Andrzej Falniowski



Muszle i ich twórcy



Cymbium glans (Gmelin, 1791), Cap Skirring, Senegal

Na stronie tytułowej
Strombus gigas Linnaeus, 1758, wyspa Cayo Levantado, koło półwyspu Samana, Dominikana

Spis treści

Wstęp	4
Mięczaki jeszcze (?) bez muszli – igłoskóre	8
Pleurotomaria – domniemane początki ślimaków	19
Czaszołki – mieszkańcy skał strefy pływów	24
Muszle z otworami	31
Muszle dostawcy masy perłowej – Trochacea	37
Muszle kamyki	42
Muszle wtórnie czapeczkowate	46
Ślimaki filtratorzy	52
Ślimaki największe	57
Muszle dźwigane i wleczone	64
Kolce i zęby	74
Muszle ukryte	81
„Rwikorki" i geometryczna doskonałość	87
Wiercenie i zatruwanie – ślimaki atakujące małże i tyryjska purpura	91
Piękne i śmiertelnie niebezpieczne	99
Muszle lekkie lub ich brak – ślimaki toni wodnej	105
Skrętka skrajnie niska lub wysoka – dylemat ślimaków lądowych	109
Muszla „kieł słoniowy" – wygięta rurka	123
Drobne i niefiltrujące małże	128
Gigantyczne małże	136
Twórcy pereł, także słodkowodnych	143
Małże pogrążone w osadzie	149
Muszla zrośnięta ze skałą	156
Przytwierdzone bisiorem	160
Małże pływające	166
Małże o muszlach niekompletnych	170
Małże niezwykłe	176
Muszla pływak	181
Muszla w otulinie	188
Osobliwości rozrodu otulinowców	200
Różnorodność otulinowców	210
Największe współczesne bezkręgowce – gigantyczne kalmary	223

Wstęp

Muszle słodkowodnych małży z rodziny Unionidae, na których widoczne są ryte figury, znaleziono na Jawie na stanowisku *Homo erectus*, którego wiek datowano na 0,54-0,43 milionów lat temu. Biżuterię z muszli, datowaną na 100-135 tysięcy lat temu znaleziono w jaskini Skhul na górze Karmel w Izraelu. Muszle towarzyszyły więc człowiekowi od początku. Ich twórcy – mięczaki – jak żadne z pozostałych bezkręgowców, od najdawniejszych czasów były ważnym źródłem pokarmu dla człowieka – jedzono je już w epoce kamiennej, wielkie akumulacje pustych muszli ostrygi *(Ostrea*), omułka (*Mytilus*) i sercówki (*Cardium*) towarzyszą siedzibom człowieka z tego okresu w Europie północnej, a przykładowo muszle wielkich nilowych małży *Aspatharia* i *Mutela* archeolodzy znajdują w Palestynie, Grecji, Tunezji i samym Egipcie, na stanowiskach datowanych od 10 000 r. p.n.e. po V wiek n.e. I dziś mięczaki stanowią główne źródło białka w Melanezji, Polinezji, Japonii i na Karaibach. Jedzone są oczywiście i gdzie indziej. Choćby w Stanach Zjednoczonych zjada się rocznie 70 000 ton samych małży. Człowiek zjada paręset gatunków małży, nie mniej ślimaków, wiele głowonogów, a nawet wielkie chitony. Co więcej, połowy mięczaków nie są jakąś działalnością marginalną. W wielkim porcie rybackim w Chioggi w pobliżu Wenecji, w roku 1784, na 916 rybackich kutrów i łodzi 200 zajmowało się jedynie połowem małży. Jedynie nad Morzem Śródziemnym je się 12 gatunków ślimaków, 50 małży i 13 głowonogów, a na Karaibach - 38 małży, 4 ślimaków i 4 chitonów. Światowa konsumpcja samych ostryg przekracza trzy miliony ton, co stanowi około jednej czwartej użytkowanej produkcji wszystkich mięczaków. Niewątpliwie najszerzej znanymi małżami jadalnymi są ostrygi (*Ostrea*) i omułki (*Mytilus*), jednak w samej Europie łowi się rocznie ponad 35 000 ton sercówek (*Cardium*), a *Spisula solidissima* pozyskuje się w ciągu roku 20 000 ton samego mięsa – bez skorupek – na wybrzeżach stanu New Jersey w USA. Przegrzebków (Pectinidae) poławia się na świecie około 150 000 ton rocznie, najczęściej przy użyciu drag i włoków, ciągniętych za dużymi jednostkami rybackimi o mocnych maszynach napędowych.

Same muszle, a także tworzone przez mięczaki perły, również są użytkowane, choćby do produkcji biżuterii, ozdób, inkrustacji mebli, a kiedyś – masowo – guzików. Jest też wiele innych zastosowań, często o długiej tradycji jako talizmanów, ozdób czy przedmiotów związanych z uprawianiem religijnych kultów. Przykładem może być *Turbinella pyrum,* niezwykle krępa i masywna, kilkunastocentymetrowa muszla o wydłużonym syfonie, znajdowana jedynie wokół Indii i Wysp Andamańskich. Służyła za materiał do wyrobu pucharów i innych ozdobnych przedmiotów w Dolinie Indusu i Mezopotamii już w trzecim tysiącleciu p.n.e. Nic w tym nie byłoby wyjątkowego, już bowiem ze znalezisk kultury magdaleńskiej pochodzą ozdoby z muszli, muszla w całości lub jako materiał towarzyszyła od tysiącleci człowiekowi, jednak w przypadku *T. pyrum* eksploatacja trwa do dziś, a same muszle i wykonywane z nich przedmioty mają dla wyznawców hinduizmu znaczenie obrzędowe, wiążąc się z kultem Sziwy. Nowo narodzonemu dziecku daje się bransoletę lub naszyjnik wykonany z tej muszli, a niewielkie muszle używane bywają jako butelki do karmienia niemowląt. Podczas ślubu dmie się w trąby wykonane z tej właśnie muszli, a

bransolety z niej pełnią funkcję ślubnych obrączek. Kompletną muszlę zakopuje się pod fundamentem nowo wznoszonego domu. W muszle te dmie się też przy różnych ważnych okazjach, a w Bengalu również podczas zaćmienia słońca, zapewne wierząc, że potężny dźwięk odgoni złe moce. Gdy natomiast trafi się anormalna, lewoskrętna muszla, jej wartość odpowiada wartości złota, ważącego tyle co sama muszla - a nie jest to mało, bo nieraz waga muszli sięga i kilograma. Wierzy się bowiem, że taka muszla musi przynosić szczęście właścicielowi. To jednak skrajna rzadkość – zapewne w całych Indiach nie ma więcej jak 200 lewoskrętnych muszli *T. pyrum* w dobrym stanie, choć corocznie łowi się tam dwa do trzech milionów tych ślimaków. Znaczenie magiczne czy rytualne przypisywano muszlom w wielu częściach świata – gruba warstwa morskich muszli różnych gatunków pokrywa np. stare indiańskie groby w Chile.

Oczywiście zastosowań muszli, a także innych wytworów mięczaków, jak choćby purpura czy bisior jest więcej, o wielu z nich powiemy w dalszych rozdziałach. Różnorodność muszli, a także ich zastosowań, musi być wielka, pamiętajmy, że mięczaki to dobrze ponad sto tysięcy współczesnych gatunków. Poza tym wszystkim muszle są piękne i z tego samego powodu były zbierane i przechowywane od niepamiętnych czasów, bardzo wcześnie powstawały ich pierwsze kolekcje. Współcześnie muszle należą do tych przedmiotów, których zbieranie jest powszechne i sformalizowane – wydawane są np. katalogi z cenami, księga rekordów rozmiarów muszli, istnieje cała sieć specjalistycznych sklepów, także wysyłkowych, a wielu ludzi żyje z połowów lub handlu muszlami, mającymi wartość właśnie dla kolekcjonerów. Kolekcjonerstwo, poza *Spondylus* i *Pecten* czy *Tridacnidae,* obejmuje głównie ślimaki. Z samych Filipin eksportuje się też ponad milion okazów łodzika rocznie. Dawniej, przed wprowadzeniem ostrych ograniczeń mających na celu ratowanie przeławianych populacji kolekcjonersko cenionych mięczaków, startujące z Tahiti samoloty miały zazwyczaj 4-5 miejsc wolnych, by zrównoważyć ciężar muszli, zabieranych przez turystów w ilości po kilka kilogramów na pasażera. Początki zbierania muszli są zapewne tak stare jak istnienie człowieka, lecz w bardziej konkretnej formie datują się od epoki wielkich odkryć geograficznych. Jeden z pierwszych większych zbiorów muszli Indo-Pacyfiku należał do wdowy po słynnym kapitanie Cooku i pochodził z jego odkrywczych wypraw. Później do dobrego tonu należało zbieranie muszli, zbiory takie pozostały do dziś w Polsce choćby po księżnej Izabelli Czartoryskiej czy kardynale Kajetanie Sołtyku. Przy tym czasem mawia się, że choć badająca mięczaki malakologia, a wcześniej – zwana tak od zajmowania się wyłącznie muszlą – konchiologia nie była nigdy królową nauk, to niejednokrotnie bywała nauką królów. Kolekcjonerem, lecz także zasłużonym badaczem morskich małży był japoński cesarz Hirohito. Nie każdy też wie, że zbieraczem muszli i autorem doniesień naukowych o karaibskich ślimakach był Ian Flemming, późniejszy autor książek o Jamesie Bondzie. Przykłady można by mnożyć.

W każdym razie nigdy dawniej zbieranie muszli nie było tak masowe, jak jest obecnie. W samych Stanach Zjednoczonych działa ponad 1 000 sprzedawców muszli. O ile import muszli do tego kraju wynosił 1 000 ton w roku 1969, to już w 1978 wzrósł do 4 400 ton. Z samych Filipin eksport roczny sięga 4 000 ton rocznie. Później ten wzrost nieco przyhamowały coraz bardziej restrykcyjne – i słusznie – przepisy ochronne. Kolekcjonerstwo

muszli trudno ocenić jednoznacznie. Z jednej strony rozwija przyrodnicze zainteresowania wielu ludzi, lecz z drugiej niesie poważne zagrożenia dla mięczaków wielu części świata. Szczególnie gdy – jak w Kenii, na Filipinach czy Nowej Kaledonii – połowy prowadzi się wysadzając dynamitem fragmenty raf, czy używając trucizn albo wody z Javel (podchlorynu sodu). Oczywiście zbieranie nawet wielkiej liczby muszli pustych niczym specjalnie nie zagraża. Gorzej, że po śmierci mięczaka stosunkowo szybko ulega częściowemu lub całkowitemu rozkładowi organiczny oskórek (*periostracum*), chroniący głębiej położone warstwy wapienne przed korozją i zapewniający muszli efektowny wygląd, z zachowanymi barwami. O takich pustych muszlach kolekcjonerzy mówią „martwe", choć oczywiście jest to nieścisłe, bowiem muszla jest zawsze martwym wytworem żywego organizmu. Cenione są więc muszle uzyskane po uśmierceniu mięczaka, i to już nasuwa wątpliwości etyczne, a także potencjalne zagrożenie dla trwania gatunku i ekosystemu.

Ceny pojedynczych muszli niekiedy przekraczają 2-3 tysiące dolarów za sztukę. Można by wymienić wiele przykładów muszli rzadkich lub cennych, niektóre z nich znane są dosłownie z paru okazów, nieraz pochodzących wyłącznie z przewodów pokarmowych głębinowych ryb, jak niektóre porcelanki. Warto przy tym wskazać na pewną prawidłowość – pochodzące nawet sprzed paru zaledwie lat oceny poszczególnych gatunków, takie jak: „rzadki", „nieczęsty" czy „pospolity" są bardzo często już nieaktualne. Równolegle bowiem zachodzą dwa zjawiska. Z jednej strony – w wyniku zmian w środowisku oraz przełowienia, także dla zaspokojenia wymagań zbieraczy – liczne gatunki pospolite stają się coraz rzadsze. Z drugiej strony popyt na określone rzadkie gatunki skłania tych, którzy utrzymują się z połowów muszli – a jest ich dużo, zwłaszcza w biednych krajach, choćby Dalekiego Wschodu – do poszukiwania tych gatunków. Zarazem tradycyjne łodzie rybaków zostały wyposażone w mocne silniki, co pozwala na trałowanie z większych głębokości, także ponad stu metrów. Wynikiem było często zaskakujące odkrycie, że określony gatunek, znajdowany sporadycznie na brzegu lub łowiony na płyciznach, tworzy całkiem liczne populacje głębiej na szelfie kontynentalnym. Dobrym przykładem może być słynny *Conus gloriamaris* czyli chwała mórz. Przez stulecia zebrano niewiele okazów, jeszcze w latach 60. XX wieku datowana muszla z wieczkiem miała wartość mniej więcej samochodu. Obecnie łowi się go z głębszych wód na całkiem sporym obszarze, głównie pomiędzy Nową Gwineą a Filipinami, a muszlę można zakupić za paręset złotych. Muszla *Epitonium scalare*, zwana „rwikorkiem" z powodu swej skalaryczności, czyli rozsuwania się zwojów, w XVIII w była obiektem darów między cesarzami, obecnie kosztuje 4 euro (lecz warto dodać, że to okaz wytrałowany z głębokości 150-200 m, gdzie jest pospolity; na płyciznach wciąż pozostaje rzadkością).

Nie było moim zamierzeniem przedstawienie w tej książce jakiego, choćby skrótowego, zarysu malakologii. Odsyłam do obszerniejszych i nowszych podręczników zoologii. Zainteresowanych bardziej kompletnym i szczegółowym opisem mięczaków, zwłaszcza w aspekcie ich ewolucyjnego rozwoju, odsyłam do mojej książki „Drogi i bezdroża ewolucji mięczaków". Nie pretendowałem też do przedstawienia wszystkich godniejszych uwagi gatunków, a tym bardziej prób konkurowania z wielu atlasami muszli, ostatnio także w języku polskim. Moim zamierzeniem było przedstawienie szeregu godnych uwagi muszli, uzupełnione opisami ich twórców, przy okazji oczywiście wprowadzając pewien zakres

wiedzy o samych mięczakach, choć nie w formie klasycznego, uporządkowanego i – co przykro przyznać – niejednokrotnie miejscami nudnego podręcznika. Jeżeli książka ta zainteresuje muszlami i powiększy wiedzę choć niektórych Czytelników, swoje zadanie uważał będę za spełnione.

Nota dotycząca podpisów do ilustracji

Książka ma zdecydowanie popularny charakter, starałem się unikać, gdzie tylko możliwe, nadmiaru terminów, a nazwy gatunków podawane są w uproszczonej formie. Przypuszczam jednakże, że wielu Czytelników to będą kolekcjonerzy, zdecydowałem się więc potraktować podpisy ilustracji nieco poważniej. Podaję więc w nich pełne nazwy naukowe (zwykle mówi się „łacińskie", choć w rzeczywistości najczęściej nie mają one wiele wspólnego z łaciną, a jedynie łacińską formę). Nazwy rodzajów i gatunków zwyczajowo pisze się kursywą. Są to nazwy binominalne, czyli dwuwyrazowe: pierwszy człon to nazwa rodzaju, drugi samego gatunku. Następnie podaje się nazwisko autora opisu tej nazwy, a po przecinku datę opisu. A więc nasza słodkowodna zagrzebka została opisana przez Linneusza jako *Helix tentaculata* Linnaeus, 1758. Obecnie zaliczana jest do rodzaju *Bithynia,* więc poprawna obecna nazwa to *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758) – jeżeli klasyfikacja do rodzaju została zmieniona, to człon gatunkowy, autor i data pozostają te same, lecz nazwisko autora z datą umieszczamy w nawiasie. Jeżeli natomiast spotkamy się z nazwą *Bithynia* cf *tentaculata* (Linnaeus, 1758), to znaczy, że oznaczenie gatunku jest niepewne. Nazwy podlegają ścisłym regułom Międzynarodowego Kodeksu Nomenklatury Zoologicznej, aby określony gatunek miał tylko jedną, powszechnie przyjętą nazwę. Jeżeli zbierane muszle mają być czymkolwiek więcej niż ozdobą-bibelotem, to zawsze muszą być datowane, czyli towarzyszyć im musi jak najprecyzyjniejsze określenie stanowiska, z którego je zebrano, tak też opisane są zdjęcia.

Mięczaki jeszcze (?) bez muszli – igłoskóre

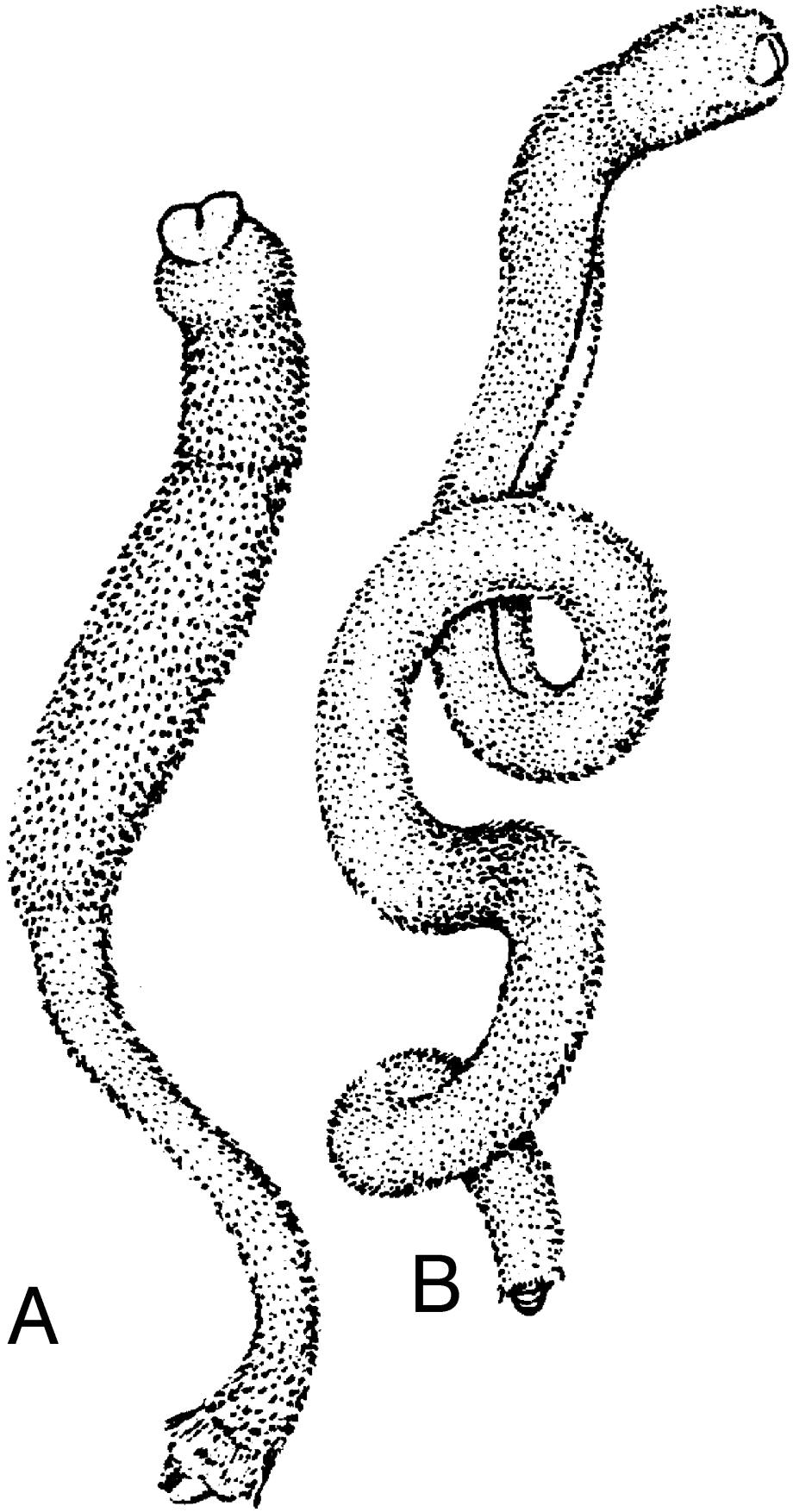
Mięczaki jako typ powstały jeszcze w wendzie, przed kambryjską eksplozją różnorodności świata zwierzęcego, ponad 550 milionów lat temu. W faunie Polski jest ich niewiele – około 200 gatunków – jednak samych lądowych ślimaków jest w światowej faunie ponad 30 tysięcy gatunków, zaś mięczaków w ogóle – ponad 150 tysięcy. Około 11% opisanych dotąd gatunków zwierząt to mięczaki, a po stawonogach jest to drugi pod względem liczby gatunków typ świata zwierzęcego. Zdecydowana większość – w dodatku poza ślimakami i małżami wszyscy przedstawiciele pozostałych gromad – to formy morskie. W morzu spotyka się je we wszelkich siedliskach, zarówno na dnie, jak i w toni wodnej, od strefy oprysku ponad górną linią przypływu po największe głębie hadalu: ekspedycja "Galathea" wyłowiła małża z rodzaju *Glomus* z głębokości 10 190 m w Rowie Filipińskim, a ślimaka z rodzaju *Odostomia* z głębokości 8 210 m w rowie Kermadec. Również do mięczaków należy rekord rozpiętości wymiarów ciała: niektóre ślimaki mierzą piątą część milimetra, podczas gdy gigantyczne kalmary przekraczają zapewne długość 20 metrów. Tak wielka rozpiętość wymiarów dowodzi oczywiście wielkiej plastyczności, „uniwersalności" planu budowy mięczaka. Porównując morfologię tych zwierząt dochodzimy do wniosku, że jedynie dwie cechy są im wspólne: obecność tarki i płaszcza. Tarka to ułożone na chitynowej błonie podstawnej kolejne poprzeczne rzędy chitynowych zębów różnej liczby i kształtu, leżące w gardzieli i służące do pobierania pokarmu, twór niezwykle zróżnicowany (będziemy doń wracać), w dodatku tarki wtórnie brak u wszystkich małży, jak też tu i ówdzie w obrębie innych gromad. Po stronie brzusznej leży (często zmodyfikowana lub zredukowana) noga, a od strony grzbietowej okrywa ciało mięczaka płaszcz, będący słabo umięśnionym workiem, okrywającym jamę płaszczową, którego powierzchnia zewnętrzna ma zdolność wytwarzania struktur mineralno-organicznych, czyli białek i (nie zawsze) chityny, tworzących misterną matrycę, w obrębie której zachodzi krystalizacja węglanu wapnia, stanowiącego 90% lub więcej tych struktur. I ponownie – płaszcz bywa zredukowany, niekiedy całkowicie go brak.

Aby więc wykazać monofiletyzm, czyli pochodzenie od jednego wspólnego przodka, nie będącego jednocześnie przodkiem jakiejkolwiek innej grupy, konieczne jest prześledzenie procesów ewolucji tych zwierząt. Niestety, dane morfologiczne często nie są jednoznaczne, powszechne np. jest równoległe zachodzenie określonych zmian lub zmiany powracające do stanu pierwotnego. Zapis kopalny – skamieniałości – jest wyjątkowo bogaty, lecz niekompletny i nieobejmujący kluczowych części miękkich. Pozostają dane molekularne – analiza sekwencji kwasów nukleinowych (DNA, RNA). Tu jednak także natrafiamy na problemy. Analiza jednego czy paru genów może odtworzyć ewolucję tego genu, zamiast organizmu. W dodatku potrzeba by teoretycznie genu, który ewoluował dostatecznie szybko by odzwierciedlić zmiany w trakcie paru milionów lat, a następnie zachował te zmiany przez kolejne ponad pięćset milionów lat, co raczej jest niemożliwe. Analiza całych genomów oczywiście te trudności omija, lecz z kolei łatwo w niej o błędy w estymacji modelu ewolucji DNA, czyli

błąd systematyczny, niejednokrotnie zupełnie zniekształcający obraz ewolucji. Piszemy o tym, aby wyjaśnić, dlaczego nie da się przedstawić jakiegoś ogólnie pewnego obrazu ewolucji i pokrewieństw w obrębie mięczaków.

Być może upośledzenie procesów regeneracji u pramięczaka było przyczyną premiowania przez dobór naturalny ochrony ciała, w postaci płaszcza, wydzielającego twarde struktury mineralno-organiczne. Przodek mięczaka niewątpliwie nie miał muszli, a więc robakowate, bezmuszlowe mięczaki współczesne wydają się pierwotniejsze od tych mających muszle, czyli muszlowców (Conchifera). Nadal jednak nie mamy pewności, czy współczesne mięczaki pozbawione muszli nie są uwstecznionymi muszlowcami (muszla niejednokrotnie zanika np. u ślimaków, lecz anatomia nadal pozostaje wówczas „ślimacza"), choć jednak raczej nie. Wszystkie pierwotnie pozbawione muszli mięczaki mają zewnętrzną powierzchnię płaszcza pokrytą mineralno-organicznymi (wapiennymi) igłami (kolcami, łuskami). Stąd określamy je jako igłoskóre (Aculifera). Należą tu tarczonogie (Caudofoveata) i bruzdobruchy (Solenogastres), a także chitony, które oprócz igieł mają także osiem litych płyt rozmieszczonych grzbietowo wzdłuż osi symetrii. Na ogół uważa się, że mięczaki dzielą się na (nieliczne) igłoskóre i muszlowce.

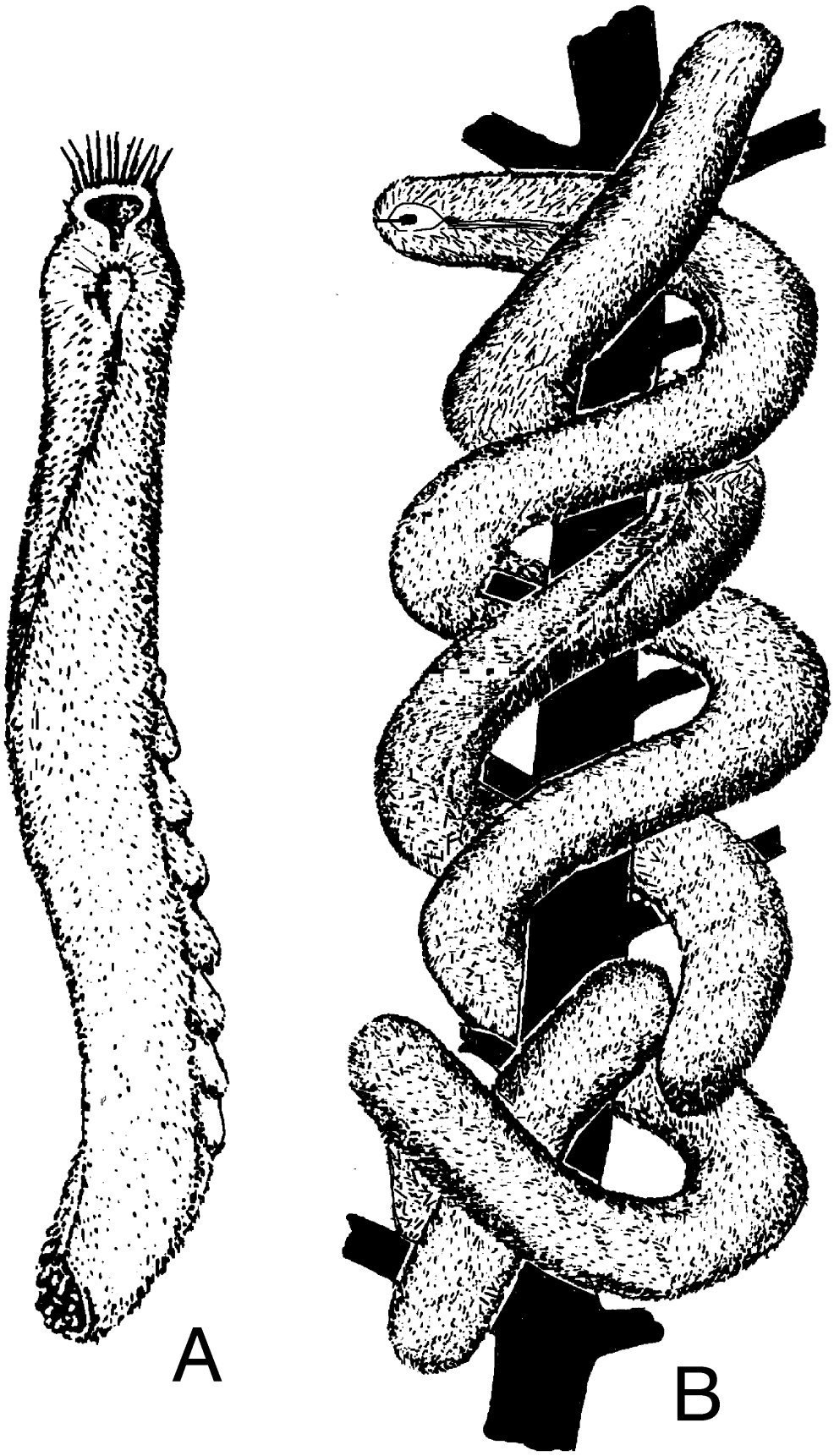
Zupełnie pozbawione muszli tarczonogie (Caudofoveata) i bruzdobrzuchy (Solenogastres) znane są dopiero od XIX wieku. Choć odrębność tarczonogich jako linii ewolucyjnej budzi wątpliwości, to są one odmienne od bruzdobrzuchów zarówno pod względem morfologii, jak i trybu życia, omówimy je więc oddzielnie. Poza niewielką tarczą wokół gębowa z przodu, całe robakowate ciało Caudofoveata (Ryc. 1) pokrywa płaszcz, na tylnym końcu tworząc dzwonowatego kształtu jamę płaszczową. Zwierzę jest w przekroju koliste i ma różną barwę, lecz odznacza się zawsze srebrzystym lub białawym połyskiem, dzięki gęsto rozmieszczonym wapiennym igłom różnego kształtu i długości w granicach 0,02-0,5 mm. Większość Caudofoveata mierzy od dwóch do kilku milimetrów, nieliczne osiągają 14 centymetrów. Pod chitynowym oskórkiem leżą silne mięśnie ściany ciała, z rozbudowaną warstwą podłużną, natomiast mięśnie grzbieto-brzuszne są zredukowane, bowiem zdolność spłaszczania ciała nie jest przydatna ryjącemu zwierzęciu. W jamie płaszczowej mieszczą się parzyste, drzewkowate twory, silnie ukrwione i gęsto pokryte rzęskami. To u mięczaków ktenidia (od greckiego *ktenos* – grzebyk), zwane także skrzelami. Niewątpliwie związane są z wymianą gazową, jednak przede wszystkim bicie leżących na nich rzęsek zapewnia przepływ wody przez jamę płaszczową. Umożliwia to oddychanie, ale także oczyszcza jamę płaszczową z odchodów i produktów przemiany materii, bowiem właśnie w głębi jamy płaszczowej leżą i odbyt, i ujścia narządów wydalniczych, a także płciowych. Taki układ dotyczy praktycznie wszystkich mięczaków. Silne ukrwienie ktenidiów można wiązać właśnie z wymianą gazową, lecz równie uprawnione jest tłumaczenie go koniecznością zapewnienia tlenu i energii intensywnie pracującym rzęskom, a pewne obserwacje, poczynione zwłaszcza na jednotarczowcach, wskazują, że pierwotną funkcją ktenidiów była raczej wentylacja jamy płaszczowej, a nie oddychanie. Dlatego też u mięczaków, również u muszlowców, będziemy konsekwentnie używali terminu ktenidium, a nie skrzele, oczywiście poza nierzadkimi skrzelami wtórnymi, jak choćby u tyłoskrzelnych ślimaków nagoskrzelnych (Nudibranchia).



Ryc. 1. Tarczonogie (Caudofoveata): A – *Falcidens gutturosus* (Kowalevsky, 1901), B – *Scutopus ventrolineatus* Salvini-Plawen, 1968 (wg Salvini-Plawena 1985, za zgodą wydawcy)

Tarka, specyficzna dla mięczaków struktura służąca pobieraniu pokarmu i złożona z kolejnych poprzecznych rzędów chitynowych zębów, różnej liczby i budowy, jest tu dwudzielna i działa jak pinceta, zagarniając pokarm. Układ krwionośny ma wyodrębnione serce, z komorą i prymitywnymi, parzystymi przedsionkami, a także grzbietową aortę i parę lakun – typowo dla mięczaków jest to układ otwarty, bez wyścielonych śródbłonkiem naczyń. Barwnikiem oddechowym jest hemoglobina, mieszcząca się w czerwonych ciałkach krwi. To godne uwagi, bowiem typowa dla mięczaków jest hemocjanina, gdzie miedź zastępuje żelazo, mniej wydajna oddechowo, lecz łatwiejsza do tłoczenia przez niewyścielone śródbłonkiem przestrzenie. Hemoglobina jest barwnikiem filogenetycznie starym, pojawia się także tu i ówdzie u mięczaków. Caudofoveata to zwierzęta rozdzielnopłciowe, u samic do jamy uchodzą też parzyste przewody śluzowe, wytwarzające śluzową wstęgę zlepiającą składane jaja, zapłodnienie zachodzi zapewne w jamie płaszczowej, choć bezpośrednich obserwacji brak.

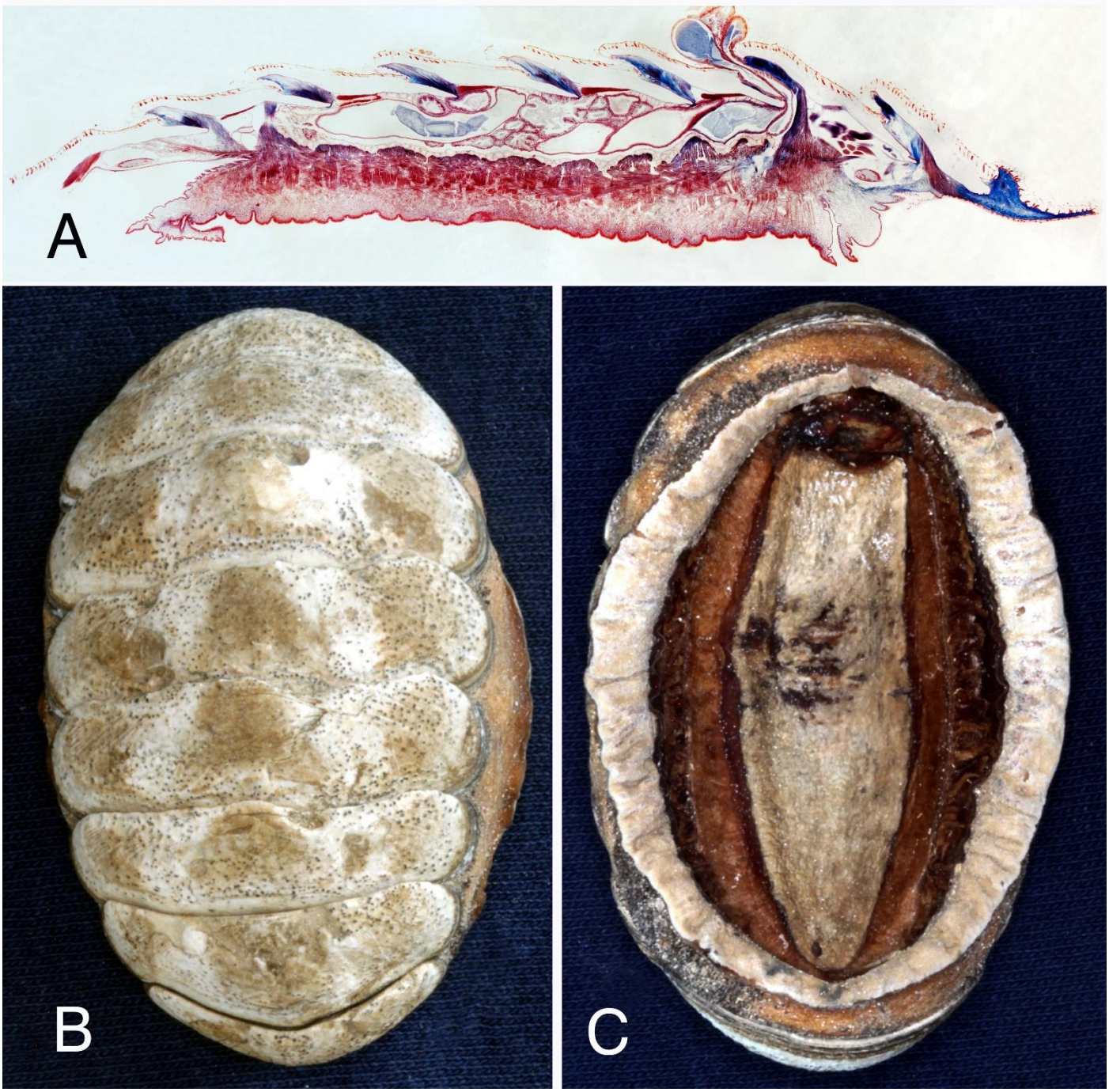
Caudofoveata są zwierzętami wyłącznie morskimi, nie spotykamy ich przybrzeżnie czy w wodach wysłodzonych. Ryją w mulistym osadzie, w pogoni za zamieszkującymi go drobnymi zwierzętami i częściowo rozłożoną materią organiczną. Rycie odbywa się dzięki współpracy mięśni wzdłużnych z hydrostatycznym szkieletem: zwierzę tkwiąc w osadzie wysuwa z przodu wąską wypustkę, wciskając ją w podłoże; następnie skurcz mięśni podłużnych rozszerza wypustkę, podciągając całe ciało do przodu, po czym cykl się powtarza. Mechanizm ten nie pozwala na cofanie się, przy tym część gatunków ryje pionowo w dół, inne poziomo, koniec ciała mieszczący jamę płaszczową pozostaje ponad powierzchnią dna. Dotąd opisano zaledwie około 130 gatunków. Nie są to jednak bynajmniej ani zwierzęta rzadkie, ani występujące nielicznie. Spotyka się je pospolicie lub wręcz często we wszelkiego rodzaju mule. Ogólnie wymagają spokojnych wód, nie wystawionych na prądy czy falowanie, a także miękkiego podłoża, zamieszkując na głębokościach od 3 do ponad 7 000 m. Niewielkiemu zróżnicowaniu na gatunki – choć niewątpliwie niejeden gatunek nowy dla nauki opisany zostanie w tej bardzo słabo poznanej grupie – towarzyszą szerokie zasięgi poziome i pionowe oraz mała wybiórczość w stosunku do siedliska czy zjadanego pokarmu. Przykładowo, *Scutopus ventrolineatus* (Ryc. 1B) spotykany jest od Norwegii po Durban (południowa Afryka), na głębokościach 40-1 250 m, a *S. robustus* występuje od Norwegii po zachodnie Morze Śródziemne, schodząc na głębokość aż 3 540 m. *Prochaetoderma yongei*, mierząca 2-3 mm długości, jest szeroko rozmieszczona, od północnoamerykańskiego basenu po basen Namibia na południowo-wschodnim Atlantyku. Głębinowa, zamieszkuje na głębokościach 450-2 200 m, jest przy tym wręcz masowa, osiągając zagęszczenia do 400 osobników/m^2, co stanowi 3,7% całej dennej fauny, gdy udział innego tarczonoga – *Spathoderma clenchi* – sięga 3,3%. Osiąganie tak wysokich zagęszczeń możliwe jest jedynie dzięki zjadaniu szerokiej gamy organicznych cząsteczek. Samce są liczniejsze niż samice, co nieczęste u zwierząt, samica składa około 40 jaj, młode dojrzałość osiągają prawdopodobnie w ciągu roku, choć wiele abysalnych mięczaków wydaje się żyć i 100 lat. Jak dotąd znamy więcej gatunków tarczonogich z wód północnej półkuli.



Ryc. 2. Bruzdobrzuchy (Solenogastres): A – *Eleutheromenia sierra* (Pruvot, 1890), B – *Anamenia agassizi* (Heath, 1918) na koralowcu *Acanthogorgia armata* Verrill, 1878, prawdopodobnie kopulujące (wg Salvini-Plawena 1985, za Salvini-Palwenem 1971, za zgodą wydawcy)

Bruzdobrzuchy (Solenogastres, Ryc. 2) są grupą nieco bogatszą w gatunki, a nasza wiedza o nich jest trochę pełniejsza, Płaszcz, pokryty chityną i wapiennymi łuskami lub rozmaitymi kolcami czy beleczkami, od strony brzusznej jest tu rozcięty biegnącą na całej długości ciała bruzdą. Zwierzę, nieraz intensywnie wybarwione, lecz zawsze pokryte charakterystycznym białawym lub srebrzystym nalotem, jest bocznie spłaszczone, ale może się też spłaszczać grzbieto-brzusznie – zwiększając siłę przyczepu do podłoża – bowiem obok trójwarstwowego zestawu mięśni ściany ciała i mięśni podłużnych są tu również, inaczej niż u tarczonogich, seryjnie rozmieszczone parzyste mięśnie grzbieto-brzuszne. Bruzdobrzuchy najczęściej mają kształt wydłużonego walca, choć niekiedy można wyróżnić kolejne odcinki ciała, a na powierzchni bywają podłużne kile czy fałdy. Zależnie od rodzaju łusek czy kolców powierzchnia może być gładka, szorstka lub siateczkowata. Nabłonek płaszcza zawiera komórki wytwarzające chitynowy oskórek oraz igły, komórki gruczołowe i wielokomórkowe brodawki różnej budowy. Większość bruzdobrzuchów mierzy 3-30 mm długości, lecz bywają także nie przekraczające 0,8 mm, a *Epimenia verrucosa* z zachodniego Pacyfiku osiąga 9-30 cm. Urzęsiona bruzda, często z jedną lub więcej podłużnymi fałdami, w pełni odpowiada nodze chitonów i muszlowców. Jej powierzchnię pokrywają gęsto rozmieszczone *cirri,* czyli grupy długich, posklejanych rzęsek służących do lokomocji. Pomiędzy przednim końcem bruzdy a głową leży wysuwany hydrostatycznie region, mieszczący ujścia gruczołów śluzowych wydzielających śluz, po którym pełznie mięczak. Takie pełznięcie po własnym śluzie to typowy mechanizm przemieszczania się licznych mięczaków, zwłaszcza ślimaków.

Główna część jamy płaszczowej leży przy tylnym końcu ciała jako jama kloakalno-oddechowa, do której uchodzą narządy rozrodcze. Ktenidiów brak, zastępują je inne struktury oddechowo-wentylacyjne. Zwoje mózgowe centralnego układu nerwowego są zlane, z nich wybiega po parze brzusznych i bocznych pni nerwowych, często z seryjnie rozmieszczonymi zwojowymi zgrubieniami i poprzecznymi połączeniami, tak więc układ nie jest tak prymitywny jak u chitonów. Tarka ma budowę rozmaitą, nieraz dziwaczną: bywają i dwu-dzielne jak u tarczonogich, a często szczątkowe lub też tarki zupełnie brak. Bruzdobrzuchy są obojnakami, o skomplikowanych narządach rozrodczych. Parzyste gonady produkują jaja w częściach przyśrodkowych, a plemniki w częściach bocznych. Choć bezpośrednich obserwacji brak – widziano jedynie dwa osobniki przywarte do siebie tylnymi końcami ciała (Ryc. 2B) – to budowa narządów rozrodczych wskazuje, że niewątpliwie zachodzi tu kopulacja i zapłodnienie wewnętrzne. Zwykle gonoduktom towarzyszą zbiorniki nasienia. U wielu jest też od jednego po kilka wapiennych lub chitynowych sztyletów kopulacyjnych, leżących parzyście, boczno-brzusznie do przewodów wyprowadzających jaja. Sztylety przebijają ścianę ciała partnera i ścianę przewodu wyprowadzającego, umożliwiając dotarcie nasienia do przewodu partnera. Niejednokrotnie przewody i sztylety, często ze zbiornikami nasienia i torebkami kopulacyjnymi, łącznie tworzą narząd kopulacyjny, wysuwany i wciągany systemem mięśni. W rozwoju występuje larwa bento-pelagiczna, czyli żyjąca blisko dna. U pięciu gatunków stwierdzono ochronę zarodków rozwijających się wewnątrz jamy płaszczowej.



