrz samicy *Materpiscis attenboroughi* są zawartością żołądka. Jednakże nie naruszony stan zachowanych łusek oraz struktury, które zinterpretowano jako pępowinę łączącą zarodek z organizmem samicy i żółtko, jednoznacznie wskazywały na obecność zarodka. Ponadto, zarodek wewnątrz organizmu samicy był w zaawansowanym stadium rozwoju zarodkowego, co wskazywało na istnienie złożonych strukturalnie zależności między zarodkiem i samicą, porównywalnych z istniejącymi obecnie wśród niektórych żyworodnych ryb chrzęstnoszkieletowych (Ryc. 5). Rodzaje *Materpiscis*, *Austroptyctodus* należą do grupy tarczowców, u których występował wyraźny dymorfizm płciowy,



Ryc. 5. Zależności pokarmowe pomiędzy zarodkiem i samicą u ryb chrzęstnoszkieletowych. Zjawisko żyworodności wśród ryb chrzęstnoszkieletowych znane było już w starożytności i zostało opisane przez Arystotelesa w *Historia Animalium* (http://www.sharkinfo.ch/SI1_00e/vivipary.html). B – rekonstrukcja *Materpiscis attenboroughi* w trakcie porodu (http://www.sharkinfo.ch/SI1_00e/vivipary.html). C – bogato unaczyniony woreczek żółtkowy po wyczerpaniu się żółtka przylega do ściany macicy i staje się narządem pośredniczącym w wymianie substancji pokarmowych. U wszystkich żyworodnych ryb chrzęstnoszkieletowych pomiędzy woreczkiem żółtkowym a zarodkiem obecny jest przewód – „pępowina”, którego powierzchnia posiada liczne wypustki.

natomiast *Incisoscutum* należał do grupy Arthrodira, w której nie występuje tak wyraźny dymorfizm jak u Ptyctodontidae. Obie te grupy były ze sobą blisko spokrewnione, co świadczyć może o fakcie odziedziczenia zapłodnienia wewnętrznego od wspólnego przodka, a tym samym, że zjawisko to powszechnie występowało wśród tych pierwotnych szczękowców. Fakt ten wskazuje na jeszcze dalej idące implikacje. Do niedawna gromadę Placodermi klasyfikowano jako grupę siostrzaną względem ryb chrzęstnoszkieletowych, a obecnie jest uznawana za najbardziej pierwotną szczękowców. Jeśli więc inseminacja,

³ Inseminacja to wprowadzenie plemników do dróg rodnych samicy, a zapłodnienie to fuzja gamet: oocytu i plemnika. Obecnie wiadomo, że inseminacja nie zawsze prowadzi do zapłodnienia wewnątrz dróg rodnych samicy.



Ryc. 6. Filogenetyczne pokrewieństwa wśród kręgowców wskazujące grupę tarczowców, Placodermi jako grupę wyjściową dla szczękowców Gnathostomata. * – takson Osteichthyes zawiera ryby promieniopłetwe (Actinopterygii) oraz mięśniopłetwe (Sarcopterygii), do których należą ryby dwudysznej latimerie oraz wszystkie czworonogi, czyli płazy, gady, ptaki i ssaki, tworzące grupę owodniowców (Tetrapoda = Amphibia + Amniota).

występująca powszechnie wśród tarczowców i jako jedyna wśród chrzęstnoszkieletowych została odziedziczona po wspólnym przodku, to być może jest to cecha pierwotna dla szczękowców, która pojawiła się już na początku paleozoiku (Ryc. 6).

■ Dr hab. Anna Pecio jest adiunktem w Zakładzie Anatomii Porównawczej Instytutu Zoologii Uniwersytetu Jagiellońskiego. E-mail: anna.pecio@uj.edu.pl.

Słowniczek:

Lecytotrofia – wykorzystywanie podczas rozwoju zarodków zapasów żółtka nagromadzonego przed zapłodnieniem; występuje u organizmów jajorodnych i żyworodnych.