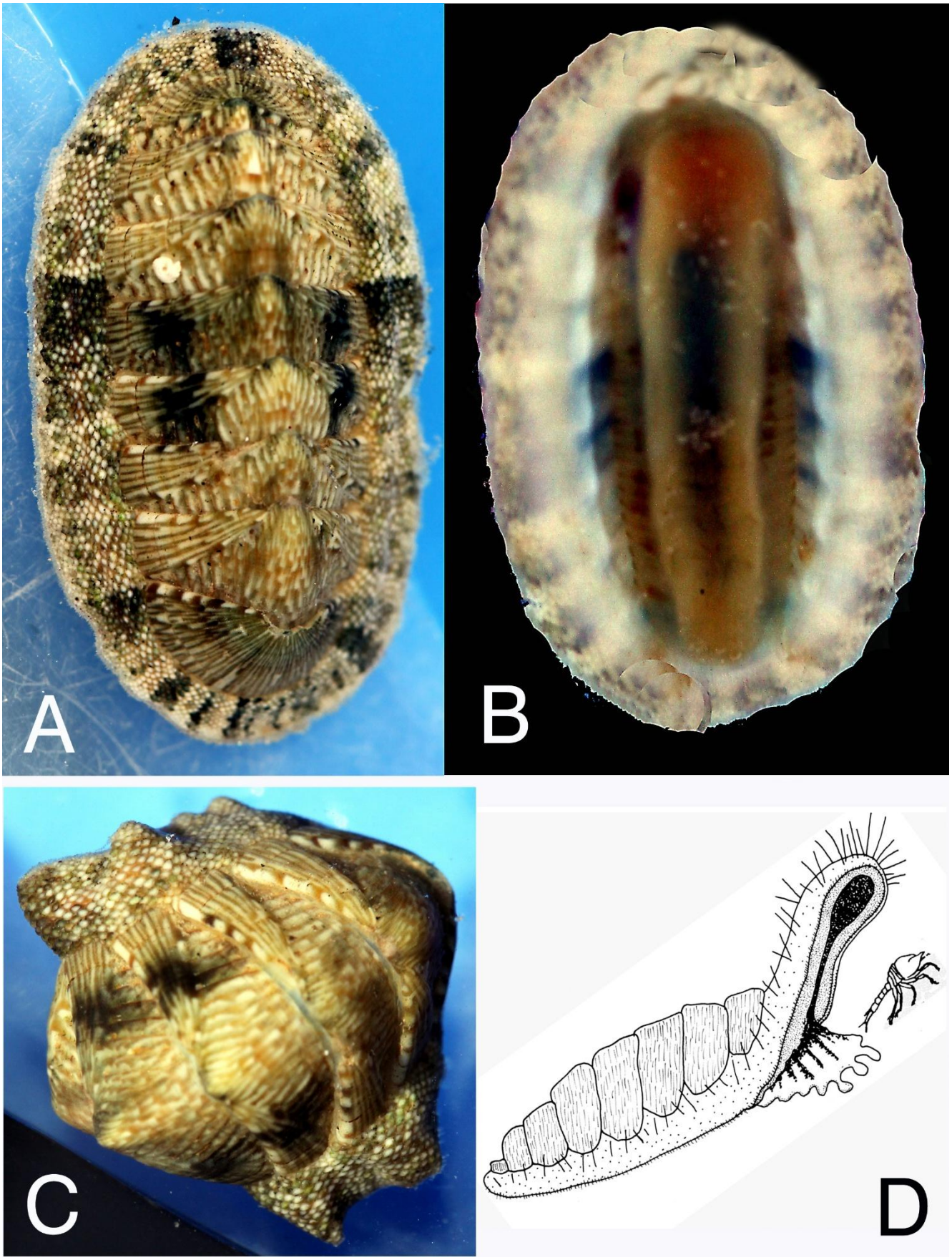
Ryc. 3. Chitony: A – przekrój podłużny młodego *Rhyssoplax olivacea* (Spengler, 1797), Adriatyk, widoczne osiem płyt i potężne mięśnie nogi; B-C – *Acanthopleura vaillantii* Rochebrune, 1882, Safaga, Egipt, Morze Czerwone, skała w strefie pływów, wrzesień 2007

Wszystkie bruzdobrzuchy ślizgają się po stabilnych podłożach, w spokojnych wodach morskich o pełnym zasoleniu. Rzęskowa lokomocja wymaga braku silniejszych ruchów wody – stąd nie ma bruzdobrzuchów w wodach płytszych niż 30 m (natomiast spotykamy je i w głębinach abysalu, po 7 000 m) – jak też dna piaszczystego lub skalistego. Podczas przemieszczania się bruzda jest szeroko rozłożona i stale zwilżana śluzem. Najczęściej zresztą mięczaki te spotyka się na koloniach jamochłonów parzydełkowców, stanowiących niemal wyłączny pokarm większości gatunków. Niektóre są wyspecjalizowane pokarmowo, zjadając jeden lub parę gatunków jamochłonów, inne są mniej wybiórcze, jeszcze inne – zaledwie kilka

gatunków – nie żywią się jamochłonami. Pokarm może być pobierany tarką, lecz u około jednej czwartej bruzdobrzuchów tarki brak. Zwierzęta te wynicowują na zewnątrz przedni odcinek przewodu pokarmowego wydzielający enzymy trawienne; te rozpuszczają tkanki ofiary, które wsysane są następnie do światła przewodu. W ten sposób nie dochodzi do uszkodzenia nematocyst, czyli parzydełek jamochłona – w postaci zwiniętej przechodzą przez przewód pokarmowy, nie czyniąc szkody zjadającemu je bruzdobrzuchowi. Bruzdobrzuchów też jest niewiele, około 280 gatunków, za to wiele z nich jest szeroko rozprzestrzenione, większość opisano z południowej półkuli. Chętnie zamieszkują rafy koralowe, jak też interstycjalnie – czyli wśród żwirowatego osadu poniżej strefy pływów, w którego przestrzeniach pełzają, lecz nie ryją. Chętnie też zamieszkują na powierzchni miękkich (nie rafotwórczych) koralowców, spotykamy je także w środowiskach hydrotermalnych na styku płyt.

Ostatnia z gromad igłoskórych to chitony (Polyplacophora, Ryc. 3-4). Ich ośmiopłytkowy pancerz (Ryc. 3A-B, 4A) zachowuje się w zapisie kopalnym i spotykany jest od późnego kambru/ordowiku, niemal 500 mln lat temu. Przy tym o ile większość współczesnych występuje na dnie twardym, to paleozoiczne zamieszkiwały głównie dno miękkie. Dlaczego tak było, nie wiemy. Współczesne chitony to 920 gatunków. To niewiele, lecz – w odróżnieniu od pozostałych igłoskórych – łatwo się z nimi zetknąć, bowiem choćby w litoralu zachodniej Europy spotkać można 15 gatunków tych zwierząt, nieraz tuż pod powierzchnią wody, na przybrzeżnych skałach (Ryc. 4A-C). Zarazem bywają liczne, przykładem południowo-europejska *Acanthochitona crinita,* zamieszkująca Atlantyk i Morze Śródziemne i mierząca do 19 mm długości, która osiąga zagęszczenia nawet do 1000 osobników na metr kwadratowy. Chitony mają ciało grzbieto-brzusznie spłaszczone, długości od 3 mm (*Lepidopleurus kerguelensis*) po 43 cm (*Cryptochiton stelleri*). Stronę grzbietową i boki okrywa płaszcz, również pokryty chitynowym oskórkiem z wapiennymi igłami lub beleczkami oraz chitynowymi "włosami" o charakterze czuciowym, lecz ponadto – wzdłuż osi symetrii – ośmiopłytkowym pancerzem. Płytki te mogą być w znacznym stopniu lub całkowicie pokryte płaszczem (*Cryptochiton stelleri*, największy współczesny chiton, zamieszkujący Pacyfik w rejonie Cieśniny Beringa, jadany), niekiedy są silnie zredukowane (*Cryptoplax*), albo podzielone wzdłuż osi symetrii elastycznym więzadłem (*Schizoplax*). Płytki, przebite estetami, czyli czuciowymi wyrostkami płaszcza, zbudowane są z węglanu wapnia i białka, z zewnątrz białkowa warstwa chroni węglan przed korozją, oczywiście te płytki wytwarza płaszcz. To wszystko jest wspólne z muszlą muszlowców, jednak struktury te mocno się różnią, a już na pewno nie możemy traktować pancerza jako efektu podziału muszli muszlowców, ani też muszli jako wyniku zrośnięcia się płyt pancerza.

Zewnętrzna część płaszcza, wygięta na boki, pokryta jest chitynową kutikulą i aragonitowymi kolcami lub łuskami, nieraz w postaci skupień masywnych beleczek. Szereg chitonów ma jaskrawo wybarwione pancerz i płaszcz. Od strony brzusznej leży potężna noga, podobna do typowej dla ślimaków (Ryc. 3A, C, 4B). Zapewnia ona silne przysysanie się czy też przyklejanie śluzem do podłoża, jak też – bardzo powolne – przemieszczanie, jednak już nie pracą rzęsek, a poprzecznymi falami skurczów mięśni. Z przodu, oddzielona poprzeczną



Ryc. 4. Chitony: A-C – *Rhyssoplax olivacea* (Spengler, 1797), wyspa Murtar, Chorwacja, Adriatyk, skały przebrzeżne, wrzesień 2012; D – *Placiphorella velata* (Carpenter MS, Dall, 1879), z uniesionym kapturem atakująca skorupiaka (wg McLeana 1962)

bruzdą, znajduje się półkolista tarcza głowowa z centralnie położonym otworem gębowym (Ryc. 3C), na tylnym końcu za nogą znajduje się stożek odbytowy. Całość okrywa płaszcz, tworząc wokółnożną jamę płaszczową (Ryc. 3C, 4B), w której leży 6-88 par pozbawionych szkieletu, krótkich i szerokich ktenidiów (Ryc. 3C, 4B). Rzęski na ktenidiach zapewniają przepływ wody w jamie, lecz też i oczyszczanie samych ktenidiów z zasysanych do jamy cząsteczek. W pobliżu odbytu znajdują się typowe także dla muszlowców parzyste osfradia, rejestrujące bodźce chemiczne. Do jamy płaszczowej uchodzą też parzyste gonodukty i parzyste przewody wydalnicze. Układ nerwowy cechuje znaczny prymitywizm, większy niż u tarczonogich, czy zwłaszcza bruzdobrzuchów. Na płaszczu, obok licznych komórek czuciowych częste są też fotoreceptory, czyli oczy prostej budowy, zapewne po raz pierwszy pojawiające się w ewolucji mięczaków. Najgęściej rozsiane w przedniej części płaszcza, mają pigment, siatkówkę, a niejednokrotnie i soczewkę. U szeregu gatunków zaobserwowano orientację w stosunku do linii sił pola magnetycznego, jaki jest jednak mechanizm tego „kompasu", jak też czemu może służyć u tych niemal osiadłych zwierząt, zupełnie nie wiadomo. Dwuprzedsionkowe serce bije u *Cryptochiton* 6-7 razy na minutę, a u *Ischnochiton* – 15-20. Tarka chitonów liczy w poprzecznych rzędach po17 mocnych zębów. Zęby – podobnie jak u ślimaków czaszołek którymi zajmiemy się gdzie indziej – impregnowane są utwardzającymi je minerałami, toteż chitony, jako jedne z bardzo nielicznych zwierząt, żywić się mogą nawet glonami o ścianach komórkowych impregnowanych węglanem wapnia. *Cyanoplex dentiens* jest obojnakiem jak bruzdobrzuchy, lecz wszystkie pozostałe chitony są rozdzielnopłciowe, niekiedy samce są inaczej wybarwione niż samice. Kopulacji brak, zapłodnienie zachodzi w jamie płaszczowej. U kilku gatunków zapłodnione jaja osiadają na ktenidiach i tam zachodzi dalszy rozwój, a u *Callistochiton viviparus* rozwój zarodków odbywa się wewnątrz jajowodu matki – jest to więc typowa jajożyworodność, nierzadka wśród mięczaków. Większość chitonów dojrzałość płciową osiąga w 1-2 lata, długość życia sięga co najmniej 4-5 lat, choć estymuje się ją u niektórych gatunków nawet na 16 lat.

Większość chitonów to roślinożercy zeskrobujący nieselektywnie glony z twardego podłoża, lecz przedstawiciele rodzaju *Hanleya* jedzą gąbki, a u *Mopalia* 15-60% zawartości przewodu pokarmowego stanowi materiał zwierzęcy: gąbki, stułbiopławy, mszywioły, pierścienice, pąkle i młodociane omułki. *Mopalia lignosa* i *M. porifera* są dostatecznie duże, by oderwać od podłoża – taranując – całą pąklę. Prawdziwym myśliwym jest jednak *Placiphorella velata* (Ryc. 4D). Chiton ten ma silnie rozrośnięty, potężny przedni brzeg płaszcza, tworzący rodzaj kaptura, jaskrawo czerwonego od spodu, a na brzegach opatrzonego czułkowatymi wyrostkami. Pełznąc unosi ten kaptur wysoko nad podłoże, a dopełznąwszy do ofiary gwałtownie go na nią opuszcza. Nakrytą kapturem i w ten sposób unieruchomioną zdobycz chiton następnie połyka w całości, a mierzącą ponad 2 mm rozdrabnia za pomocą tarki. Ofiarą mogą być skorupiaki, np. obunogi długości do 6 mm czy drobne krewetki i kraby, lub też wieloszczety. Niektóre chitony zjadają rozkładającą się materię organiczną (detrytus), makrofity jak trawa morska *Zostera*, rozkładające się drewno, czy są wręcz wszystkożerne.

Chitony to bez wyjątku zwierzęta morskie mórz pełno słonych, występują na całym świecie, choć najwięcej gatunków spotyka się przy brzegach Australazji i pacyficznych wybrzeżach Ameryki Północnej. Jak już pisaliśmy, większość chitonów zamieszkuje litoral, bardzo płytko,

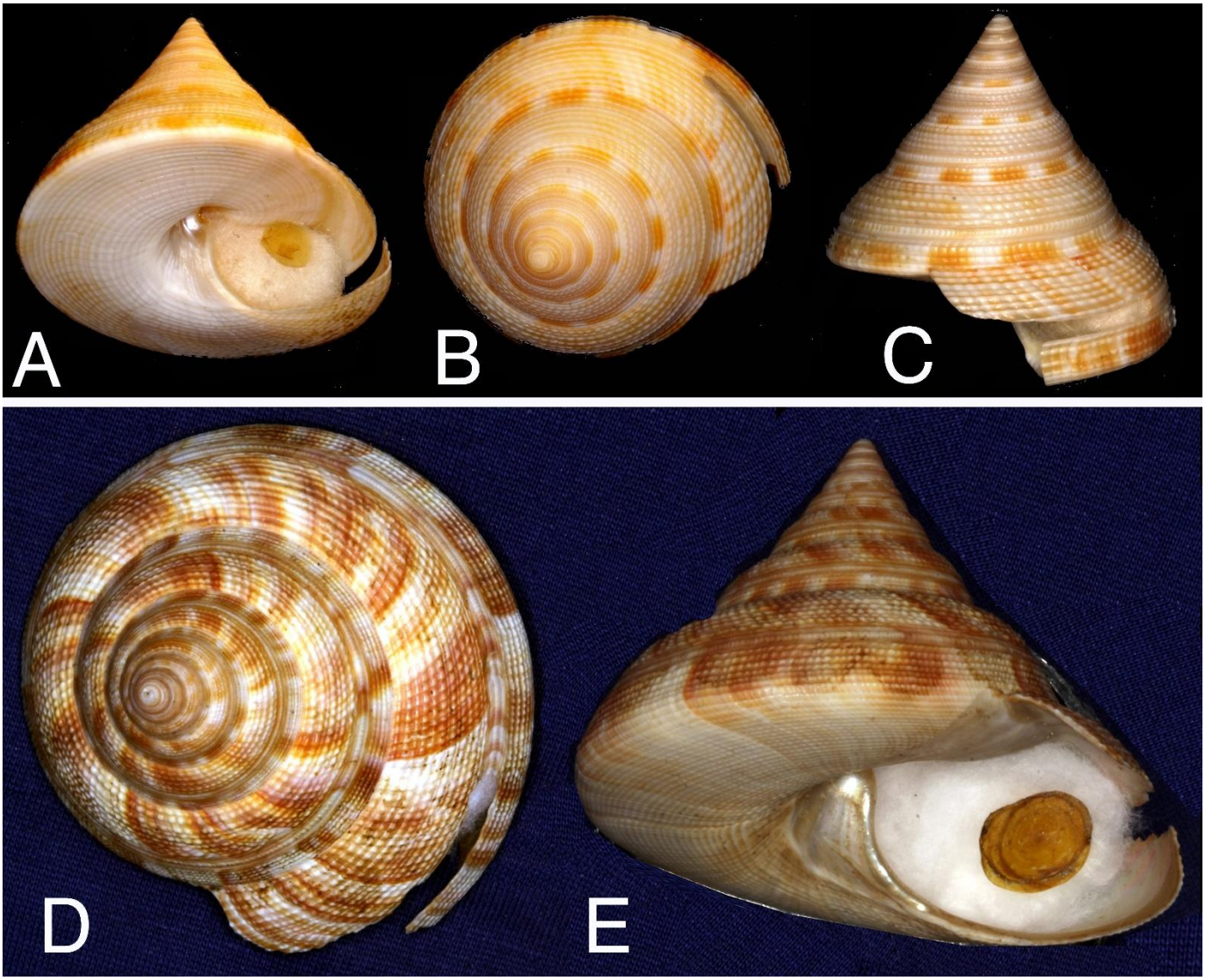
przy brzegach skalistych, gdzie przywierają silnie do podłoża potężną nogą. Z konieczności muszą więc, jako mieszkańcy strefy pływów, znosić wahania temperatury, a nawet zasolenia.

Oderwane od podłoża zwijają się (Ryc. 4C). Nie niepokojone są zwykle w ciągu dnia nieaktywne, często ukryte w zagłębieniach i pod głazami, przywarte ściśle do podłoża z wyjątkiem pewnego odcinka płaszcza, odchylonego dla zapewnienia wymiany gazowej w jamie płaszczowej i usuwania z niej wydalin. Większość jest aktywna nocą, na dzień wracając do swojej kryjówki. – taki powrót do stałego miejsca przebywania w stanie nieaktywnym, z precyzją do dziesiątych części milimetra, tzw. *homing,* spotyka się u czaszołek, a także i u wielu innych ślimaków morskich czy lądowych. Miejsce takie jest specjalnie dogodne dla chitona, zapewniając mu najlepszą ochronę przed falami, wysychaniem czy drapieżnikami. Typowy litoralny chiton jest zresztą wyjątkowo mało ruchliwy, niemal osiadły, pełza bardzo powoli. Niektóre chitony potrafią jednak pokonać odległość 10 centymetrów w ciągu minuty. Szereg chitonów zamieszkuje głębsze wody, z konieczności żywiąc się tam przede wszystkim pokarmem zwierzęcym i martwą materią organiczną. Niektóre, jak *Notoplax cuneata*, porzuciły twarde dno i mogą zamieszkiwać nawet na mule.

Pleurotomaria – domniemane początki ślimaków

Rodzina Pleurotomariidae (Ryc. 5A-E) to ślimaki o pięknych, dość dużych, prawoskrętnych, stożkowatych muszlach o spłaszczonej podstawie, z dołkiem osiowym lub bez, niejednokrotnie pokrytych misterną rzeźbą i jasno, pastelowo wybarwione. Wnętrze muszli wyścieła gruba warstwa perłowa. *Pleurotomaria rumphii* osiąga 19 cm średnicy muszli, lecz wiele gatunków ma mniej niż 5 cm. Wszystkie z należących tu około 15 współczesnych gatunków, reprezentujących cztery rodzaje, są głębokowodne, występują nielicznie – uznaje się je za rzadkie lub bardzo rzadkie – i cieszą się zainteresowaniem kolekcjonerów, ich muszle niejednokrotnie osiągają wysokie ceny. Cechą charakterystyczną muszli Pleurotomariidae jest dość wąska szczelina biegnąca mniej więcej w połowie ostatniego zwoju, blisko ujścia. W miarę jak muszla rośnie, szczelina w starszej części wypełnia się tworzącą muszlę złożoną strukturą konchiolinowych, czyli białkowych pochewek wypełnionych węglanem wapnia, a bliżej brzegu ujścia otwarta szczelina się wydłuża. Ponad tą szczeliną biegnie szczelina w tkankach płaszcza, i to zapewnia sprawniejszy wypływ wody, zawierającej odchody i wydaliny oraz ubogiej w tlen, z wydłużonej jamy płaszczowej. Do rozwiązań usprawniających przepływ wody przez jamę płaszczową powrócimy w innym rozdziale. Tutaj zajmiemy się samą szczeliną w muszli.

Ślimaki współcześnie to mniej więcej 80% znanych gatunków mięczaków, również zapis kopalny jest dla nich wyjątkowo bogaty. Jako jedyne mięczaki, oprócz morza i wód słodkich, zamieszkują też siedliska lądowe. Niewątpliwie jest to więc grupa, która odniosła ewolucyjny sukces. U mięczaków, jak u większości zwierząt, z przodu ciała znajduje się wyodrębniona głowa mieszcząca otwór gębowy, z tyłu ciała położony jest odbyt oraz ujścia narządów wydalniczych i rozrodczych. Głowa i masywna, umięśniona noga przykryte są, przynajmniej częściowo, płaszczem, który okrywa też resztę ciała, wyodrębniającą się u mięczaków bliskich ślimakom w tak zwany worek trzewiowy. Powstanie ślimaków polegało właściwie na jednej tylko zmianie: obróceniu, w kierunku przeciwnym do ruchu wskazówek zegara, worka trzewiowego w stosunku do nogi i głowy o 180^{o} lub nieco mniej. W następstwie tego morfologicznie lewa strona worka stała się topograficznie prawą, a prawa lewą. Jama płaszczowa z leżącej z tyłu ciała przemieściła się na przód, skrzela (poprawnie mówiąc ktenidia) przed serce, cały zespół narządów płaszczowych uległ różnorodnym modyfikacjom, znikła więc typowa dla dwubocznie symetrycznych (Bilateralia, czyli większość zwierząt) symetria dwuboczna. Przewód pokarmowy zaczął mieć przebieg U-kształtny, z odbytem położonym tuż przy głowie, a konektywy, czyli wzdłużne połączenia zwojów centralnego układu nerwowego, skrzyżowały się. W dodatku później prosty przebieg konektyw był, na różny sposób, wtórnie przywracany. Obrót ten, zwany torsją, spowodował tak daleko posunięte zmiany w anatomii, że ślimaki spędzają sen z powiek studentom zoologii przygotowującym się do egzaminu.



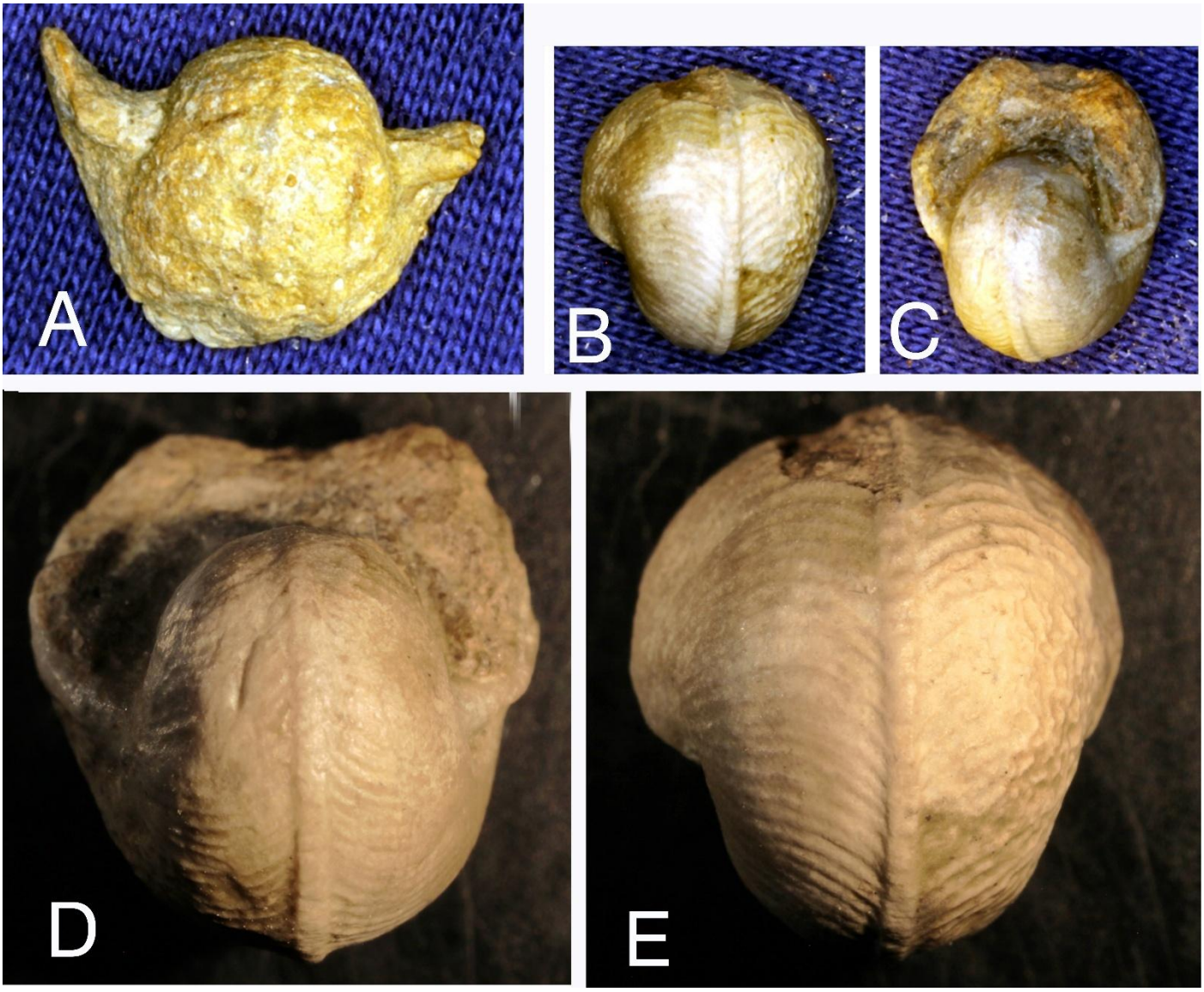
Ryc. 5. Pleurotomariidae: A-C – *Mikadotrochus gotoi* (Anseeuw, 1990), Punta Engallo, Cebu, Filipiny, wytrałowane przez miejscowegro rybaka, gł. 90 m, lipiec 2015; D-E – *Mikadotrochus hirasei* (Pilsbry, 1903), koło Dong Tou, prowincja Zheijang, Morze Wschodniochińskie, Chiny, wytrałowany z 180-220 m, sierpień 2013

To przedziwne zjawisko musiało mieć jednak jakiś sens, tym bardziej widoczny, gdy zestawimy być może ponad 100 tysięcy gatunków współczesnych ślimaków z kilku zaledwie gatunkami wciąż żyjących jednotarczowców, z których wywodzą się ślimaki, a które torsji nie przeszły. Pomimo ponad setki publikacji, próbujących wyjaśnić mechanizm i zestawiających zyski i straty z przejścia procesu torsji, wiele jeszcze nie rozumiemy. Wiemy jednak, że przed przejściem torsji przodek musiał mieć poważne trudności z wentylacją jamy płaszczowej – gdy pełzł, wywołane jego ruchem prądy wody nie tylko że nie pomagały oczyszczać jamy, lecz wręcz zasysały do jej wnętrza porywane cząstki podłoża. Również mieszczący się wewnątrz jamy chemoreceptor (osfradium) z opóźnieniem informował o obiektach, do których zbliżał się mięczak. Ponadto chowając się do muszli ślimak wciągał wpierw nogę, a dopiero później głowę, problematyczne też jest istnienie u przedtorsyjnego praślimaka

funkcjonalnego, zamykającego muszlę wieczka, chroniącego przed drapieżnikami czy np. wysychaniem. Nie wnikając w szczegóły, ewolucyjny sukces ślimaków potwierdza korzystność procesu torsji.

Nie potrafimy sobie wyobrazić wyglądu „praślimaka" – choćby czy miał muszlę czapeczkowatą czy spiralnie skręconą, a jeżeli już skręconą, to jak – w jednej płaszczyźnie, czyli planispiralnie (tak jest u głowonoga łodzika *Nautilus* i świetnie sprawdza się podczas pływania), czy też tworząc stożek, czyli turbospiralnie (jak niemal wszystkie spiralnie skręcone muszle współczesnych ślimaków). Pełnego wyjaśnienia mechanizmu torsji w trakcie ewolucji – czyli powstania ślimaków – dotąd brakuje, choć zapewne tłumaczą ją procesy zachodzące w okresie larwalnym, gdy unosząca się w toni wodnej larwa miała poważne trudności z utrzymaniem równowagi i kierunkowym przemieszczaniem się. Warto jednak przypomnieć sobie klasyczną koncepcję. Jedną z pierwszych kompletnych teorii była sformułowana przez A. Naefa w roku 1911 i oparta na koncepcji A. E. Verrilla z roku 1896, zakładająca pelagicznego, a więc unoszącego się w toni wodnej przodka ślimaków, przypominającego współczesną larwę typu weliger, powszechną u ślimaków. Upraszczając – przedtorsyjny przodek unoszący się w toni wodnej miał mieć planispiralną muszlę, którą po osiadnięciu na dnie nie dało się sprawnie balansować, torsja i zwinięcie stożkowate pozwoliły na swobodne balansowanie muszlą. Jak to zazwyczaj, jakiegoś potwierdzenia tej teorii zaczęto poszukiwać w tzw. zapisie kopalnym – czyli wśród skamieniałości, zestawianych ze zwierzętami współczesnymi. Szczególną uwagę zwrócił rodzaj *Bellerophon* (Ryc. 6) i cała rodzina Bellerophontidae. Te drobne – do paru centymetrów wielkości muszli – mięczaki żyły od kambru po trias. Poświęcono im ponad 50 publikacji, z nich najbardziej znamienny tytuł ma praca Yochelsona, z roku 1967: "*Quo vadis, Bellerophon?"*Te zwierzęta o planispiralnej muszli z wielkim ostatnim zwojem i ujściem (Ryc. 6C, D), charakteryzujące się szczeliną w osi symetrii końcowej części ostatniego zwoju, w starszej części zarastającą (Ryc. 6D-E), biegnącą od brzegu muszli, zwróciły na siebie uwagę paleontologów podobieństwem właśnie tej szczeliny do tej opisanej u współczesnych ślimaków z rodziny Pleurotomariidae, też wcześnie pojawiających się w zapisie kopalnym. To sugerowało, że Pleurotomariidae były pierwszymi ślimakami zamieszkującymi dno, powstałymi z jeszcze przedtorsyjnych pelagicznych Bellerphontidae.

Wśród Bellerophontidae spotyka się muszle cienkie, mogące występować u form pelagicznych, pływających. Oprócz nich jednakże są też liczne formy o muszlach grubych, należące niewątpliwie do zwierząt bentonicznych, dennych. Szczelina w muszli to za mało jako dowód pokrewieństwa – w jednym z następnych rozdziałów pokażemy, u jak wielu ślimaków, nieraz ewolucyjnie odległych, muszla ma dodatkowe otwory. U Bellerophontidae nie znaleziono nigdy wieczka, a w ujściach ich muszli brak też jakichkolwiek osadów, zwykle gromadzących się na styku z wieczkiem. Zarazem – jak już wspomnieliśmy – muszla planispiralna u współczesnych ślimaków raczej nie występuje. Zdaniem niektórych badaczy szpara mogła mieścić nogę, co u przedtorsyjnych zwiniętych form zmniejszałoby nacisk skrętki na głowę. Z drugiej strony ostatnio raczej uznaje się Bellerophontidae jednak za ślimaki, choć za ich wczesne odgałęzienie, bezpotomnie wymarłe. Dla odmiany paleontolodzy wskazują na raczej ciągły szereg przejść od muszli nie zwiniętych typowych jednotarczowców



Ryc. 5. *Quo vadis Bellerophon*? A – *Bellerophon* sp., pennsylvanian (górny karbon, ponad 300 mln lat temu), Teksas, maj 2022; B-E – *Bellerophon vasulites* Montfort, 1808, środkowy dewon, Givetian (382-387 mln lat temu), Soetenisoh-Eifel, Niemcy, 2021, widoczne całkowicie symetryczne ujście muszli, linie przyrostów i szew po zarastającej szczelinie

do *Bellerophon* i cały zestaw grzbieto-brzusznych mięśni, wskazujący na przedtorsyjność Bellerophontida – aby torsja mogła zajść, konieczne było zredukowanie mięśni grzbieto-brzusznych do jednej pary. Obecnie wiemy jednak, że plastyczność muskulatury mięczaków jest tak duża, że znaczenie odcisków mięśni dla wnioskowania o pokrewieństwach było przeceniane. W sumie nie potrafimy ostatecznie rozstrzygnąć, czy Bellerophontidae były już ślimakami, natomiast wiemy, że wcześniej, już w dolnym kambrze, były obecne niewątpliwie zidentyfikowane ślimaki. Tak więc domniemana transformacja *Bellerophon* – *Pleurotomaria* nie mogła być ewolucyjnym początkiem ślimaków.

Pleurotomariidae (Ryc. 5) znane są od późnego kambru – dolnego ordowiku (ok. 490 mln lat temu). Nadrodzina Pleurotomariacea liczy około 1500 wymarłych gatunków, większość z nich znana jest z paleozoiku, zaledwie około 85 gatunków jest kenozoicznych, z nich najwięcej żyło w eocenie. Sam rodzaj *Pleurotomaria* pojawił się w jurze. Pierwszą żyjącą *Pleurotomaria*

odkryto w 1856 roku jako wyłowioną przez rybaków pustą muszlę zamieszkaną przez raka pustelnika – można więc zaliczyć Pleurotomariidae do tzw. Żywych skamieniałości. Zachowały one pierwotne, parzyste ktenidia (nazywane także skrzelami), mające listkowate filamenty (blaszki) po obu stronach trzonu ktenidium. Także tarka jest archaiczna – w każdym z poprzecznych rzędów mieści się po kilkadziesiąt zębów, tworzących kolejne strefy – samych zębów centralnych jest aż siedem, gdy w zaawansowanych ewolucyjnie tarkach ząb centralny jest pojedynczy. Ten typ tarki – Rhipidoglossa – uważany jest za najpierwotniejszy i wyjściowy dla innych typów tarki (pomijając osobliwe Patellogastropoda, którymi zajmiemy się gdzie indziej). Tarka ta nie jest jednak prymitywna – osobliwością jest po 13 hakowatych wewnętrznych zębów marginalnych po obu stronach każdego rzędu. Aby odontofor – czyli twór przypominający język i niosący tarkę – mógł być przy pobieraniu pokarmu wciągany w głąb jamy gębowej, tarka ta jest asymetryczna – prawa połowa jest wzdłużnie przesunięta w stosunku do lewej, dzięki czemu hakowate zęby układają się jak elementy zamka błyskawicznego, co jest unikatowe dla Pleurotomariidae.

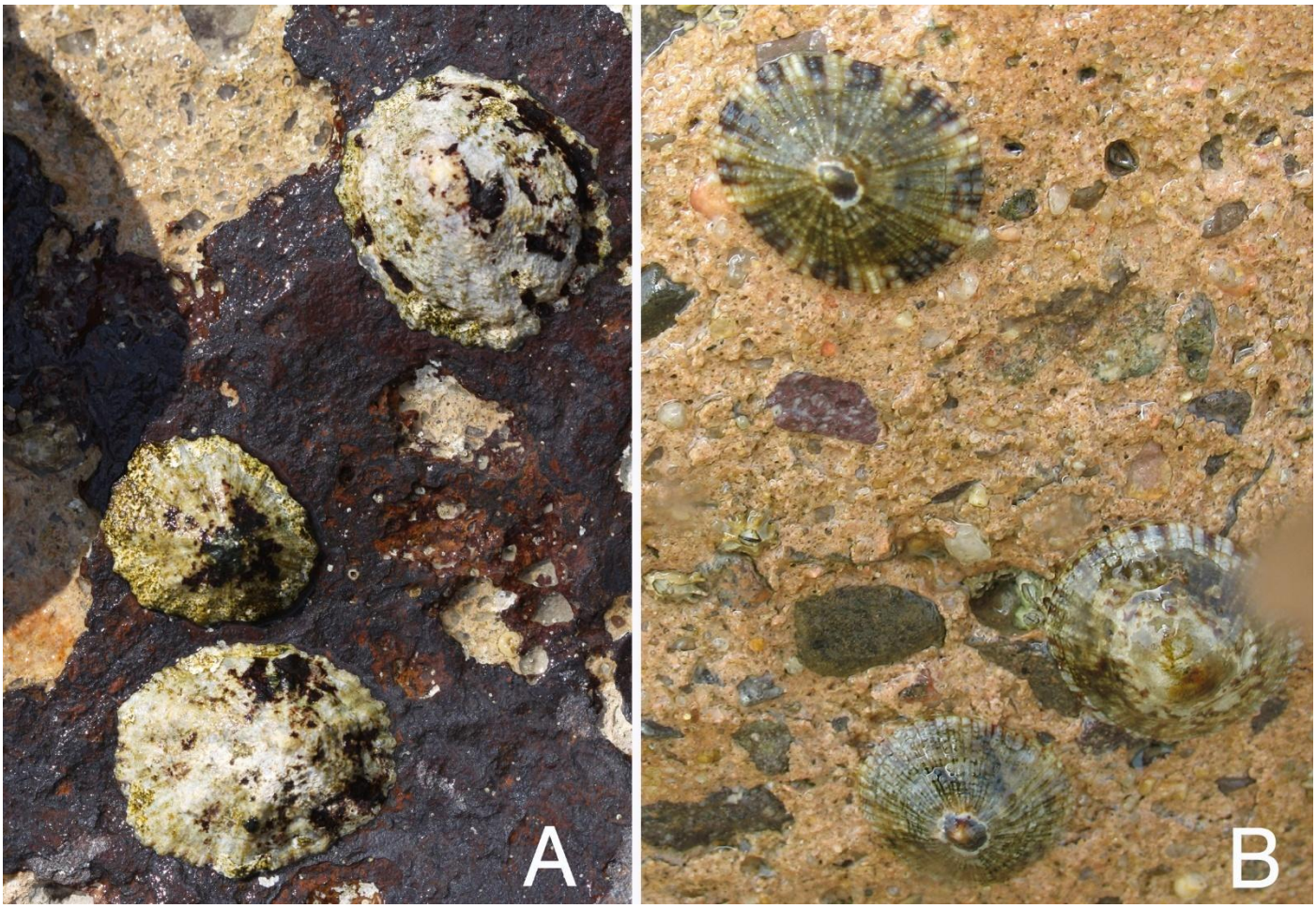
W minionych epokach Pleurotomariidae zamieszkiwały szerszą gamę siedlisk, lecz zawsze unikały wód bogatych w zawiesinę, z którą prymitywna jama płaszczowa i ktenidia nie radziły sobie – zawiesina zatykałaby narządy oddechowe. Jeszcze w triasie były płytkowodne, później zeszły głębiej – współcześnie występują na głębokościach od kilkudziesięciu do kilkuset, a nawet 3 000 metrów, na niskich szerokościach geograficznych. Zamieszkują niewielkie „wyspy" odpowiedniego środowiska – skaliste, niepokryte warstwą mułu dno w głębokim morzu, a więc na szczytach podwodnych gór, stokach, pionowych ścianach skał. Tworzą niewielkie populacje, liczące niewiele osobników, choć warto pamiętać, że preferowanie przez nie pionowych ścian czy zwisających skał dodatkowo utrudnia połów, co zaniża obserwowane liczebności. Globalne ich zasięg jest rozłączny, jedno z głównych centrów jest zlokalizowane koło wschodniej Japonii (31-25^{o}N), drugie na zachodnim Atlantyku. Zamieszkują poniżej poziomu produkcji pierwotnej, zarówno zawartość przewodów pokarmowych jak i rodzaj zamieszkiwanego środowiska wskazują na zjadanie pokarmu zwierzęcego, jednak nie polując na zdobycz, a nieselektywne „pasąc się" na osiadłych zwierzętach jak gąbki, stułbiopławy, osłonice, czy nie rafotwórcze koralowce (jak Alcyonaria, *czy Gorgonia*). W niektórych z tych specyficznych i przestrzennie ograniczonych siedlisk Pleurotomariidae są jedynym większym i aktywnie przemieszczającym się elementem epifauny, czyli zwierząt powierzchni dna.

Czaszołki – mieszkańcy skał strefy pływów

Ślimaki kojarzą się ze spiralnie skręconą muszlą, której kolejne zwoje przylegają do siebie i ich szerokość rośnie w miarę oddalania się od wierzchołka. Nie zawsze jednak tak jest. Wiele ślimaków ma muszle proste, zwane czapeczkowatymi. Nie jesteśmy pewni, jaką muszlę miał praślimak, choć na ogół uważa się, że właśnie czapeczkowatą. Tym niemniej taki pokrój muszli u współczesnych ślimaków uważa się za wtórny, bowiem najmłodsza część muszli, niejednokrotnie wręcz mikroskopijnych rozmiarów, jest spiralnie skręcona. Nie ma jednego czynnika wpływającego na taką modyfikację – uproszczenie – muszli i gdzie indziej zajmiemy się takimi muszlami i tworzącymi je ślimakami. Jest jednak jedna grupa ślimaków, u których muszla czapeczkowata wydaje się pierwotna. Zarazem anatomia tych zwierząt odbiega od innych ślimaków, ma wiele cech prymitywnych, więc mogą to być właśnie najpierwotniejsze ślimaki. Problemem jest jedynie ich późne pojawienie się w zapisie kopalnym, choć oczywiście zapis ten nie musi być kompletny. Te ślimaki to czaszołki, obecnie wyodrębniane jako Patellogastropoda, grupę siostrzaną, ewoluującą „równolegle" do pozostałych ślimaków. Należy tu około 350 gatunków, o muszlach długości najczęściej 2-3 centymetrów, choć pełny zakres wielkości to 0,5-20 cm. Należą tu interesujące, osobliwe formy głębinowe, jednak zdecydowana większość to zamieszkujące strefę pływów i nieco głębiej czaszołki, o których warto powiedzieć coś więcej.

Czaszołki spotkać nietrudno. Wystarczy skalisty brzeg pełno słonego morza – więc oczywiście nie Bałtyku – aby zobaczyć je licznie przytwierdzone mocno do skał strefy pływów, podczas odpływu ponad powierzchnią wody (Ryc. 7A-B). Choć, jak wspomnieliśmy, różne czynniki wpływają na przekształcenie muszli ślimaka w formę czapeczkowatą, u czaszołek wytłumaczenie jest jedno – przystosowanie do zamieszkiwania twardego dna strefy pływów burzliwego morza, w miejscach wystawionych na silne falowanie, a także okresowe wysychanie. W takich warunkach muszla czapeczkowata sprawdza się najlepiej. Muszla jest opływowa, stawia mniejszy opór, więc wywoływane ruchami wody siły odrywające są dla niej mniejsze. Wieczka brak, jego funkcję spełnia skaliste podłoże, do którego ślimak przywiera szczelnie dopasowaną muszlą. Zarazem potężnie rozrośnięta noga wypełniać może całe ujście, toteż siła przyczepu tak wielkiej nogi bywa ogromna – Lawrence Hamilton jeszcze w XIX wieku stwierdził, że dla oderwania niewielkiej czaszołki *Patella* (Ryc. 9A-E) od podłoża wymagana jest siła 28 kg, czyli 1984 razy większa niż waga samego ślimaka; siła ta w przeliczeniu na centymetr kwadratowy nogi wynosi 4,7 kg. Oczywiście zapewnia ją odpowiednie przytwierdzenie samej powierzchni podeszwy, o czym powiemy dalej, lecz właśnie to proporcjonalnie maksymalne powiększenie nogi oraz opływowy kształt umożliwiają zamieszkiwanie miejsc wystawionych na bardzo silne falowanie. Zarazem dociśnięcie muszli – w odpowiednim, pasującym miejscu – do twardego podłoża, pełniącego wówczas funkcję wieczka, chroni przed drapieżnikami i zapewnia przetrwanie odpływu w szczelnie zamkniętej muszli, tym jednak górującej wówczas nad „normalną", zamkniętą

wieczkiem, że ślimak pozostaje przytwierdzony na swoim miejscu, gdy tamtą fale przenieść by mogły z łatwością dokądkolwiek, w miejsce niekoniecznie dogodne dla ślimaka, lub wręcz wyrzucić na suchy ląd.



Ryc. 7. Czaszołki *Patella* sp. na skałach strefy pływów: A –wyspa Levkas, Morze Jońskie, Grecja; B – Safaga, Morze Czerwone, Egipt

Wbrew intuicyjnym oczekiwaniom czaszołki bynajmniej nie przysysają się do podłoża – wówczas siła, potrzebna do oderwania ślimaka, nie mogłaby przewyższać ciśnienia atmosferycznego na daną (niewielką) powierzchnię, a więc byłaby pięciokrotnie niższa od wartości zmierzonych. Ślimak przykleja się śluzem, tym efektywniej, im cieńsza jest warstwa pomiędzy podeszwą nogi a podłożem: rzeczywiście u *Patella* gatunki najsilniej przytwierdzające się mają najmniej mukocytów, czyli komórek produkujących śluz – zmniejsza to jednak ruchliwość ślimaków, toteż gatunki te pełzną wolniej niż inne, przytwierdzające się słabiej. U *Patella vulgata* (Ryc. 8C) warstwa śluzu grubości 3 μm może stać się cieńsza dzięki pobieraniu z niej wody przez nabłonek podeszwy – tłumaczy to, dlaczego od zetknięcia nogi z podłożem do przytwierdzenia z pełną siłą musi upłynąć sporo czasu. Podeszwę nogi wyścieła warstwa zdegenerowanych, martwych amebocytów, chroniąca nabłonek podeszwy przed mechanicznym uszkodzeniem. Sam śluz – lepko-elastyczny – zachowuje się zarazem jak płyn i ciało stałe: zasadniczo ma własności elastycznego ciała stałego, lecz poddany podciśnieniu – tam, gdzie skurcz mięśni podnosi podeszwę – staje się

płynny. W ten sposób – poprzez przesuwanie fali skurczu z płynnym śluzem pod nią – możliwe jest pełzanie, minimalnie tylko osłabiające siłę przytwierdzenia, gdyż na pozostałej części podeszwy śluz pozostaje ciałem stałym. Wyniki działania tego mechanizmu przytwierdzania się do podłoża – koniecznego w zamieszkiwanych burzliwych wodach – są imponujące. Oczywiście jedne gatunki przytwierdzają się silniej, inne słabiej – siła potrzebna do oderwania zwierzęcia mieści się w granicach 0,67 (*Collisella pelta* Ryc. 8G)-5,18 kg/cm^2 (*Patella cochlear,* Ryc. 8D). Noga wypełnia niemal całą kolistawą w zarysie muszlę, jest więc szeroka – stosunek długości do szerokości równa się 1,3 u najsilniej przytwierdzających się gatunków. Siła przyczepu rośnie, gdy noga jest mniej plastyczna, sztywniejsza; dlatego korzystny jest rozległy, U-kształtny mięsień łączący nogę z muszlą na wielkim obszarze, jak też zmniejszona liczba i rozmiary nożnych jam układu krwionośnego. Zarazem siła mięśni dociskających muszlę malałaby w warunkach deficytu tlenowego, a więc mięsień ten musi być przystosowany do pracy w warunkach beztlenowych, wykorzystując glikolizę.

Śluz bywa wykorzystywany nie tylko do przytwierdzenia do podłoża – *Helcion pellucidus* oderwany od „łodygi" brunatnicy, na której zamieszkuje, wytwarza strumień śluzu, działający jak spadochron zmniejszający opadanie i zwiększający możliwości ponownego zaczepienia na jakiejś innej „łodydze" brunatnicy. Normalne przytwierdzenie najskuteczniejsze jest w miejscu, gdzie muszla dokładnie pasuje do podłoża – co uzyskuje ślimak dopasowaniem wzrostu muszli i pewnym żłobieniem samej skały – stąd tzw. *homing,* czyli precyzyjne wracanie do tego samego miejsca, u czaszołki na czas odpływu. Choć na ogół silne przytwierdzenie do podłoża ogranicza ruchliwość czaszołek, to jednak nie zawsze – niektóre z nich osiągają prędkość 3,6 mm/s, mieszcząc się w zakresie 6% najszybszych ślimaków spośród szerokiej gamy badanych pod tym względem. Pełznąc, te szybkie gatunki zmniejszają jednak siłę przyczepu do zaledwie 25-35% spoczynkowej. Zwykle gatunki silnie przytwierdzone pełzną wolno i niewiele, rosną także wolno, a żyją dłużej od gatunków słabiej przytwierdzonych i niejednokrotnie migrujących – oczywiście na niewielkie odległości.

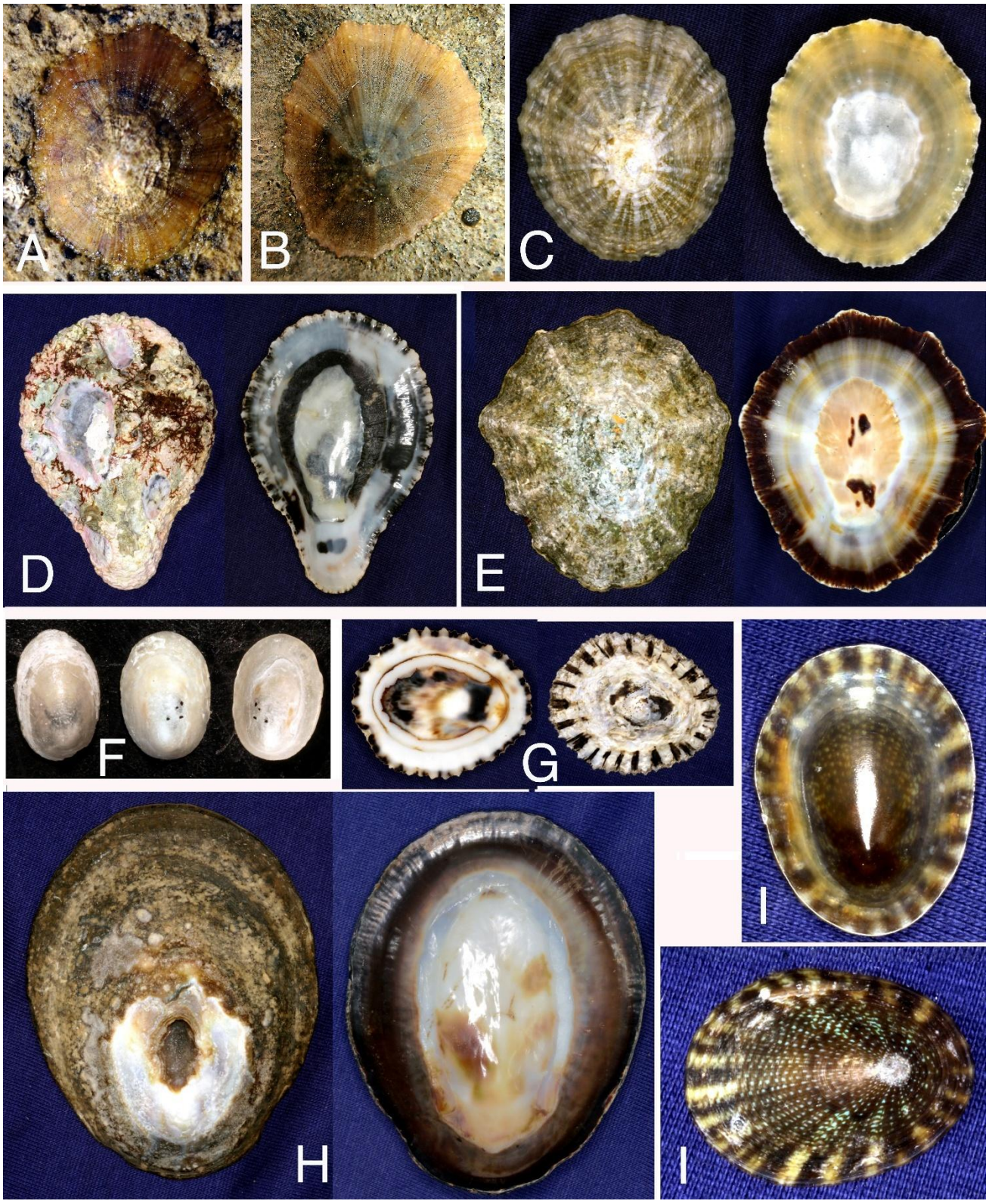
Zamieszkiwanie strefy pływów wymaga, oprócz dostatecznie mocnego przytwierdzenia do podłoża, także zdolności przetrwania czasu odpływu, gdy ślimaki wystawione są na wysychanie, a także przechłodzenie i przegrzanie – w tym większym stopniu, im wyżej w tej strefie występują, więc im dłuższe są okresy pozostawania ponad wodą. Zrozumiałe więc, że czaszołki zamieszkujące wyżej utrzymują dłużej stały poziom oddychania i bicia serca w miarę wysychania, lepiej też znoszą deficyt tlenowy, gdy ich muszle dociśnięte są do podłoża. Pomimo to nieraz ślimaki te giną w wyniku przegrzania, przemarznięcia czy przesuszenia. Oczywiście im większe zwierzę, tym korzystniejszy – niższy – jest stosunek powierzchni do masy, czyli wolniejsze tracenie wody: ślimak o mokrej masie części miękkich 0,01 g traci 15% wody na godzinę, gdy masa 0,1 g zapewnia tracenie zaledwie 2% w tym samym czasie. Stąd u wielu, choć nie u wszystkich gatunków, osobniki młode występują niżej, a im wyżej, tym starsze ślimaki. Z drugiej strony wyżej przypływ trwa krócej, więc żerowanie także, toteż wzrost musi być wolniejszy – nieraz więc wyżej występują ślimaki bynajmniej nie największe.

Collisella digitalis (Ryc. 8G) i *Notoacmaea persona* uszczelniają szparę pomiędzy brzegiem muszli a skałą obficie wydzielanym śluzem. Schodkowata muszla zmniejsza nieco ilość pochłanianego promieniowania słonecznego, podobnie guzki i żebra rozwijające

powierzchnię muszli, poprawiają jej chłodzenie: ten sam gatunek ze stanowisk zacienionych miewa muszlę gładką, gdy z wystawionych na słońce – pokrytą rzeźbą. Obniżanie temperatury poprzez parowanie zwiększałoby drastycznie wysychanie ślimaka, toteż stosowane jest rzadko i w ostateczności, jednak *Fissurella barbadensis* i *Collisella pelta* unoszą brzeg muszli, gdy są silnie przegrzane. Pomimo wszystko w tropikach mechanizmy chłodzenia okazują się niewystarczające, toteż jedynie tam miejsce czapeczkowatych form zastępują Neritidae (o nich w innym rozdziale) o grubościennych kulistawych muszlach opatrzonych wieczkiem. Ochrona przed zamarzaniem jest jeszcze bardziej problematyczna, niemniej antarktyczna *Nacella concinna* wytwarza grubą otoczkę śluzową, obniżając zawartość wody w komórkach i zmniejszając rozprzestrzenianie się lodu w tkankach.

Czaszołki to najsprawniejsi zdzieracze glonów z twardego podłoża, zjadający nawet glony wapienne, których ściany komórkowe wzmocnione są węglanem wapnia, co zabezpiecza je przed zjadaniem przez inne ślimaki. Czaszołki mogą je zjadać dzięki nie spotykanej gdzie indziej budowie tarki: dwa silne zęby lateralne oraz jeden bardzo mocny i trzy znacznie słabsze marginalne leżą po obu stronach małego lub nawet nieobecnego zęba centralnego. Zęby są długie, część z nich ma stawowe, giętkie przeguby. Chityna tworząca zęby – w rejonie zeskrobujących pokarm guzków na końcach zębów, lecz niekiedy i u podstawy zębów – impregnowana jest włóknami krzemu (w postaci SiO_2*nH_2O, czyli opalu) i żelaza (jako $Fe_2O_3*H_2O$, czyli getytu). Minerały te są twardsze od wielu skał, a układ włókien w zdzierających guzkach na końcach zębów jest taki, że w trakcie zdzierania guzki się ostrzą. Zwarzywszy, że zarazem czaszołki bywają masowe – np. *Patella cochlear* trafia się w zagęszczeniach 1 700 osobników metr kwadratowy –nie może dziwić, że niejednokrotnie ich obecność kształtuje skład biocenoz przez nie zamieszkiwanych, i to zarówno flory glonów, jak i fauny, np. osiadłych skorupiaków pąkli.

Gdy eksperymentalnie usunięto wszystkie czaszołki z pasa o szerokości 10 metrów, biegnącego w strefie pływów wyspy Man, w ciągu tygodni pas pokrył się bujnie zielenicami, zastąpionymi następnie przez brunatnice, zwłaszcza morszczyny *Fucus,* podczas gdy obok, skąd nie zabrano czaszołek, glony występowały tworząc nieliczne i niewielkie kępy. Zarazem związki czaszołek z glonami są złożone i niekoniecznie polegają jedynie na eliminacji czy ograniczaniu tych ostatnich. Mamy tu szereg przykładów koewolucji, czyli wzajemnych przystosowań glona i ślimaka. Choćby europejska *Acmaea testudinalis,* żywiąca się inkrustującym glonem o ścianach komórkowych wzmocnionych węglanem wapnia – *Clathromorphum circumscriptum.* Ślimak zjada głównie ten glon, do czego przystosowała się tarka, ustawiana pod odpowiednim kątem i zeskrobująca glon zaledwie paroma zębami w każdym rzędzie. Dzięki temu tkanki glona wyjadane są dość płytko, do czego glon przystosował się poprzez wytwarzanie grubego epitalusa, chroniącego leżące w głębi komórki reprodukcyjne i wzrostowe, więc zewnętrzna część plechy glona łatwo odrasta. Zarazem w nieobecności *A. testudinalis* glon by zginął, zdławiony porastającymi go innymi glonami, które nie tworząc zwapniałych ścian komórek rosną znacznie szybciej, jeżeli nie zjada ich *A. testudinalis*. Podobnie *Patelloida corticata* umożliwia przeżycie inkrustującym wapiennym glonom. Również zjadanie porastających zielenic przez *Acmaea* zapewnia przetrwanie stadiom rozwojowym glonów *Porphyra* i *Bangia.*



Ryc. 8. Czaszołki: A-B – *Patella aspera* Röding, 1798, Morze Egejskie; C – *Patella vulgata* Linnaeus, 1758, przylądek Frehel, Bretania, Francja, na skałach przy odpływie, 1990; D – *Patella cochlear* Born, 1778, Bloubergstrand, Zatoka Stołowa, Południowa Afryka, 1989; E – *Patella oculus* Born, 1778, Wybrzeże Atlantyckie Przylądka, Południowa Afryka, na skałach przy średnim pływie, marzec 2016; F – *Acmaea virginea* (O. F. Müller, 1776), Quiberon, Cote Sauvage, Bretania, Francja, czerwiec 1972; G – *Collisella atrata* (Carpenter, 1864), Zatoma San Nicolas, Zatoka Kalifornijska, Meksyk, na skałach w strefie oprysku, kwiecień 1988;H – *Lottia gigantea* G. B. Sowerby, 1834, wyspa Guadelupa, Zatoka Kalifornijska, Meksyk, na skale wulkanicznej, czerwiec 1985; I – *Helcion pruinosus* (Krauss, 1848), Port Elizabeth, Południowa Afryka, na skałach strefy pływów, styczeń 2019; skala wielkości nie zachowana

Oczywiście niektóre czaszołki zjadają duże glony, takie jak listownica *Laminaria*, lecz większość zadowala się drobnymi. Szereg gatunków przeniesionych np. kilka metrów dalej od brzegu ginie, nie potrafiąc zjadać rosnących tam roślin, innych niż w strefie normalnego występowania ślimaka. *Helcion pellucidus* (Ryc. 8I) żeruje na wielkiej listownicy *Laminaria* oraz *Saccorhiza*. *Notoacmaea insessa* siedzi na „łodydze" *Egregia,* drążąc głębokie rany. Osłabia to glon, choć dla rośliny może to być w sumie korzystne, gdy sztormowe fale odrywają – odtwarzaną później – część plechy ponad raną, zamiast całego glonu. Młode osiadają w gotowych już ranach, chroniąc się w nich, a dla populacji glonów korzystne jest atakowanie przez ślimaki głównie starszych osobników. *Scurria scurra* żeruje na brunatnicy *Lessonia nigrescens*, lecz nie na współwystępującej *Durvillaea antarctica*. *Patella compressa* ma charakterystyczną, bocznie ściśniętą muszlę, której brzegi dopasowane są do walcowatej „łodygi" listownicy *Laminaria pallida*. Ślimak nie drąży dziur, a jedynie zjada nabłonek. Terytorializm, czyli agresywne zachowanie w stosunku do innych czaszołek, zapewnia obecność na jednej brunatnicy tylko jednego ślimaka, dzięki czemu żerowanie nadmiernie nie osłabia „łodygi" glona.

Oprócz glonów czaszołki mogą zjadać osiadające larwy pąkli, osiadłych skorupiaków, jak też spychać brzegiem muszli ich młode osobniki. *Patella cochlear* całkowicie zapobiega osiadaniu tych skorupiaków w niższej części strefy pływów. Zabranie ślimaków przynosi szybkie osiadanie pąkli *Notomegabalanus algicola*. Z drugiej strony tempo wzrostu, rozmiary i rozrodczość ślimaka maleją przy rosnącej liczebności pąkli. Jednak, paradoksalnie, przeżywalność osiadających w trakcie przeobrażenia larw *P. cochlear* jest wyższa wśród pąkli. Gdzieniegdzie przy brzegach brytyjskich obserwuje się więc w litoralu cykl: pąkle nie osiadają na skałach porośniętych morszczynem, lecz morszczyn jest zjadany przez czaszołki, tak że w końcu populacja glona zanika, osiadają więc pąkle, co ogranicza liczebność czaszołek, więc znów rozwija się morszczyn ograniczając pąkle, a nie czaszołki, i cykl się powtarza. Podobne zależności obserwuje się i w innych rejonach świata. *Cellana* unika pąkli, a gdy nie ma gdzie migrować, to zamieszkując wśród pąkli karleje. Normalnie wygrywa konkurencję z mniejszą czaszołką *Patelloida,* lecz ta ostatnia lepiej znosi obecność pąkli, więc chroni się pomiędzy nimi przed *Cellana*.

Czaszołki *Collisella digitalis* i *C. scabra* konkurują między sobą, zabranie osobników jednego gatunku przyspiesza wzrost liczebności drugiego. W Nowej Południowej Walii (Australia) *Nerita atramentosa* eliminuje *Cellana tramoserica,* a ta z kolei eliminuje *Bembicium nanum*, wszystkie te gatunki są zeskrobywaczami glonów. Konkurencja o pokarm nie ogranicza się zresztą do podobnych do siebie organizmów: tamże *Cellana tramoserica* ogranicza liczebność rozgwiazdy *Patiriella exigua.* Rozgwiazda ta, podobnie jak inne, żerując wynicowuje żołądek, lecz w odróżnieniu od większości rozgwiazd nie jest drapieżna, a wynicowanym żołądkiem trawi drobne glony, sprawniej zjadane przez *Cellana.* Konkurencja wpływa też na zonację czaszołek, czyli występowanie określonych gatunków w różnych częściach strefy pływów. Kalifornijska *Collisella digitalis* to jeden z dominantów górnej części strefy pływów, lecz po jej eksperymentalnym usunięciu mieszkająca niżej *C. strigatella*

poszerza swe występowanie w górę, na część strefy zamieszkiwanej wcześniej przez *C. digitalis.*

Terytorializm wśród czaszołek cechuje nie tylko *Patella compressa*. *Lottia gigantea* (Ryc. 8H), dożywająca wieku 30 lat, broni płaty glonów przed innymi ślimakami, osiągając niemal zupełną eliminację intruzów. Gdy się ją usunie, jej terytorium jest zajmowane szybko przez inne, mniejsze Acmaeidae – w czasie dwóch miesięcy do 30 osobników zadomawiało się w miejsce jednej *L. gigantea*. *Lottia* broni swego terytorium siłą, odrywając intruzów i spychając poza jego granice. Podobnie zachowują się *Patella longicosta* i *P. tabularis. P. longicosta* nie tylko broni jednogatunkowych „ogrodów" glonu *Ralfsia,* lecz też ogrody te uprawia. Eliminuje inne glony, zarastające płaty *Ralfsia,* a na samej *Ralfsia* żeruje tak, by nie tylko nie wyeliminować glonu, ale pobudzić jego wzrost. W efekcie „uprawiane" przez nią płaty rosną dwukrotnie szybciej niż pozbawione tej uprawy – szlaki żerowania tworzą całą sieć brzegów, na których wzrost glonu jest najszybszy. Zarazem *Lottia* wykształciła obronę terytorium daleko bardziej zrytualizowaną, niż dawniej sądzono – słabsze osobniki wycofują się przy najmniejszym kontakcie z *L. gigantea,* a *Collisella digitalis* unika nawet mat glonów, charakteryzujących terytorium *Lottia.* Terytorialne zachowania *Patella cochlear* (Ryc. 8D) zaznaczają się słabo, niemniej ślimak też eliminuje większość innych organizmów ze strefy, w której dominuje. Eksperymentalne usunięcie *P. cochlear* przynosi gęste osiadanie pąkli i szybką kolonizację skały przez zielenicę *Ulva,* po czym sukcesję wielu gatunków glonów, normalnie w tej strefie nieobecnych. Dominacja *P. cochlear* normalnie zaznacza się tym, że jedynie pasy krasnorostu *Lithothamnium* pokrywają skały, co każe zastanawiać się nad źródłem pokarmu dla tej czaszołki, regularnie i gęsto rozmieszczonej. Otóż jej egzystencja zależy od wąskiego pasa krasnorostów, znajdowanego wokół każdego osobnika *P. cochlear*. Te glonowe ogrody, sądząc z zajmowanej przez nie powierzchni pozornie nieistotne jako źródło pokarmu, okazały się nadspodziewanie produktywne, dostarczając około 95% pożywienia potrzebnego czaszołce.

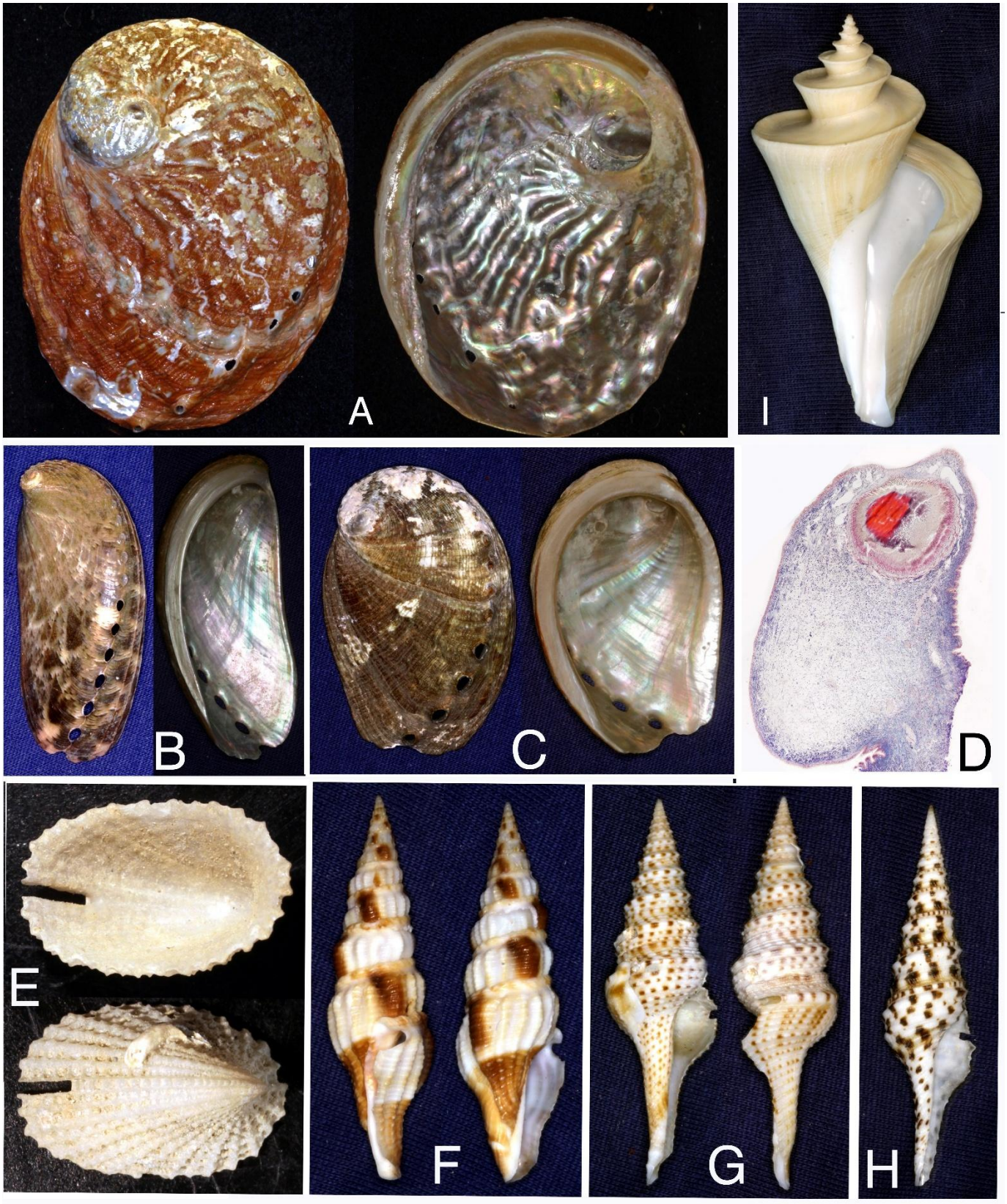
Czapeczkowate ślimaki strefy litoralnej mają wielu wrogów, jak drapieżne ślimaki Muricidae (rozkolce), kraby, wirki, ośmiornice, rozgwiazdy, ptaki czy ryby – z tych ostatnich *Chorisochismus dentex* żywi się wyłącznie nimi. Ślimaki bronią się – albo odczepiając i pozwalając unieść się falom, albo unosząc muszlę tak, że przypominają wówczas grzyba kapeluszowego. Znamienne, że reakcja na drapieżniki jest silna, gdy na zwierzęta nie będące drapieżnikami – nawet bardzo do drapieżników podobne – reakcji brak. Inną metodą obrony jest okrywanie muszli płaszczem – u *Cellana* i Acameidae pokryty grubo śluzem płaszcz utrudnia rozgwieździe przytwierdzenie się do ślimaka, a *Cellana* odstrasza w ten sposób także drapieżne ślimaki rozkolce. Większe czaszołki mogą dociskać napastnika brzegiem muszli do podłoża – tym skuteczniej, im większy ślimak. Mogą zmiażdżyć w ten sposób nogę czy muszlę atakującego ślimaka lub odciąć ramię rozgwiazdy. *Patella oculus* (Ryc. 8E) średnich rozmiarów atakuje w ten sposób drapieżne skądinąd Muricidae, lecz jedynie największe osobniki atakują rozgwiazdy.

Muszle z otworami

Muszla powstała dla zapewnienia ślimakowi ochrony – przed napastnikami, pasożytami, wysychaniem – wydaje się więc, że powinna całkowicie chronić zwierzę. I tak na ogół jest, jednak nie zawsze. Często muszla ulega mniej lub bardziej posuniętej redukcji, co najogólniej mówiąc zmniejsza ochronę, za to zmniejsza też koszt wytwarzania a później dźwigania ciężkiej muszli, zwiększa też ruchliwość. Do tego jeszcze wrócimy. Są też inne przypadki – muszla jest „normalnie" ukształtowana, kompletna, niejednokrotnie masywna i dość grubościenna, lecz w ścianie muszli znajduje się jeden lub więcej otworów bądź, jak u opisanej już *Pleurotomaria*, szpara. Warto coś o tym powiedzieć.

Jak o tym pisaliśmy w rozdziale o *Pleurotomaria*, ślimaki powstały w wyniku procesu torsji filogenetycznej, czyli obrotu worka trzewiowego w stosunku do nogi i głowy o mniej więcej 180 stopni, w czego wyniku jama płaszczowa znalazła się nie z tyłu, a z przody ciała ślimaka, nad głową. Jak wiemy, wewnątrz jamy płaszczowej mieszczą się też ujścia nerek, narządów rozrodczych i odbyt. U pierwotnych ślimaków mających dwa ktenidia (skrzela) woda pompowana jest do jamy płaszczowej z obu stron, omywa ktenidia, płynie ku środkowi jamy, omywa odbyt i środkiem wyrzucana jest na zewnątrz. Przynajmniej powinna być, bowiem w rzeczywistości tu właśnie leży głowa, miejsca jest niewiele, prąd wlotowy miesza się z wypływającym, tak że układ funkcjonuje niewydolnie i ślimakowi grozi uduszenie z braku tlenu i zalegania w jamie odchodów i moczu. To właśnie bodaj jedyny, lecz istotny problem, jaki pociągnęła za sobą torsja. Te ślimaki, które zachowały parzyste ktenidia (skrzela) i parzyste przedsionki serca, a więc cechy uważane za ewolucyjne pierwotne, rozwiązały ten problem poprzez zapewnienie swobodniejszego odpływu specjalnymi otworami w płaszczu i okrywającej go muszli. Nie wchodząc w dokładniejsze rozważania anatomii trzeba podkreślić, że wbrew utrzymującym się przez ponad stulecie przekonaniu, te dwuprzedsionkowe i dwuskrzelowe ślimaki nie tworzą jakiejś prymitywnej i jednolitej grupy, a reprezentują liczne, niezależne linie ewolucyjne, charakteryzujące się wolniejszą, bądź biegnącą inaczej ewolucją niektórych struktur. Tak więc i dodatkowe otwory są różnie umiejscowione i wyglądają różnie.

Biegnąca mniej więcej w połowie wysokości ostatniego zwoju szczelina, otwarta w pobliżu ujścia a dalej od ujścia stopniowo zarastająca, opisana u *Pleurotomaria* (Ryc. 6), charakteryzuje też zamieszkującą litoral wód europejskich *Scissurella,* wielkości milimetra lub nieco więcej. Za to potężnych nieraz rozmiarów – nawet do 30 cm długości muszli u *Haliotis rufescens* – są uchowce, Haliotidae (Ryc. 9A-C). Ich muszle są płaskie, nieco wydłużone (znacznie bardziej u *H. asinina*: Ryc. 9B), czapeczkowate. Około 2-3 płasko biegnących i wąskich zwojów przechodzi w potężny ostatni zwój, stanowiący całą muszlę, kształtem przypominającą – od wewnątrz – ludzkie ucho. Wnętrze tęczowo opalizuje (Ryc. 9A-C), bowiem tworzy je gruba warstwa perłowa – uchowce znajdują więc zastosowanie w jubilerstwie czy np. inkrustacjach. Blisko brzegu muszli, po stronie przeciwnej do wierzchołka

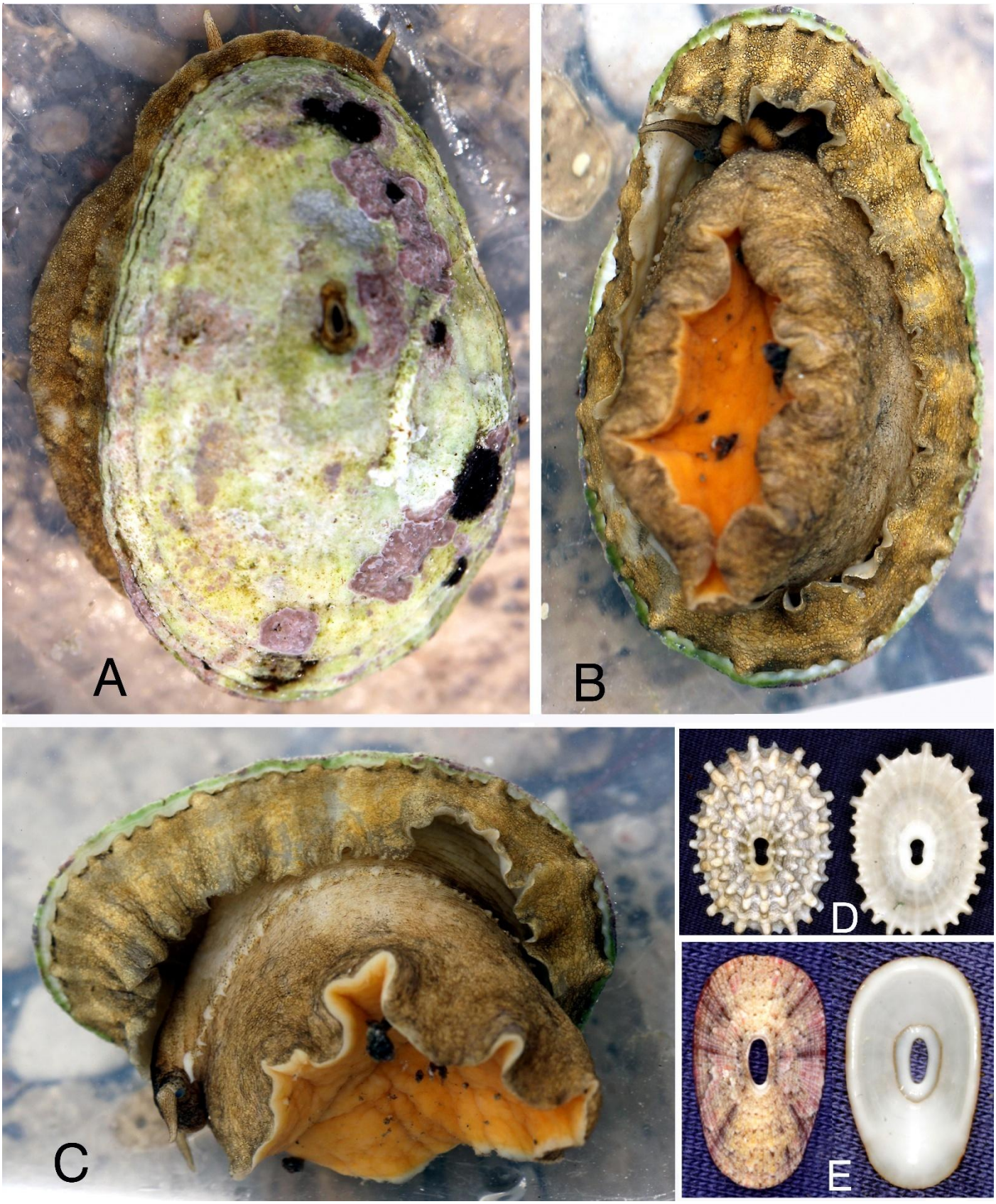


Ryc. 9. Muszle z dodatkowymi otworami: A-C – uchowiec *Haliotis*: A – *H. midae* Linnaeus, 1758, Zatoka Stołowa, Południowa Afryka, połów przemysłowy, 2010; B – *H. asinina* Linnaeus, 1758, Wyspa Mactan, Cebu, Filipiny, wyłowiony przez płetwonurka pod skałą, sierpień 2008; C – *H. tuberculata* Linnaeus, 1758, Rabac, półwysep Istra, Chorwacja, gł. 2 m, na skałach, sierpień 1966;D – przekrój przez proste oko *Haliotis*; E – *Emarginula octaviana* (Coen, 1939), Cavtat, Chorwacja, wyłowiona przez nurka z rumoszu muszlowego gł. 25 m, maj 2018; F-H – muszle Turridae: F – *Inquisitor rufivaricosus* (Kuroda et Oyama, 1971), wyspa Nucnucan, Filipiny, złowiony przez płetwonurka, gł. 10-25 m, czerwiec 2004; G – *Turris babylonia* (Linnaeus, 1758), Borocay, Palawan, Filipiny, w płytkiej wodzie, czerwiec 2008; H – *Lophiothoma indica* Röding, 1798), Nanwei-Tan, Archipelag Dongsha Qunda, 200 km na płd od Hong-Kongu, wytrałowany z mulistego dna, gł. 120-200 m, marzec 200; I – *Thatcheria mirabilis* Angas, 1877, Tajwan, płd-zach Ciesniny Tajwańskie, wytrałowana z głębokości 220 m, październik 2004

biegnie rząd ośmiu do około czterdziestu otworów, jednak drożne jest jedynie kilka z nich, starsze zarastają. *Haliotis* ma jeden z najprymitywniejszych wśród ślimaków układów nerwowych, z pniami nożnymi i siedmiu parami zwojów, bardzo słabo scentralizowany. Zwoje wyodrębniają się słabo, poza tym w skład układu wchodzą potężne, biegnące w nodze pnie. Oczy uchowców mają także skrajnie prostą budowę (Ryc. 9D). W dalszej ewolucji centralnego układu nerwowego ślimaków pnie zanikną, zwoje staną się większe i lepiej wyodrębnione. Następnie postępująca koncentracja spowoduje skracanie połączeń pomiędzy zwojami, aż po zlanie kolejnych zwojów. Szereg zwojów więc zaniknie, choć równolegle w wyniku postępującego procesu ganglionizacji powstaną nowe. W skrajnym przypadku jedynie zwoje trzewiowe leżą osobno. Koncentracja umożliwia sprawniejsze funkcjonowanie układu, doskonałym tego przykładem są głowonogi, którymi zajmiemy się gdzie indziej. U powolnych ślimaków brak jednak przesłanek, aby któreś z tych zwierząt czerpało korzyści z szybkości działania centralnego układu nerwowego, toteż tendencja do centralizacji zaznacza się u nich silniej tu i ówdzie, bynajmniej nie u najwyżej ewolucyjnie zaawansowanych form, a raczej u tych najdrobniejszych, w następstwie miniaturyzacji wszystkich struktur.

U *Haliotis* gonady uchodzą wspólnie z nerkami, samica składa jednorazowo 20 000 jaj. Otwory w muszli oczywiście zmniejszają odporność uchowców na wysychanie, zamieszkują więc niższą część strefy pływów i poniżej, w sublitoralu, nieraz dość głęboko, na dnie twardym. Ich pokarmem są gąbki i osłonice. Z wielką siłą przywierają do skał. Są jadalne – jako „ucho św. Piotra" są zapewne najsmaczniejszymi jadalnymi ślimakami. Ich połowy jednak nie zawsze muszą być w pełni bezpieczne. Podczas odpływu ślimak przytwierdza się nogą do skały i dociska do niej płaską czapeczkowatą muszlę, z ogromną siłą, podobnie jak opisywaliśmy to gdzie indziej dla czaszołek. Jedne z większych *Haliotis* – o muszlach osiągających i 20 cm długości - zamieszkują pacyficzne wybrzeża Ameryki Północnej. W Punta Banda, koło San Diego w Kalifornii, kojot, usiłujący dobrać się do *Haliotis cracherodii,* został uwięziony kłami pomiędzy brzegiem muszli ślimaka a skałą i utonął podczas przypływu. Podobny los spotkał w roku 1931 w San Francisco Chińczyka, który nie mogąc wydobyć palców dłoni utonął. To jednak przypadki skrajne i *Haliotis* łowi się przy brzegach Kalifornii półtora tysiąca ton rocznie, zresztą większości połowów dokonują nurkowie. Wiele gatunków *Haliotis* jest więc przełowione i zagrożone wyginięciem. Na Nowej Zelandii połowy *Haliotis* do celów jubilerskich i zdobniczych odbywają się pod kontrolą rządu.

Inne z dwuprzedsionkowych ślimaków, mających przypominające czaszołki czapeczkowate, stożkowatego pokroju muszle, lecz z dodatkowym otworem, to Fissurellidae. W miejscu wierzchołka znajduje się u nich owalny otwór, albo też podłużna szczelina biegnie od brzegu muszli. Badania nad przepływem we wnętrzu jamy płaszczowej wskazują, że u ślimaków tych powstanie dodatkowego otworu nie było konieczne, choć niewątpliwie usprawniło wentylację jamy prądami konwekcyjnymi. *Diodora italica* (Ryc. 10A-C) zamieszkuje zanurzone skały wybrzeży Adriatyku i potężnie rozrośniętą nogą (Ryc. 10B-C) przytwierdza się pewnie do podłoża w miejscach wystawionych na intensywne falowanie. Oczywiście dodatkowy otwór (Ryc. 10A) pozbawia ślimaka pełnej ochrony szczelnie zamykaną muszlą, nie może więc występować w strefie pływów, choć poza obecnością tego właś-



Ryc. 10. Muszle z dodatkowymi otworami – Fissurellidae: *A-C – Diodora italica* (Defrance, 1820), wyspa Murtar, Adriatyk, Chorwacja, na przybrzeżnych skałach, gł. 1 m, wrzesień 2012: A – od strony grzbietowej, widoczny otwór na szczycie muszli; B – od strony brzusznej, widoczna pomarańczowo wybarwiona podeszwa nogi, płaszcz i głowa; C – z boku, widoczna potężna noga z pasem czułków, głowa i biegnący wokół nogi płaszcz; D – *Fissurella nodosa* (Born, 1778), Cay Sal, Wyspy Bahama, sierpień 1976; E – *Dendrofissurella scutella hiantula* (Lamarck, 1822), Mzamba, Przylądek Wschodni, Południowa Afryka, luty 2004

nie otworu wyrzutowego, położonego na szczycie muszli (Ryc. 10D-E), albo stanowiącego szeroką szczelinę w pobliżu brzegu muszli (Ryc. 9E), bardzo przypomina typowego mieszkańca tej strefy – czaszołkę. Fissurellidae zjadają gąbki i osłonice.

Dodatkowy otwór w muszli i płaszczu zmniejsza oczywiście ochronę ślimaka przed wysychaniem, pasożytami czy niektórymi drapieżnikami, a i tak nie w pełni rozwiązuje problemy z przepływem wody przez jamę płaszczową. U innych ślimaków ewolucja poszła więc inną drogą. Już w ramach planu budowy ślimaków z zachowanymi dwoma przedsionkami serca, u Trochacea (Ryc. 11-13) i Neritopsina (Ryc. 14) spotykamy rozwiązanie inne, typowe dla wszystkich skrzelodysznych ślimaków o sercu z pojedynczym przedsionkiem. Jak pisaliśmy, w filogenezie ślimaków miała miejsce torsja, czyli obrócenie worka trzewiowego o mniej więcej pół obrotu; w mniej lub bardziej zmienionej formie torsja zachodzi też w rozwoju osobniczym każdego współczesnego ślimaka. W jej następstwie w worku trzewiowym struktury prawej strony, także i ktenidia (skrzela), wędrują na stronę lewą, a lewej na prawą. Musimy więc pamiętać, że np. morfologicznie prawe skrzele po obróceniu staje się topograficznie lewym. Tutaj będziemy określać strony worka trzewiowego tak jak je widać, czyli topograficznie. Tak więc jeszcze u Trochacea i Neritopsina nastąpiła utrata prawego skrzela (ktenidium). Redukcja dotyczy zresztą i innych narządów związanych z jamą płaszczową, a leżących po prawej stronie, z jednoczesnym rozrośnięciem się ich po stronie lewej, tak że zajmują niemal całą szerokość ciała. Pociąga to za sobą przesunięcie odbytu w położenie skrajnie po prawej, przy brzegu jamy. Zarazem strumień wody w jamie płaszczowej jest pojedynczy: woda zasysana jest po lewej, omywa lewe ktenidium, po czym opuszcza jamę po prawej, porywając odchody z leżącego tuż przy wylocie odbytu. Rozrośnięty płaszcz utworzył różnie rozwinięte syfony: wlotowy i wyrzutowy, a odbyt i ujście narządów wydalniczych przesunęły się ku przodowi, zapewne najpierw jako urzęsione rynienki, później zamknięte kanały, powstałe z przekształconego płaszcza.

Dodatkowy otwór w muszli, ułatwiający wentylacje jamy płaszczowej, zdarza się jednak i u wysoko ewolucyjnie zaawansowanych ślimaków, mających oczywiście pojedyncze ktenidium (skrzele) i przedsionek serca. Tak jest u przedstawicieli rodziny Turridae (Ryc. 9F-H), należących do drapieżnych i jadowitych Toxoglossa, tam gdzie stożki Conidae. Większość Turridae ma charakterystyczną muszlę, o wysokiej skrętce i długim kanale syfonalnym, natomiast w górnej części ostatniego zwoju na ujściu kończy się głęboka zatoka lub wręcz szczelina, podobna jak u *Pleurotomaria*. Turridae to wśród morskich ślimaków rodzina najbogatsza w gatunki – opisano ich ponad 2 000. Należące tu ślimaki na ogół są drobne – około centymetra – lecz niektóre przekraczają 10 centymetrów. Bliska Turridae wydaje się osobliwa *Thatcheria mirabilis* (Ryc. 9I), długo uważana za wielką rzadkość, obecnie regularnie łowiona na większych głębokościach, choć jedynie lokalnie, w pobliżu Chin i Japonii. Zamieszkują od płycizn po głębiny kilkaset metrów i głębiej, zarówno dna twarde jak i miękkie. Żywią się wieloszczetami i innymi robakowatymi bezkręgowcami, które porażają jadem.

Ten sposób polowania najpełniej wykształcił się u stożków Conidae i wrócimy doń omawiając tamte ślimaki. Tu warto powiedzieć, że u Turridae prześledzić możemy najprawdopodobniejszą drogę powstania aparatu jadowego – gruczoł jadowy jest już u Turridae – oraz

występujące u Turridae kolejne stopnie przekształcenia tarki w pojedynczy harpunowaty ząb wystrzeliwany przez stożki. Jak wiemy, tarka to taśma, na której leżą kolejne, powtarzające się takie same poprzeczne rzędy chitynowych zębów, w liczbie do kilkuset. W pojedynczym rzędzie natomiast mamy ząb centralny, a po jego obu stronach lateralne i marginalne. U większości mających jedno skrzele (do niedawna przodoskrzelnych, obecnie Caenogastropoda) ślimaków tarka jest typu Taenioglossa, zębów w poprzecznym rzędzie jest siedem. U najpierwotniejszych Turridae (Clavinae) w poprzecznym rzędzie jest jeszcze 4-5 zębów: centralny raczej już szczątkowy i bez funkcji, para spłaszczonych i sztyletowatych marginalnych oraz para zagiętych, grzebieniowatych lateralnych, natomiast druga para marginalnych już zanikła. Zęby marginalne – dłuższe niż lateralne – tną ofiarę, prawdopodobnie też wówczas wprowadzany jest jad, lateralne natomiast zagarniają fragmenty jej tkanek. U innych podrodzin Turridae ząb centralny zupełnie już zanikł. Clavinae też już nie mają zęba centralnego, a marginalne są w postaci rurek, może dla usprawnienia przepływu jadu wzdłuż zęba. U Zonulispirinae zębów lateralnych też już brak, a pozostała para marginalnych, zwiniętych w rurki na 3/4 długości – co pociąga za sobą ograniczoną efektywność wstrzykiwania jadu - i nadal przytwierdzonych do mocnej błony podstawowej tarki, tak że zęby wbite w ofiarę wciągają ją w głąb przewodu pokarmowego. U Clathurellinae i Daphnellinae błona podstawowa jest już za słaba, aby wciąganie nabitej na zęby ofiary było możliwe – po wbiciu zwinięte w rurki zęby odrywają się od błony.

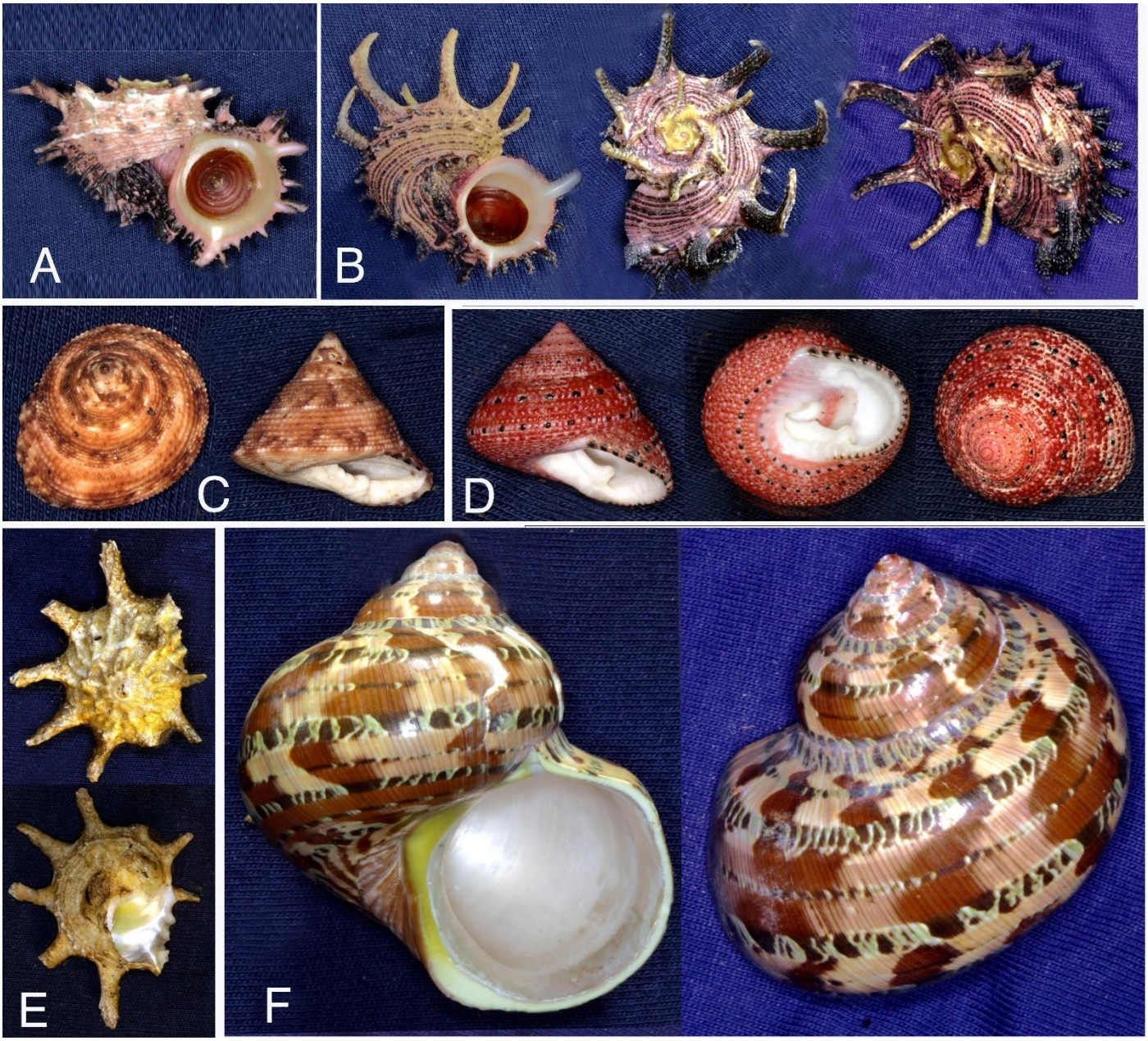
Muszle dostawcy masy perłowej – Trochacea

U muszlowców dziewięćdziesiąt kilka procent muszli stanowi węglan wapnia. Reszta to organiczna konchiolina, będąca mieszaniną białek o charakterze keratyn. Nie ma ona stałego składu chemicznego – wykazuje pod tym względem zróżnicowanie nie tylko między- i wewnątrzgatunkowe, lecz nawet pomiędzy różnymi częściami tej samej muszli. Zewnętrzną powierzchnię muszli pokrywa organiczny oskórek, czyli *periostracum*, zbudowane właśnie z konchioliny. Zabezpiecza ono głębsze, wapienne warstwy muszli przed korozją, stąd jego grubość bywa bardzo różna. Ogólnie jest grubsze u form słodkowodnych, cieńsze u morskich, a u lądowych może go nie być zupełnie. Niekiedy brak periostrakum kompensuje obficie wydzielany śluz i okrycie muszli żywego ślimaka płaszczem – tak jest u porcelanek, których charakterystyczna, lśniąca powierzchnia to właśnie odsłonięta warstwa porcelanowa. Charakterystyczna dla niektórych ślimaków silna korozja muszli jest zwykle następstwem cienkiego periostrakum. Leżące głębiej warstwy wapienne także zawierają konchiolinę – jest jej bardzo niewiele, lecz określa ona budowę muszli, bowiem krystalizacja węglanu wapnia odbywa się w obrębie różnej wielkości i kształtu otoczek konchiolinowych, których układ może być niezmiernie złożony. Zwykle mówi się o leżącej pod periostrakum warstwie porcelanowej, czyli pryzmatycznej, często o budowie palisadowej, utworzonej z kalcytu. Pod nią mieści się warstwa kryształów aragonitu, ułożonych mniej więcej równolegle do wewnętrznej powierzchni muszli. Warstwa ta ma znaczną miąższość i nosi nazwę warstwy perłowej, dzięki swemu tęczowemu połyskowi w efekcie załamywania w niej światła. Ewolucyjnie stara, warstwa perłowa występuje u wielu małży, natomiast u ślimaków zachowała się jedynie u przedstawiających kolekcję cech pierwotnych „dwuprzedsionkowców", czyli ślimaków mających serce o parzystych przedsionkach. Tak jest u omawianego wcześniej uchowca *Haliotis*, a także u Trochacea (Ryc. 11-13).