Matrotrofia – wykorzystywanie przez zarodki w trakcie inkubacji różnego rodzaju substancji tworzonych przez organizm samicę.

Oofagia – wykorzystywanie przez inkubowane zarodki jako pokarm kolejnych generacji oocytów (np. żarłacz, Salamandra atra).

Adelfofagia – wykorzystywanie przez inkubowane zarodki jako pokarm zarodków powstałych z później zapłodnionych jaj (np. rekin piaskowy).

Histotrofia – odżywianie się zarodków sekrecjami tworzonymi do światła jajowodu lub jajnika; np. mleczko maciczne, trofoneматы (np. ryby chrzęstnoszkieletowe, niektóre płazy beznogie).

Histofagia – odżywianie się zarodków tkankami samicę np. nabłonkiem jajowodu (niektóre płazy beznogie np. marszczelcowate).

Placentotrofia – przekazywanie substancji odżywczych zarodkom przez łożysko, powstałe dzięki przyleganiu tkanek zarodka i samicę.

Łożysko – narząd powstały dzięki ścisłemu przyleganiu lub fuzji tkanek zarodka i samicę wykorzystywany do wymiany substancji pokarmowych i metabolitów.

NEUTROFILE – NIEUSTRASZENI POGROMCY PATOGENÓW

Łukasz Pijanowski, Magdalena Chadzińska (Kraków)

Neutrofile, zwane inaczej granulocytami obojętnochłonnymi lub leukocytami polimorfonuklearnymi (ang. *polymorphonuclear leukocytes*, PMN) są najliczniejszymi komórkami układu odpornościowego krążącymi we krwi i stanowią aż 50–70% wszystkich leukocytów. W ciągu jednego dnia w stanie fizjologicznym produkowane jest ok. 10^{11} neutrofilii. Proces tworzenia leukocytów, określane jako granulocytopenia odbywa się w szpiku kostnym, gdzie neutrofile powstają z multipotencjalnych komórek macierzystych. Ze szpiku kostnego PMN dostają się do krążenia, w którym żyją 7–10 godzin, po czym umierają przeważnie na drodze apoptozy (programowana śmierć komórkowa). Neutrofile są komórkami ostatecznie zróżnicowanymi i nie są zdolne do namnażania się.

Po czym można poznać neutrofile?

Jak już wspomniano neutrofile są inaczej nazywane leukocytami polimorfonuklearnymi, czyli wielojądrazastymi. Nazwa ta ma związek z kształtem ich jądra komórkowego, które jest podzielone na płaty.

Liczba płatów jądra ma ścisły związek z tym jak długo granulocyty obojętnochłonne znajdują się w krążeniu. Komórki, które niedawno opuściły szpik kostny i dostały się do krążenia mają jądro podzielone na dwa segmenty, natomiast w miarę dojrzewania liczba segmentów zwiększa się, aż do pięciu. Liczba płatów jądra może mieć znaczenie diagnostyczne. Okazuje się bowiem, że zwiększanie się ich liczby powyżej pięciu, czyli tzw. hipersegmentacja często jest związana z występowaniem takich chorób jak: białaczka, przewlekłe zapalenie nerek, nowotwory, sepsa, czy niedobór witaminy B₁₂ i kwasu foliowego. Ponadto w związku z funkcją pełnioną przez PMN posiadają one w cytoplazmie liczne ziarnistości zawierające białka o aktywności przeciwbakteryjnej, przeciwwirusowej i przeciwgrzybiczej (Ryc. 1).

Można wyróżnić cztery typy ziarnistości neutrofilii: pierwszorzędowe, drugorzędowe, trzeciorzędowe oraz wydzielnicze. Nazwy ziarnistości związane są z kolejnością ich pojawiania się w trakcie różnicowania się komórek. Kolejność pojawiania się ziarnistości na poszczególnych etapach różnicowania PMN determinuje