Masa perłowa tych ślimaków jest wykorzystywana w jubilerstwie czy np. inkrustacjach, stąd nieraz rabunkowe połowy. Muszle ślimaków *Turbo* i *Trochus* służyły po oprawieniu w srebro czy złoto jako tzw. puchary nautilusowe. Samych nieprzetworzonych muszli *Trochus niloticus* uzyskuje się rocznie 6 000 ton. Nowa Kaledonia zapewnia ponad 30% światowej produkcji. Gatunek ten rośnie dość szybko przez pierwsze 2-3 lata, osiągając 8 cm średnicy, po czym wzrost staje się bardzo powolny, dopiero bowiem po 10 latach mierzy 12 cm. Łatwo go więc przełowić, toteż w wielu rejonach wolno pozyskiwać jedynie muszle o średnicy 6-12 cm, lecz np. przy południowych brzegach Nowej Kaledonii żaden już nie przekracza 9 cm, w wyniku nadmiernych, rabunkowych połowów. *Trochus niloticus* (Ryc. 12F, 13C-D) i *Turbo marmoratus* są też eksportowane z Indonezji, Wysp Salomona i innych wysp Pacyfiku, jak też Oceanu Indyjskiego.

Na Wyspach Andamańskich w Zatoce Bengalskiej *Trochus niloticus* (Ryc. 12F, 13C-D) łowiony jest od roku 1900, od 1929 do wybuchu II wojny światowej poławiali go tam na skalę przemysłową Japończycy. Na początku ślimak był liczny płytko, lecz już po trzech latach na

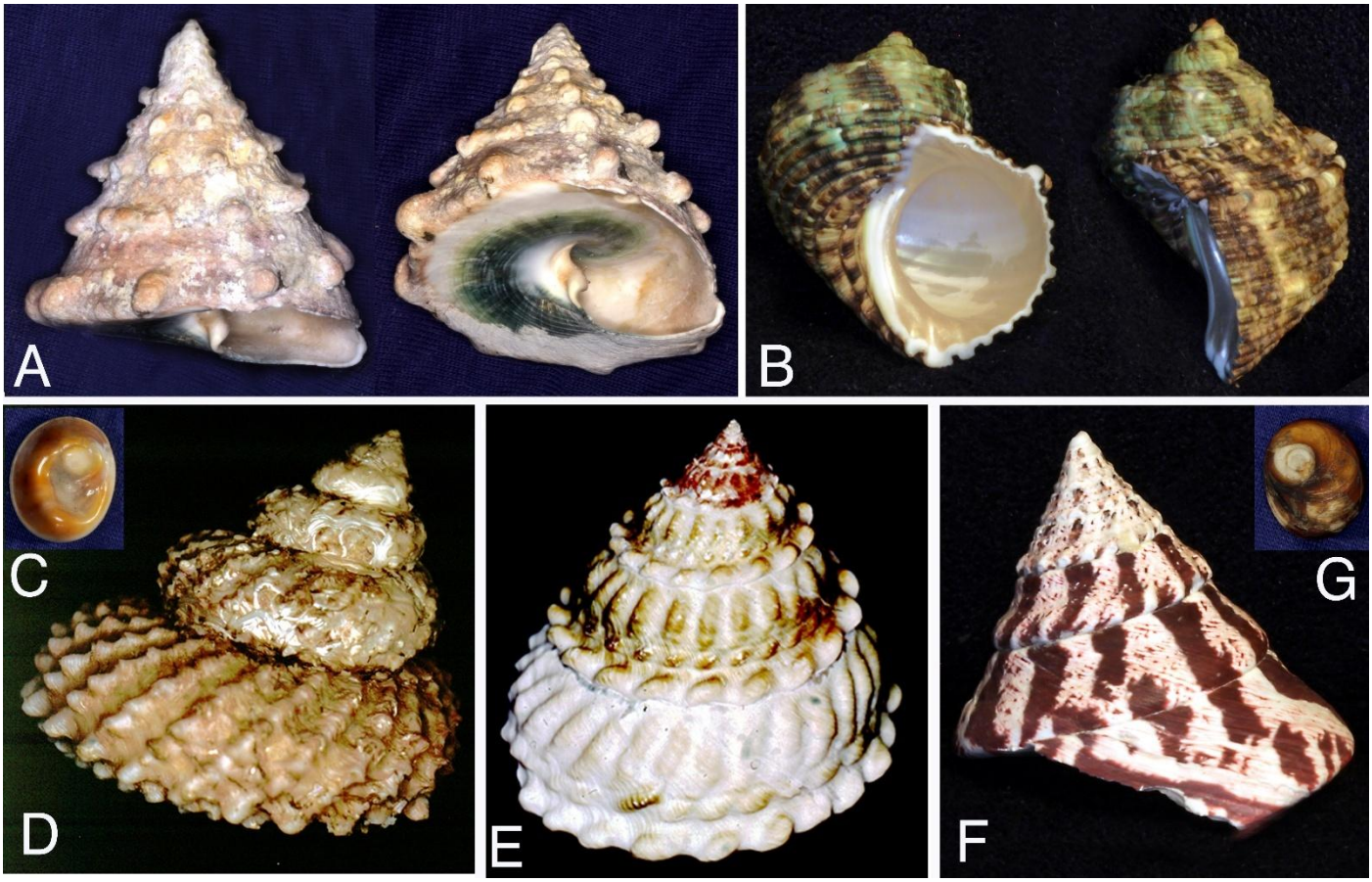
głębokościach 5-10 m populacje były tak przerzedzone, że konieczne okazało się przeniesienie połowów głębiej. Połowy też spadły z 500 do 40 ton pomimo dwukrotnego przedłużenia sezonu połowowego. Jeszcze w roku 1933 nurek łapał podczas jednego zejścia pod wodę 20 okazów, gdy w dwa lata później zaledwie 2-3. Na szczęście podczas wojny eksploatacja ustała i populacje mogły się odnowić, obecnie rząd kontroluje pozyskiwanie tych ślimaków.



Ryc. 11. Trochacea: A – *Angaria delphinus* (Linnaeus, 1758), wyspa Olango, Mactan, Cebu, Filipiny, zebrana przez miejscowego nurka, gł. 10-20 m, na rafie koralowej; B – *Angaria melanacantha* (Reeve, 1842), wyspa Coron, Palawan, Filipiny, zebrana przez miejscowego nurka, gł. 10-15 m, na rafie koralowej, 1999; C – *Clanculus persica* Habe et Shikama, 1964, wyspa Aliguay, Filipiny, siecią oplątującą, gł. 120-200 m, kwiecień 2011; D – *Clanculus puniceus* (Philippi, 1846), Toliara, Madagaskar, złowiony przez rybaka, czerwiec 2007; E – *Guildfordia* sp., Filipiny; F – *Turbo petholatus* Linnaeus, 1758, Zatoka Manilska, Filipiny, 2010

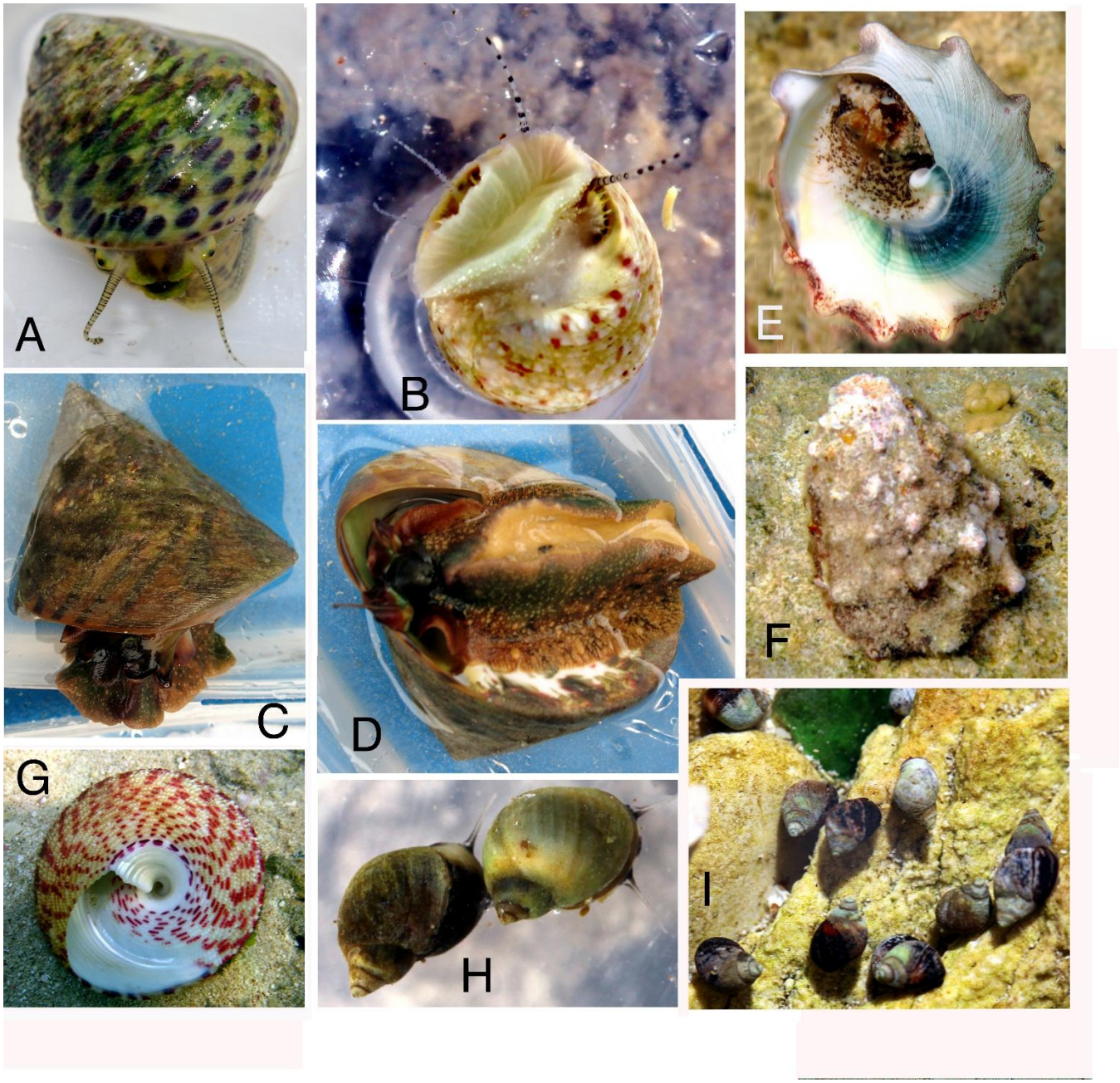
Oczywiście źródłem użytkowanej masy perłowej są gatunki o dużych muszlach (Ryc. 12A-F), a większość Trochacea to ślimaki drobne lub średniej wielkości, niekiedy o potężnych kolcach, jak u *Angaria* (Ryc. 11A-B) czy *Guildfordia* (Ryc. 11E) i żywym wybarwieniu, jak

Turbo petholatus (Ryc. 11F), *Clanculus puniceus* (Ryc. 11D), czy *Tectus conus* (Ryc. 13G). U wielu gatunków powierzchnia muszli jest delikatnie urzeźbiona (Ryc. 11C, 12D-E). Charakterystyczne są też masywne, grube, wapienne wieczka (Ryc. 12C, G). Mniej więcej centymetrowe muszle charakteryzują kilka gatunków zasiedlających masowo skaliste brzegi europejskich mórz, jak *Phorcus turbinatus* (Ryc. 13A) czy *Gibbula magus* (Ryc. 13B). Na skałach, niejednokrotnie ponad powierzchnią morza, często towarzyszą im liczne *Littorina* (Ryc. 13H-I), oczywiście reprezentujące jednoprzedsionkowe Caenogastropoda. U Trochacea funkcjonują dwa przedsionki serca, lecz już tylko pojedyncze, lewe ktenidium, podobnie jak u bardziej zaawansowanych: jednoprzedsionkowców". Jelito tylne nadal przebija komorę serca, nerki są nadal dwie, lecz lewa jest większa niż prawa, U *Trochus* oko jest głęboką jamą, u góry otwartą, wysłaną nabłonkiem wzrokowym, lecz już wypełnioną krystaliczną soczewką. Jak u większości.



Ryc. 12. Trochacea: A – *Tectus dentatus* (Forsskål in Niebuhr, 1775), Safaga, Morze Czerwone, przy rafie koralowej, Egipt 2007; B – *Turbo chrysostomus* Linnaeus, 1758, Safaga, Morze Czerwone, przy rafie koralowej, Egipt 2007; C – wieczko *Turbo* sp., od strony wewnętrznej; D – *Cookia sulcata* (Gmelin, 1791), Nowa Zelandia, wśród skał strefy pływów; E – *Astraea undosa* (Wood, 1828), Kalifornia, wśród skał strefy pływów; F – *Trochus niloticus* Linnaeus, 1767, Safaga, Morze Czerwone, przy rafie koralowej, Egipt, 2007; G – wieczko *Turbo* sp., od strony zewnętrznej

ślimaków noga jest silnie umięśniona i ugruczolona, wielki gruczoł śluzowy leży od strony brzusznej na jej przednim końcu. Charakterystyczne są długie i cienkie czułki płaszczowe i nożne (Ryc. 13B), których brak u jednoprzedsionkowców.



Ryc. 13. A – *Phorcus turbinatus* (Born, 1778), wyspa Murtar, Chorwacja, Adriatyk, skały przybrzeżne, wrzesień 2012; B – *Gibbula magus* (Linnaeus, 1758), wyspa Murtar, Chorwacja, Adriatyk, skały przybrzeżne, wrzesień 2012; C-D – *Trochus niloticus* Linnaeus, 1767, Phuket, Morze Andamańskie Tajlandia, na rafie koralowej, lipiec 2010; E-F – *Tectus dentatus* (Forsskål in Niebuhr, 1775), Safaga, Morze Czerwone, przy rafie koralowej, Egipt 2007; G – *Tectus conus* (Gmelin, 1791), Safaga, Morze Czerwone, na rafie koralowej, gł. 0,5 m, Egipt 2007; H-I – *Littorina* sp., wyspa Murtar, Chorwacja, Adriatyk, skały przybrzeżne, ponad powierzchnią wody, wrzesień 2012

Lokomocja ślimaków odbywa się u większych form za pomocą wędrujących poprzecznych fal skurczów mięśni, lecz u wielu, i to niekiedy całkiem dużych, jest rzęskowa. U *Polinices* (Naticidae) rzęski mogą unieść do 5 g/cm^2; mające zerową pływalność – dzięki wyporowi płuca – słodkowodne płucodyszne, jak *Lymnaea* czy *Physa,* wykorzystują rzęskowy napęd. *Lymnaea peregra* ma rzęski o długości 10 µm i osiąga prędkość pełzania 17,5 cm na minutę, natomiast *Physa fontinalis* o rzęskach krótszych, 7 µm, pełznie wolniej, zaledwie 6 cm na minutę. Jak zresztą widać, wzrost osiąganej prędkości jest daleko większy niż wynikałoby to z samej proporcji długości rzęsek – te dłuższe muszą bić szybciej, lecz jak naprawdę jest, nie wiemy. Rzęskową lokomocję stwierdzono także u *Hydrobia, Natica,*

Nassarius i *Oliva,* tyłoskrzelnych *Actaeon* i *Dendronotus*, lecz też u przodoskrzelnych o większych rozmiarach ciała, jak *Conus,* a nawet wielkiego, parukilogramowego *Cassis.*

Złożone funkcje gardzieli, związane z manipulowaniem tarką, szczękami, wargami czy też wciąganiem całej gardzieli, wiążą się ze skrajną komplikacją układu mięśni. U należącej do Trochacea *Monodonta* gardziel obsługiwana przez 33 odrębne mięśnie. Tarka Trochacea, tak jak u opisywanej wcześniej *Pleurotomaria*, lecz i u należącej do naszej fauny rozdepki *Theodoxus fluviatilis*, reprezentującej Neritopsina, jest typu Rhipidoglossa. Pomijając odrębne i pod tym względem czaszołki (Patellogastropoda), taka tarka uznawana jest na ogół za najpierwotniejszą u ślimaków, niejako wyjściową – jej modyfikacjami są pozostałe typy budowy tarki. Jak pamiętamy, tarka to wydłużona wstęga chitynowej błony podstawnej, na której leżą powtarzające się poprzeczne rzędy zębów. Odontoblasty – specjalne komórki – wytwarzają kolejne rzędy, w miarę jak te starsze, z przodu, ulegają zużyciu. Czym większa praca tarki, tym dłuższą tarkę wytwarza ślimak. U pobierających pokarm z twardego podłoża długość tarki może przekraczać wysokość muszli. Wzdłuż osi symetrii tarki biegnie rząd zębów centralnych, w tarce ripidoglotycznej zwykle niewielkich, po obu stronach kilka dużych zębów lateralnych, zbierających jak taśmociąg pobierany pokarm, a na zewnątrz wielka liczba niedużych, opatrzonych ostrymi guzkami zębów marginalnych, zeskrobujących pokarm. I liczba i kształt zębów lateralnych i marginalnych w tarce ripidoglotycznej mogą być bardzo różne.

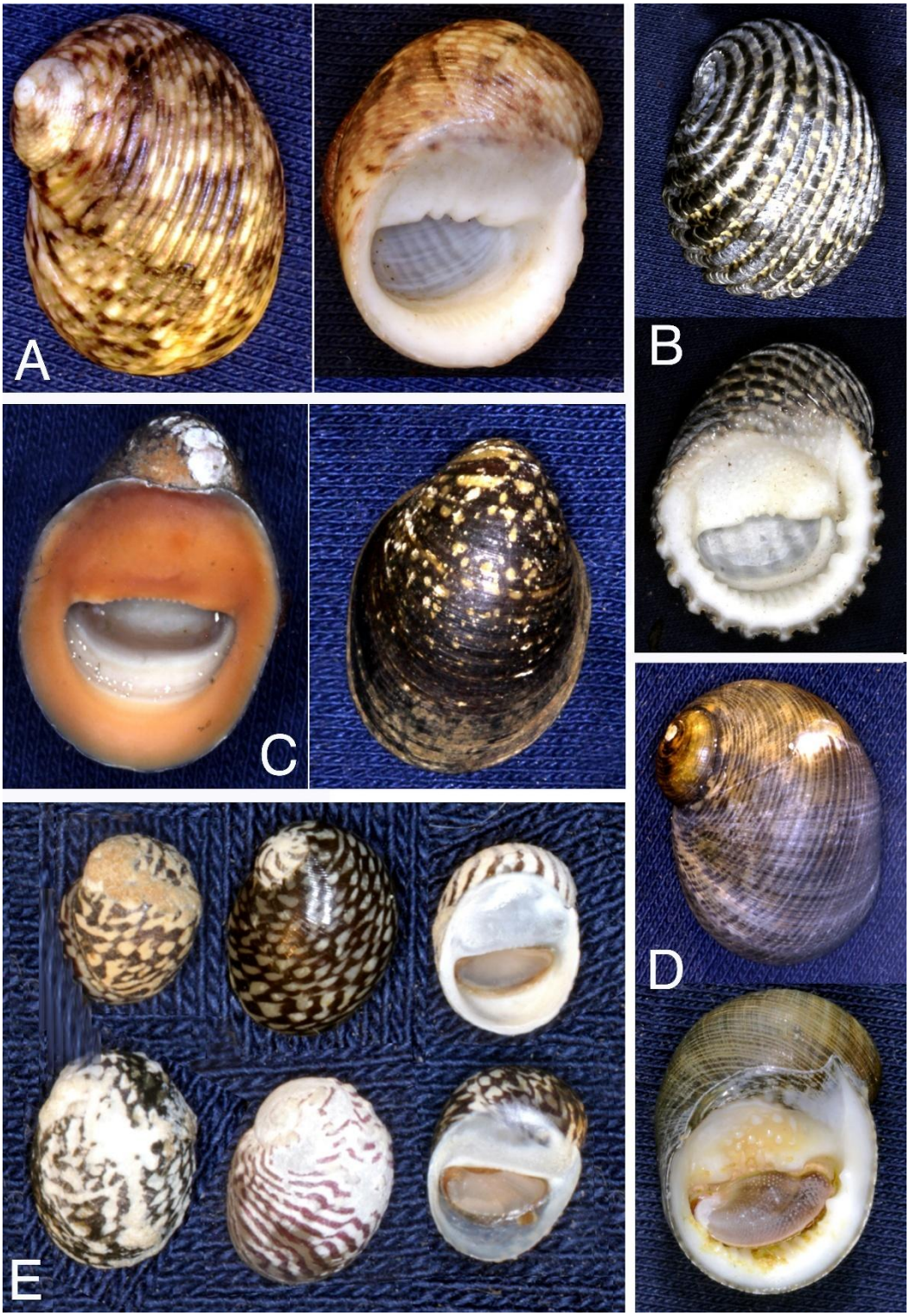
Trochacea, ale także hipotetyczny praślimak, uważane są tradycyjnie za zeskrobywaczy glonów z twardego podłoża i z większych roślin. Obecnie wiemy, że pierwotne dla ślimaków musiało być odżywianie drobnymi cząstkami, lecz nic nie przemawia za roślinożernością – pokarm roślinny jest mniej wartościowy i trudniejszy do strawienia, Obserwacje Trochacea i badanie treści ich przewodów pokarmowych wskazuje, że w rzeczywistości zeskrobują one z podłoża co się da, a głównie osiadłe, drobne bezkręgowce, skądinąd przecież wartościowsze jako pokarm niż glony. Przykładowo *Calliostoma* najchętniej zjada stułbiopławy. Także u Trochacea trafiają się filtratorzy, jak *Umbonium*. U wszystkich mięczaków, również u ślimaków, gonady, czyli gruczoły rozrodcze (u ślimaków zawsze pojedyncze), wyprowadzają swoje produkty (jaja i plemniki) przewodami wyprowadzającymi wspólnymi z nerką, a ujście leży w głębi jamy płaszczowej. Brak kopulacji, a gamety są wyrzucane do wody. Tak jest u Trochacea, taki też był stan pierwotny, później z przekształconych tkanek płaszcza powstawały dalsze odcinki narządów rozrodczych, służące np. kopulacji i wytwarzaniu jaj opatrzonych żółtkiem i otoczonych kapsułą. Prosta budowa narządów rozrodczych nie wyklucza ewolucyjnie zaawansowanych elementów procesu rozmnażania. *Clanculus bertheloti* (Ryc. 11C-D) składa jaja w warstwie śluzu, którą pokrywa silnie urzeźbioną powierzchnię muszli innego osobnika swojego gatunku. W zagłębieniach tej powierzchni zachodzi rozwój embrionalny, a także pierwsze dni życia już wyklutych młodych ślimaków.

Muszle kamyki

Muszle ślimaków zadziwiają często bogactwem wyrostków, kolców czy zębów, niemal zawsze są spiralnie skręcone (ściśle mówiąc: mają formę helisy o rosnącym promieniu) i nieraz spore rozmiary. Są jednak i muszle, na których brak wyrostków czy guzów, powierzchnia ich jest gładka lub co najwyżej z niezbyt wyraźną rzeźbą, skrętki nie widać, a całość ma postać nieco rozciągniętej półkuli o wielkości nie przekraczającej czterech centymetrów, muszle te przypominają kamyki – otoczaki. To rozdepkowate, czyli Neritidae (Ryc. 14), starodawna grupa odrębna od innych. Jak u najpierwotniejszych ślimaków wciąż mają dwuprzedsionkowe serce, choć prawe ktenidium już nie funkcjonuje, pozostało w postaci szczątkowego guzka. Układ nerwowy jest słabo skoncentrowany, tarka typu Rhipidoglossa o potężnych zębach lateralnych i wielu drobnych marginalnych, typowa jako służąca do zdrapywania pokarmu z twardego podłoża. Obok tych struktur mamy też jednak wiele ewolucyjnych nowości, często unikatowych dla Neritidae. Zamieszkują głównie strefę pływów, ale i głębiej, a także namorzyny, wody słodkie, a niektóre są wręcz lądowe. Akurat ta grupa jest reprezentowana w polskiej faunie – rzeki, jeziora i słonawe wody Zatoki Puckiej zamieszkuje rozdepka rzeczna *Theodoxus fluviatilis* (Ryc.14E), i od nie zaczniemy opis. W naszej faunie to jedyny ślimak o dwóch przedsionkach serca i tarce typu Rhipidoglossa.

Muszla rozdepki rzecznej jest półkulista, nieco wydłużona, długości do 13 mm, wybitnie grubościenna, o skrętce bardzo niskiej, często zupełnie nie wystającej poza obrys muszli. Ujście jest półksiężycowate, zamykane masywnym zwapniałym wieczkiem, mającym charakterystyczny wyrostek. Ubarwienie gładkiej powierzchni jest bardzo zmienne, może być całkowicie czarne lub czarny pigment tworzy rozmaite wzory na tle barwy od cytrynowożółtej po brunatną, brązową lub fioletową (Ryc. 14E). Występuje, niejednokrotnie masowo, na twardym dnie lub twardych obiektach jak muszle czy kawałki drewna, w czystych wodach bogatych w tlen i węglan wapnia, najlepiej płynących. Znosi zasolenie do 16 promil, natomiast nie toleruje wysychania. Żywi się zielonymi glonami i gąbkami, a także padliną. Kapsuły zawierające zapłodnione jaja przykleja nogą do podłoża.

Muszle morskich Neritidae (Ryc. 14A-D) są zwykle większe, do czterech centymetrów, nieraz mają delikatną rzeźbą i wiele z nich zdobi okładki podręczników genetyki populacyjnej lub ewolucjonizmu, jako ilustracja polimorfizmu – skrajnie dużej zmienności ubarwienia w obrębie gatunku. Zwykle wewnętrzne ściany, rozdzielające zwoje, są zresorbowane. Tam, gdzie tropikalne warunki wystawiają czaszołki (Patellogastropoda) na zbyt wielkie nasłonecznienie powodujące przegrzanie w trakcie odpływu, ich miejsce zajmują właśnie Neritidae. Grube i ciężkie, półkulistawe muszle nie są łatwe do spłukania, choćby utykając w szczelinach skał, potężne wieczko chroni przed utratą wody, a po spłukaniu ślimak może powrócić, bowiem po spłukaniu pozostaje wciąż w strefie, którą zamieszkuje. Oczywiście podczas odpływu ślimak narażony jest też na deszcze, strefa pływów wydaje się więc dobrym



Ryc. 14. Neritopsina: A – *Nerita undata* Linnaeus, 1758, Phuket, Tajlandia, na skale przybrzeżnej, lipiec 2010; B – *Nerita exuvia* Linnaeus, 1758, Bantangas, S Tagalog, Filipiny, czerwiec 2005; C – *Neripteron violaceum* (Gmelin, 1791), SC. Fanchenggang, Chiny, na namorzynach, czerwiec 2013; D – *Nerita senegalensis* Gmelin, 1791, wyspa Sal, Wyspy Zielonego Przylądka, na skałach, czerwiec 1984; E – *Theodoxus* sp., jezioro Trichonis, Grecja, maj 1985, zmienny wzór barwny muszli

„przedsionkiem" sprzyjającym stopniowej adaptacji do życia w wodach słodkich, do których wielu przedstawicieli Neritidae przeszło. Jest więc tu dobra okazja, aby – nie wdając się nadmiernie w szczegóły – powiedzieć coś o modyfikacjach, niezbędnych do takiego przejścia.

Oczywiście zmiany te zaszły u Neritidae niezależnie, równolegle do innych zdobywców wód słodkich, lecz problemy do rozwiązania były te same.

Stężenie chlorku sodu i innych składników mineralnych w morskiej wodzie mniej więcej odpowiada występującemu w tkankach zwierząt. Po umieszczeniu w wodzie słodkiej, woda, na drodze osmozy, przenikać będzie do wszystkich tkanek – musi być więc z nich usuwana, za pośrednictwem układu krążenia, przez narządy osmoregulacyjne, którymi są nerki. Z adaptacją do zamieszkiwania wód słodkich wiązało się więc nieuniknienie wykształcenie dużych cienkościennych ramion nerki, służących właśnie do usuwania z krwi nadmiaru wody. U słonawo wodnych i słodkowodnych Neritidae są to obszerne przestrzenie celomatyczne, czyli utworzone przez wtórną jamę ciała. Jak pamiętamy, u ślimaków pierwotne gruczoły płciowe uchodziły krótkimi przewodami, wspólnymi z narządami wydalniczymi, o ile jednak u wielu pierwotniejszych pod tym względem ślimaków są jeszcze dwie nerki, to gonada (jądra bądź jajnik) była od początku pojedyncza. Oczywiście zarówno jaja, jak i plemniki były uwalniane do wody. Takie proste narządy rozrodcze wciąż możemy znaleźć choćby u omawianych w poprzednim rozdziale Trochacea.

W wodach słodkich takie zapłodnienie zewnętrzne nie jest możliwe – ani jaja, ani plemniki by tego nie przetrwały żywe. Pojawiło się więc zapłodnienie wewnętrzne. Plemniki uległy znacznej modyfikacji morfologicznej i fizjologicznej, dla zapewnienia ich przeżycia i dotarcia do celu ślimak wytwarzał lepki płyn nasienny, w gruczole przyprątnym (prostacie) powstałym z przekształconego fragmentu płaszcza. A dalej nasieniowód wydłużał się, kończąc w służącym do kopulacji prąciu (o ile plemniki nie były przekazywane w postaci pakietu, jako spermatofor, co nie zdarza się u Neritidae). Samo prącie ma u ślimaków różne pochodzenie: stanowi przekształcony fragment płaszcza (najczęściej), nogi, lub głowy, jak właśnie u Neritidae. U Neritidae prącie nie jest rurą, a urzęsioną rynienką, co uważa się za pierwotne, choć ze względów funkcjonalnych trafia i u wyżej zaawansowanych ślimaków. Oczywiście kopulację umożliwia odpowiednio ukształtowany końcowy odcinek żeńskich narządów rozrodczych, również utworzony przez modyfikację fragmentu płaszcza. Zapłodnione jajo nie przetrwałoby w słodkiej wodzie, podobnie wylęgająca się z niego planktoniczna larwa. Konieczne jest więc otoczenie go ochronną kapsułą, w której znajdą się również materiały odżywcze zapewniające wzrost i rozwój larwy/embrionu we wnętrzu kapsuły. Stąd konieczne było powstanie płaszczowego odcinka żeńskich narządów rozrodczych. Płaszczowy odcinek jajowodu przyłącza ujścia dwóch wielkich gruczołów: białkowego – zaopatrującego zapłodnione jajo w materiały odżywcze, jak też nidamentalnego, czyli kapsułowego – wydzielającego ścianę składanej kapsuły, chroniącej rozwijające się zarodki i na ogół przytwierdzanej nogą do twardego podłoża lub roślin. Z jajowodem łączą się torebki kopulacyjne i zbiorniki nasienia, przechowujące plemniki przekazane podczas kopulacji. U Neritidae odrębny otwór służy kopulacji, a innym składane są zapłodnione jaja.

Neritopsina to grupa starożytna, najprawdopodobniej powstała w ordowiku, czyli liczy ponad 450 milionów lat. Są wśród nich pozbawione muszli morskie Titiscanidae, przypominające lądowe nagie płucodyszne pomrowy, lecz też lądowe Helicinidae, o muszlach przypominających choćby naszego winniczka. Phenacolepatidae o muszlach czapeczko-watych i krwi zawierającej hemoglobinę w erytrocytach są przystosowane do znoszenia

deficytu tlenowego i wysokich stężeń siarkowodoru, zamieszkując po spodniej stronie kamieni i innych obiektów w płytkich wodach, są też blisko spokrewnione z podobnymi gatunkami zamieszkującymi na głębokościach 500-2 500 m, także w hydrotermalnych siedliskach. Większość Neritopsina to jednak wydłużenie półkulistawe „kamyki". Ich zasięg geograficzny obejmuje cały świat poza rejonami polarnymi, lecz najwięcej gatunków zamieszkuje strefę tropikalną i subtropikalną. Neritidae najliczniej reprezentowane są w litoralu mórz i oceanów – strefie pływów i nieco niżej – a także wodach słonawych, słodkich i wilgotnych siedliskach lądowych. Liczne są na skałach powyżej wody, jak też namorzynach. Słodkowodny *Theodoxus* (Ryc. 14E) bywa masowy w źródłach na południu Europy. *Neritodryas cornea* zasiedla górne partie namorzynowych pandanowców w Palau na Pacyfiku. Niektóre wkraczają do wód podziemnych, także jaskiń podmorskich. U morskich Neritidae pojawiła się być może po raz pierwszy w ewolucji larwa typu weliger, podobnie jak u wyżej zaawansowanych ewolucyjnie ślimaków, pelagiczna, czyli żyjąca w toni wodnej i odżywiająca się planktonem. Niewiele zmieniona larwa tego typu rozwija się przez jakiś czas wewnątrz kapsuły u gatunków słodkowodnych, jak nasza rozdepka lub lądowych. Rozwój wewnątrz kapsuły może też zachodzić i u gatunków morskich, zwłaszcza występujących w trudniejszych warunkach, jak polarne, lub w niewielkich, izolowanych siedliskach. Larwy pelagiczne mogą być nieżerujące lub planktotroficzne – zjadające plankton. Te ostatnie mogą spędzać w planktonie długi czas – nawet i parę miesięcy. Gatunki o takich larwach zwykle mają najszersze rozmieszczenia, prądy morskie bowiem mogą je przenosić np. w poprzek Atlantyku. Zdumiewa też zdolność larw do opóźniania osiadania i przeobrażenia, gdy brak odpowiedniego siedliska. Tyłoskrzelna *Adalaria proxima* (Doridae) nie osiądzie, dopóki nie znajdzie się w pobliżu mszywioła *Membranipora pilosa,* którym się żywi. Pierwszy dzień lub dwa larwa płynie w górę, wystawiając się na unoszenie prądami wody. Później, przez tydzień lub dwa, trzyma się dna poszukując mszywioła. Takich przykładów znamy wiele.

Muszle wtórnie czapeczkowate

W rozdziale opisujących czaszołki wspomnieliśmy, że ich muszle są najprawdopodobniej pierwotnie czapeczkowate. Muszle czapeczkowate, czyli pozbawione skrętki, spotykamy jednak w rozmaitych liniach ewolucyjnych ślimaków i tam zawsze czapeczkowatość jest wtórna, powstała w następstwie redukcji skrętki, Redukcja jest niejednokrotnie tak kompletna, że całą muszlę twory jeden zwój. U czaszołek taka forma muszli, jak pisaliśmy, jest doskonale przystosowana do zamieszkiwania na skałach w burzliwych wodach strefy pływów. Podobne siedliska zamieszkują także reprezentanci wielu grup ślimaków o wtórnie czapeczkowatych muszlach, lecz takie muszle spotykamy również gdzie indziej. Mają je niektóre ze ślimaków zamieszkujących szybko płynące strumienie, lecz także jeziora o spokojnej wodzie, niektórzy osobliwi mieszkańcy hydrotermalnych, gorących źródeł w oceanach na głębokości kilku tysięcy metrów, głębinowi zjadacze organicznej materii tworzącej większe obiekty, jak kości wielorybów i ryb, organiczne muszle (gladiusy) głowonogów, pancerze krabów, „łodygi" wielkich brunatnic czy kawałki drewna. Inne są pasożytami małży i rozgwiazd, lub filtratorami, niejednokrotnie wręcz osiadłymi. Podobnie wyglądające muszle zupełnie z sobą bliżej niespokrewnionych ślimaków stanowią więc znakomity przykład konwergencji: są to zwykle „ślepe uliczki ewolucyjne", czyli skrajne przystosowania, albo powroty do stanu pierwotnego (?) dla ślimaków tak różnych, jak Haliotidae i Fissurellidae o których powiemy przy innej okazji), Stomatellidae (w tej rodzinie Trochacea, wciąż o dwóch przedsionkach serca) możemy nawet wskazać wśród żyjących gatunków pełne przejścia od normalnie, turbospiralnie zwiniętych, poprzez muszle o malutkiej skrętce i wielkim ostatnim zwoju, po całkowicie czapeczkowate). Podobnie dwa przedsionki serca ma należąca do Neritidae (o których w rozdziale Kamyki) słodkowodna *Septaria* (Ryc. 15F). Do „jednoprzedsionkowców" należą Calyptraeacea Ryc. 15C-E i G-H), zaliczany do Neogastropoda drapieżny *Concholepas* (Muricacea: Ryc. 15A), tyłoskrzelne *Umbraculum* czy płucodyszne, morskie jak *Siphonaria* (Ryc. 15B), ale też słodkowodne – w tym także obecne i w naszej krajowej faunie *Ancylus* i *Acroloxus*. U wszystkich ślimaków o czapeczkowatych muszlach występuje charakterystyczny podkowiasty mięsień wrzeciona, przyciągający muszlę do podeszwy nogi i podłoża.

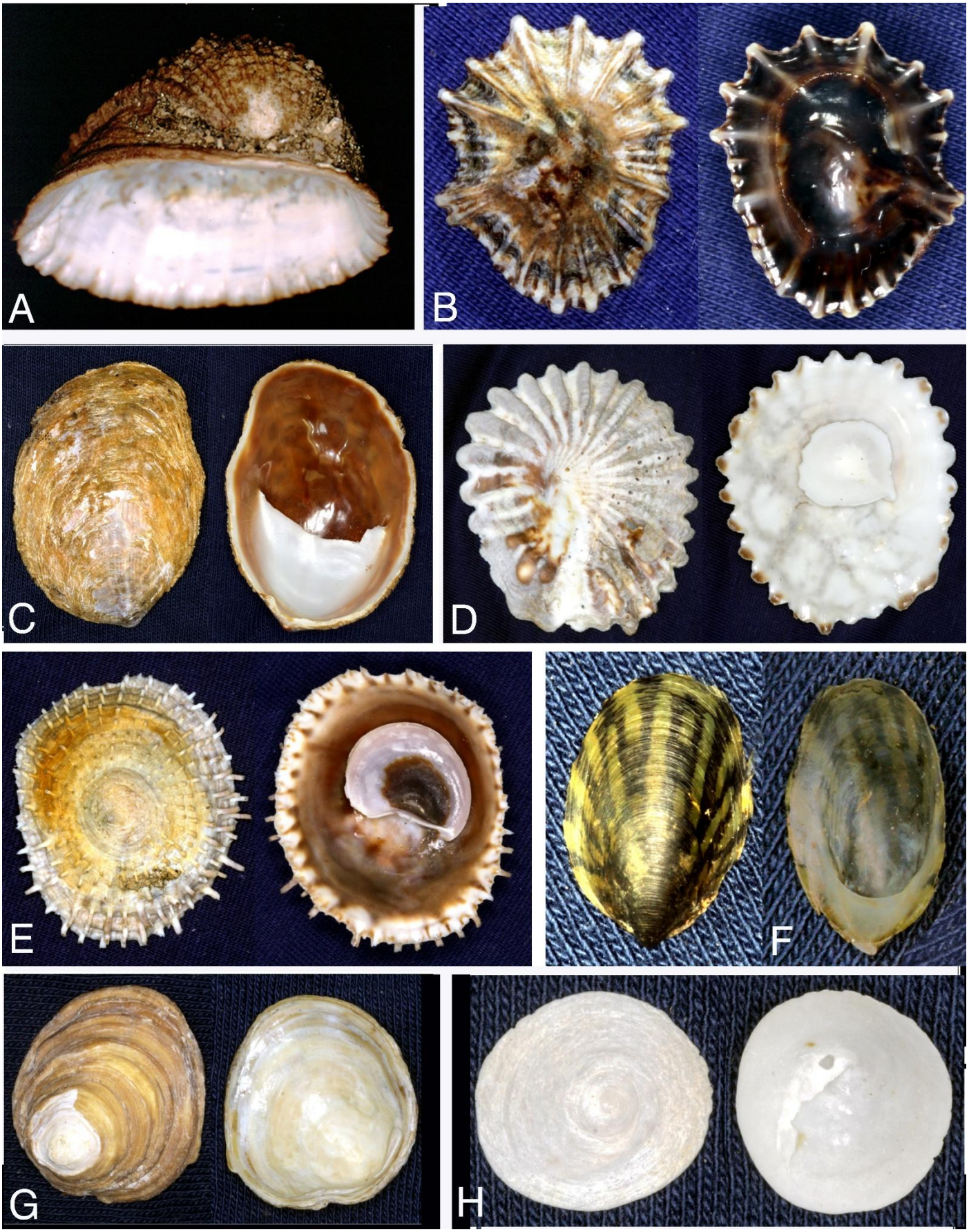
Rozważając podłoże powstawania muszli czapeczkowatych, nieraz wskazuje się, że muszla taka zazwyczaj występuje u zwierząt mało ruchliwych lub wręcz osiadłych, w tym filtratorów. Nie wydaje się to jednak aż tak istotne, zwłaszcza że choćby niektóre czaszołki *Patella* należą do zupełnie szybko pełzających ślimaków, a tyłoskrzelne *Umbraculum* – fakt, że mające niewielką, nie mieszczącą całego ślimaka muszlę – to aktywne drapieżniki o tarce, rozdrabniającej tkanki ofiary, złożonej z przeszło 150 000 zębów. Szczególnie godny uwagi jest pod tym względem *Concholepas concholepas* (Ryc. 15A), przedstawiciel rodziny Muricidae, czyli rozkolców, zamieszkujący skały strefy pływów i nieco głębiej przy wybrzeżach Peru, żywiący się głównie małżem *Perumytilus purpuratus*. Ślimak osiąga

długość muszli 14 cm i jest jedynym drapieżnikiem strefy pływów mającym muszlę czapeczkowatą. Masowy, łowiony jest w celach konsumpcyjnych jako *loco*, w ilości około 6 700 ton rocznie. Zjada także pąkle i ślimaki *Littorina*, używając rozmaitych technik odrywania ofiary, jak taranowanie własną muszlą, ssanie, pokrycie swoją wielką nogą, wiercenie czy kruszenie muszli; może zjeść 12 pąkli dziennie. W jego ontogenezie następuje zmiana siedliska – młode występują poniżej strefy pływów, na innym rodzaju dna i żywią się czym innym niż starsze.

Morskie głębiny mają faunę mięczaków ubogą, lecz interesującą. Poniżej stoku kontynentalnego dno pokrywa muł, panuje tu niska temperatura, taka sama niezależnie od szerokości geograficznej. Oczywiście pokarmu jest więcej lub mniej, zależnie od żyzności wód powierzchniowych w danym rejonie, w sumie jednak to siedlisko – najrozleglejsze na Ziemi – jest mało zróżnicowane. Odwrotnie niż na szelfie, dominują ślimaki o wielu cechach pierwotnych, niewielkich rozmiarach, im głębiej, tym mniej drapieżników, a przeważają oportunistyczni zjadacze wszelkiej materii organicznej. Jednak nie cały abysal tak wygląda. W rejonach styku płyt skorupy ziemskiej występują miejsca, gdzie z dna wydobywa się gorąca woda, bogata w siarczany. W ten sposób tworzą się prawdziwe oazy z bogatą ilościowo fauną złożoną z nie występujących nigdzie indziej gatunków, w dodatku brak w niej typowych drapieżników, jak rozgwiazdy czy wiercące ślimaki Są to więc doskonałe refugia dla mięczaków, gdzie indziej nie będących w stanie utrzymać się w zmienionych warunkach. Jak dotąd z tego typu siedlisk opisano ponad 200 gatunków ślimaków i ponad 20 małży. Zarazem nie wiemy, w jaki sposób ta specyficzna fauna zasiedla abysalne gorące źródła, są to bowiem z natury siedliska efemeryczne – źródło takie jest czynne nie dłużej niż kilkaset lat. Źródła otacza zimny, mulisty i ubogi w pokarm, „normalny" abysal, więc jakiekolwiek pelagiczne larwy po zniesieniu poza sam rejon źródła skazane byłyby na zagładę, toteż raczej ich nie ma. Być może jednak stadia takie pojawiają się, gdy wypływ ciepłej wody spod dna zaczyna zamierać. Mięczaki tych siedlisk mają, jak się wydaje, za duże rozmiary, aby powstać w abysalu: raczej pojawiły się – gdzieś w mezozoiku – w gorących źródłach, występujących wówczas w płytkich wodach, a głębiej zeszły wraz z przesuwaniem się źródeł w głębiny. Tego typu gorące źródła na dnie morskim występują np. koło wysp Galapagos. Na głębokości 2 478-2 512 m, woda o temperaturze 17^{o}C wypływa z dna z prędkością 2-10 cm/s; jest wprawdzie uboga w tlen, lecz bogata w siarczany, co umożliwia bujny wzrost bakterii siarkowych, tworzących zbite maty, służące za pokarm wielu zwierzętom. Zarazem wypływ wody spłukuje muł, tak że są tu odsłonięte skały, czego brak w reszcie abysalu.

Tam właśnie znaleziono w roku 1977 osobliwego *Neomphalus fretterae,* niemającego krewniaków wśród współczesnych ślimaków, o płaskiej, czapeczkowatej muszli średnicy do 3 cm. Budowa tarki, dwurzędowe skrzele i przednia pętla jelita to cechy prymitywne, a zaawansowane to utrata prawego zespołu narządów związanych z płaszczem i jamą płaszczową, jednoprzedsionkowe serce, rozrośnięta lewa nerka oraz obecność gruczołów związanych z narządami rozrodczymi. Poza tym u *Neomphalus* występują też cechy nigdzie więcej nie spotykane: jedyne dwurzędowe ktenidium zmodyfikowane do filtracyjnego odżywiania, grzbietowa urzęsiona bruzda, transportująca zebrany na ktenidiach i zlepiony śluzem pokarm, biegnąca do otworu gębowego nie pod – jak u innych filtrujących ślimaków

– a nad prawym czułkiem głowowym, jama płaszczowa nie osłonięta mięśniem wrzeciona (kolumellarnym) po lewej stronie, czułki głowowe skierowane ku tyłowi, lewy (a nie prawy)



czułek głowowy powiększony u samców i przekształcony w narząd kopulacyjny. Protokoncha u *Neomphalus* jest spiralna, później powstaje jeszcze jeden zwój, a następnie wzrost muszli strony mięśnia kolumellarnego zostaje zatrzymany: w ten sposób powstaje czapeczkowata muszla osobnika dorosłego, dzięki bowiem takiemu wzrostowi wlot jamy płaszczowej jest szeroko otwarty z lewej strony. Zarazem taki wzrost powoduje postępowanie torsji o dalsze 90^{o} - w ten sposób *Neomphalus* to jedyny ślimak, u którego torsja kończy się nie po 180, a dopiero po 270^{o}. Ślimak jest niemal osiadły, choć wciąż mocna noga powinna umożliwiać niewielkie przemieszczenia, niezbędne przecież dla znalezienia partnera do kopulacji. Ślimak wychwytuje na ktenidium bakterie, lecz dzięki mocnej tarce może też zjadać te same chemosyntetyzujące bakterie pobierane z dna.

Wtórnie czapeczkowate muszle niekiedy przypominają do złudzenia czaszołki – taką muszlę ma choćby płucodyszna *Siphonaria* (Ryc. 15B), współwystępująca zresztą z czaszołkami w strefie pływów – tyle, że jej tarka nie jest tak mocna jak u czaszołek i ślimak nie może zjadać glonów o wapiennych ścianach komórkowych. Ponadto, odwrotnie niż u czaszołek, *Siphonaria* jest aktywna jedynie podczas odpływu, na czas przypływu przywiera bez ruchu do podłoża. Muszla *Siphonaria* jedynie na samym wierzchołku mieści część embrionalną skręconą spiralnie. Na stanowiskach wystawionych na falowanie i silne prądy wody, lecz nie na okresowe wynurzenie, czyli poniżej strefy pływów, występują uchowce *Haliotis* i Fissurellidae, także zupełnie pozbawione, poza muszlą embrionalną, jakichkolwiek śladów skrętki. Zajmiemy się nimi gdzie indziej.

Neomphalus, o którym warto było coś powiedzieć, choć jego muszli raczej nie będziemy mieli okazji zobaczyć, to nie jedyny filtrujący ślimak o muszli czapeczkowatej. Do filtracyjnego odżywiania ślimaków powrócimy gdzie indziej, tu jedynie parę słów o filtrujących ślimakach mających muszle pozbawione skrętki. U Calyptraeidae, gdzie należy choćby *Crepidula* Ryc. 15C) i *Crucibulum* (Ryc. 15D-E), wychwytywanie cząsteczek z wody następuje w sposób najbardziej rozpowszechniony wśród filtrujących ślimaków – na zmodyfikowanym ktenidium – inaczej skrzelu – i ścianach nieco również zmienionej jamy płaszczowej, wzdłuż której dnem biegnie bruzda, transportująca zlepione śluzem cząsteczki w rejon otworu gębowego. Uważa się, że dla form filtrujących czapeczkowata muszla jest korzystna, zapewniając szeroki wlot do rozległej jamy płaszczowej. U wielu innych ślimaków w skład muszli czapeczkowatej wchodzą pozostałości skrętki – w postaci np. tzw. półki u *Crepidula*, czyli płytki dzielącej poziomo mniej więcej połowę wnętrza podłużnej muszli albo sektora wewnątrz stożkowatej muszli, jak u *Calyptraea* (Ryc. 15H, prawe zdjęcie). Wreszcie zupełnie niezwykła jest czy szczątkowa kolumienka (słupek osiowy), w normalnie spiralnie

Ryc. 15. Ślimaki o muszlach czapeczkowatych: A – *Concholepas concholepas* (Bruguière, 1792), Chile, na skalach przybrzeżnych, jedyny ślimak drapieżny mający muszlę czapeczkowatą; B – *Siphonaria* cf. *diemensis* Quoy et Gaimard, 1833, Quondong Point, Broome, Australia, na skałach przy odpływie, październik 2009; C – *Crepidula onyx* G. W. Sowerby, 1824, Punta Chivato, Baja California Sur., Meksyk, luty 1995; D – *Crucibulum scutellatum* (Wood, 1828), Punta Chivato, Zatoka Kalifornijska, Meksyk, lipiec 1976; E – *Crucibulum spinosum* (Sowerby, 1824), Zatoma Los Angeles, Zatoka Kalifornijska, Meksyk, na skałach, maj 1981; F – *Septaria borbonica* (Bory de Saint-Vincent, 1804) (Ancylidae, słodkowodna), Anove, Madagaskar, na skałach w rzece, czerwiec 2008; G – *Hipponix panamensis* C. B. Adams, 1852, Bahia San Juanico, Baja California, Meksyk, na skale, październik 1986; H – *Calyptraea chinensis* (Linnaeus, 1758), St. Malo, Bretania, Francja, między skałami podczas odpływu, czerwiec 1988

skręconej muszli będący miejscem stykania się kolejnych zwojów, a u *Crucibulum* mająca postać rozdętej rurki, biegnącej niemal pionowo w osi symetrii skorupki. Oglądana od dołu, czyli od ujścia (Ryc. 15D-E, prawe fotografie) muszla *Crucibulum* kojarzy się z filiżanką (to ta kolumienka) stojącą na spodku (reszta muszli) i tak też *Crucibulum* nazywane jest w języku angielskim. Oczywiście te szczątki skrętki pełnią funkcję mocnych miejsc przyczepu mięśnia kolumienkowego – czyli jedynego, nieparzystego mięśnia grzbieto-brzusznego, łączącego muszlę z nogą. To najsilniejszy mięsień ślimaków, tutaj zapewnia mocne dociśnięcie muszli do podłoża. Znamienne, że choć ślimaki o czapeczkowatych muszlach znajdujemy w wielu, zupełnie ze sobą niespokrewnionych grupach ślimaków, to zawsze mięsień kolumienkowy ma kształt podkowy, a jego przyczep zaznacza się wyraźnie na wewnętrznej powierzchni muszli.

Wśród ślimaków o czapeczkowatych muszlach są też komensale i pasożyty. U Capulidae, bliskich Calyptraeidae, są formy podobnie jak tamte filtrujące, lecz inne żyją na małżach, przyczepione do brzegów ich skorupek i umieszczają koniec długiego ryja we wnętrzu jamy płaszczowej gospodarza. *Capulus danieli* wierci otwór w muszli przegrzebka *Comptopallium vexillum*, wsuwa przez otwór ryj i zjada pokarm wychwytywany przez małża. Wśród czapeczkowatych Hipponicidae są gatunki zbierające długim ryjem organiczny materiał z dna, ale też i takie, które przyczepiają się do muszli innych ślimaków. *Hipponix conicus* związany jest z *Haliotis*, na którego muszli siedzi i przemieszcza się wraz ze wzrostem gospodarza tak, by pozostawać w pobliżu brzegu jego muszli, stąd sięga ryjem do jamy płaszczowej i wyjada osiadające tam cząstki – jest to więc komensalizm, lecz obligatoryjny, czyli niekonieczny. *Quoyula* (Neogastropoda: Coralliophilidae) żyje na powierzchni koralowców rafotwórczych, tworząc płaską platformę, do której się przytwierdza, po czym wysysa śluz i tkanki koralowca. *Hipponix* (Ryc. 15G) ma tarkę o wygiętych zębach lateralnych, tych leżących po obu stronach centralnego. Przytwierdza się do podłoża i długim ryjem zbiera osad. *H. antiquitatus* osiada w zagłębieniach skał, gdzie zbiera się osad i szczątki wapiennych glonów. *H. australis* natomiast przyczepia się do muszli ślimaka *Turbo* w rejonie syfonu wyrzutowego gospodarza i zjada jego odchody – jest więc koprofagicznym komensalem. Wspomniany już osadożerny *Hipponix* wyjada tarką osad z samych syfonów. U wielu praktycznie osiadłych gatunków brzeg czapeczkowatej muszli chroni złożone przez ślimaka kapsuły z rozwijającymi się zarodkami – tak jest u *Crepidula fornicata, C. walshi, Calyptraea pellucida, Crucibulum scutellatum* (Ryc. 15D) i *Amalthea lissa*. *Capulus* i *Hipponyx,* także osiadłe, przyklejają kapsuły do powierzchni swojego ciała.

Czapeczkowate muszle mają też dwa, znów bliżej ze sobą niespokrewnione gatunki naszych słodkowodnych płucodyszn ych: *Ancylus fluviatilis* i *Acroloxus lacustris*, muszle obu mierzą około centymetra. *Ancylus fluviatilis*, przytulik strumieniowy, jest pospolity w Europie, zachodniej Afryce i północno-zachodniej Azji. Jest reofilny, czyli wymaga stanowisk z przepływem wody, stąd bywa jedynym ślimakiem w górskich strumieniach, gdzie na kamieniach bywa masowy, lecz zamieszkuje także duże jeziora, na dnie kamienistym, rzadko na roślinach. Mocna noga i czapeczkowata muszla zapewniają pewne przytwierdzenie do podłoża, z którego zbiera tarką peryfiton, czyli drobne organizmy (także zwierzęce) pokrywające kamienie i rośliny. *Acroloxus lacustris*, przyczepka jeziorna, ma muszlę o zarysie ujścia wydłużonym i charakterystycznie przegiętym na bok wierzchołku. Dość pospolity w

Europie poza krańcami północnymi i południowymi, zasiedla jeziora, stawy, starorzecza i wolno płynące cieki, unika bystrego prądu. Wymaga wody twardej, czyli bogatej w węglan wapnia, najchętniej przebywa na łodygach trzciny, tataraku i pałki wodnej, podobnie jak *A. fluviatilis* zjada peryfiton.

Ślimaki filtratorzy

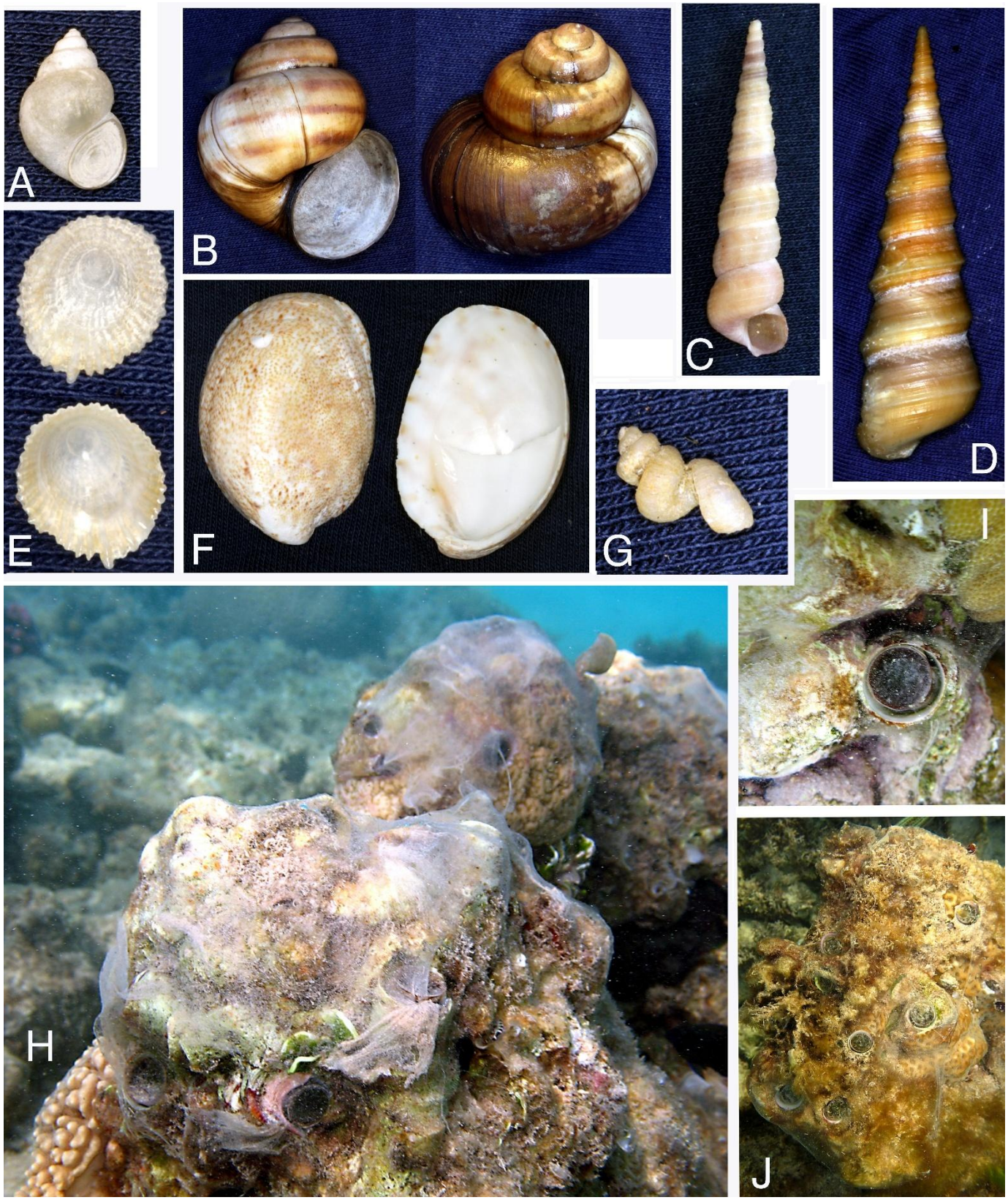
W toni wodnej unosi się plankton, a także drobne cząsteczki częściowo rozłożonej materii organicznej. Mięczak do oddychania wymaga przepływu wody przez jamę płaszczową – ten przepływ zapewniają tysiące bijących rytmicznie rzęsek nabłonka jamy. Oczywiście wraz z wodą napływają do jamy zawieszone w wodzie cząstki i tutaj mogą tworzyć problem, zanieczyszczając jamę i upośledzając wymianę gazową, muszą więc istnieć mechanizmy oczyszczania jamy – cząstki są zlepiane obficie wytwarzanym śluzem i pozlepiane przesuwane przez rzęski do wylotu jamy. Jest to więc konieczny mechanizm oczyszczający, lecz zlepione śluzem organiczne cząstki – żywe bądź martwe – stanowią przecież potencjalny pokarm i jako taki są wykorzystywane przez większość współczesnych małży. Filtracyjne odżywianie powstało także w wielu grupach ślimaków, jak choćby omówiony wcześniej *Neomphalus*, warto więc przyjrzeć się bliżej tej technice zdobywania pokarmu. Trzeba też podkreślić, że u ślimaków odżywianie cząsteczkami zawieszonymi w wodzie to nie jednostkowe przypadki – typowe wychwytywanie w jamie płaszczowej zawieszonych w wodzie cząsteczek stwierdzono u przedstawicieli wszystkich grup ślimaków łączonych do niedawna w przodoskrzelne, z wyjątkiem Ampullariidae, Hydrobiidae i Olividae, lecz nie u Heterobranchia (mniej więcej dawne płucodyszne). Inny mechanizm – tworzenie śluzowej sieci – występuje także i u Heterobranchia.

Najczęściej spotykany mechanizm filtracyjnego pobierania zawieszonych w wodzie cząsteczek wykorzystuje rozbudowany wewnątrz jamy płaszczowej system szlaków rzęskowych, który zbiera cząsteczki z ktenidium (często nazywanego skrzelem) i ścian jamy, zlepia śluzem wydzielanym przez gruczoł podskrzelowy i przemieszcza ku syfonowi wyrzutowemu, skąd grudki wyrzucane są na zewnątrz, a tam mogą być przez ślimaka zjedzone. Wydłużanie blaszek ktenidium dla zwiększenia efektywności wychwytywania zawiesiny, podniesienie wydajności rzęsek zwiększające przepływ przez jamę, komplikacja szlaków rzęskowych oraz wykształcenie charakterystycznej bruzdy pokarmowej, biegnącej dnem jamy płaszczowej i transportującej zlepione śluzem cząsteczki do wylotu jamy, a ponadto nawyk zjadania wyrzucanych z jamy grudek to przystosowania, dzięki którym – podobnie u różnych, zupełnie z sobą nie spokrewnionych ślimaków – filtracyjne odżywianie stało się głównym lub jedynym sposobem zdobywania pokarmu, choć u filtrujących ślimaków zawsze pozostaje możliwe pobieranie pokarmu innego, choćby cząstek osadu bezpośrednio z dna. Zarazem mechanizmu filtrowania jako towarzyszącego oddychaniu, ślimak wyłączyć nie może: przykładem całkowicie najedzona *Bithynia* (Ryc. 16A), która nadal wyrzuca z jamy płaszczowej grudki sklejonej śluzem, odfiltrowanej z wody zawiesiny, zjadane później przez inne zwierzęta. Mięczaki pierwotnie trawiły jedynie drobne cząsteczki – stąd u małży występuje złożony układ urzęsionych grzbietów i bruzd, tzw. aparat sortujący, odrzucający większe cząsteczki przed wsunięciem ich wraz ze śluzem do otworu gębowego. W jamie

płaszczowej ślimaków sortowania brak, dużych cząstek z odfiltrowanego pokarmu ślimak zwyczajnie nie zjada.

Niekiedy, jak u filtrującej *Crepidula fornicata* (Ryc. 16F) we wlocie do jamy znajduje się śluzowy filtr, odsiewający od razu większe cząsteczki. Wraz z nieodsianymi, lecz także dużymi cząsteczkami osiadłymi na dnie jamy płaszczowej, są one przesuwane do kieszonki pokarmowej leżącej po lewej stronie głowy i stamtąd usuwane, po czym zjadane lub nie. Mniejsze cząsteczki osiadają na dnie jamy lub na ktenidium. Ktenidium łączy z bruzdą pokarmową szereg śluzowych nitek pokrywających bruzdę, do bruzdy trafiają cząsteczki z ktenidium i dna jamy. Filtrujący ślimak zapewne kojarzyć się musi z nikomu niewadzącym zwierzęciem, co jednak nie dotyczy *Crepidula*. W drugiej połowie XIX wieku, dla odnowienia ławic, sprowadzano do Wielkiej Brytanii ostrygi z Ameryki Północnej. Z nimi niestety zawleczono *C. fornicata,* wcześniej zamieszkującą przy atlantyckich brzegach Ameryki Północnej, od Labradoru po Florydę. Już w roku 1872 znaleziono ją koło Liverpool, w 1887 przy brzegach Lincolnshire, w 1895 przy brzegach Essex, w Holandii w 1922, Belgii w 1930, do Francji dotarła przyczepiona do konstrukcji sztucznego portu, w trakcie inwazji Normandii w czerwcu roku 1944. Obecnie zamieszkuje odpowiadające mu siedliska od Morza Północnego po Półwysep Iberyjski. Jej planktoniczna larwa przebywa w planktonie około miesiąca, co ułatwia ekspansję, po czym osiada – wcześniej niż ostryga. Szybciej też rośnie i wydajniej filtruje, zabierając pokarm ostrydze, w dodatku pokrywa dno i leżące na nim małże masą własnych odchodów i niby odchodów (jak pamiętamy, przy filtracyjnym sposobie odżywiania całość wychwyconego na ktenidiach, lecz nie nadającego się do zjedzenia materiału zostaje zlepiona śluzem i wydalona jako *niby* odchody, bowiem przez przewód pokarmowy nie przeszły). Wynikiem jest całkowita zagłada ławicy ostryg – nie dziwi więc, że *C. fornicata* próbowano zwalczać. Znamienne jednak, że początkowo płacono pięć szylingów za okaz ślimaka, później już tylko pensa, po czym w ogóle przestano płacić – plaga okazała się nie do opanowania. Ze zniszczonych przez *C. fornicata* ławic musi się po prostu mechanicznie usunąć wszystko: martwe małże, żywe ślimaki i masę odchodów. A samego ślimaka zebrać wówczas można z hektara 20 ton i więcej.

Filtrowanie zachodzi w jamie płaszczowej w podobny sposób u innych Calyptraeidae i u zamieszkującej mulisto-piaszczyste lub mulisto-żwirowe dno *Struthiolaria*, zeskrobującej też tarką cząsteczki z podłoża. Bruzda pokarmowa uchodzi u niej po prawej stronie głowy. U *Capulus ungaricus* materiał z bruzdy pokarmowej trafia do centrum płaskiego wydłużenia przedniej części nogi leżącego przed głową; stąd częściowo pracą rzęsek, a częściowo skurczami mięśni transportowany jest bruzdą, biegnącą grzbietową stroną krótkiego ryja, do otworu gębowego. Podobnie funkcjonuje mechanizm filtracyjny u *Turritella communis* (Ryc. 16C), pospolitego mieszkańca strefy sublitoralnej (poniżej strefy pływów) do głębokości 200 m, od Lofotów po Morze Śródziemne. Wieżyczkowata muszla wysokości około trzech centymetrów nie może być oczywiście niesiona nad nogą, gdy ślimak się przemieszcza. Jest to typowy *shell dragger,* czyli wlokący muszlę, ciągniętą po dnie za ślimakiem, który zresztą rzadko się przemieszcza, normalnie pozostaje wbity w dno wierzchołkiem, wystawiając wlot jamy płaszczowej wysoko ponad denny osad. Wleczenie muszli, za długiej i za ciężkiej, aby ją unieść, cechuje bynajmniej nie tylko filtratorów. Tak jest choćby u żerujących na gąbkach



Ryc. 16. Ślimaki filtrujące zawiesinę: A – *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758), jezioro Gardno, Polska, przy brzegu na dnie mulisto-piaszczystym, lipiec 1975; B – *Viviparus contectus* (Millet, 1813), Ispina, Puszcza Niepołomicka, Polska, starorzecze, maj 1992; C – *Turritella communis* Risso, 1826, Bretania, Francja, koło skał, w muszlaku, gł. 2 m, czerwiec 1979; D – *Archimediella triplicata* (Brocchi, 1814), Itea, Grecja, na kamieniach, gł. 3 m, wrzesień 2009; E – *Trimusculus costatus* (F. Krauss, 1848), Mzamba, Południowa Afryka, styczeń 2004; F – *Crepidula fornicata* G. W. Sowerby, 1824, El Jomotal, Baja California, Meksyk, luty 1995; G – *Petalopoma elisabettae* Schiaparelli, 2002, (Siliquariidae) Cavtat, Chorwacja, w muszlaku, gł. 40 m, 2017; H-J – *Ceraesignum maximum* (G. B. Sowerby I, 1825), Safaga, Morze Czerwone, Egipt, w rafie koralowej, gł. 1 m, wrzesień 2007, widoczna śluzowa sieć wychwytująca zawieszone cząsteczki

Triphoridae, a nawet u drapieżnych, robakożernych *Terebra*. Te ostatnie mają zresztą muszlę gładką i doskonale przystosowaną do przemieszczania po płyciznach przez fale - przemieszczanie to (wprawdzie bierne) ślimak reguluje zakopując się lub wykopując z dna, a także wysuwając lub wciągając nogę - działającą jak dryfkotwa czy spadochron. Do muszli wleczonych i dźwiganych wrócimy w dalszej części tek książki.

W naszej faunie także mamy filtrujące ślimaki. To dwa gatunki żyworódki *Viviparus* i też dwa zagrzebki *Bithynia*. Żyworódka to jeden z największych krajowych ślimaków słodkowodnych, zwłaszcza *Viviparus contectus* (Ryc. 16B) jest pospolity w różnego typu wodach. Jak nazwa wskazuje jest jajożyworodny, czyli zapłodnione zarodki rozwijają się w odpowiednio zmienionym jajowodzie samicy. Zlepione śluzem odfiltrowane cząsteczki tworzą grudki, zjadane po wyrzuceniu napędzanym rzęskami prądem wody na zewnątrz jamy płaszczowej ślimaka. Oprócz tego zwierzę zjada także denne osady. Zważywszy, że po wyczerpaniu zawieszonego pokarmu ślimak odżywia się nadal, żyworódkę można polecić jako zapewniającą krystalicznie czystą wodę w oczku wodnym, podczas gdy małże, po wyczerpaniu zawiesiny, zginęłyby z głodu i rozkładając się zanieczyściły tę wodę. Zagrzebka *Bithynia tentaculata* (Ryc. 16A), o muszli wysokości centymetra do dwóch, to jeden z najpospolitszych krajowych ślimaków słodkowodnych. Masywne zwapniałe wieczko chroni ją przed wysychaniem, gdy jest wynurzona. Jama płaszczowa jest niezbyt obszerna i bruzda pokarmowa krótka, a więc wychwytywanie pokarmu jest niezbyt efektywne i odżywianie filtracyjne nie jest głównym sposobem zdobywania pokarmu. Tym niemniej jeden osobnik filtruje około 0.4 litra wody w ciągu doby, zbierając około 8 mg rozproszonej materii z wyjściowego stężenia 20 mg/litr. Do filtratorów należy też reprezentujące dwuprzedsionkowe Trochidae *Umbonium*.

Jak wspomnieliśmy, niektóre ślimaki z wysiłkiem wloką za sobą muszlę, więc są niemal osiadłe, jak *Turritella* (Ryc. 16C) czy *Archimediella* (Ryc. 16D), podobnie szczątkowa wręcz noga *Neomphalus* czy *Crepidula* (Ryc. 16F) zapewne w bardzo niewielkim stopniu umożliwia przemieszczanie się. Są jednak przypadki skrajne – ślimaków całkowicie osiadłych, o muszli przytwierdzonej do twardego podłoża. Wówczas jakiekolwiek statyczno-dynamiczne uwarunkowania geometrii muszli przestają oddziaływać i muszla zaczyna być zupełnie nieregularna. Tak właśnie jest u ślimaków z rodziny Vermetidae: muszla ma postać cylindrycznej rury, częściowo skręconej, częściowo prostej, albo nawet całkowicie nie zwiniętej, a jedynie zygzakowatej czy pofalowanej. Dowolność formy powoduje, że nie znajdziemy dwóch osobników *Vermetus* czy innego przedstawiciela rodziny Vermetidae (Ryc. 16G) o identycznych muszlach. Ślimaki te są filtratorami, choć mechanizm wyłapywania pokarmu z wody bywa różny. *Vermetus novaeholandiae* zamieszkuje jedynie stanowiska o silnej turbulencji wody, na obrzeżach Wielkiej Rafy Koralowej w Australii. Filtruje wydłużonymi blaszkami ktenidium, jak *Crepidula* czy żyworódki *Viviparus*) i zagrzebki. Śluz zlepiający zebrane cząsteczki wytwarza jednak nie podskrzelowy, a nożny gruczoł śluzowy.

Inny australijski gatunek, *V. gigas* zamieszkuje jedynie spokojne wody, a jego muszla wznosi się ujściem wysoko ponad rafę, poza zasięgiem prądów wytwarzanych przez innych dennych filtratorów. Ktenidium jest małe i wyłapywanie na nim cząstek ma zaledwie marginalne znaczenie dla odżywiania ślimaka. Większe ilości pokarmu zapewnia natomiast wielki nożny gruczoł śluzowy i czułki powstałe z przekształcenia części nogi, mogące się rozciągać na znaczną długość. Wzdłuż każdego z czułków biegnie bruzda, wypełniona produkowanym przez nożny gruczoł śluzem, który w tej swego rodzaju formie w kontakcie z wodą morską gęstnieje, tworząc nić o długości takiej jak czułek – czyli nawet 30 cm. Następnie

czułki kurczą się, pozostawiając jednocześnie 3-4 śluzowe sznury. Proces tworzenia sznurów stymulowany jest obecnością zooplanktonu w wodzie. Plankton i inne cząsteczki przyklejają się do sznurów, po czym wraz z nimi są wciągane i zjadane. Inny, nowozelandzki przedstawiciel Vermetidae – *Stenopoma* – wystawia poza jamę płaszczową wielkie, rozrośnięte ktenidium i wychwytuje nim pokarm. Jest to ciekawy przykład konwergencji z osiadłymi wieloszczetami z rodziny Serpulidae. Vermetidae składają jaja wewnątrz swej rurowatej muszli, tam też zachodzi rozwój aż do wyklucia się pełzających młodych.

Wytwarzany przez gruczoł nożny lepki śluz bywa także wykorzystywany jako swoista sieć odławiająca z wody drobne cząsteczki. *Ceraesignum maximum* (Ryc. 16I), również reprezentujący rodzinę Vermetidae, to gatunek dominujący zwłaszcza na zewnętrznych ścianach raf koralowych Morza Czerwonego, osiągając liczebności ponad 20 osobników na metr kwadratowy. Jego nieregularnie powyginana lub poskręcana rurowata muszla średnicy paru centymetrów, pogrążona w podłożu – którym często są żywe korale – osiąga długość 5 metrów. Wybiera miejsca o silnym falowaniu i prądach wody, osadzającej niesione cząsteczki na wytwarzanej przez ślimaka gęstej i lepkiej śluzowej sieci (Ryc. 16H-J). Co kilkadziesiąt minut sieć ta wraz z przylepionymi cząsteczkami jest przez ślimaka zjadana i w jej miejsce tworzona nowa. Nieco podobną technikę stosuje płucodyszna *Gadinalea nivea*. Zwierzę wisi nogą do góry na sklepieniach jaskiń czy skalnych półkach, ustawiony tak, że przepływ wody następuje od tyłu ślimaka. Gruczoły brzegu płaszcza i nogi wytwarzają ogromne ilości śluzu formującego rodzaj kurtyny, wydymanej baloniasto przez przepływający od tyłu ślimaka strumień wody i wychwytującej niesione przez strumień cząsteczki. W końcu kurtyna z tym, co się do niej przykleiło, jest zjadana. Inny czapeczkowaty płucodyszny – *Trimusculus reticulatus* (Fig. 16E) – zjada śluz z cząsteczkami przyklejonymi do płaszcza, głowy i przodu nogi. Śluzowa sieć służy też wychwytywaniu pokarmu pelagicznej *Limacina* reprezentującej tyłoskrzelne skrzydłonogie, będzie o niej jeszcze mowa w innym rozdziale.

Zjadanie cząsteczek przyklejonych do wytwarzanego przez nożny gruczoł śluzu, w postaci cienkiej błonki bądź grudki, jest dość częste o najmniejszych ślimaków. Przykładem parumilimetrowa słonawowodna *Peringia ulvae*, występująca także w polskim Bałtyku, osiągająca na mule europejskich estuariów i słonawych przybrzeżnych stawków liczebności do 32 000 osobników na metr kwadratowy. Wykazuje ona – oczywiście nie w pozbawionym pływów Bałtyku – interesujący rytm odżywiania. Ślimak podczas odpływu tkwi w osadzie pionowo, ujściem do góry i dość długim ryjem pobiera cząsteczki podłoża. Gdy nadchodzi przypływ, unosi się nogą do góry na błonce powierzchniowej, często wraz z wydzieloną grudką śluzu o średnicy pół centymetra. Wówczas zjada ten śluz wraz z przyklejonymi doń mikroorganizmami i cząsteczkami zawiesiny. Przy odpływie zwierzę opada na dno – również spadek zasolenia, grożący wyniesieniem za wysoko w górę ujścia rzeki, do środowiska zbyt wysłodzonego dla tego ślimaka, powoduje reakcję wciągania w muszlę i opadnięcia na dno.

Ślimaki największe

Zwykle szczególne zainteresowanie budzą zwierzęta o największych rozmiarach. Jak wiadomo, masa obiektu jest proporcjonalna do sześcianu jego liniowego wymiaru, duże zwierzęta są więc nadspodziewanie ciężkie. Dodatkowe obciążenie muszlą upośledza poruszanie się, a zapotrzebowanie pokarmowe dużego zwierzęcia rośnie na tyle, że nie jest w stanie znaleźć dostatecznej ilości pokarmu. Nie równoważy tego zwiększone bezpieczeństwo – mniejsze zagrożenie tym, że osobnik zostanie sam zjedzony. Te wszystkie uwarunkowania ograniczają osiąganie większych rozmiarów przez ślimaki, toteż większość z nich mierzy od kilku do kilkunastu milimetrów, wiele po kilka centymetrów, lecz niektóre nie osiągają więcej niż 0,2-0,4 mm jako osobniki dorosłe, np. niektóre Omalogyridae mierzą nie więcej jak 0,2 mm średnicy muszli u dojrzałego i co więcej, całkowicie w tę muszlę wciągającego się zwierzęcia. Są jednak także ślimaki większe. Zwykle za największego uważa się północno australijskiego *Syrinx aruana* (Ryc. 17), którego masywna muszla o długim wyrostku syfonalnym osiąga 91 cm i wagę dwóch kilogramów, a całe zwierzę 18 kilogramów. Zamieszkuje morza wzdłuż północnej połowy Australii i okolic, wschodniej Indonezji i Nowej Gwinei. Występuje na dnie piaszczystym, w strefie pływów i głębiej, do około 30 m. Jest dość pospolity, choć lokalnie przełowiony – jego muszle jako największe chętnie kupują kolekcjonerzy, a Aborygeni używali ich jako zbiorników na wodę. Dość niewiele wiemy o jego biologii. Jest on wyspecjalizowanym zjadaczem wieloszczetów z rodzajów *Polyodontes* (Acoetidae), *Loimia* (Terebellidae) i *Diopatra* (Onuphidae). Niektóre z nich osiągają ponad metr długości, są osiadłe, zamieszkując wytwarzane przez siebie rurki, z których *Syrinx* wyjada je ryjem długości do 25 cm.

Jeżeli już mowa o maksymalnych rozmiarach, to koniecznie trzeba wspomnieć o znanym co najmniej od XVIII stulecia zjawisku gigantyzmu pasożytniczego. Niektóre osobniki, najczęściej (choć nie zawsze) silnie zaatakowane przez pasożytnicze przywry, które niszczą ich gruczoły rozrodcze, rosną do rozmiarów nieraz znacznie przekraczających osobniki normalne. Takie giganty są oczywiście szczególnie cenione przez kolekcjonerów. Muszla jest zwykle po prostu większa, choć niekiedy nieco zmieniona, np. może wykazywać skalaryczność, czyli rozsunięcie kolejnych zwojów, podobne do typowego dla niezaatakowanych osobników *Epitonium*. Zapewne gigantyzm jest następstwem nieobecności hormonów wytwarzanych normalnie przez gonadę. Karaibski *Triplofusus giganteus*, największy ślimak mórz północno amerykańskich, ma muszlę o wysokości do 60 cm. Ten przedstawiciel rodziny Fasciolariidae jest drapieżnikiem żerującym na innych dużych ślimakach, jak drapieżnej *Fasciolaria tulipa*, roślinożernym *Strombus gigas* (Ryc. 20), a także niektórych drapieżnych rozkolcach (*Murex*).

Około pół metra mierzą gigantyczne okazy z rodzaju *Melo* (Ryc. 18A), o ampułowatych muszlach, a wyciągnięty ślimak może długością przekraczać metr. Nasze wiadomości o biologii *Melo*, jak i innych przedstawicieli Volutidae, są fragmentaryczne. Skądinąd znana jest

ich niebywała żarłoczność – to bodaj jedyne ślimaki, które można łowić na wędkę, używając oczywiście żywej przynęty. Nieraz są drapieżnikami drugiego rzędu – atakującymi drapieżne ślimaki. Południowochiński *Melo melo,* o potężnie rozrośniętym płaszczu w kontrastowe, brązowo-kremowe, „tygrysie" pasy, atakuje *Hemifusus tuba* i *Babylonia lutosa* należące do Buccinidae. Ślimak zamieszkuje mulisty litoral. Pełza szybko, ma potężną nogę składającą się wzdłuż osi symetrii, szeroką i płaską głowę i typową dla drapieżców tarkę Stenoglossa z jednym zębem w każdym rzędzie – mocnym i trójząbkowym, o ostrych krawędziach. Ofiarę błyskawicznie okrywa nogą, przewraca ujściem do góry, noga otacza zaatakowanego ślimaka,

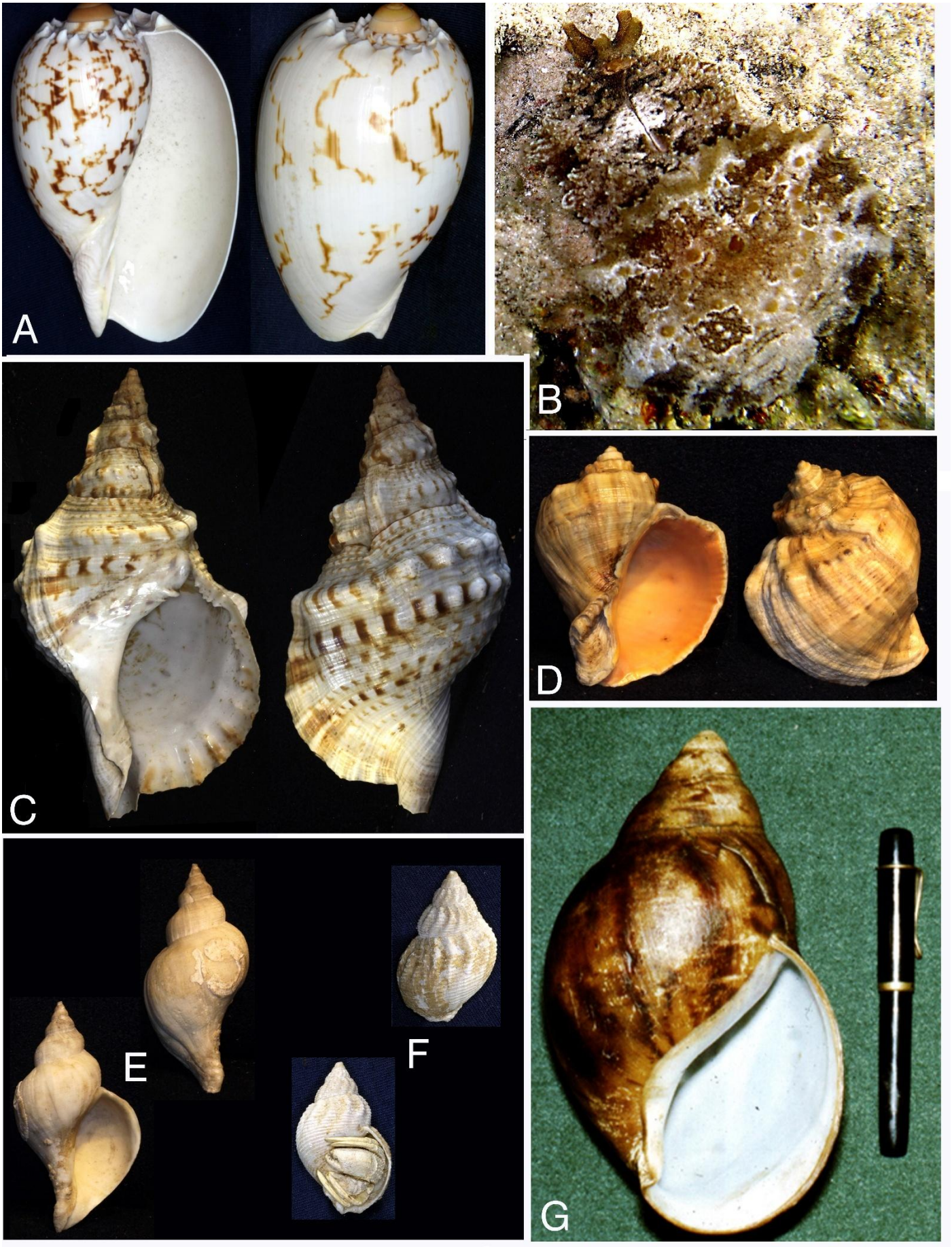


Ryc. 17. *Syrinx aruana* (Linnaeus, 1758), Filipiny

a napastnik zaczyna go zjadać, leżąc na boku lub grzbiecie. Może poraża go jadem, lecz tego nie udowodniono. *Hemifusus tuba* o muszli 12-centymetrowej został zjedzony w ciągu sześciu godzin, a *Babylonia lutosa* o muszli 4,5-centymetrowej – w dwie.

Wielkie rozmiary osiągają także niektóre ślimaki tyłoskrzelne, pozbawione muszli, jak *Aplysia* (Ryc, 18B). Kalifornijska *A, vaccaria* osiąga 99 cm długości przy wadze 14 kg. Jej biologia nie odbiega zapewne od lepiej poznanej, opisywanej już przez Horacego śródziemnomorskiej *A. depilans*, osiągającej wagę zaledwie do półtora kilograma przy długości półmetrowej. Zwierzę ma ukrytą pod płaszczem szczątkową muszlę i intensywnie wybarwione ciało z charakterystycznymi wyrostkami, którym zawdzięcza nazywanie go „zającem morskim". Jest ona też częstym obiektem badań nad neurobiologią odżywiania, a także funkcją neuronów i związkami pomiędzy czynnościami mózgu a behawiorem, dzięki wielkiemu i łatwo dostępnemu układowi nerwowemu oraz bogatemu zestawowi stereotypowych zachowań. Szeroka tarka mieści w każdym poprzecznym rzędzie ząb centralny i – u dużych osobników – nawet po ponad 200 lateralnych po każdej stronie centralnego. Parzyste boczne szczęki złożone są z wydłużenie cylindrycznych płytek. Tarka może się składać wzdłuż zębów centralnych. Otwór gębowy otwiera się, wysuwa przezeń tarka, jej połówki rozkładają się, lecz jeszcze przed pełnym wysunięciem zaczynają się schodzić chwytając pokarm. Płaski kawałek glonu zostaje chwycony wargami i trzymany brzegiem w linii bruzdy pomiędzy lewą a prawą połową tarki, następnie wciągany w głąb jamy gębowej i przedniej części przełyku. Gdy kawałek rośliny – glonów *Ulva* lub *Polysiphonia*, lecz także rośliny naczyniowej: trawy morskiej *Zostera* czy *Posidonia* – o długości około dwóch centymetrów, zostaje wciągnięty, zwierające się szczęki odcinają go od reszty rośliny. Choć u *Aplysia* występuje w przewodzie pokarmowym rozkładająca ściany roślinnych komórek celulaza, to trawienie jest przede wszystkim mechaniczne – w żołądku mięśniowym, którego skurcze rozdrabniają pokarm mieszczącymi się w nim wapiennymi płytkami.

Wszystkie opisane wielkie ślimaki zamieszkują morza tropikalne lub subtropikalne. W rejonach chłodniejszych rozmiary są mniejsze. Największym ślimakiem Morza Śródziemnego jest *Charonia lampas* (Ryc. 18C), dorastająca 39 cm, choć nie w Morzu Śródziemnym. Niejednokrotnie donoszono o *Charonia tritonis* (Ryc. 22) jako największym ślimaku Morza Śródziemnego, lecz gatunek ten, pospolity w Indo-Pacyfiku, w Morzu Śródziemnym nie występuje. Jest to drapieżnik atakujący inne mięczaki, a przede wszystkim rozgwiazdy, nawet największe i mające jadowe kolce, jak również jeżowce. Mniejsze ofiary połyka w całości, w większych wycina mocną tarką otwór w pancerzu i poraża atakowaną rozgwiazdę wydzieliną gruczołów ślinowych, co może trwać i godzinę. To nie jest żmudne wiercenie w muszli małża, pancerz szkarłupnia jest zdecydowanie bardziej kruchy i ślimak po prostu wycina w nim krążek, aby w powstały otwór wcisnąć ryj. Muszle *Charonia,* jak i kilku innych wielkich ślimaków, po odcięciu wierzchołka bywają używane jako instrument muzyczny – a raczej sygnałowy, wydający dość potężny ryk. Muszle *Ch. lampas* używane były jako róg bojowy przez legionistów rzymskich, a znacznie wcześniej przedstawiano je na rzeźbach i płaskorzeźbach kultury mykeńskiej.


A
B
C
D
E
F
G

Największym ślimakiem Morza Czarnego jest należąca do Muricidae *Rapana venosa* (Ryc. 18D) osiągająca do 18 cm wysokości masywnej i grubościennej muszli o niskiej skrętce, nie jest to jednak w Morzu Czarnym gatunek rodzimy. Jego naturalnym siedliskiem jest litoral mórz Japońskiego, Wschodniochińskiego i Żółtego. Został zawleczony do Morza Czarnego najprawdopodobniej z transportami omułków lub ostryg, co jest tym bardziej prawdopodobne, że otoczki jego kapsuł jajowych są grube i mocne, chroniące przed wysychaniem i niejednokrotnie przytwierdzone do muszli małży. Sam ślimak znosi zasolenie od 17 promil do pełnomorskiego, a więc gigantyczne estuarium, jakim w istocie jest Morze Czarne, stwarzało mu dogodne warunki, nie miał tam wrogów ani konkurencji. W każdym razie pojawił się w Zatoce Sewastopolskiej w roku 1947, w 1950 dotarł do brzegów Rumunii, Bułgarii i Turcji. W 1973 roku zawleczono go na północny Adriatyk, w 1990 stwierdzono go w Morzu Egejskim, w 1997 pojawił się w pobliżu kanału La Manche, w 1998 koło wybrzeży Wirginii w Ameryce Północnej (zatoka Chesapeake), a w roku 2000 w ujściu La Platy. W Morzu Czarnym występuje licznie i powoduje wielkie straty w hodowlach ostryg, obniżając ich produktywność nawet o połowę. Sam ślimak jest łowiony i serwowany w restauracjach. Największym ślimakiem Morza Północnego jest kilkunastocentymetrowa, padlinożerna *Neptunea antiqua* (Ryc. 18E).

Zaledwie 10 cm osiąga muszla trąbika *Buccinum undatum* (Ryc. 18F), największego ślimaka zachodniego Bałtyku, polskiego morza jego zasięg nie sięga. Ten oportunistyczny padlinożerca i nieselektywny drapieżnik występuje na niewielkich głębokościach. Chętnie zjada małże. Wpełza na duże, niezagłębione w podłożu małże, pełznąc po nich utrzymuje brzeg swojej nogi w pobliżu brzegu skorupek małża. Gdy małż rozchyli skorupki, ślimak gwałtownie kurczy mięsień kolumellarny (wrzeciona, najsilniejszy mięsień ślimaka, łączący nogę z kolumienką muszli i umożliwiający wciąganie ciała w głąb muszli), wsuwając brzeg muszli pomiędzy skorupki małża. Jeżeli szczelina jest za mała, to siła mięśnia ślimaka jest na tyle duża, że pokonując nacisk zwieraczy ofiary rozchyla skorupki – obserwowano, jak u niewielkiej *Venus* trąbik po prostu rozerwał w ten sposób mięsnie zwieracze. U sercówki *Cardium* brzeg muszli trąbika przeciął zwieracze. Trąbik o muszli wysokości 44 mm wymaga do wsunięcia ryja szczeliny nie większej niż 0,8 mm. Obserwowano, jak u przegrzebka najpierw wyjadł mięsień zwieracz. Trzycentymetrowego małża *B. undatum* zjada całkowicie w ciągu 10-20 minut. Trąbik jest zresztą oportunistycznym, niewybrednym drapieżnikiem i padlinożercą: żywi się co najmniej 35 gatunkami, reprezentującymi 8 typów zwierząt, pokarm wyczuwając chemoreceptorami. W żerowaniu pomaga mu ryj, który może się wyciągać osiągając długość wielokrotnie przekraczającą długość muszli ślimaka. U wybrzeży duńskich ślimak wyjada z sieci nawet 1/3 złowionych ryb - jest tam tak masowy, że jedna łódź rybacka może go złowić rocznie i 100 ton. Tradycyjnie trąbik był przez stulecia jedzony przez ludzi.

Ryc. 18. Ślimaki największe: A – *Melo broderipii* (Griffith et Pidgeon, 1834), Filipiny, okaz młodociany; B – *Aplysia dactylomela* Rang, 1828, Safaga, Morze Czerwone, Egipt, na rafie koralowej, gł. 2 m, wrzesień 2007; C – *Charonia lampas* (Linnaeus, 1758), Githion, Morze Śródziemne, Peloponez, Grecja, wytrałowana z dna piaszczystego, gł. 20 m, wrzesień 2008; D – *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), Złote Piaski, Morze Czarne, Bułgaria, wyłowiona przez miejscowych rybaków z gł. 15 m, sierpień 1965; E – *Neptunea antiqua* (Linnaeus, 1758), koło Edynburga, Morze Północne, Szkocja, wytrałowana przez miejscowych rybaków z gł. 20 m, lipiec 1969; F – *Buccinum undatum* Linnaeus, 1758, koło Edynburga, Szkocja, wytrałowana przez miejscowych rybaków z gł. 30 m, lipiec 1969, w muszli rak pustelnik; G – *Achatina* sp., Nigeria, 1986

Nie był to zapewne pokarm szczególnie smakowity. Może warto przytoczyć przepis, zaproponowany przez pewnego szkockiego rybaka. „Weź garnek z osoloną wodą, wrzuć do niej pokrajaną cebulę, wyciągnięte z muszli trąbiki oraz kawałki tektury. Gotuj przez godzinę. Następnie trąbiki wyrzuć, a jedz tekturę".

Największymi ślimakami lądowymi są płucodyszne Achatinidae – około 80 gatunków – zamieszkujące Afrykę na południe od Sahary. Należą tu olbrzymy, o muszlach przekraczających 15 cm wysokości (Ryc. 18G), jak *Achatina achatina* dorastająca 18 cm. Warto coś powiedzieć o rzadko przekraczającej 10 cm *Achatina fulica*. Pierwotnie występowała wyłącznie w rejonie wschodnich wybrzeży Afryki wraz z wyspami, jak Zanzibar czy Pemba, natomiast nie wiemy, czy jej pierwotny zasięg obejmował Madagaskar czy też *A. fulica* i tam została zawleczona, lecz już w roku 1760 była pospolita i niewiele później uznana za dokuczliwego szkodnika upraw na tej wielkiej wyspie. Najprawdopodobniej ekspansji dokonał podgatunek *A. fulica hamillei* z rejonu Afryki naprzeciw wyspy Zanzibar. Później, w roku 1803, pojawiła się na wyspie Mauritius, w roku 1821 – na Reunion, w 1840 – na Seszelach, w 1860 – na Komorach, w roku 1847 dotarła do Kalkuty, a w 1848 znaleziono ją w Musoori u podnóża Himalajów. Dopiero około roku 1900 pojawiła się na Cejlonie, by już około roku 1910 stać się tam pospolita. To jednak bynajmniej nie był koniec rozprzestrzeniania. W roku 1922 znaleziono ją na Półwyspie Malajskim, skąd osiem lat później dotarła na Sarawan, w 1933 była już na Jawie i Sumatrze, a w 1939 na holenderskim Borneo. W Japonii ślimak pojawił się w roku 1925 i stamtąd – a jednocześnie z Malajów – skolonizował Formozę w roku 1932. Z Japonii dotarł do Palau w roku 1938 oraz na Sajpan i Guam w roku 1946. Z Formozy zawleczono go na Hawaje w roku 1936. W roku 1938 pojawił się w Tajlandii, w 1931 – w Amoy w południowych Chinach, a w Hong-Kongu w roku 1941. Nową Gwineę osiągnął w roku 1946, Nową Brytanię i Nową Irlandię w 1949. W Japonii ślimak nie zdołał się zaaklimatyzować, lecz występuje od roku 1945 na Okinawie. Ekspansja wciąż trwa – w roku 1987 żywe osobniki zebrano koło Abidżanu na Wybrzeżu Kości Słoniowej w Afryce Zachodniej, bynajmniej nie w pobliżu siedzib człowieka; w tym samym roku pustą muszlę znaleziono w Maroku.

Podobnie jak w Japonii, gatunek nie przyjął się w Kalifornii, gdzie jest dla niego raczej za chłodno, nie osłabia to jednakże czujności amerykańskich służb granicznych i niejeden już ładunek kompletnie zniszczono, gdy dostrzeżono w nim jaja lub ślimaki. *A. fulica* jest bowiem uciążliwym szkodnikiem – z racji dużych rozmiarów, czyni nocą wielkie szkody w uprawach, podczas gdy na dzień zakopuje się, więc trudno ją znaleźć. Na Hawajach masowo pełzające po szosach *Achatina* są przyczyną wypadków drogowych, w następstwie poślizgu na samych ślimakach lub śluzie, wydzielanym przez nie w wielkich ilościach. Z drugiej strony, trudności komunikacyjne z powodu ślimaków lądowych bywają i większe: w roku 1889, w Tunezji, pociąg z Suk-el-Arba spóźnił się o dwie godziny, zatrzymany przez ślimaki. Masa ślimaków na torach była tak wielka, że miażdżone przez lokomotywę utworzyły maź, po której koła napędowe ślizgały się. Wróćmy jednak do *A. fulica* – 18 maja 1925 roku i w dniach następnych na Cejlonie zniszczono ponad 60 000 tych ślimaków, co świadczy o ich masowości.

Ślimak osiąga wagę pół kilograma. Jeden osobnik (każdy, bowiem są to, jak wszystkie płucodyszne, obojnaki) składa jednorazowo 100-400 jaj, średnio 300 jaj na miesiąc.

Teoretycznie po pięciu latach potomstwo jednego osobnika liczyłoby miliard sto milionów ślimaków, o łącznej masie 500 000 ton. Takie szacunki są oczywiście zawsze fikcją, w naturalnych warunkach bowiem ogromna większość potomstwa ginie, wskazują jednak na wielki potencjał rozrodczy tego ślimaka. Choć więc *A. fulica* zawleczono najczęściej celowo, gdyż w Afryce i Azji jest przez ludzi jedzona, to jednak zawleczenia przyniosły zdecydowanie więcej szkód niż pożytków. Pół biedy, gdy trafiały do bogatych w gatunki, złożonych ekosystemów lądów stałych, gdzie z natury rzeczy musiały konkurować z gatunkami miejscowymi i być zjadane przez miejscowe drapieżniki. Natomiast zawleczenia do prostych, ubogich w gatunki ekosystemów niewielkich wysp przynieść musiały katastrofalne zniszczenia.

Dobrym przykładem są właśnie Hawaje. Na wyspach tego archipelagu jeszcze pod koniec XIX wieku występowało 930 gatunków i 330 podgatunków ślimaków lądowych. Pierwotnie nie było tam drapieżników, lecz sprowadzone przez człowieka szczury znalazły w ślimakach łatwo dostępny i wartościowy pokarm. Ślady uszkodzeń muszli zębami szczura spotyka się w najstarszych materiałach archeologicznych, pochodzących z około roku 300 n.e. – jak długo jednak szczury stanowiły jedyne zagrożenie, większość miejscowych ślimaków była w stanie przetrwać. Później wycinanie lasów, nadmierne spasanie traw przez owce, kozy, świnie i krowy, a także zbierający te unikatowe ślimaki kolekcjonerzy, doprowadzić musiały do wymarcia wielu gatunków. Jeszcze pod koniec ubiegłego stulecia na jednym drzewie spotkać można było i dwa tysiące ślimaków, a misjonarz J. T. Gulick zebrał kolekcję liczącą ponad 45 000. Gdy więc zawleczono na Hawaje *Achatina*, zaczął się prawdziwy pogrom – przybysz niszczył ostatnie naturalne siedliska, a ponadto wypierał ślimaki miejscowe, niewielkie i raczej nie potrafiące z nim konkurować. Do roku 1970 wymarła połowa gatunków, obecnych jeszcze pod koniec XIX wieku. Nie było to jednak jeszcze najgorsze, co spotkać je miało ze strony człowieka. Tym razem dzieło zniszczenia dokonało się w majestacie nauki. Aby zwalczać uciążliwą *Achatina,* sprowadzono w latach siedemdziesiątych z Florydy dwa drapieżne ślimaki: *Gonaxis kibweziensis* i *Euglandina rosea.* Zwłaszcza drugi z nich – *E. rosea* – okazał się bardzo sprawnym zjadaczem ślimaków, tyle, że nie próbował nawet atakować wielkiej *Achatina,* zadowalając się małymi i nieruchliwymi gatunkami rodzimymi Hawajów. W roku 1990 oceniono, że mniej więcej 1/4 gatunków żyjących jeszcze w roku 1970 już wymarła. Podobnie na Moorea w pobliżu Tahiti *Euglandina* wyniszczała wyłącznie ślimaki miejscowe, tak że w ciągu 10 lat wszystkie bezpowrotnie znikły, tak samo dzieje się na Tahiti i Guam, drapieżnik z wolna przemieszcza się na wyżej położone tereny, dotąd najmniej zmienione przez człowieka. Afrykańskie Achatinidae to niejedyne olbrzymy wśród ślimaków lądowych. Południowoamerykański *Strophocheilus popelairianus* osiąga 15-23, cm i składa jaja wielkości jaj drozda, a brazylijski *Bulimus ovatus* przekracza 15 cm, składane przezeń jaja mierzą 2,5 cm.

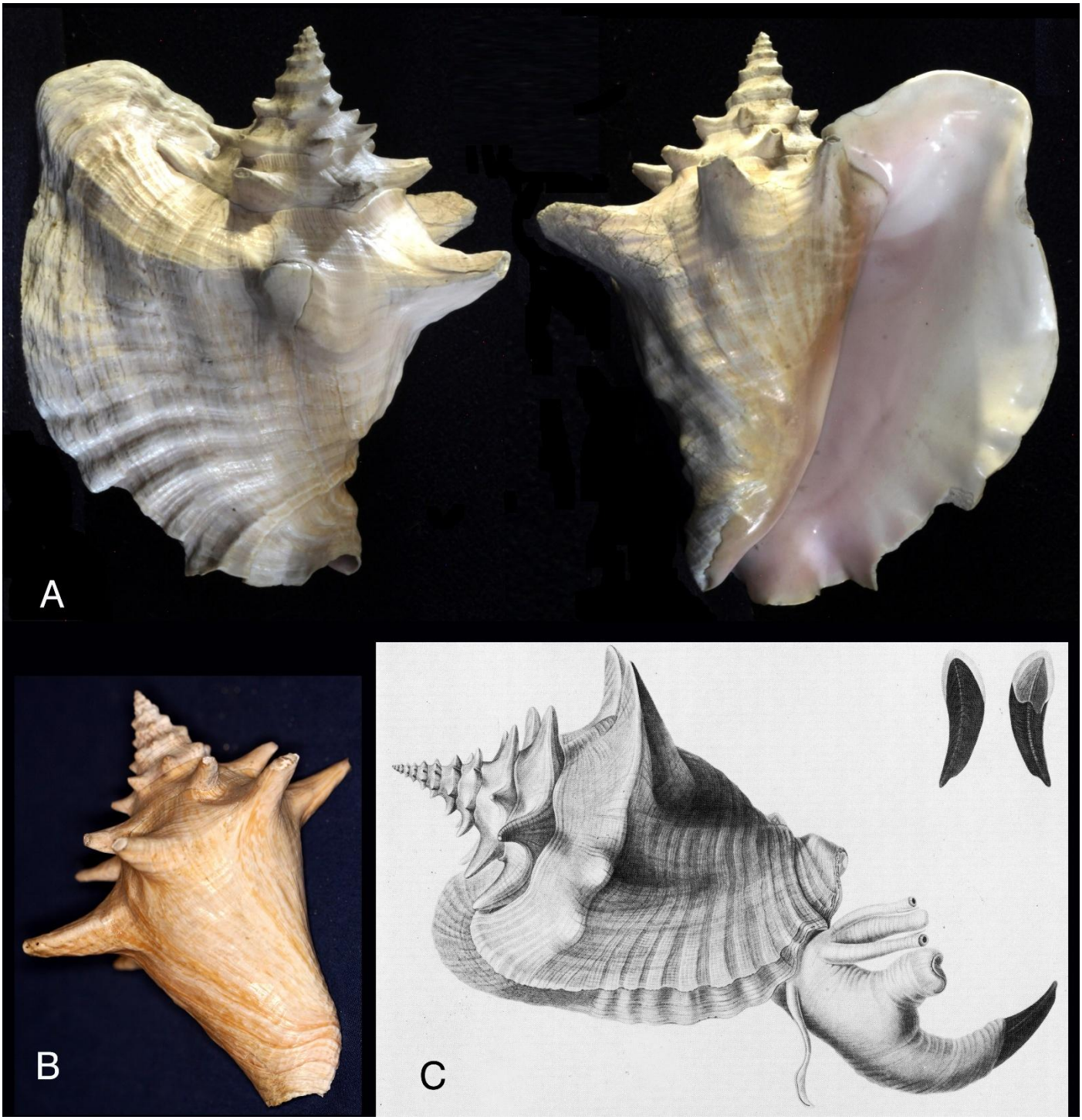
Muszle dźwigane i wleczone

Ślimaki wyjściowo były wprawdzie zwierzętami mało ruchliwymi, lecz jednak pomimo wszystko aktywnie przemieszczającymi się po dnie. Tak też pozostało u większości z nich, choć rzeczywiście sprawne pełznięcie wymaga zwartej i stosunkowo niewielkiej muszli, którą ślimak jest w stanie balansować nad grzbietem. U słodkowodnych płucodysznych wypełnione powietrzem płuco pełni funkcję dodatkowego zbiornika wypornościowego, umożliwiając niesienie większej i mniej zwartej muszli, także niemal planispiralnej, czyli bez wzniesionej skrętki, jak to jest choćby u naszych krajowych słodkowodnych zatoczków Planorbidae. U pozbawionych płuca, oddychających skrzelami ślimaków nic jednak nie równoważy masy muszli z wypełniającym ją workiem trzewiowym. Dlatego formy o wysokiej, wieżyczkowatej muszli muszą ją po prostu wlec za sobą. Gdy muszla jest zwarta, o niskiej skrętce, nawet jej znaczny ciężar nie uniemożliwia jej dźwigania nad nogą przez aktywnego ślimaka. Jednym ze skrajnych przykładów jest brazylijski *Strombus goliath* (Ryc. 19), największy ślimak zachodniego Atlantyku, którego muszla, o niskiej skrętce i monstrualnie rozdętym ujściu, osiąga wysokość 38 cm. Jest przy tym wybitnie grubościenna, jedna z najcięższych, ważąc i



Ryc. 19. *Strombus goliath* (Schröter, 1805), dno piaszczyste blisko brzegu, Brazylia, 2018

ponad trzy kilogramy. *S. goliath* uznawany jest za endemiczny dla Brazylii, choć niedawno znaleziono go także koło Barbados. Zamieszkuje dno piaszczyste, na głębokościach 0-50 m, najchętniej wśród trawy morskiej i glonów, którymi się żywi. O jego biologii wiemy niewiele. Jest obiektem połowów – jego mięso jest zjadane, a muszle cenione jako bibeloty, co zaczyna zagrażać temu i tak niezbyt pospolitemu gatunkowi.

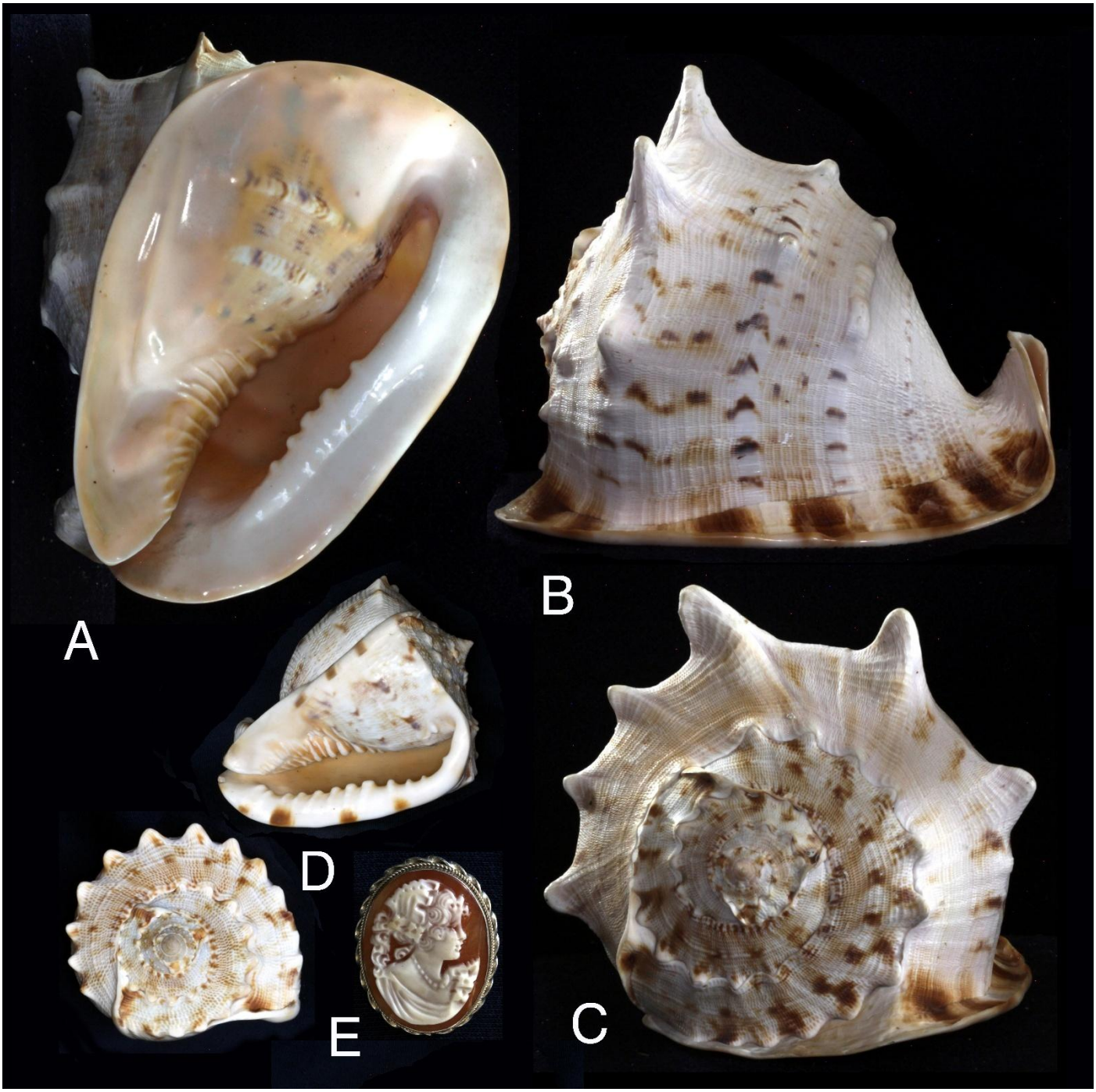


Ryc. 20. *Strombus gigas* Linnaeus, 1758: A – muszla dojrzałego osobnika, Miami Beach, Floryda, USA, wytrałowana przez miejscowych rybaków, wrzesień 1962; B – muszla osobnika młodocianego, Karaiby; C – osobnik wystawiający się z muszli, widoczne czułki głowowe i noga, zakończona potężnym wieczkiem, służącym ślimakowi do obrony, samo wieczko pokazane też w prawym górnym rogu (J. C. Chenu *Illustrations Conchyliologiques*, Paris 1843-53, tablica 3)

Niewiele mniejszy jest *Strombus gigas* (Ryc. 20, jak też strona tytułowa), osiągający 35 cm wysokości muszli, mającej jednak ściany mniej grube, tak że waga muszli osiąga najwyżej dwa kilogramy. W odróżnieniu od muszli *S. goliath,* u *S. gigas* wyraźnie zaznacza się typowa dla Strombidae zatoka na zewnętrznym brzegu ujścia, blisko kanału syfonalnego, czyli po przeciwnej stronie niż skrętka. Zatoka ta pozwala na wystawienie oka, położonego na czubku czułka. Obszar występowania *S. gigas* jest szerszy niż u poprzedniego gatunku, obejmując Zatokę Meksykańską, Antyle i Bahamy, a na południu sięgając Rio de Janeiro w Brazylii. Zamieszkuje płycizny, 0-20 m, w ontogenezie następuje zmiana siedliska i trybu życia – młode występują na innej głębokości, na innym rodzaju dna i żywią się czym innym niż starsze, a aktywne są nocą. Starsze są aktywne w dzień, zjadają glony. Choć rosną szybko i dojrzałość płciową osiągają już w trzecim miesiącu życia, dożywają 10, a niekiedy nawet ponad 20 lat. *S. gigas* jest od wieków łowiony i zjadany. Warto dodać, że np. na Haiti serwowany jest jako *lambi,* gotowany lub marynowany i jest bardzo smakowity. Obsada jednej łodzi jest w stanie złowić i ponad 500 osobników w ciągu jednego dnia, gatunek ten zaczyna więc być zagrożony i wprowadzane są przepisy regulujące jego połowy. Potężne i piękne muszle *S. gigas* sprzedawane są turystom, ale też zdobią np. groby antylskich rybaków. Jak wiemy, u ślimaków występuje wieczko – płytka leżąca na nodze za muszlą, czysto chitynowa lub przesycona węglanem wapnia, która zamyka muszlę z wciągniętym do wnętrza ślimakiem. Wspominaliśmy o potężnych wieczkach Trochoidea, czy wieczkach z wyrostkiem u Neritidae. Często wieczko jest jednak szczątkowe, jak choćby u *Conus*, a u tyłoskrzelnych i płucodysznych wieczka już nie ma. U *Strombus gigas* wieczko jest chitynowe, grubościenne, potężne i ząbkowane (Ryc. 20C) i bywa wykorzystywane do obrony. Ponadto, pomimo ciężkiej muszli, ślimak może niejako kroczyć, podobnie jak gąsienica motyla miernikowca, czyli wyginając nogę w łuk, wsparty z przodu głową, a z tyłu właśnie tym wieczkiem, co umożliwia szybkie przemiesz-czanie się. Obrona też nie jest aż tak niezwykła – u również roślinożernego *Strombus pugilis* obserwowano walki samców o samice – walczące ślimaki wzajemnie się gryzły.

Jeżeli już mowa o osobliwościach poruszania się Strombidae, to warto wspomnieć o niewielkim *Terebellum* (Ryc. 23D), zamieszkującym tropikalny Indo-Pacyfik. Jego muszla jest charakterystyczna, walcowata, o długim ujściu i niskiej skrętce. Jest płytkowodny, bardzo aktywny, zamieszkuje koralowy piasek od dolnej linii pływu po głębokość 50 m. Pokarm nie jest znany, ale zawartość przewodu pokarmowego i delikatna tarka świadczą, że to roślinożerca jak i inne Strombidae. Ślimak przemieszcza się w piasku, nad nim jest stale centymetr podłoża, lecz cały czas jedno z oczu pozostaje ponad powierzchnią dna. Jedno z oczu wystaje tuż nad powierzchnią, gdy ślimak ryje w dół i do przodu oko nie zmienia w tym czasie pozycji w piasku, bowiem wyrostek (czułek) na którego końcu leży oko wyciąga się. Gdy przedni brzeg muszli odsunie się na około 2,5 cm przed oko, syfon wydłuża się i osiąga powierzchnię. Syfon tworzą płaty ułożone w stożek, woda zostaje zassana do jamy płaszczowej, następnie światłem syfonu drugie oko wysuwa się nad powierzchnię dna, po czym syfon jest wciągany, podobnie jak oko znajdujące się wcześniej ponad powierzchnią. Cykl się powtarza, a ślimak przemieszcza się pozostając poniżej powierzchni dna. Noga jest

bardzo silnie ściśnięta bocznie, jedynie jej niewielka przednia część ma płaską podeszwę, wieczko jest czterozębne.



Ryc. 21. Muszle *Cassis cornuta* (Linnaeus, 1758): A-C – osobnik dojrzały, Phuket, Morze Andamańskie, Tajlandia, wytrałowany przez miejscowych rybaków, lipiec 2010; D – osobnik młodociany, o odmiennej rzeźbie muszli; E – kamea wyrzeźbiona z muszli *Cassis*, Chorwacja

Wracając do dźwigaczy muszli, trudno nie wspomnieć o potężnych przedstawicielach rodzaju *Cassis* (Ryc. 21), reprezentujących nadrodzinę Tonnacea. Osiągające 30 cm i więcej, szerokie, masywne, o niemal płaskiej skrętce, stanowią bardzo często egzotyczny bibelot, zwożony do Europy przez cały wiek XIX i później. Klipry herbaciane, wyładowane lekką przecież herbatą, wymagały dociążenia balastem, aby zachować niezbędną stateczność,

zwłaszcza na burzliwych wodach koło przylądka Horn. Marynarze więc zastępowali kamienny balast kupowanymi od miejscowej ludności lub własnoręcznie łowionymi czy zbieranymi muszlami *Cassis*, które później w Europie sprzedawali. Muszle *Cassis rufa*, lecz i innych przedstawicieli rodzaju *Cassis,* od wieków wykorzystuje się we Włoszech i po drugiej stronie Adriatyku do wyrobu kamei (Ryc. 21E). Nie są to więc muszle słabo znane

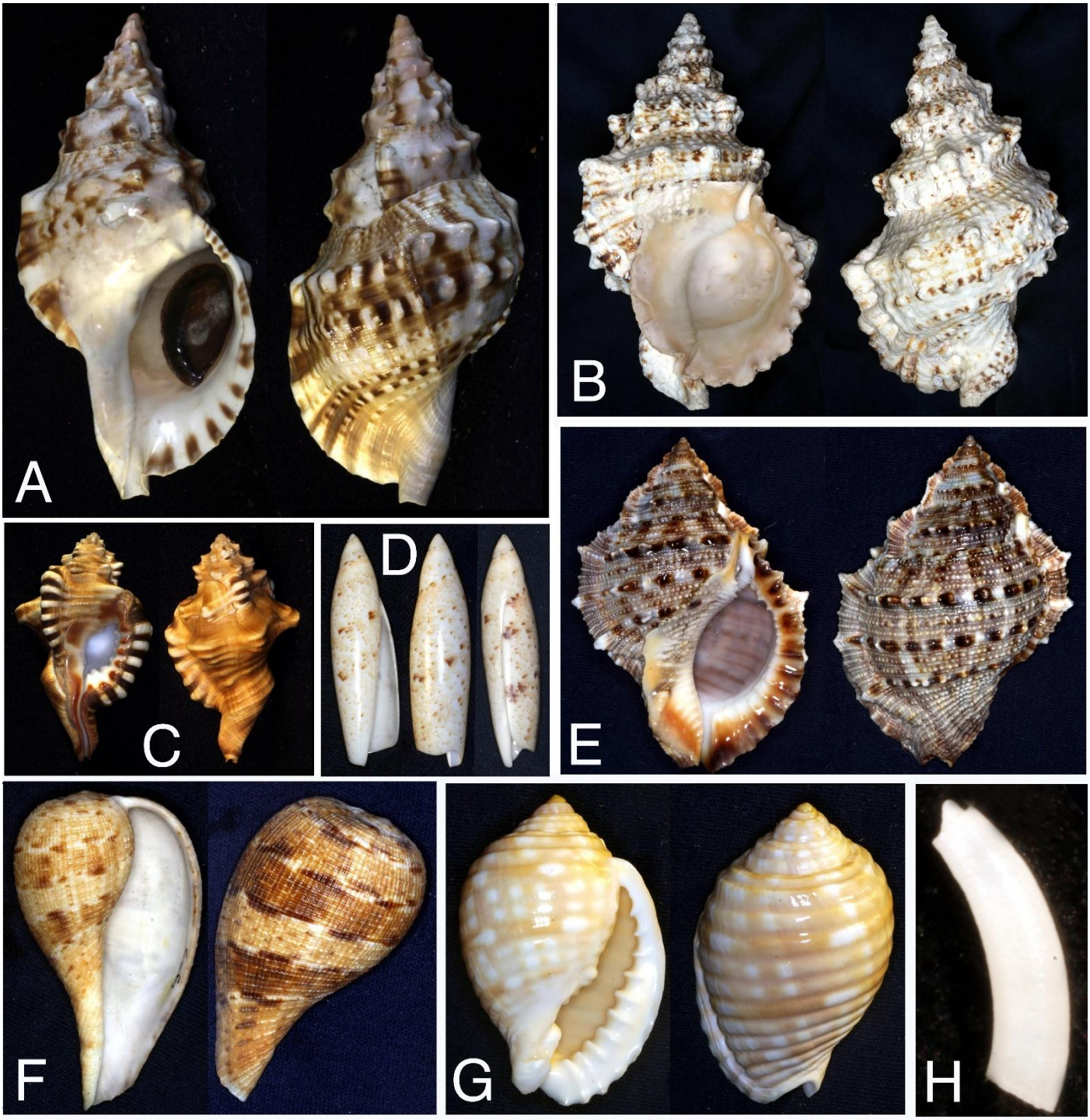


Ryc. 22. *Charonia tritonis* (Linnaeus, 1758), Moluki, Indonezja

w naszej części świata. Lokomocja ślimaków, czyli ich pełznięcie, odbywać się może za pomocą skurczów mięśni, lub też bicia rzęsek pokrywających powierzchnię nogi. Oczywiste wydaje się częste korzystanie z rzęsek u drobnych, parumilimetrowych ślimaków, podczas gdy większe powinny wykorzystywać kurcze mięśni nogi. Tak jednak jest nie zawsze. Okazało się, co zaskakujące, że masywny *Cassis* również porusza się przy pomocy rzęsek. *Cassis tuberosa* przemieszcza się ze stałą prędkością 0,3 cm/s, po linii prostej, gdy

Cypraecassis testiculus pełznie 0,5 cm/s, często jednak zygzakując. W odróżnieniu od Strombidae, Cassidae są drapieżne. *Cassis tuberosa* dociska nogą jeżowca, odchylając kolce, następnie dosuwa ryj, wierci-rozpuszcza pancerz, po czym wstrzykuje kwas do wnętrza szkarłupnia. *Cypraecassis testiculus* wyczuwa ofiarę z odległości 30 cm, dociera do niej ryjem, rozgarnia kolce przodem nogi, przebija otwór i wstrzykuje kwas; jeżowiec ucieka i często wlecze za sobą ślimaka 30-50 cm, zanim znieruchomieje. W dalszej części omówimy wiercenie przez inne ślimaki otworów w muszli małży. Przy pewnych podobieństwach są zasadnicze różnice w sposobie i wydajności dziurawienia muszli małży i pancerzy szkarłupni. Gdy *Urosalpinx cinerea* (Muricidae) wierci otwór w ostrydze z prędkością 0,3-0,5 mm na dobę, to otwór w jeżowcu Cassidae pogłębiają 0,1 mm na minutę, czyli 300-krotnie szybciej. Oczywiście pancerz jeżowca jest słabszy, zawierając mniej substancji organicznej niż muszla małża jest bardziej kruchy, toteż *Urosalpinx* w muszli małża wierci, gdy *Cassis* wycina krążek w pancerzu szkarłupnia.

Do Tonnoidea zalicza się rodziny: Cassidae (Ryc. 21), Cymatidae (Ryc. 23C), Charoniidae (Ryc 22, 23A), Bursidae (Ryc. 23B, E), Tonnidae (Ryc. 23G, 24A) i Ficidae (Ryc. 23F). To wszystko drapieżniki, zjadające głównie szkarłupnie. Cassidae zamieszkują rafy koralowe i piaszczyste dno tropików i mórz umiarkowanych. 60 gatunków żyje w wodach płytkich, do głębokości około 100 m, lecz czasem niektóre gatunki schodzą głębiej - nawet na 1 100 m. Pożywieniem Cassidae są niemal wyłącznie jeżowce. Rozciągliwy ryj osiąga długość 1-1,5 wysokości muszli i mieści tarkę typu Taenioglossa oraz parę rogowych szczęk. Gdy szczęki u Cymatidae są ostre, to u Cassidae tępe, o krawędziach utworzonych przez guzki o pokroju przypominającym kryształ diamentu. Do ryja uchodzą parzyste, masywne gruczoły leżące w hemocelu głowy; a otaczają je mięśnie tworzące aparat wytryskowy. Wydzielina tych gruczołów zawiera kwas siarkowy. U *Tonna* (Ryc. 24A) wydzielina zawiera 4-5-procentowy kwas siarkowy, a niektóre gatunki wytwarzają prawdopodobnie również kwas asparaginowy. Aparat wytryskowy – dzięki któremu kwas zostaje wprowadzony w ciało rozgwiazdy lub jeżowca – jest na tyle silny, że wyjęte z wody *Tonna* tryskają strumieniem kwasu na wysokość pół metra. Skład wydzieliny badano dokładniej u *Galeodea*, *Argobuccinum* i *Tonna:* okazała się silnie kwaśna (pH 0,13), a głównym jej składnikiem był właśnie kwas siarkowy. Organicznych składników w wydzielinie Cassidae niemal nie było, podczas gdy u Cymatidae i Bursidae stwierdzono także organiczne toksyny znieczulające ofiarę. U *Argobuccinum argus* nieco mniej kwaśna (pH 1,1) wydzielina zawierała 0,4-0,5 normalny kwas siarkowy, a także jakiś bliżej nieznany czynnik chelatujący. Nie wiemy ani jak wytwarzany jest kwas siarkowy, ani jak tkanki ryja wytrzymują jego wysokie stężenia. Kwas pomaga się przebić przez wapienny szkielet lub muszlę ofiary, a wstrzykiwany pod ciśnieniem poraża system nerwowy atakowanego zwierzęcia. Jak wspomnieliśmy, Cassidae jedzą niemal wyłącznie jeżowce, choć *Morum oniscus* w hodowli nie zjadło jakiegokolwiek, a *Cassis cornuta* zapewne zjada też wielką rozgwiazdę *Acanthaster planci*, niewątpliwie zjadaną przez *Charonia tritonis* (Ryc. 22). *Acanthaster planci* stanowi prawdziwą plagę, niszcząc koralowe rafy i tak już osłabione przez globalne ocieplenie. Rozgwiazda ta żywi się koralowcami rafotwórczymi, zeskrobując żywe jamochłony z powierzchni rafy, po czym pozbawione tej cienkiej warstwy wapienne



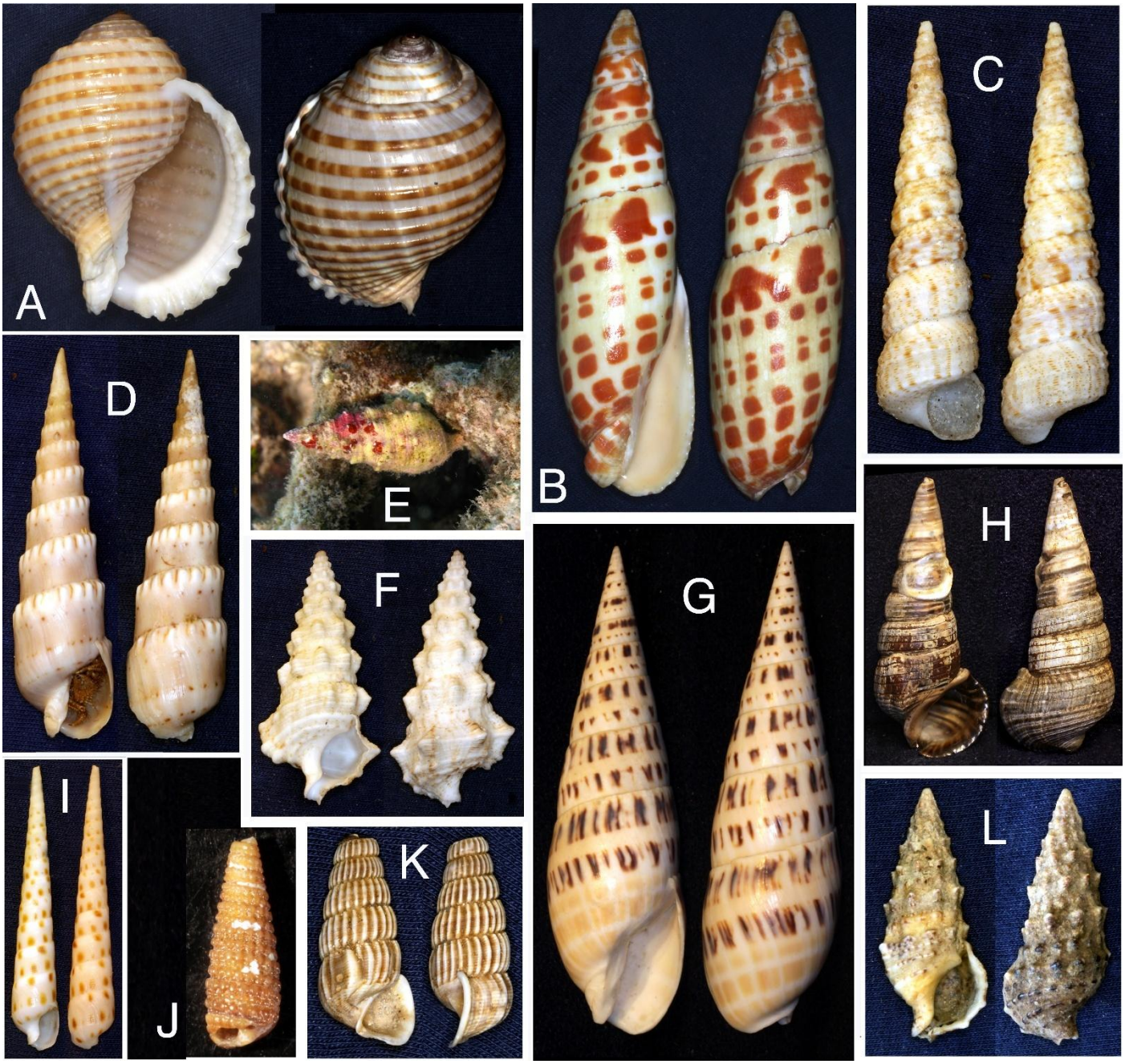
Ryc. 23. Muszle dźwigane: A – *Charonia sauliae* (Reeve, 1844), koło półwyspu Kii, Japonia, wytrałowany z gł. 30m, czerwiec 1989; B – *Bursa bubo* (Linnaeus, 1758), Filipiny; C – *Cymatium perryi* Emerson et Old, 1963, Sri Lanka, wytrałowane przez miejscowych rybaków; D – *Terebellum terebellum* (Linnaeus, 1758), Cebu, Filipiny, w piasku na płytkiej wodzie, luty 2018; E – *Bufonaria crumena cavitensis* (Reeve, 1844), Siasi, morze Sulu, Filipiny, wyłowione przez nurka na 12 m, maj 2017; F – *Ficus ficus* Linnaeus, (1758), Zamboanga, Filipiny, sierpień 1975; G – *Malea pomum* (Linnaeus, 1758), Five Miles Reef, Nowa Kaledonia, czerwiec 2006; H – *Caecum clarkii* Carpenter, 1859, Torbogen, El Ttierro, Wyspy Kanaryjskie, z piasku, gł. 42 m

szkielety raf łatwo ulegają destrukcji, rozpuszczane przez wodę i kruszone przez fale i prądy wody. Przypuszcza się, że jedną z przyczyn nadmiernej liczebności tej rozgwiazdy jest właśnie przełowienie *Charonia*, ograniczające liczebność tego naturalnego regulatora liczebności *Acanthaster*. *Phalium labiatum* i *Ph. semigranosum* być może jedzą małże. Pokarmem *Cassis*

są zarówno jeżowce zamieszkujące powierzchnię dna twardego, jak i ryjące w dnie miękkim. *Cassis* i *Cypraecassis testiculus* w dzień pozostają zakopane w piasku, a żerują o różnych porach nocy. Żerowanie przerywają na dzień, choć *Cassis flammea* kończył w dzień zjadanie upolowanego nocą jeżowca. Cymatidae polują na ruchliwe ofiary również nocą, natomiast przedstawiciele tej rodziny zjadający osiadłe bezkręgowce żerują w dzień. *Phalium granulatum* (Cassidae) buduje potężne, ażurowe wieże z układanych kolejno nogą kapsuł jajowych. Wieże te mają średnicę mniej więcej połowy średnicy muszli ślimaka i wysokość dwukrotnie większą od szerokości wieży. Każda kapsuła ma skórzastą otoczkę i mieści kilkadziesiąt jaj. Śródziemnomorska *Galeodea* (też Cassidae) składa 300 jaj w każdej kapsule, z których jednak rozwija się ostatecznie 4-12, pozostałe zarodki są zjadane przez te rozwijające się szybciej.

Jeżeli muszla jest wieżyczkowata – o długiej lub bardzo długiej skrętce – ślimak nieść jej nie może. Nie chodzi tu o siłę mięśni – nawet stosunkowo duży i aktywny ślimak, jak drapieżna *Mitra episcopalis*, nie jest w stanie przezwyciężyć praw statyki, muszla będzie zawsze leżeć na podłożu i musi być wleczona. To ostatnie powoduje zresztą, że muszla ta nie może mieć kolców czy większych wyrostków (niemal osiadłe *Cerithium* mają niewielkie żebra-guzki), a u form aktywniej pełzających (*Mitra* (Ryc. 24B, *Terebra* Ryc. 24D, G, H, I) musi być (niemal) gładka. Pokarm 26 badanych pod tym względem gatunków Mitridae stanowią wyłącznie sikwiaki (Sipunculida). Wydaje się więc, że zamieszkujące miękkie i twarde podłoża raf Indo-Pacyfiku Mitridae to najbardziej wyspecjalizowana pokarmowo rodzina ślimaków. Sikwiaki zamieszkują osad, ryjąc w nim nieraz głęboko – dotarcie do nich wymaga więc przemieszczania się w podłożu, do czego wydłużona, wąska, opływowa muszla nadaje się znakomicie, a w podłożu położenie jej środka ciężkości poza ciałem ślimaka nie odgrywa roli. Choć na atolu Eniwetok Mitridae jest 58 gatunków, 49 na Hawajach, 57 na Guam, a 76 na Fidżi, to niewiele wiemy o ich biologii. Ślimaki te odznaczają się niezwykłą budową początkowego odcinka przewodu pokarmowego: obok wielkiego, silnie umięśnionego i rozciągliwego ryja występuje struktura nigdzie poza Mitridae nie znana, zwana epiproboscis. Jest to wydłużona, umięśniona rura wysuwana przez otwór gębowy, w większości mieszcząca się w pochewce leżącej brzusznie w ryju i zwiniętej z tyłu aparatu gębowego. Funkcji epiproboscis dokładniej nie znamy, ale do jego wolnego końca uchodzą przewody ślinianek i zapewne może nim być przepompowywana wydzielina tych gruczołów – obserwowano umieszczanie epiproboscis w ciele ofiary. Często Mitridae połykają sikwiaka w całości, wówczas epiproboscis nie jest używany. Może epiproboscis pomaga wyszukać i wykopać ofiarę. Mitridae wsuwają ryj do wylotów korytarzy sikwiaków, więc szczegóły ataku nie dają się obserwować. Masywna i grubościenna muszla *Mitra episcopalis* służyła w Oceanii za dłuto przy budowie łodzi i domostw.

Muszle Terebridae są podobnie lub bardziej wysmukłe niż u Mitridae. Terebridae są drapieżnikami dysponującymi tarką zmodyfikowaną podobnie jak u wspominanych wcześniej Turridae, a także aparatem jadowym, najlepiej rozwiniętych u stożków (Conidae); wszystkie te trzy rodziny wchodzą w skład nadrodziny Conoidea. Niektóre Terebridae osiągają do kilkunastu centymetrów wysokości muszli. Podobnie jak Mitridae, wloką swoje muszle po powierzchni lub pozostają zagłębione w piaszczystym osadzie ciepłych mórz, polując na roz-



Ryc. 24. A – *Tonna allium* (Dillwyn, 1817), wyspa Masbate, Filipiny, sieć, gł. 30-50 m, czerwiec 2005; B – *Mitra mitra* (Linnaeus, 1758), Mtwara, Tanzania, zebrana przez krajowców podczas odpływu, marzec 2002; C – *Turritella sanguinea* Reeve, 1849, Południowa Afryka, zebrana na plaży; D – *Terebra crenulata* (Linnaeus,1758), Safaga, Morze Czerwone, Egipt, w piasku poniżej rafy, wrzesień 2007; E – *Cerithium* sp., na rafie, Safaga, Morze Czerwone, Egipt, wrzesień 2007; F – *Cerithium nodulosum* (Bruguière, 1792), Safaga, Morze Czerwone, Egipt, na rafie koralowej, wrzesień 2007; G – *Terebra maculata* (Linnaeus, 1758), Filipiny; H – *Terebralia palustris* (Linnaeus, 1767), Phuket, Morze Andamańskie, Tajlandia, na namorzynach, lipiec 2010; I – *Terebra* cf. *alveolata* Hinds, 1844, Safaga, Morze Czerwone, Egipt, na rafie koralowej, wrzesień 2007; J – *Triphora perversa* (Linnaeus, 1758), Mundaca, Hiszpania, sierpień 1966; K – *Cerithidea decollata* (Linnaeus, 1758), Toliara, Madagaskar, na pniu namorzyn, czerwiec 2008, charakterystyczna dekollacja, czyli odrzucanie najstarszych zwojów; L – *Cerithium vulgatum* Bruguière, 1792, Tolon, Morze Egejskie, Grecja, czerwiec 2008, między skałami przy brzegu

maite wieloszczety i inne bezkręgowce. Mocna i silnie wydłużona muszla *Terebra maculata* (Ryc. 24G) była używana jako szydło przez wyspiarzy Pacyfiku. Przy naprawie „świętych łodzi" na wyspie Tikopia, jeszcze w pierwszych dziesięcioleciach XX wieku, wymieniając kawałki poszycia uszkodzone przez świdraki, nowe i odpowiednio dopasowane kawałki

drewna mocowano, podobnie jak i inne fragmenty poszycia, przeszywając sznurem z łyka przewlekanym przez otwory wywiercone muszlą *Terebra*.

Ślimaków wlokących muszle jest wiele, także drobnych rozmiarów. Cerithidae (Ryc. 24E-F, L), a także należące do Cerithioidea słonawo- i słodkowodne Potamididae (Ryc. 24K) o muszlach mierzących od 3 do 150 mm, często z drobnymi guzkami bądź żeberkami, mają krótki kanał syfonalny, co różni je od podobnie wyglądających, lecz pozbawionych kanału Turritellidae (Ryc. 24C). Zamieszkują płytkie wody strefy ciepłej i umiarkowanej, na piasku, a niektóre na namorzynach a nawet w estuariach. Są zjadaczami glonów lub detritusu – czyli rozkładającej się materii organicznej. Oczywiście detritus to częściowo rozłożona materia organiczna – w rzeczywistości bardzo ubogie źródło pokarmu – ale też rozkładająca tę materię mikroflora (glony i grzyby) i raczej wyłącznie (a przynajmniej głównie) ta mikroflora jest trawiona i przyswajana przez osadożerców. *Cerithiopsis* i *Triphora* zjadają gąbki: długi ryj wnika głęboko w kolonię, gdzie jest mniej elementów szkieletowych, a para mocnych szczęk – każda złożona z około 40 listewek – rozcina tkanki gąbki, zgarniane następnie tarką. Aparat gębowy smaruje śluzowa wydzielina, zawierająca też enzymy trawienne. Turritellidae, jak już pisaliśmy, to filtratorzy. Mikroskopijne, interstycjalne (czyli żyjące w mokrym osadzie, także na brzegach wód *Caecum* (Ryc. 23H), którego mierząca nieraz mniej niż milimetr muszla ma kształt lekko wyłukowanej rurki, także wlecze tę muszlę za sobą.

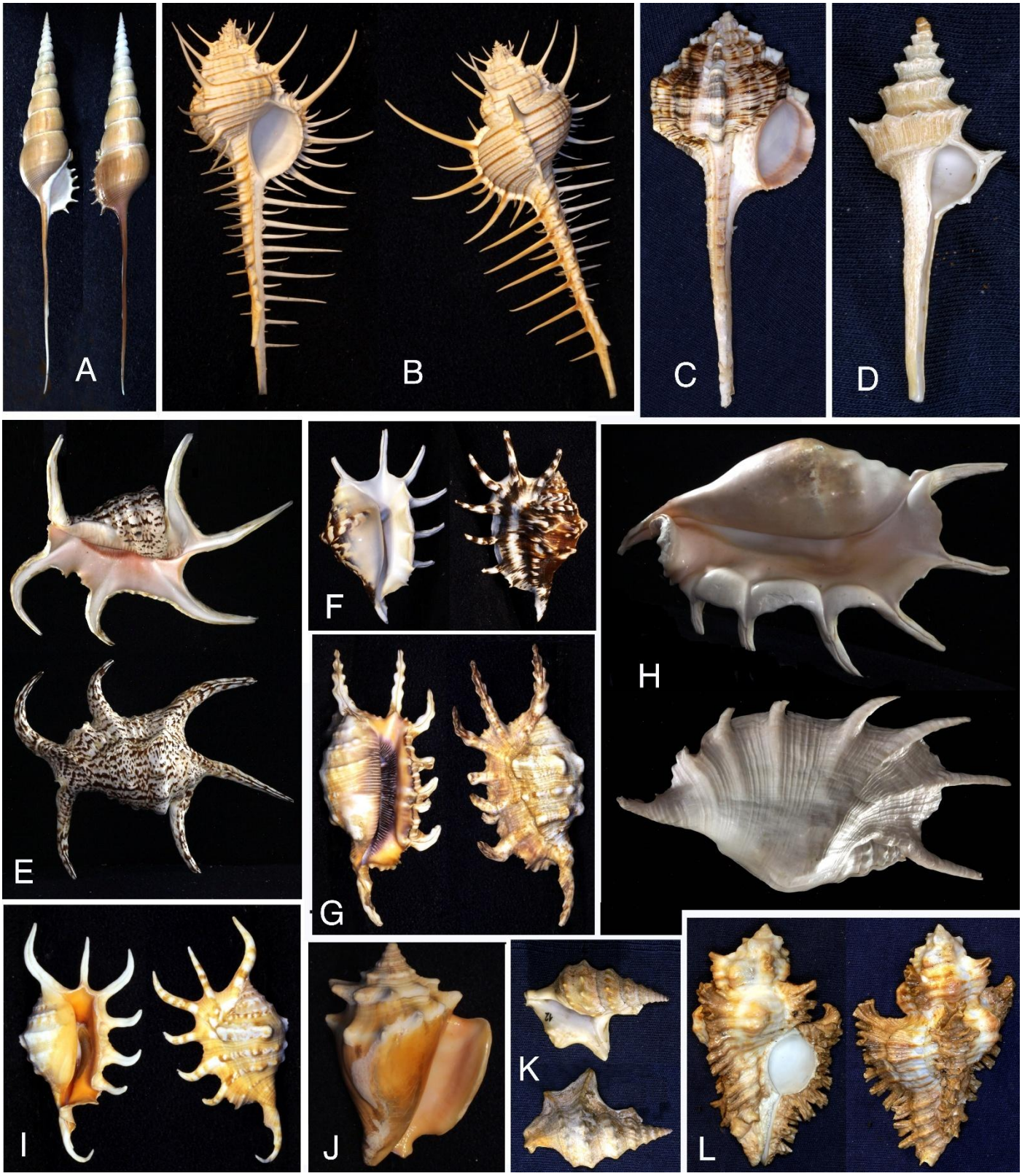
U ślimaków mających wysoką, wieżyczkowatą muszlę o wielu zwojach nieunikniona jest niskość jamy płaszczowej, wręcz uniemożliwiająca kopulację. Bywa więc przekazywany spermatofor, lecz w skrajnych przypadkach ciasnoty jamy i to rozwiązanie nie wystarcza. Wówczas w wielu przypadkach spotykamy rozwiązanie unikatowe dla ślimaków. Są to *spermatozeugmata* – monstrualne plemniki, nie służące zapładnianiu jaja, a pełniące funkcje transportowe. Z tysiącami „normalnych" plemników, wbitych główkami w cytoplazmę ich „ogonów", *spermatozeugmata* płyną, pokonując nawet spore odległości i wpływając do ciała samicy. Jest tak choćby u *Cerithiopsis* i *Clathrus*, może i u pelagicznej *Janthina* (o niej w innym rozdziale). U *Turritella communis* (Ryc. 16C) po dopłynięciu do samicy *spermatozeugmata* są transportowane urzęsioną i ugruczoloną bruzdą płaszczową. Kopulacja oczywiście jest wówczas niepotrzebna, więc nie występuje. Również *Triphora* (Ryc. 24J), *Bittium* i *Balcis,* o wysokiej, wieżyczkowatej muszli, mają za niską jamę płaszczową, aby możliwa była kopulacja – posiadają więc urzęsioną bruzdę przyjmującą *spermatozeugmata*.

Kolce i zęby

Muszle wielu morskich ślimaków, często o masywnych, grubych ścianach, mają zarówno powierzchnię zewnętrzną jak i ujścia uzbrojone w rozmaite guzy, wyrostki i kolce. W zapisie kopalnym takie struktury stały się częstsze od czasu tzw. Rewolucji Mezozoicznej. Oczywiście pamiętajmy, że była to rewolucja w rozumieniu geologicznym – trwała parę milionów lat. Pojawienie się w permie drapieżnych krabów o potężnych szczypcach oraz skorupiaków szczękonogich (Stomatopoda) i ryb kostnoszkieletowych doprowadziło do drastycznej selekcji muszli pod kątem wytrzymałości na zgniatanie – premiując formy grubościenne, o zwartej budowie, bez szerokiego dołka osiowego czy ujścia, a także ujściach i powierzchni uzbrojonych w rozmaite guzy i kolce, utrudniające penetrację wnętrz muszli przez napastnika. Nie potrafimy zwykle wskazać dokładniej, jakie korzyści odnosi ślimak z takiego uzbrojenia muszli, jednak porównania zasięgów geograficznych – jakiejś miary ewolucyjnego sukcesu gatunku – setek gatunków Indo-Pacyfiku wskazały, że ogólnie te o muszlach uzbrojonych mają zasięgi szersze. Tak więc okazuje się, że koszty tworzenia kolców czy guzów są równoważone z nadwyżką przez wzrost wartości przystosowawczej ślimaka niosącego na muszli takie struktury, pomimo że nie wiemy dokładniej, dlaczego.

Uzbrojenie muszli bywa rzeczywiście trudne do interpretacji – przykładem muszla *Tibia fusus* (Ryc. 25A). Cienki wyrostek, o długości zbliżonej do długości całej reszty wieżyczkowatej muszli, wybiega z wargi otaczającej ujście, po stronie przeciwnej do skrętki, tam, gdzie zwykle leży kanał syfonalny. Jest to też zapewne przekształcony kanał syfonalny, choć normalnej funkcji kanału pełnić nie może, bo jest za cienki i praktycznie pozbawiony szczeliny mogącej mieścić syfon. Wyrostek jest bardzo cienki, kruchy i delikatny, nie może więc być jakąkolwiek przeszkodą dla napastnika; zarazem jego wytwarzanie musi być dość kosztowne, a co ważniejsze, wyrostek przeszkadza ślimakowi w poruszaniu się, przeciskaniu pomiędzy przeszkodami czy zakopywaniu w dnie. Można więc jedynie snuć przypuszczenia, że istotnym zagrożeniem dla ślimaka są drapieżniki będące wzrokowcami, np. jakieś ryby. Taki drapieżnik oczywiście nie analizuje budowy muszli, a może po prostu dokonywać wyboru: „atakować – nie atakować", na podstawie oceny wymiaru maksymalnego potencjalnej zdobyczy: „da się połknąć – za duża do połknięcia" – wówczas taki wyrostek chroniłby *T. fusus* przed atakami. Już mniej jednoznaczna byłaby interpretacja monstrualnie długich, lecz cienkich kolców u *Murex troscheli* (Ryc. 25B) i wielu innych Muricidae. Mogą one w jakimś stopniu rzeczywiście fizycznie chronić ślimaka, lecz zapewne znów bardziej pełnią rolę pozorowania większych rozmiarów.

Większość Neogastropoda chroni syfon (powstałą ze zrośnięcia brzegów płaszcza rurę, którą woda zasysana jest do jamy płaszczowej) kanałem syfonalnym – rynną powstałą z wyciągniętego brzegu ujścia muszli, położoną mniej więcej naprzeciw skrętki (jak wspomnieliśmy, zapewne takim przekształconym, już niefunkcjonującym kanałem syfonalnym,



Ryc. 25. Muszle z kolcami i długimi kanałami syfonalnymi: A – *Tibia fusus* (Linnaeus, 1758), Filipiny; B – *Murex troscheli* Lischke, 1868, Filipiny; C – *Haustellum haustellum* (Linnaeus, 1758), wyspa Masbate, Filipiny; D – *Columbarium pagoda* (Lesson, 1831), koło Dong Tou, prowincja Zheijang, Morze Wschodniochińskie, Chiny, wytrałowane z 160-220 m, sierpień 2013; E-F – *Lambis chiragra* (Linnaeus, 1758), Phuket, Morze Andamańskie, Tajlandia, przy rafie koralowej, lipiec 2010; G – *Lambis scorpius* (Linnaeus, 1758), Filipiny; H – *Lambis truncata sebae* (Kiener, 1843), Safaga, Morze Czerwone, Egipt, na rafie koralowej, gł. 0,5 m, wrzesień 2007; I – *Lambis crocata* (Link, 1807), Filipiny; J – *Strombus alatus* Gmelin, 1791, Miami Beach, Floryda, USA, wytrałowana przez miejscowych rybaków, wrzesień 1962; K – *Aporrhais pespelecani* (Linnaeus, 1758), Itea, Zatoka Koryncka, Grecja, na piasku, gł. 2 m, czerwiec 2007; L – *Chicoreus* sp., Morze Czerwone, Egipt

jest właśnie długi wyrostek u *Tibia fusus*). Kanał syfonalny bywa monstrualnie długi – jak choćby u *Murex troscheli* (Ryc. 25B) czy u *Haustellum* (Ryc. 25C) albo *Columbrarium* (Ryc. 25D). Oczywiście długi wyrostek ochrania długi syfon, a zasysanie wody z dala od osadu podnoszonego przez pełznącego ślimaka jest szczególnie ważne dla drapieżnych ślimaków, bowiem pozwala położonemu w jamie płaszczowej osfradium, czyli czułemu narządowi odbioru bodźców chemicznych, na efektywniejsze rozpoznanie obecności potencjalnej ofiary (lub zagrożenia). Raczej oczywista wydaje się funkcja grubych i mocnych, masywnych kolców – wyrostków – spotykamy je i u dwuprzedsionkowych Trochoidea, jak *Angaria* (Ryc. 11A-B), ale przede wszystkim u licznych Caenogastropoda. Kolce charakteryzują liczne Strombidae (*Strombus* (Ryc. 20A-B, 25J, 26D, 27C), choć u niektórych przedstawicieli tej rodziny muszle są zupełnie gładkie (Ryc. 26C, 27N). Potężne kolce charakteryzują *Lambis* (Ryc. 25E-I, 26A-B) i *Pteroceras*, niewielkie guzki cechują *Aporrhais* (Ryc. 25K), uzbrojone muszle spotykamy u *Cymatium* (Ryc. 26E), *Distorsio* (Ryc. 26I), Muricidae (*Murex*, Ryc. 25L) czy Turbinellidae (*Vasum*, Ryc. 26J). Drapieżne Volutidae – jedyne ślimaki które łowić można na wędkę, stosując żywą przynętę – mają najczęściej muszle gładkie (Ryc. 27G, J), choć potężne zęby leżą na brzegach zwojów u *Aulica imperialis* (Ryc. 27D). Szponiatki (*Pteroceras* i *Lambis*) oraz *Strombus*, zamieszkujące piaszczysto-kamieniste dna koło raf koralowych, wśród bujnych makrofitów, mają dwie boczne szczęki i drobną, delikatną tarkę. Podczas żerowania ryj jest wynicowany odsłaniając tarkę, która zbiera najdrobniejsze epifityczne glony. Wielką, osiągającą 30 cm *Lambis* spotkać można na rafie koralowej już na głębokości kilkunastu centymetrów. Pomimo roślinożerności i dość osiadłego trybu życia ślimaki te dysponują sprawnie funkcjonującym zmysłem wzroku. U *Lambis lambis* pod soczewką znajduje się ciało szkliste, oko jest podobnie złożone jak występujące u lądowych płucodysznych. Nieraz sądzono, że oczy ślimaków nie tworzą ostrego obrazu, a jedynie rejestrują zmiany natężenia światła, jednak nie wydaje się to słuszne. Oko *Littorina littorea* – przynajmniej jego aparat optyczny – daje czysty obraz 0,15 mm od centrum soczewki. Akomodację zapewniają odpowiednie mięśnie, a ślimak ustala kierunek pełznięcia kierując się położeniem linii brzegowej.

Omawiany w poprzednim rozdziale *Strombus goliath* (Ryc. 19) ma muszlę tak masywną i grubościenną, że obronne kolce byłyby raczej zbędne. Jedynie niewielkie guzy ma mniejszy nieco *S. gigas* (Ryc. 20A), jednak muszle młodych osobników (Ryb. 20B) ochraniają potężne choć tępe kolce. Masywne, tępe i niezwykle gęsto rozmieszczone kolce chronią *Vasum turbinellus* (Ryc. 26J), pospolite na rafach koralowych Indo-Pacyfiku, zjadające sikwiaki i wieloszczety. Masywne kolce niewątpliwie chronią wiele gatunków Muricidae (Ryc. 25L, 30H, I, K, L), zapewne też maskują muszlę, optycznie bardziej zlewającą się z podłożem, zwłaszcza na rafie koralowej. Odrębną sprawą są rozmaite guzy, fałdy i nieregularności w samym ujściu, niewątpliwie stanowiące przeszkodę dla wielu napastników – miękkie tkanki ślimaka przesuną się przez takie zwężenia, a dla choćby skorupiaka to już skuteczna bariera. Skrajny przykład to *Distorsio* (Ryc. 26I) czy niektóre *Cymatium*.

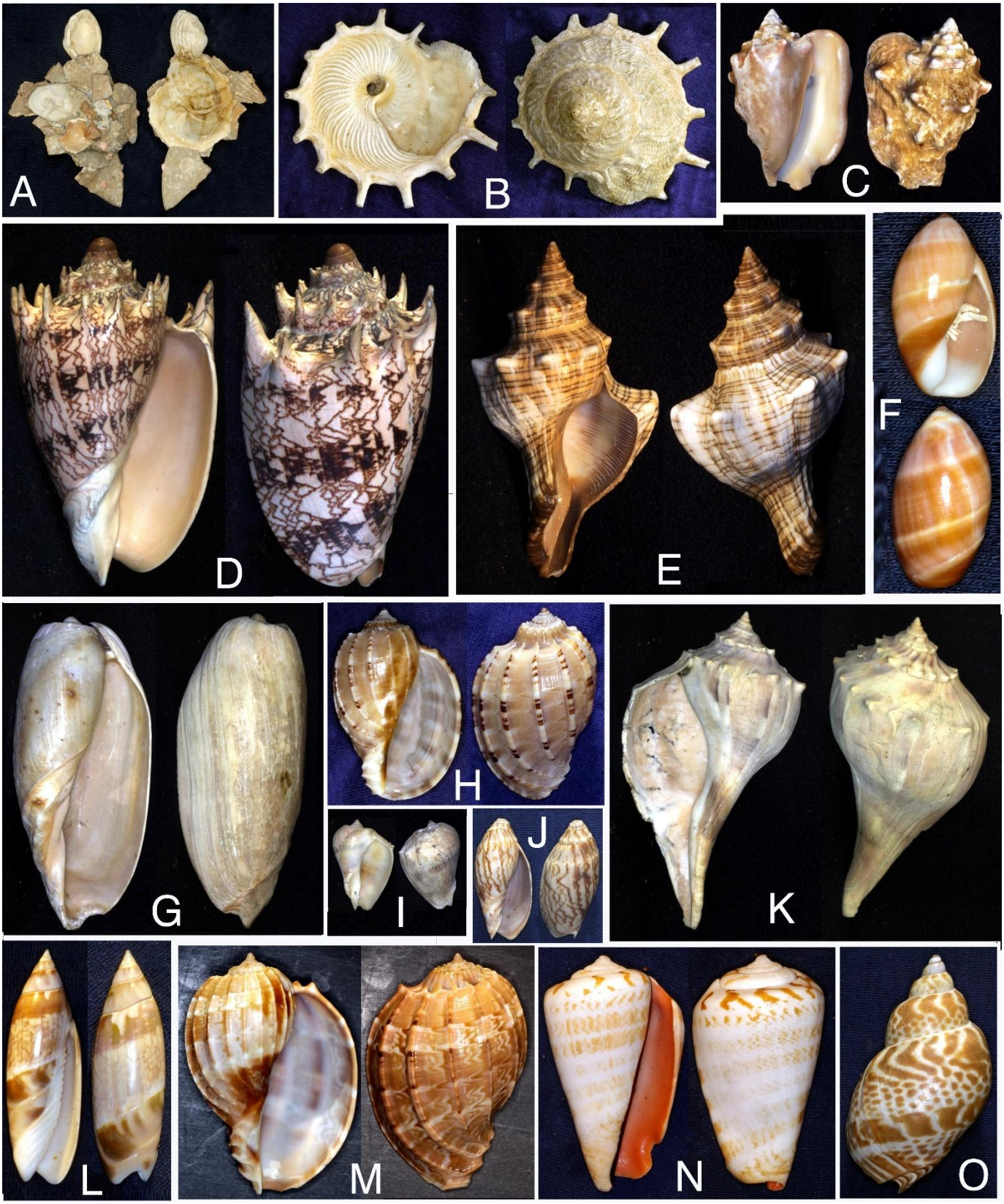


Ryc. 26. Muszle z kolcami i uzbrojonym ujściem: A-B – *Lambis truncata sebae* (Kiener, 1843), Safaga, Morze Czerwone, Egipt, na rafie koralowej, gł. 0,5 m, wrzesień 2007; C – *Strombus listeri* T. Gray, 1852, Zatoka Bengalska, Ocean Indyjski; D – *Strombus tricornis* (Lightfoot, 1786), Safaga, Morze Czerwone, Egipt, przy rafie koralowej, gł. 3,5 m, wrzesień 2007; E – *Cymatium perryi* Emerson et Old, 1963, Sri Lanka, wytrałowane przez miejscowych rybaków; F – *Melongena corona* (Gmelin, 1791), Miami Beach, Floryda, USA, wytrałowana przez miejscowych rybaków, wrzesień 1962; G – *Melongena* sp., Miami Beach, Floryda, USA, pusta muszla na plaży, luty 1966; H – *Cancellaria cancellata* (Linnaeus, 1767), wyspa Lampedusa k. Sycylii, Wochy, na piasku z mułem, gł. 2-3 m, wrzesień 1998; I – *Distorsio anus* (Linnaeus, 1758), Phuket, Morze Andamańskie, Tajlandia, na rafie koralowej, gł. 2 m, lipiec 2010; J – *Vasum turbinellus* (Linnaeus, 1758), Phuket, Morze Andamańskie, Tajlandia, na rafie koralowej, gł. 1 m, lipiec 2010; K – *Xenophora japonica* Kuroda et Habe, 1971, koło Ziguan, Tajwan, wytrałowana z gł. 140-200 m, maj 2000

Stosunkowo niewielkie kolce mają przedstawiciele rodzaju *Melongena* (Ryc. 25F-G, 27I). Ślimaki te żerują na małżach martwych lub niezamykających się szczelnie.

Północnoamerykańska *Melongena coronata* (Ryc. 26F) stosuje też inną, prostą technikę: gdy małż jest jeszcze otwarty, wsuwa mu pomiędzy skorupki długi ryj. Małż oczywiście zwiera skorupki, lecz ryj jest na tyle mocny i odporny na zgniatanie brzegami skorupek, że ślimak nie przerywa wyjadania tkanek małża, aż go zabije, a przynajmniej obezwładni. Oczywiście zjadanie tkanek małża nie przebiega losowo: w pierwszej kolejności wyjadane są mięśnie zwieracze lub inne, szczególnie wartościowe jako pokarm narządy, jak gonada. Efektywność metody wzmacniają adaptacje behawioralne: gdy jakiś osobnik *M. coronata* zaatakuje małża, to inne spieszą mu z pomocą, nawet te, które właśnie zajęte były zjadaniem innego, już obezwładnionego małża. Zachowanie takie prowadzi do zmniejszenia nacisku na pojedynczy ryj – siła rozkłada się na więcej ryjów – a ponadto oczywiście małż zostaje szybciej obezwładniony. Choć niewiele jeszcze o tym wiemy, w tego typu zachowaniach ślimaków niewątpliwie ważną rolę muszą odgrywać feromony – związki chemiczne, zapewne białkowe, niosące określone informacje. Zaobserwowano choćby, że *Urosalpinx cinerea* jest przywabiany obecnością dobrze odżywionych osobników swojego gatunku, a ucieka od głodzonych. Zmiażdżenie *Nassarius obsoletus* wywołuje reakcję ucieczki innych osobników tego gatunku, znajdujących się w promieniu 50 m.

Rozmaite guzy czy rozrośnięta warga miewają także inną funkcję. *Nassarius reticulatus* (Buccinoidea) to pospolity, niewielki, 2-3-centymetrowy ślimak o dość wysokiej muszli, pokrytej charakterystyczną, silną rzeźbą, i z ujściem wykończonym zgrubiałą wargą. Zamieszkuje europejskie wody od Morza Północnego po Czarne. Zagrzebuje się w podłożu, ponad powierzchnię wystawiając jedynie koniec wydłużonego syfonu. Gdy osfradium wyczuje obecność padliny, pierścienic czy małży, z odległości nawet 30 m, ślimak wykopuje się i podpełza. Umieszczając brzeg karbowanej muszli, opatrzony w dodatku zgrubiałą wargą, pomiędzy skorupkami małża, uniemożliwia mu zamknięcie się i wyjada jego tkanki. Podobną funkcję wydaje się pełnić urzeźbienie muszli *Cancellaria cancellata* (Ryc. 26H). Modyfikacją opisanej metody jest przemienne kurczenie i rozluźnianie mięśnia kolumienkowego, po wsunięciu brzegu ujścia pomiędzy skorupki i silnym przytwierdzeniu się do muszli małża podeszwą nogi. Mięsień kolumienkowy, łączący nogę z wrzecionem muszli i normalnie służący wciąganiu się ślimaka do muszli, jest najsilniejszym mięśniem ślimaka. Zrozumiałe więc, że poruszana w ten sposób muszla wyłamuje brzegi skorupek małża, tak jest choćby u *Murex fulvescens*. Niekiedy ślimak ma na brzegu ujścia specjalny mocny kolec, którym jak dłutem wyłamuje brzegi skorupek małża, przykładem *Murex fortispina* i wiele innych rozkolców (Muricidae). U drapieżnych Muricidae zachowania agresywne dotyczą nie tylko zjadanych małży. U *Morula musiva*, pospolitej na skalistym dnie strefy pływów południowo-zachodniej Japonii, opisano 15 przypadków walk między przedstawicielami tego gatunku, z wykorzystaniem aparatu gębowego. Z nich 13 miało miejsce pomiędzy samcami, gdy eksperymentator dokładał samca do pary, czyli innego samca z samicą. Wygląda, że walki są też mocno zrytualizowane i w sumie raczej „bezkrwawe". Po prostu jeden z samców dotyka drugiego ryjem – zapewne go wówczas kaleczy, atakowany bowiem kurczy się, lecz jakichś wyraźniejszych ran nie widać. Trwa to aż osobnik atakowany ucieknie. Znamienne, że z 13 walk 11 wygrał samiec broniący „swojej" samicy, jeden przypadek pozostał nie rozstrzygnięty, a tylko raz intruz wygrał. Zarazem nie stwierdzono związku wielkości osobni-



Ryc. 27. A – *Xenophora pallidula* (Reeve, 1842), koło Sanzhi, Tajwan, wytrałowana z 40-80 m, październik 1986; B – *Stellaria solaris* (Linnaeus, 1767), Filipiny; C – *Strombus latus* Gmelin, 1791, Wyspy Zielonego Przylądka, złowiony przez lokalnych rybaków, luty 2018; D – *Aulica imperialis* (Lightfoot, 1786), Filipiny; E – *Pleuroploca trapezium* (Linnaeus, 1758), Filipiny; F – *Ancilla contusa* (Reeve, 1864) (Olividae), Tollara, Madagaskar, od rybaka, sierpień 2008; G – *Cymbium marocanus* (Pallary, 1930), Atlantyk, Maroko, od miejscowych rybaków; H – *Harpa davidis* (Röding, 1798), Indie; I – *Melongena melongena* (Linnaeus, 1758), Miami Beach, Floryda, USA, wytrałowana przez miejscowych rybaków, wrzesień 1962; J – *Cymbiola* sp., Filipiny; K – *Busycon contrarium* (Conrad, 1840), Miami Beach, Floryda, USA, wytrałowany przez miejscowych rybaków, wrzesień 1962; L – *Agaronia acuminate* (Lamarck, 1811) (Olividae), N'Gor, Senegal, kwiecień 1994; M – *Harpa major* (Röding, 1798), Filipiny; N – *Strombus luhuanus* Linnaeus, 1758, Filipiny; O – *Babylonia formosae* (Sowerby, 1866), Tajwan

ka z wynikiem walki. Walki te mają też autentycznie „ślimaczy" przebieg, obserwowane trwały bowiem od 12 do 48 minut. Dwukrotnie też *M. musiva* broniła zjadanego omułka, bez względu na płeć napastnika, również dwukrotnie obserwowano walki w terenie.

Wiele ślimaków, zwłaszcza tropikalnych, ma muszle pokryte barwnym wzorem - niejednokrotnie kontrastowym, złożonym i pięknym. Przypuszcza się, że wśród również jaskrawo barwnych raf koralowych takie właśnie barwy są barwami maskującymi. Nie wiadomo, czy oczy choćby niektórych ślimaków rozróżniają coś więcej niż odcienie szarości, więc trudno sugerować rolę barw przy rozpoznawaniu osobników swojego gatunku. Pozostaje też zagadką funkcja niejednokrotnie złożonego barwnego wzoru, za życia ślimaka pokrytego burym, włóknistym oskórkiem, jak choćby u stożków (*Conus*). Zapewne dla maskowania nieliczne ślimaki – jak *Xenophora* (zwana też smieciarką: Ryc. 26K, 27A) i *Scaliola* – mają muszle pokryte od zewnątrz cząsteczkami podłoża: ziarnami piasku, żwiru, ułamkami skał, koralowców czy innych muszli. Ślimak wybiera te obiekty, czyści tarką z porośli i osadu, po czym przytrzymuje głową przy brzegu muszli, aż konchiolina wytwarzana przez brzeg płaszcza wklei je w oskórek (periostrakum). Takiego maskowania nie ma jednak *Stellaria solaris,* bliska *Xenophora.* Piękne i żywe barwy charakteryzują Olividae (Ryc. 27F, L), których muszle są zupełnie gładkie. Subtelnie wybarwione są muszle Harpidae (Ryc. 27 H, M), o bardzo charakterystycznych, szerokich i płaskich liniach przyrostów. Ślimaki te to drapieżniki zamieszkujące wygrzebane przez siebie nory, polujące na skorupiaki. Stwierdzono u nich niezbyt częste u mięczaków zjawisko autotomii – czyli odrzucania kawałka ciała, aby zjadający go napastnik umożliwił ofierze ucieczkę bądź pełne wciągnięcie się w muszlę. U *Harpa* noga jest szeroka, jej tylny fragment odcina brzegiem wieczka wciągający się do muszli ślimak.

W obrębie rodziny Buccinidae, padlinożerców i oportunistycznych drapieżników, spotykamy zarówno gatunki o muszlach całkowicie gładkich, jak *Babylonia* (Ryc. 27O), jak też z tępymi guzami jak *Pleuroploca* (Ryc. 27E), bądź jedynie delikatnymi guzkami jak *Busycon contrarium* (Ryc. 27K). Warto zwrócić uwagę na tego ostatniego, bowiem ma on muszlę lewoskrętną, czyli zwiniętą w kierunku przeciwnym do ruchu wskazówek zegara. Gdy ustawimy ją, jak to się zwykle robi przy opisach, rysunkach czy zdjęciach, skrętką do góry (więc kanałem syfonalnym do dołu), ujście znajdzie się po lewej stronie. Muszle turbospiralne – czyli w praktyce wszystkich nieczapeczkowatych współczesnych ślimaków – teoretycznie muszą być prawo- bądź lewoskrętne. W rzeczywistości zdecydowana większość (nawet 99%) jest prawoskrętna, dlaczego – nie wiemy. Są jednak całe rodziny ślimaków lewoskrętnych, jak choćby nasze lądowe świdrzyki (Clausilidae) czy słodkowodne zatoczki (Planorbidae), bądź zawójki (Physidae). Bywają też gatunki lewoskrętne w obrębie rodzin czy rodzajów prawoskrętnych – tak jest w przypadku rodzaju *Busycon,* gdzie jedynym gatunkiem o muszli lewoskrętnej jest właśnie *B. contrarum*. U gatunków prawoskrętnych zdarzają się osobniki lewoskrętne, lecz – z nielicznymi wyjątkami – skrajnie rzadko.

Muszle ukryte

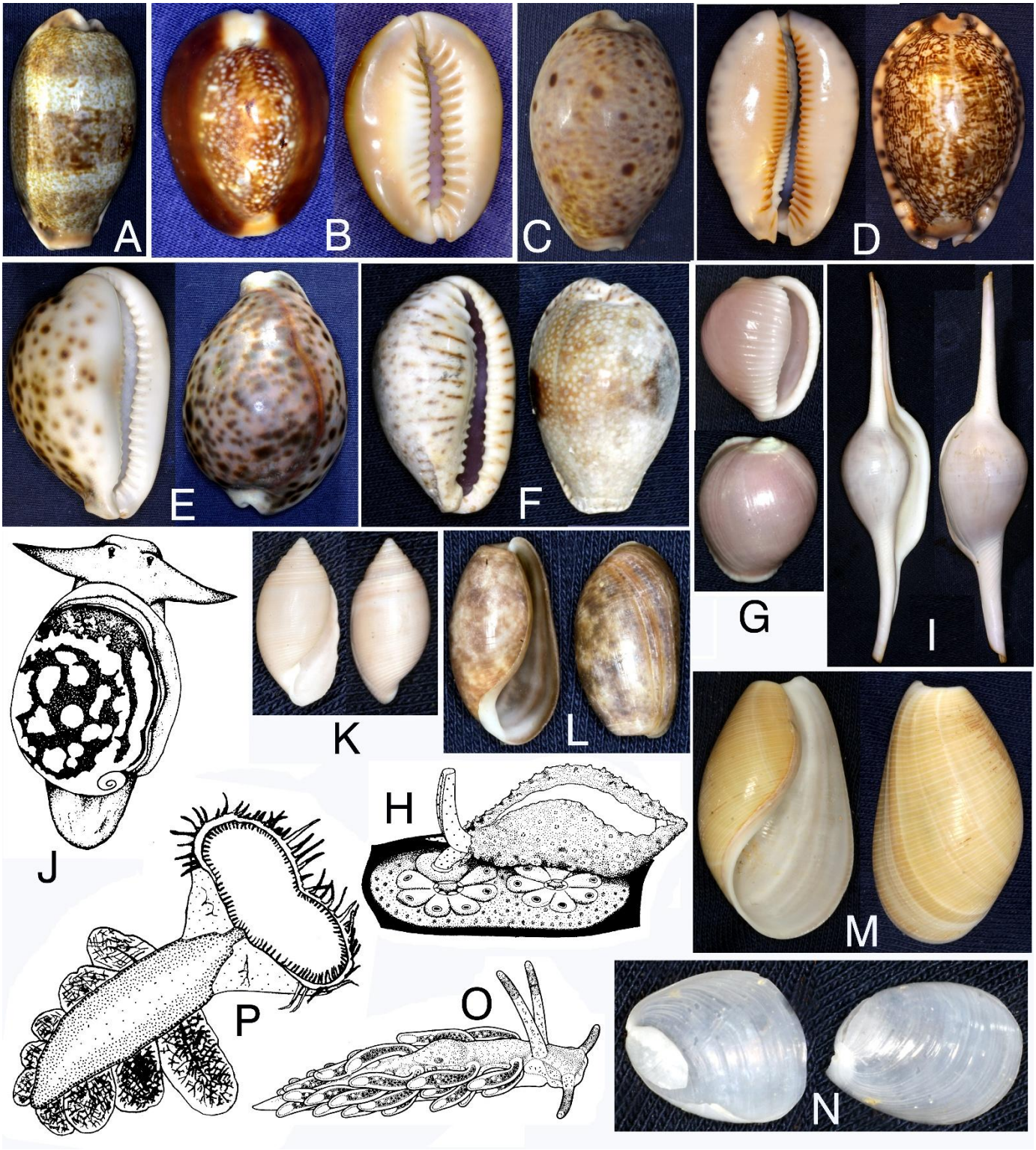
Muszla nie zawsze jest w pełni widoczna u aktywnego ślimaka. U przedstawicieli licznych, bliżej ze sobą niespokrewnionych grup mniej lub bardziej osłania ją rozrośnięty płaszcz, choćby u wcześniej omawianych Fissurellidae. Nasza krajowa otułka *Myxas glutinosa* (Ryc. 28J), parucentymetrowy przedstawiciel płucodysznych błotniarek, okrywa swą cienkościenną muszlę, nieraz całkowicie, rozrośniętym płaszczem pigmentowanym w czarne plamy. Ten piękny mieszkaniec glinianek i podobnych niewielkich, zarośniętych zbiorników, w całej Europie jest gatunkiem ginącym, w Polsce zapewne już go nie ma – po prostu mania osuszania wszystkiego zniszczyła jego środowiska. Szczególnie charakterystycznymi ślimakami o ukrytych muszlach są morskie porcelanki (szeroko rozumiana nadrodzina Cypraeoidea). Ich muszle są inwolutne, czyli spiralnie zwinięte tak, że kolejny zwój całkowicie okrywa wcześniejszy Ryc. 28A-I). Te pięknie ubarwione, cenione kolekcjonersko muszle pozbawione są organicznego oskórka, a przed korozją chroni muszlę silnie rozrośnięty płaszcz, u żywego zwierzęcia całkowicie nawet okrywający muszlę. Widać więc położoną normalnie pod oskórkiem warstwę porcelanową. Muszle te od wieków ceniono w wielu częściach Eurazji i Afryki. Ich powierzchnia jest szklista i błyszcząca, prawdziwie porcelanowa, lecz bynajmniej nie od podobieństwa do porcelany otrzymały swą nazwę. Było odwrotnie – porcelanki znano w Europie grubo wcześniej, a technologię produkcji porcelany udawało się Chińczykom przez wieki utrzymać w tajemnicy, toteż gdy pierwsze chińskie wyroby dotarły na nasz kontynent, przypuszczano, że wytwarza się je właśnie z muszli porcelanek. Warto wspomnieć, że w XVIII wieku podejmowano w Europie, także i w Polsce, próby produkcji porcelany z muszli porcelanek. Jak łatwo się domyślić, po wypalaniu w piecu do wypalania ceramiki uzyskano jedynie palone wapno. Niewielka *Cypraea moneta* trafia się pospolicie w przedhistorycznych wykopaliskach Europy i Kaukazu. Muszle porcelanek kopiowano w starożytnym Egipcie. W wielu częściach Afryki i Dalekiego Wschodu niewielkich porcelanek jeszcze do niedawna używano jako pieniądza. Podobieństwo pokroju muszli do kształtu ludzkiej macicy, a jej ujścia do kobiecego otworu płciowego, uczyniło z niej symbol płodności i jeszcze dziś na południu Europy kobiety noszą wisiorki z porcelanek jako amulety. Porcelanki zdobią też tradycyjnie kapelusze górali podhalańskich, choć trudno wyjaśnić genezę tej tradycji. W każdym razie szacuje się, że jedynie w ciągu ostatnich 100 lat człowiek wyłowił ponad 500 ton samych *Cypraea moneta* i *C. annulus.*

Takie okrycie płaszczem w pełni rozwiniętej muszli spotykamy u Cypraeoidea, poza samymi porcelankami, czyli Cypraeidae (Ryc. 28A-F) również w rodzinach Trividae (Ryc. 28G-H) i Ovulidae (Ryc. 28I), a także u Volutinoidea i Ancillariidae. Porcelanki to steno-fagiczni mięsożercy, żerujący na zwierzętach osiadłych, głównie osłonicach. *Erato voluta* zjada osłonicę *Botryllus* (Ryc. 28H): wyczuwa prąd wody wyrzucany przez otwór wyrzutowy ofiary i wsuwa ryj przez ten otwór, wyjadając tkanki, a pomijając osłaniającą ciało ofiary tunicynę; jednego zooida zjada w ciągu 20 minut, a dwa są jednorazową porcją. *Trivia* żeruje

na osłonicy *Diplosoma,* w odróżnieniu od *Erato voluta* zjada też tunicynę, której jednak nie trawi. *Simnia patula* żeruje na jamochłonie *Alcyonium digitatum* i wieloszczecie *Eunicella verucosa*. *Lamellaria perspicua* czy *Trivia monacha*, żerujące na gąbkach, wycinają w nich dziury i do każdej znoszą po jednym zapłodnionym jaju. Większość Ovulidae żeruje na koralowcach *Gorgonaria* i *Alcyonaria,* prawdopodobnie zjadając wydzielany przez gospodarzy śluz z przyklejonymi doń cząsteczkami. U *Trivia* (ale i u wielu przedstawicieli różnych grup ślimaków, jak *Calyptraea, Crepidula, Capulus*) podczas kopulacji przekazany zostaje spermatofor – swoisty „pakiet" plemników – brak tam torebki kopulacyjnej i urzęsionej bruzdy, transportującej plemniki wzdłuż płaszczowego odcinka jajowodu.

Muszla daje schronienie ślimakowi, zabezpiecza go przed wysychaniem i mniejszymi drapieżnikami, jednak jej tworzenie jest kosztowne i dość powolne, a jej niesienie bądź wleczenie to także wydatek energii. Brak muszli zapewnia także większe możliwości ukrycia się w ograniczonej przestrzenia, jak choćby skalne szczeliny. Nie może więc dziwić, że u wielu ślimaków doszło do redukcji muszli, aż do jej całkowitego zaniku. U ślimaków tyłoskrzelnych – skądinąd najbardziej zaawansowanej ewolucyjnie gromadzie – nie spotkamy już pięknych i efektownych muszli, zanikło też wieczko. Jest jeszcze u najprymitywniejszych Acteonidae. *Acteon tornatilis* (Ryc. 28K) ma jeszcze muszlę przypominającą typowe dla „przodoskrzelnych". Tarka ma 5-11 hakowatych zębów lateralnych w każdym rzędzie, lecz umięśnienie tarki jest słabe. Za to przed szczękami leży wynicowywalna rura, a jama gębowa stanowi potężną, mięśniową pompę, którą ślimak prawdopodobnie wsysa drobne wieloszczety osiadłe z ich rurowatych domków. U wielu tyłoskrzelnych muszla jest ampułkowata i inwolutna, częściowo okryta płaszczem, jak u *Bulla* (Ryc. 28L), *Hydatina* czy *Scaphander* (Ryc. 28M), albo pigułkokształtna jak opisana dalej w rozdziale o ślimakach pelagicznych *Limacina*. Pisząc o muszlach tyłoskrzelnych nie możemy jednak pominąć zupełnie unikatowych muszli spotykanych u przedstawicieli nadrodziny Juliacea. Ich larwa weliger ma pojedynczą płaską muszlę, na której jednak podczas przeobrażenia powstaje wzdłuż środka grzbietu fałda, tak że u dorosłego ślimaka występuje niemal identyczna jak u małży, dwuskorupkowa muszla, choć bez zamka, a anatomia pozostaje oczywiście typowo ślimacza. Nie wszystkie jednak dwuskorupkowe muszle Juliacea powstają w ten sposób: u *Berthelinia* muszla larwy, mająca półtora zwoju i odpowiadająca muszli innych ślimaków, jest po metamorfozie lewą skorupką dwuskorupkowej muszli, gdy prawa powstaje niezależnie już po metamorfozie, nie jest więc homologiczna do muszli pozostałych ślimaków, podobnie jak dodatkowe płytki u wiercących małży Pholadidae, którymi zajmiemy się gdzie indziej, nie są homologiczne z muszlami innych małży. Oczywiście homologia rozumiana szerzej ma miejsce, bowiem wszystkie te struktury wytwarza płaszcz.

Silnie zredukowana i ukryta pod płaszczem jest muszla europejskiej *Philine aperta*. To kilkucentymetrowe, białocielistej barwy zwierzę, ryjące w piasku lub piasku z mułem w sublitoralu, a więc poniżej strefy pływów, słabo przypomina ślimaka, a niewielka i cienkościenna, spiralnie zwinięta muszla (Ryc. 28N) całkowicie mieści się pod płaszczem.



Ryc. 28. Muszle ukryte lub zredukowane: A-F – porcelanki: A – *Cypraea caurica* Linnaeus, 1758, Phuket, Morze Andamańskie, Tajlandia, od lokalnych rybaków, lipiec 2010; B – *Cypraea caputserpentis* Linnaeus, 1758, Phuket, Morze Andamańskie, Tajlandia, nurkowanie na gł. 2 m, lipiec 2010; C – *Cypraea lynx* Linnaeus, 1758, Filipiny; D – *Cypraea* cf. *arabica* Linnaeus, 1758, Safaga, Morze Czerwone, Egipt, poniżej rafy koralowej, gł. 2 m, wrzesień 2007; E – *Cypraea tigris* Linnaeus, 1758, Phuket, Morze Andamańskie, Tajlandia, nurkowanie na gł. 2 m, lipiec 2010; F – *Cypraea* sp., Phuket, Morze Andamańskie, Tajlandia, zebrana na brzegu, lipiec 2010; G – *Trivia aperta* Swainson, 1822, koło Jeffreys Bay, Cape south coast, Południowa Afryka, H – porcelanka *Erato voluta* żerująca na osłonicy *Botryllus schlosseri* (wg Fretter 1951); I – *Volva volva* (Linnaeus, 1758), Roxas, Palawan, Filipiny, kwiecień 2011; J – otułka *Myxas glutinosa* (O. F. Müller, 1774), jezioro Liwia Łuża, Pomorze Zachodnie; K – *Acteon tornatilis* (Linnaeus, 1758), Aremys de Mar, Hiszpania, czerwiec 1967; L – *Bulla* sp., Tolon, Peloponez, Morze Egejskie, Grecja, koło przybrzeżnych skał, czerwiec 1985; M – *Scaphander lignarius* (Linnaeus, 1758), San Carlos, Hiszpania, czerwiec 1978; N – *Philine aperta* (Linnaeus, 1767), Rio Formosa, Algarve, Portugalia, czerwiec 1985; O – *Facelina auriculata* (O. F. Müller, 1776); P – *Melibe leonina,* okaz w akwarium (rysunek wg fotografii z Purchona 1977, za zgodą wydawcy)

Wydłużone ciało podzielone jest na cztery płaty. Szczęk brak, a tarka jest uproszczona: tworzy ją około 20 poprzecznych rzędów, w każdym z nich po 1-2 pary zębów lateralnych, pomagających wciągać zdobycz w głąb przewodu pokarmowego. *Ph. aperta* zjada osiadłego i zamieszkującego rurowate domki wieloszczeta *Pectinaria*, okrzemki, glony i otwornice, zaś *Philine angasi* – tyłoskrzelnego ślimaka *Chione,* a *Ph. auriformis* – małża *Nucula.* W żołądku znajdują się trzy podłużne, grube i mocne wapienne płytki, otoczone mięśniami. Jest to więc typowy żołądek mięśniowy. Skurcze mięśni zwierają płytki, krusząc nawet grube muszle połkniętych w całości mięczaków. U tyłoskrzelnych tendencja do redukcji muszli jest powszechna. Ponieważ jednak obok muszli zajmujemy się także ich twórcami, warto poświęcić choć trochę miejsca tym ślimakom, zwłaszcza że różnorodność ich morfologii i biologii jest niezwykła. Są to wyłącznie zwierzęta morskie. Redukcji muszli towarzyszy też detorsja, czyli zmniejszanie skręcenia worka trzewiowego w stosunku do nogi (o torsji mówiliśmy opisując *Bellerophon* i *Pleurotomaria*), a także zmniejszanie się, aż do zupełnego zaniku, rozmiarów jamy płaszczowej. Zwierzę staje się – przynajmniej z zewnątrz – dwubocznie symetryczne (Ryc. 29A-C). U nagoskrzelnych na grzbiecie robakowatego ślimaka leżą nieraz wielkie i porozgałęziane, wtórne skrzela, nieraz rozmieszczone seryjnie parami. Ślimaki te mają często jaskrawe, żywe barwy i należą do najpiękniejszych zwierząt morskich – niestety jedynie za życia, bowiem utrwalenie całkowicie niszczy ubarwienie, więc muzealne okazy dają nam bardzo słabe wyobrażenie o wyglądzie żywych nagoskrzelnych. Nagoskrzelne zdają się reprezentować jedynie etap, skądinąd najwyższy, rozwoju tyłoskrzelnych zamieszkujących dno, etap osiągnięty przez szereg linii ewolucyjnych.

Nagoskrzelny *Melibe leonina* (Ryc. 28P), zamieszkujący wśród „łodyg" brunatnicy *Laminaria* lub łąk trawy morskiej *Zostera* i *Posidonia* w Zatoce Kalifornijskiej, ma żołądek mięśniowy, podobnie jak *Philine aperta*. Muszli zupełnie brak, a kilkucentymetrowe zwierzę przypomina wszystko, z wyjątkiem ślimaka. Wydłużone i wysmukłe ciało opatrzone jest po bokach w środkowej i tylnej części pięcioma parami płaskich, silnie unaczynionych płatów pełniących funkcję skrzeli, ku tyłowi ciała coraz krótszych. Najbardziej osobliwy jest jednakże potężny kielich, otaczający centralnie położoną na jego dnie głowę o krótkim ryju. Brzegi kielicha niosą wieniec dość długich, kurczliwych czułków. Gdy *M. leonina* wyczuje obecność skorupiaka, nawet i trzycentymetrowego widłonoga, podpełza doń i nakrywa go kielichem. Następnie kielich kurczy się i ofiara jest w całości połykana, zarówno bowiem szczęki, jak i cały aparat tarkowy zanikły, mechaniczne trawienie całkowicie przejął mięśniowy żołądek. *M. leonina* to bardzo żarłoczny drapieżnik, w jego żołądku znaleźć można i kilka skorupiaków sporych rozmiarów. Kaptur zawsze rytmicznie się kurczy, gdy brak bodźców skurcze są bardzo powolne. Pobudzony obecnością potencjalnej ofiary ślimak zwraca w jej stronę kaptur, kurczący się wówczas 0,5-3 razy na minutę, podpełza i okrywa ofiarę kapturem, po czym skurcz kaptura wpycha zdobycz w otwór gębowy.

Wśród Doridiacea występują zdrapywacze i wysysacze gąbek, połykacze ślimaków tyłoskrzelnych, zjadacze wieloszczetów, wyjadacze pąkli i zoecjów mszywiołów, wysysacze osłonic, lecz większość gatunków – niemal 90% badanych – żeruje na gąbkach. Nie mają szczęk lub szczęki są słabe, a tarka odpowiednio przystosowana do budowy zjadanej gąbki, zależnie od posiadania przez gąbkę mocnego sponginowego szkieletu lub też jedynie luźnych

igieł wapiennych. Nagoskrzelna, europejska, 18-milimetrowa *Facelina auriculata* (Ryc. 28O) ma grzbietową powierzchnię ciała pokrytą wyrostkami, w które wnika – jak u wszystkich Aeolida – przewód pokarmowy. Ślimak zjada stułbiopławy, a ich nematocysty, czyli aparaty parzydełkowe, nieuszkodzone, magazynowane są w kieszonkach na końcu grzbietowych wyrostków. Zaatakowany ślimak uwalnia więc parzydełka, które służą mu do obrony, jak służyć miały wytwarzającemu je, zjedzonemu jamochłonowi.

Roślinożerni przedstawiciele Sacoglossa, niewielkich rozmiarów, rozwiązały powszechny dla roślinożerców problem trawienia celulozowych ścian komórek roślinnych, materiału bardzo opornie poddającego się rozkładowi, poprzez obejście: po prostu dziurawią mechanicznie celulozową ścianę komórki glonu i wysysają jej zawartość. Otwór wycinany jest tarką, zredukowaną do podłużnego rzędu zębów marginalnych, z których jeden jest aktualnie używany, a starsze, już zużyte, leżą w kieszonce poniżej otworu gębowego. Ślimak przykleja się do glonu, którym się żywi, lepką wydzieliną gruczołów nożnego i gębowego. Sacoglossa są skrajnie stenofagiczne, jedzą ściśle określone gatunki glonów. Przykładowo *Limapontia capitata* zjada wyłącznie gałęzatkę *Cladophora*. Warto wspomnieć, że gatunek ten występował niegdyś i w Zatoce Puckiej, choć od lat jej nie znaleziono i zapewne już tam wyginęła w następstwie zanieczyszczeń i porastania wszystkiego przez *Ectocarpus siliculosus*.

Nagoskrzelne *Phestilla, Cuthona* i *Pinufius* żerują na tropikalnym koralu *Porites*. Podobne do siebie tarki o niezwykle drobnych zębach, opatrzonych długimi guzkami, to zapewne wynik konwergencji u żerujących podobnie ślimaków. Jak wiemy, w rafotwórczych koralowcach żyją symbiotyczne zooksantelle. *Cuthona poritophages* trawi te zooksantelle, lecz *Pinufius rebus* zatrzymuje zooksantelle z trawionych tkanek korala i wykorzystuje do własnych potrzeb odżywczych, podobnie *Tridachia crispata*. Symbiotyczne, zapewne, zooksantelle występują i fotosyntetyzują także u *Pteraeolidia ianthina* i omawianej wcześniej *Melibe,* choć organizmy będące pokarmem tych ślimaków nie mają tych glonów, brak też zooksantelli u larw tych ślimaków, więc nie wiadomo, skąd się one biorą u tych zwierząt. O ile symbiotyczne zooksantelle znajdziemy u wielu zwierząt, także mięczaków – choćby gigantycznych przydaczni *Tridacna* – to u niektórych Ascoglossa, zwłaszcza u rodziny Elysiidae, wytworzyła się symbioza zupełnie niezwykła, unikatowa w świecie zwierząt. Przedstawiciele rodziny Elysiidae są zależni odżywczo od chloroplastów, czyli fotosyntetyzujących wewnątrzkomórkowych organelli, zielenic z rzędu Siphonales. Po wessaniu zawartości komórki roślinnej chloroplasty są przemieszczane do wnętrza komórek wyścielających rurki gruczołu trawiennego ślimaka i tam hodowane. Najlepiej poznany gatunek, *Elysia viridis,* żeruje selektywnie na rosnących wierzchołkach *Codium fragile,* gdzie w chloroplastach fotosynteza zachodzi szybciej niż w innych rejonach glonu. Już w tkankach ślimaka fotosynteza pozostaje wydajna przez pierwsze 14 dni, lecz poza macierzystą komórką roślinną chloroplasty jednak z wolna zamierają, wątpliwe jest, aby mogły tam rosnąć czy dzielić się i raczej muszą być wciąż zastępowane nowo zjedzonymi. Czas półżycia chloroplastu – czyli czas, po którym stężenie chlorofilu w nim zmniejsza się do połowy – wynosi u czterech tropikalnych gatunków Sacoglossa 5-58 dni. U głodzonych *Costasiella lilianae* (Hermaeidae) symbiotyczne chloroplasty wiązały węgiel przez 65 dni, choć coraz słabiej. Niewykluczone, że chloroplasty

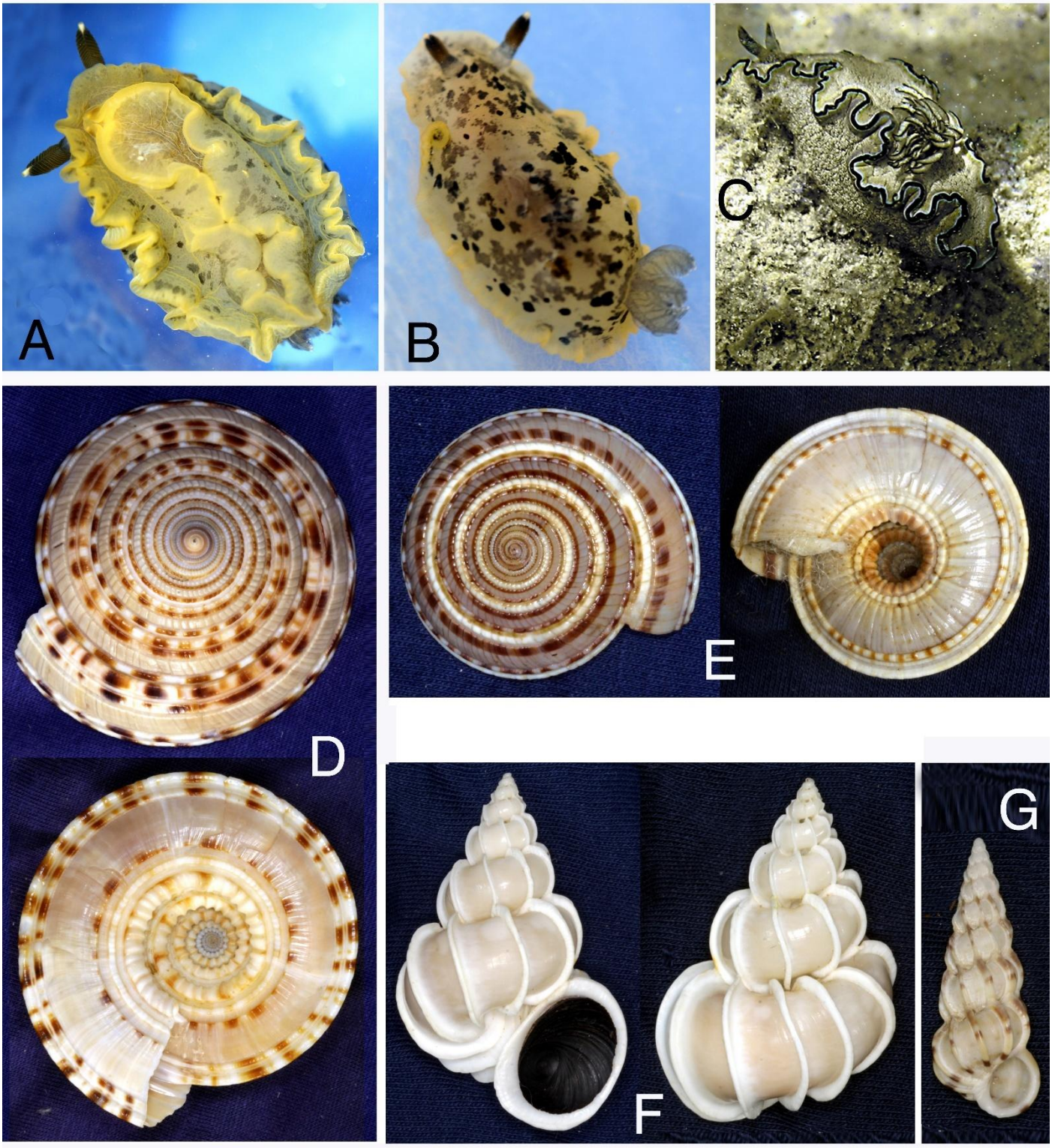
zapewniają gospodarzom pełne zaspokojenie potrzeb energetycznych, choć prawdopodobnie nie dostarczają im wszystkich niezbędnych składników pokarmowych. Skądinąd właśnie wykorzystywanie chloroplastów „hodowanych" we własnym organizmie, bez eliminacji przez układ odpornościowy ślimaka, może tłumaczyć tak dużą wybiórczość tych mięczaków w stosunku do zjadanych glonów.

Osobliwym drapieżnikiem jest tyłoskrzelna *Calma glaucoides*. Żeruje ona wyłącznie na jajach litoralnych ryb kostnoszkieletowych – pokarmie bardzo wartościowym, a zarazem dostępnym w naszej strefie klimatycznej jedynie w krótkich okresach w ciągu roku. U *C. glaucoides* otwór gębowy leży na dnie potężnego kaptura, okrywającego zjadane jajo. Tarka, przypominająca piłę łańcuchową, dziurawi osłonkę jaja, którego zawartość wsysana jest następnie do przewodu pokarmowego, pozbawionego jelita tylnego i odbytu, lecz za to o monstrualnie powiększonym żołądku magazynującym pokarm. Jajo wystarcza *C. glaucoides* do końca życia, trwającego rok.

„Rwikorki” i geometryczna doskonałość

Jak już pisaliśmy, w trakcie Rewolucji Mezozoicznej stożkowata muszla o przylegających zwojach stopniowo stała się zdecydowanie najczęstsza, bowiem była mechanicznie najodporniejsza na zgniatanie szczękami czy szczypcami drapieżnika. Przylegające zwoje wzajemnie się wzmacniają. Spotykamy jednak muszle, u których kolejne zwoje w spiralnie (ściślej helikoidalnie) zwiniętej muszli są rozsunięte – mówimy wówczas o skalaryczności. Skalaryczność czasem jest anomalią, następstwem choroby ślimaka, niejednokrotnie np. towarzyszy gigantyzmowi wywołanemu przez pasożytnicze przywry. Są jednak gatunki, u których skalaryczność jest cechą normalną, typową. Oczywiście osłabia to muszlę, ale widocznie nie eliminuje jednak takiego skalarycznego ślimaka w środowisku, które normalnie zamieszkuje. Najbardziej znanym przykładem są Epitoniidae, zwłaszcza *Epitonium scalare* o muszli osiągającej wysokość 72 mm (Ryc. 29F). Całkowicie biała i lśniąca, na jej powierzchni leżą wydatnie rozwinięte, lecz wąskie żebra. Muszla przypomina więc nieco korkociąg i tak właśnie: „rwikorek” określano ją w dawnej Rzeczpospolitej. Muszla szczególnie odpowiadała barokowym gustom, w każdym razie w XVII wieku była najsłynniejszą i zarazem najbardziej pożądaną muszlą, a przy tym była na tyle rzadka, że na Dalekim Wschodzie wytwarzano jej wierne imitacje z pasty ryżowej. Choć ślimak spotykany jest od Morza Czerwonego, poprzez Ocean Indyjski wzdłuż Madagaskaru i Południowej Afryki, po południowo-zachodni Pacyfik, wyspy Fidżi i Japonię, to jednak niewiele muszli udawało się znaleźć. Były obiektem darów między europejskimi władcami, w skarbcach przechowywali je Fryderyk Wielki, Katarzyna Wielka, arystokracja włoska, holenderska, a także polska. Obecnie wciąż możemy podziwiać piękno i niezwykłość tej muszli, natomiast przestała być rzadka i cenna. Po prostu poszukano jej głębiej – choćby okaz przedstawiany w tej książce, wytrałowany został w Zatoce Manilskiej na Filipinach z głębokości 150-200 m. Nic dziwnego, że poszukiwania wyrzuconych na brzeg lub płycizny muszli głębokowodnego gatunku dawały bardzo skromne wyniki – tak zresztą było i z wielu innymi niegdyś rzadkimi ślimakami.

Epitonium scalare to największy przedstawiciel rodzaju. Jak i pozostałe *Epitonium,* jest drapieżnikiem lub ektopasożytem, żerującym na zwierzętach osiadłych, zwłaszcza ukwiałach. Europejskie *Epitonium clathratulum*, zamieszkujące morza od Norwegii po Morze Śródziemne i Azory, od strefy pływów po 200 m i głębiej, pasożytuje na ukwiale *Bunodosoma biscayensis.* Ślimak, o muszli wysokości 16 mm, przebywa zakopany w piasku koło ukwiała. Co pewien czas wykopuje się, podpełza do żywiciela i rozpoczyna wspinaczkę w górę kolumny ukwiała, co żywiciel mu ułatwia, bowiem pod wpływem dotyku ślimaka kurczy się z tej strony, skracając pasożytowi drogę ku swojemu otworowi gębowemu. Gdy ślimak dociera w końcu do tarczy gębowej, ukwiał się prostuje. Pasożyt wpełza na jeden z końców szczeliny ustnej, a podrażniony ukwiał kurczy się w tym miejscu, otaczając ślimaka brzegiem szczeliny. *E. clathratulum* wysuwa ryj, o długości przekraczającej dwu- a nawet trzykrotnie



Ryc. 29. A-C – ślimaki nagoskrzelne: A-B – *Dendrodoris limbata* (Cuvier, 1804), wyspa Murtar, Adriatyk, Chorwacja, na przybrzeżnych skałach, gł. 1 m, wrzesień 2012; C – *Doriprismatica atromarginata* (Cuvier, 1804), Safaga, Morze Czerwone, Egipt, na rafie koralowej, gł. 2 m, wrzesień 2007; D – *Architectonica maxima* (Philippi, 1849), pomiędzy Rach Trang a półwyspem Mui Geao, na wschód od wyspy Hon Lon, Nha Trang, Płd Wietnam, wytrałowana siecią oplątującą, gł. 25 m, na piasku i okruchach skał, 1995; E – *Architectonica perspectiva* (Linnaeus, 1758), Tugela Bank, Natal, Południowa Afryka, trałowane z mułu, czerwiec 1988; F – *Epitonium scalare* Linnaeus, 1758, wyspa Balicasag, Cebu, Filipiny, wytrałowana siecią oplątującą, gł. 180 m, sierpień 1998; G – *Epitonium clathrus* (Linnaeus, 1758), De Panne, Belgia, na brzegu po sztormie, marzec 2019

wysokość swej muszli, umieszczając go w jamie chłonąco-trawiącej gospodarza. Po mniej więcej 30 minutach żerowania na zawartości jamy – nigdy nie schodząc do jej wnętrza – ślimak wydostaje się ze szczeliny ustnej, schodzi z ukwiała i zakopuje w piasku obok. Tarka *Epitonium* jest typu Ptenoglossa – pozbawiona zęba centralnego, ma postać podwójnej wstęgi zębów marginalnych, rozkładającej się jak pinceta przy pobieraniu pokarmu. Przypomina to tarkę tarczonogów, choć oczywiście nie ma z nią wiele wspólnego, będąc modyfikacją typowej taki Taenioglossa, najpospolitszej wśród Caenogastropoda. *E. clathrus* (Ryc. 29G), o większej muszli i pospolitsze niż *E. clathratulum* w europejskich wodach od Norwegii po Morze Czarne, choć żywe osobniki niełatwo zaobserwować, żeruje na ukwiałach *Anemonia sulcata*, a zapewne i innych koralowcach. Co nieczęste wśród Caenogastropoda, jest obojnakiem. Indo-Pacyficzne *Epitonium millecostatum* jest związane z koralowcem *Palythoa,* zjada wydzielany przez koralowca śluz wraz z zooksantellami i parzydełkami. Niektóre gatunki *Epitonium* pasożytują na większych ukwiałach, a mniejsze po prostu zjadają. Są więc raz pasożytami, a innym razem drapieżnikami. Samo pasożytnictwo z kolei nieco wymyka się klasyfikacji, co zresztą w biologii zdarza się nierzadko. Ślimak jak ektopasożyt, czyli pasożyt zewnętrzny, przebywa na ofierze jedynie w czasie żerowania. Z drugiej strony, wyjada tkanki wewnętrzne, co jest typowe dla endopasożytów.

Niezwykle piękne i charakterystyczne, geometrycznie doskonałe stożki, z równomiernie przyrastającymi zwojami wybarwionymi w regularny kontrastowy wzór, przedstawiają muszle Architectonicidae (Ryc. 29D-E). Krawędzie stożka są dość ostre, powierzchnia całkowicie gładka, a od spodu obszerny i także doskonale regularny dołek osiowy zdobią też regularnie rozmieszczone guzy. Ta regularność zapewne była źródłem łacińskiej nazwy *Architectonica,* a angielska nazwa *sundial* oznacza zegar słoneczny, co wydaje się dobrze opisywać te muszle. Największa jest *Architectonica maxima* (Ryc. 29D), której muszla osiąga średnicę 82 mm. Zamieszkuje Indo-Pacyfik, od wschodniej Afryki I Zatoki Perskiej po zachodni Pacyfik, Japonię, wschodnią Australię, Nową Zelandię, Nową Kaledonię, Wyspy Towarzystwa i Hawaje, morza tropikalne i subtropikalne. Zasiedla dno piaszczyste lub muliste sublitoralu, w pobliżu koralowców bezszkieletowych (jak ukwiały), na głębokości większej niż 10 m i najliczniejsza jest niezbyt głęboko, lecz łowiono ją i na głębokości 280 m, a niektóre inne Architectonicidae osiągają i 700 m. Jak wszystkie Architectonicidae jest drapieżnikiem, czasem ektopasożytem, żeruje na zwierzętach osiadłych.

Muszle niektórych Architectonicidae nie przekraczają kilku milimetrów. Charakterystyczne jest – unikatowe dla tych ślimaków – połączenie stożkowatej prawoskrętnej muszli post larwalnej (teleokonchy) z lewoskrętną muszlą embrionalną i larwalną (protokonchy, czyli tej muszli, którą wytwarza zarodek w kapsule, a później wolno żyjąca larwa weliger). Jeżeli już mowa o larwach, to weliger u Architectonicidae jest fazą trwającą bardzo długo, nawet miesiące. Możemy więc mówić o tzw. larwie teleplanicznej. A następstwem są niezwykle szerokie zasięgi połączone z genetyczną jednorodnością gatunków – u Architectonicidae takie larwy zapewniają często zasięgi od wschodnich wybrzeży Afryki po środkowy Pacyfik, a niekiedy nawet zachodnie wybrzeża Ameryki. Część Architectonicidae pędzi życie i żeruje na powierzchni, inne ryją za pokarmem w piasku, czemu sprzyja ostra krawędź (kil) wokół muszli. *Architectonica* żeruje na powierzchni, jednak nieaktywna chroni się zakopując w

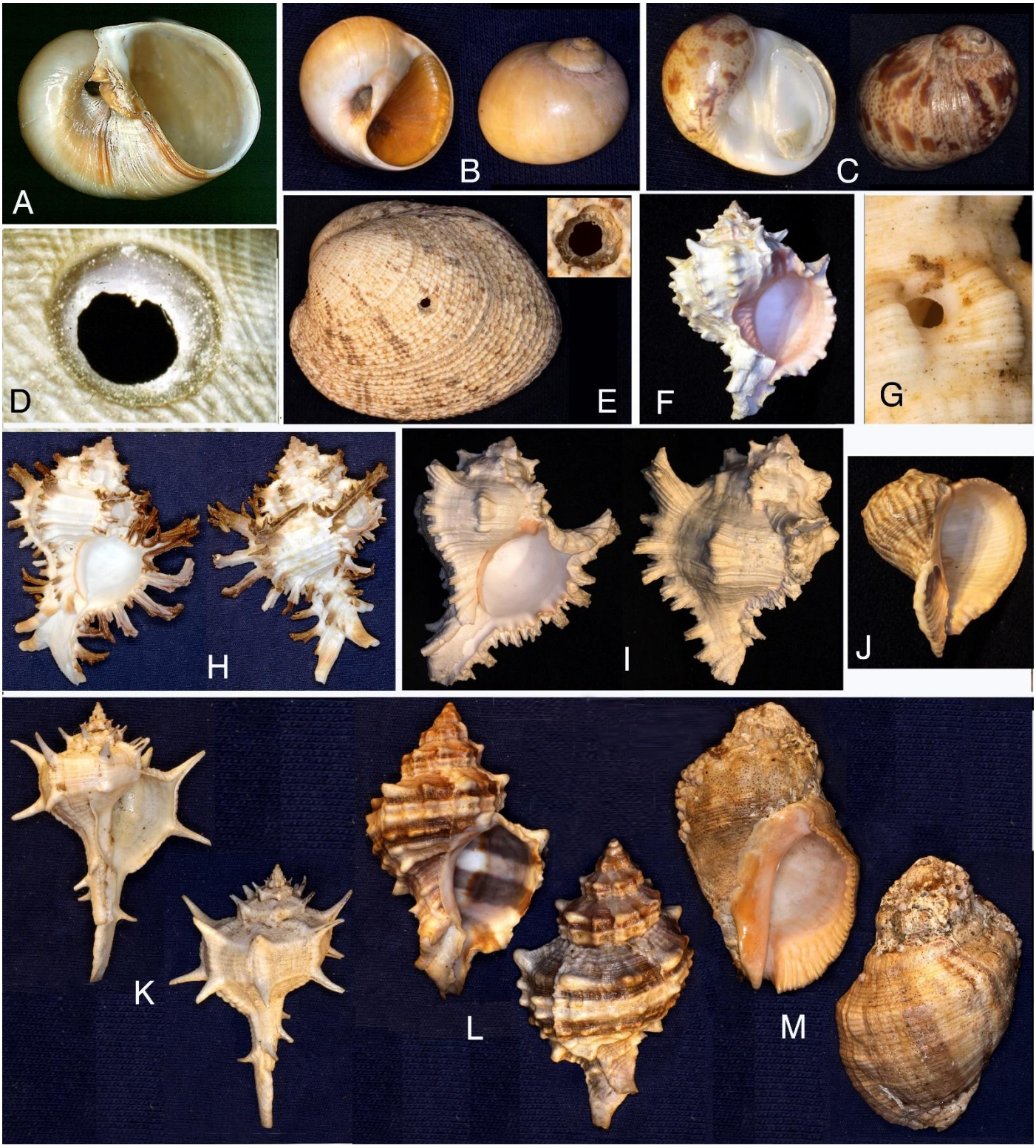
piaszczystym podłożu – rzadziej więc wykorzystywana przy kopaniu krawędź wokół ostatniego zwoju muszli jest więc u niej umiarkowanie ostra.

Architectonicidae mogą żerować jedynie przy w pełni wyciągniętym ryju, mającym długość przekraczającą średnicę muszli żerującego ślimaka. Parzyste boczne szczęki zbudowane są z łuskowatych elementów. U *Philippia* i *Heliacus* tarka jest typu Taenioglossa, choć z siedmiu zębów zostało w poprzecznym rzędzie jedynie pięć, lecz u *Architectonica* tarka jest dwudzielna, bez zęba centralnego i z około 14 zębami po każdej stronie, przypominając typ Ptenoglossa, a jamę gębową i przełyk wyścieła kutikula – zapewne dla ochrony przed parzydełkami zjadanych jamochłonów. Osiem gatunków *Heliacus* to ektopasożyty koralowców z rodzajów *Zoanthus* i *Palythoa*, wygryzające 3-4-milimetrowej głębokości dziury na powierzchni kolonii. *Philippia radiata* pasożytuje na rafotwórczym koralowcu *Porites lobata*. Choć Architectonicidae długo uważano za ślimaki przodoskrzelne (ta nazwa już nie jest używana, lecz zastąpił ją cały zestaw nazw; powiedzmy, że znakomita większość dawnych przodoskrzelnych to teraz Caenogastropoda), obecnie wiemy, że reprezentują Heterostropha, bliższe tyłoskrzelnym i płucodysznym, choć stanowiące wśród nich element najsłabiej zaawansowanej ewolucyjnie „bazy" (tu także należą nasze krajowe słodkowodne zawójki Valvatidae). Spotykamy więc u Architectonicidae szereg cech nieobecnych u Caenogastropoda, jak chalazy łączące rozwijające się jaja. *Architectonica* składa długi sznur jaj, natomiast *Philbertia* upakowuje zapłodnione jaja w obszernym dołku osiowym, tak charakterystycznym dla Architectonicidae. Nie możemy wykluczyć, że hipotetyczny praślimak był obojnakiem, lecz współczesne „przodoskrzelne" są niemal zawsze rozdzielnopłciowe. Ślimaki tyłoskrzelne i płucodyszne są obojnakami. Zwykle gonada jest u nich jedna – tzw. gruczoł obojnaczy – a funkcjonuje produkując na przemian plemniki i jaja. U Heterostropha natomiast bywa różnie. Część gatunków Architectonicidae jest rozdzielnopłciowa, inne są obojnakami protandrycznymi (czyli dojrzałość osiągają jako samiec, później jest stadium obojnacze, następnie staje się samicą), jeszcze inne obojnakami symultanicznymi, jak choćby płucodyszne. U samców Architectonicidae brak prącia, plemniki przekazywane są w pakiecie jako spermatofor.

Wiercenie i zatruwanie – ślimaki atakujące małże i tyryjska purpura

Dla niezbyt ruchliwych ślimaków nieruchome małże stanowią ważne źródło wartościowego białka, lecz dostępu do niego broni muszla, nieraz grubościenna. Technik dostawania się przez drapieżne ślimaki do miękkich tkanek małży jest wiele, o niektórych już wspominaliśmy, tu zajmiemy się wierceniem otworów w muszlach i porażaniem małża toksynami. Już Arystoteles, 2 300 lat temu, zaobserwował, że ślimaki należące do Naticidae i Muricidae, czyli rozkolców są drapieżnikami i wiercą otwory w muszlach swoich ofiar, którymi są małże. Odtąd umiejętność wiercenia przez te zwierzęta otworów w twardych przecież i niejednokrotnie grubych ścianach muszli fascynowała wielu badaczy, lecz do dziś szczegóły mechanizmu wiercenia nie są do końca poznane. Wiercone są zresztą muszle nie tylko małży, lecz również niektórych ślimaków, zwłaszcza powolnych, niemal osiadłych czaszołek (*Patella*). Obserwowano wiercenie przez przedstawicieli Capulidae, Naticoidea, Tonnoidea i Muricoidea, a także bezmuszlowych tyłoskrzelnych Vayssiereidae, reprezentujących nagoskrzelne. Stosunkowo najwięcej danych dotyczy Naticoidea i Muricoidea, wśród nich też najwięcej gatunków wierci, na ich przykładzie więc omówimy to, co wiadomo o technice wiercenia.

Naticidae (Ryc. 30A-C) atakują małże, wiercąc w ich muszlach otwory (Ryc. 30D-E) i wyjadając wsuwanym przez otwór ryjem miękkie tkanki ofiary. Jak pługi przekopują dno i wydobywają z niego małże, w odróżnieniu od Muricidae, podobnie żerujących, lecz zdobywających pokarm na powierzchni. Przekopywanie podłoża umożliwia monstrualnie rozrośnięta noga, w której biegnie cały system kanałów napełnianych przez ślimaka wodą. Po ich wypełnieniu noga powiększa się trzykrotnie i staje się sztywna, odpowiednia do kopania. Wówczas przednia część nogi zasłania wlot jamy płaszczowej, a środkowy odcinek nogi okrywa muszlę i wieczko, chroniąc je i zarazem zwiększając opływowość zwierzęcia, czyli redukując opory stawiane jego przemieszczaniu się przez osad. „System wodny” w nodze ma tę przewagę nad zwyczajnym rozrośnięciem się nogi, że po opróżnieniu umożliwia ślimakowi w miarę kompletne schronienie się w muszli. Jest to więc swoisty przypadek muszli „fakultatywnie wewnętrznej”. Gładkościenna, zwarta, w przybliżeniu kulistawa, pozbawiona dołka osiowego muszla Naticidae (Ryc. 30A-C) doskonale nadaje się do przemieszczania w trakcie rycia w podłożu. Naticidae budują z mokrego piasku zlepionego śluzem charakterystyczne pierścieniowate gniazda, w których składają jaja. Żywe małże to niemal wyłączny pokarm Naticidae, podczas gdy Muricidae jedzą małże, pąkle, ślimaki, małe kraby, mszywioły inkrustujące, padłe ryby, a nawet bywają kanibalami. Naticidae wiercąc przytrzymują małża nogą i nigdy nie jedzą padliny. Muricidae ofiary nie przytrzymują, a padliną nie gardzą, żyjąc wyłącznie na powierzchni dna, mają muszle o nieraz monstrualnie długich, często mocnych kolcach, które zapewne maskują je i chronią przed drapieżnymi rybami (Ryc. 25B, L, 30F, H-I, K), choć niektóre gatunki mają muszle gładkie (Ryc. 30J, M),



Ryc. 30. Ślimaki wiercące w muszlach: A – *Polinices catena* (da Costa, 1778), Platamonas, Tessalia, Morze Egejskie, Grecja, muszla znaleziona na plaży, wrzesień 1977; B – *Euspira fusca* de Blainville, 1825 (Naticidae) Benicarlo, Hiszpania, wytrałowane, marzec 1975; C – *Natica fulminea* f. *cruentala* Gmelin, 1791, koło Niodor, Senegal, wytrałowane z 10 m, kwiecień 1980; D – E – otwory na przekroju soczewkowate, wywiercone przez Naticidae w muszlach małży; F – *Phyllonotus brassica* (Lamarck, 1822), Zatoka Kalifornijska, Pacyfik, zachodni Meksyk, 2005; G – otwór na przekroju cylindryczny, wywiercony przez przedstawiciela Muricidae, w muszli *Cerithium*; H – *Chicoreus spectrum* (Reeve, 1846), Miami Beach, Floryda, USA, wytrałowany przez miejscowych rybaków, wrzesień 1962; I – *Chicoreus ramosus* (Linnaeus, 1758), Safaga, Morze Czerwone, Egipt, na rafie koralowej, gł. 2 m, wrzesień 2007; J – *Rapana rapiformis* (Born, 1778), Filipiny; K-M – twórcy purpury: K – *Bolinus brandaris* (Linnaeus, 1758), Itea, Zatoka Koryncka, Grecja, czerwiec 2008; L – *Trunculariopsis trunculus* (Linnaeus, 1758), wyspa Murtar, Chorwacja, Adriatyk, skały przybrzeżne, wrzesień 2012; M – *Thais haemastoma* (Linnaeus, 1767), Platamonas, Tessalia, Morze Egejskie, Grecja, wśród skał pod zamkiem, wrzesień 1977

a także cienkościenne (Ryc. 30J). Naticidae wiercą szybciej, lecz podobnych rozmiarów Muricidae są w stanie wywiercić głębsze otwory. Naticidae wiercą otwory o gładkich brzegach, regularne, koliste, na przekroju podłużnym stożkowate (soczewkowate: Ryc. 30D, E). Muricidae wiercą otwory mniej regularne i na przekroju cylindryczne (Ryc. 30G), ślimaki nagoskrzelne gładkie koliste dziury, natomiast Capulidae (*Capulus danieli*) i ośmiornice drążą asymetryczne otwory o poszarpanych brzegach. Można więc rozpoznać przynależność "sprawcy" po samym otworze. Wiercenie pojawiało się w trakcie ewolucji w różnych grupach, najlepiej pod tym względem poznane są Naticidae i rozkolce, i choć szczegóły mechanizmu wiercenia są nieco różne, przedstawimy je w tym aspekcie łącznie.

Choć wiercenie mechaniczne odbywa się za pomocą tarki, to zawsze występuje też tzw. dodatkowy narząd wiercący (*accessory boring organ* – w skrócie ABO i tego skrótu będziemy dalej używać). U bardzo od siebie filogenetycznie odległych Naticidae i rozkolców (Muricidae) wiercenie pojawiło się oczywiście niezależnie i niezależnie też powstał ABO, inaczej zresztą położony – u Muricidae w podeszwie nogi, z przodu brzusznego nożnego gruczołu śluzowego lub też ponad nim, gdy u Naticidae na głowie, po stronie brzusznej wierzchołka ryja. Są to więc struktury analogiczne, lecz ich funkcja wydaje się taka sama, a zgodnie z funkcją taka sama jest ich struktura na poziomie tkanek. Ślimaków wiercących brak w wodach słodkich, w morzu liczba ich gatunków rośnie ku równikowi i większość z nich zamieszkuje wody płytkie, w takim też siedlisku zapewne powstały około 200 mln lat temu, w jurze i późnym triasie. Prawdopodobnie najpierw tarka uległa odpowiedniej adaptacji, następnie wydłużył się ryj, a na koniec pojawiło się ABO. Wiercenie jest rzadsze głębiej, choć wykazano je z głębokości 2 700 m; znane są też liczne abysalne Naticidae i Muricidae, lecz czy też wiercą – nie wiemy.

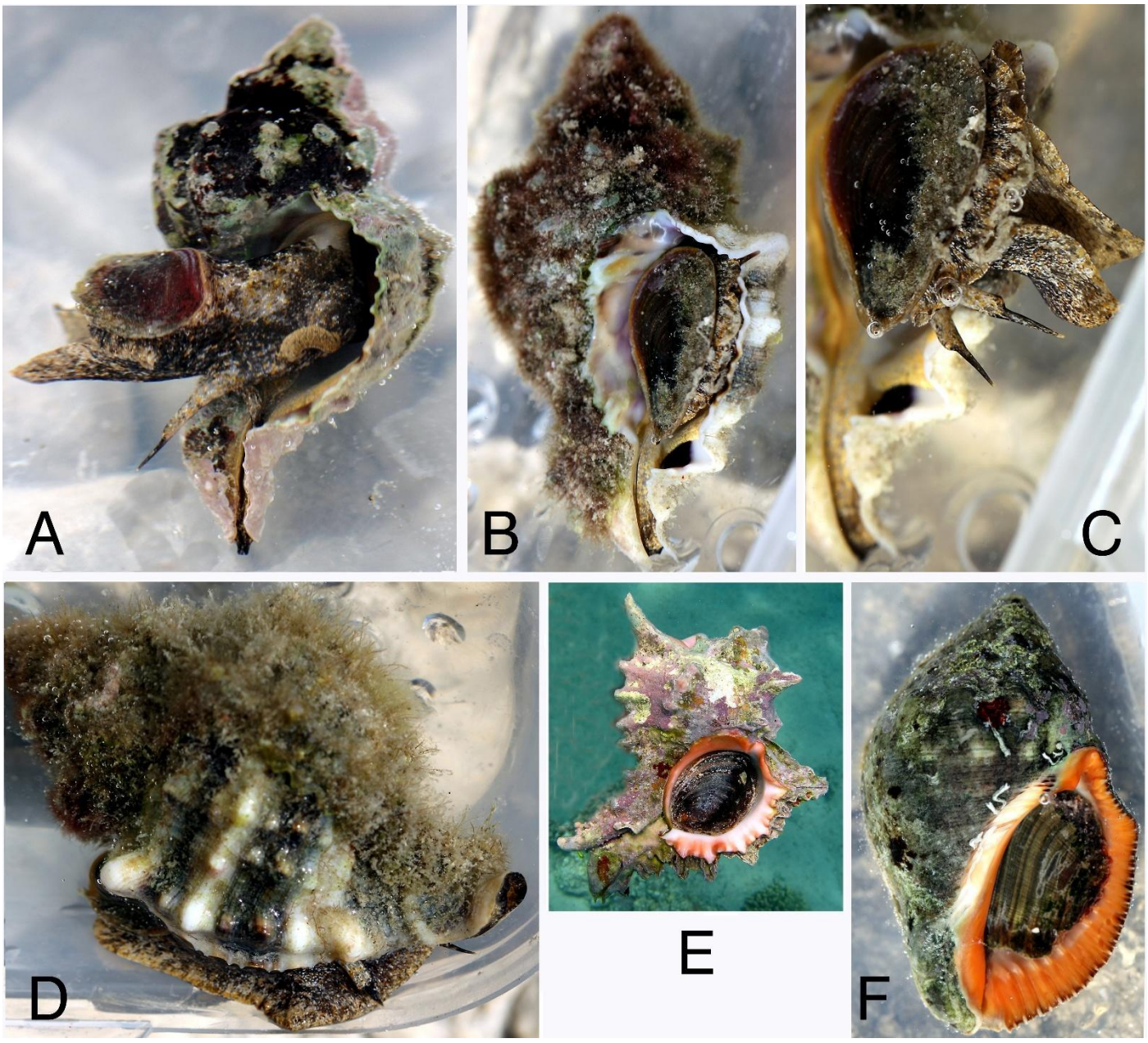
Po wywierceniu otworu ślimak wsuwa przezeń ryj i wyjada tkanki ofiary, najchętniej gonadę, lecz niekiedy zamiast tego wysysa płyny z zaatakowanego małża. Zwykle wiercona ofiara nie jest w stanie temu przeciwdziałać, ale bywa inaczej. Osiadły i filtrujący ślimak *Crepidula fornicata* broni się tarką i dociskaniem napastnika brzegiem swojej muszli, a ostryga przytrzymała wsunięty w wywiercony otwór ryj *Eupleura caudata*, dociskając go silnie płaszczem, aż ślimak zginął i jego muszla została z czasem „wklejona" w muszlę ostrygi, naprawiającej uszkodzenie. W laboratorium *Urosalpinx cinerea* uwiązł i został otoczony bisiorem omułka, gdy temperatura stała się na tyle niska, że ślimak przestał być aktywny, a małż nadal nie – w naturze jednak, gdy temperatura wody spada poniżej 15°C, ślimak ten trzyma się z dala od omułków. Drobny europejski rozkolec *Urosalpinx cinerea* przed rozpoczęciem wiercenia, przez kilka minut do pół godziny, bada muszlę ofiary. Ryj wolno porusza się zeskrobując tu i ówdzie porośla – trudno powiedzieć, co decyduje o ostatecznym wyborze miejsca wiercenia. *U. cinerea* i podobnie drobna *Nucella lapillus* wydają się wiercić w losowo wybranych miejscach muszli małża, choć *U. cinerea* wierci raczej z dala od brzegów skorupki, a już istniejące i położone z dala od brzegów uszkodzenia skorupki małża są natychmiast wykorzystywane. Atraktantem pobudzającym do wiercenia muszą być jakieś substancje zawarte w strumieniu wyrzutowym małża, bowiem ani puste skorupki, ani szczelnie zamknięta ostryga nie są wiercone. Dla odmiany *Acanthina spirata* wierci właśnie przy brzegu skorupki małża, a *Dicanthais aegrota* z dala od brzegu muszli ślimaka czaszołki.

Lunatia nitida (Naticidae) pokrywa ofiarę śluzem dla zapobieżenia rozwarciu skorupek i ucieczce małża, *L. nitida* czasem po pokryciu śluzem a przed wierceniem wlecze małża na śluzowej „linie", a *L. heros* umieszcza małża w kieszeni pofałdowanej tylnej części nogi i przenosi go, zanim rozpocznie wiercenie. U Naticidae miejsce wiercenia zależy od sposobu chwytania ofiary, toteż jest różne dla określonych gatunków napastnika i ofiary. *Natica gualtieriana* swą pierwszą dziurę wierci zawsze w stereotypowej pozycji; później, z wiekiem i doświadczeniem, kąt pozostaje ten sam, lecz wybierany zwój muszli wierconego ślimaka się zmienia.

Dicanthais aegrota umieszcza się na czaszołce *Patelloida alticostata* tak, aby zminimalizować prawdopodobieństwo oderwania od niej i łatwo dotrzeć do narządów najbardziej wartościowych jako pokarm. *Urosalpinx cinerea,* gdy już zacznie wiercić, to nie przerywa, a oderwany od ofiary wraca do niej, o ile tylko nie odstawiono go za daleko. Raz rozpoczęte wiercenie nie wymaga już dalszej stymulacji – gdy z wierconej muszli wyjęto ciało małża, ślimak i tak dalej wiercił, aż do zrobienia otworu na wylot. U gatunku tego – co częste u rozkolców, a nie spotykane u Naticidae – wiercą jedynie osobniki młode, starsze paraliżują ofiarę jadem. *Natica alderi* wierci w małżach *Donax* i *Macoma* w pobliżu wierzchołka, lecz w znacznie bardziej grubościennej *Venus striatula* wierci w okolicy brzegu muszli. *Nucella lapillus* atakuje omułka tuż koło brzegu, gdzie muszla jest najcieńsza, podobnie *Thais haemastoma* wierci tuż koło brzegu muszli ostrygi. Choć sam fakt zdolności ślimaka do wykonania otworu w ścianie muszli małża – o głębokości nieraz przekraczającej milimetr – budzić musi uznanie, to jednak efektywność tego mechanizmu była często przeceniana. Musimy zdawać sobie sprawę, że wiercenie jest energetycznie bardzo kosztowne – to właśnie dlatego *Natica* zjadać musi codziennie tkanki małży o masie równej 1/4 własnej masy ciała – i jest to proces bardzo powolny. *Urosalpinx cinerea* potrzebuje dwóch dni na przewiercenie muszli ostrygi mającej średnicę zaledwie 4 cm, a przedziurawienie 10-centymetrowej zajmuje mu tydzień. *Nucella lapillus* dużego omułka wierci dwa dni, a na wykonanie otworu o głębokości 1,75 mm w muszli czaszołki potrzebuje 10 godzin. U *Natica* wiercenie otworu postępuje z prędkością zaledwie 0,1 mm w głąb w ciągu 4 godzin.

Wiercenie mechaniczne odbywa się za pomocą tarki, wykonującej u *Urosalpinx cinerea*, przy temperaturze 25^{o}C, około 60 ruchów na minutę. Tarka wykonuje rotację wokół długiej osi ryja: ruch odbywa się sektorami, u *Natica* po 90^{o}, u Muricidae po ponad 180^{o}. W trakcie wiercenia ryj otoczony jest płatem przednim nogi, tworzącym rodzaj pochewki. Po kilku minutach praca tarki ustaje i ryj wycofuje się, w wiercony otwór wsuwa się przedni płat nogi, wyciskając zeń wodę, po czym w otwór wciskane jest ABO i pozostaje tam przez około 20 minut. Następnie w otwór znów wsuwa się ryj i cykl się powtarza. Dociśnięte do wierconego otworu ABO pulsuje, wydzielając płyn rozpuszczający muszlę, a więc na przemian następuje mechaniczne drążenie i chemiczne trawienie. Muricidae wiercą na powierzchni dna, gdy Naticidae – pogrążone wraz z małżem w osadzie. Tarka u Naticoidea jest typu Taenioglossa (po dwa zęby marginalne i po jednym lateralnym po obu stronach centralnego), a u Muricoidea typu Stenoglossa (inaczej Rachiglossa: po jednym zębie lateralnym po obu stronach centralnego) – oba typy tarek okazały się więc dostatecznie uniwersalne, aby wiercić. U *Urosalpinx cinerea* (Muricidae) zęby marginalne są dwukrotnie twardsze niż centralny, a ten

ostatni i tak ma twardość podobną jak wiercona muszla ostrygi. Wyjściowo chitynowe, zęby są impregnowane węglanem wapnia oraz strontem i krzemem. Nie są jednak tak twarde jak opisane u zdzierającej glony ze skał czaszołki, a w trakcie używania tępią się, a nie ostrzą. Skrajnie ostre zęby wiercącej tarki mogłyby pokaleczyć wnętrze jamy gębowej, toteż chroni ją chitynowa wyściółka. Wiercąc ślimaki zjadają zeskrobany materiał muszli, choć raczej go nie przyswajają.



Ryc. 31. Żywe Muricidae: A-D – *Trunculariopsis trunculus* (Linnaeus, 1758), wyspa Murtar, Chorwacja, Adriatyk, skały przybrzeżne, wrzesień 2012, widoczne noga, wieczko, czułki, oczy, syfon w kanale syfonalnym; E – *Chicoreus ramosus* (Linnaeus, 1758), Safaga, Morze Czerwone, Egipt; F – *Thais haemastoma* (Linnaeus, 1767), Itea, Zatoka Koryncka, Grecja

O ile praca tarki podczas wiercenia jest zrozumiała, o tyle działanie wydzieliny ABO nie do końca. Pomimo braku homologii struktura ABO u wszystkich badanych pod tym względem gatunków wygląda podobnie. Odczyn wydzieliny jest kwaśny, wykazano znaczne stężenia

enzymu anhydrazy węglanowej, rozpuszczającego węglan wapnia. Wydzielina zawiera też nieorganiczny kwas, związki chelatujące, a także enzymy. Badania zdają się dowodzić, że udział zewnątrzkomórkowych enzymów w drążeniu otworu jest minimalny, a węglan wapnia rozpuszczają jony wodorowe, uwalniane przy uwadnianiu dwutlenku węgla wytwarzanego w procesie oddychania ślimaka. Powierzchnia wierconego otworu, oglądana pod dużym powiększeniem w elektronowym mikroskopie skaningowym, przypomina uzyskiwaną poprzez trawienie kwasem solnym lub wersenianem dwusodowym, co sugeruje podobny skład wydzieliny ABO. Działanie wydzieliny jest oczywiście różne, zależnie od budowy trawionego fragmentu muszli. W każdym razie wydzielina ABO trawi wszelkie struktury biologiczne impregnowane węglanem wapnia, z wyjątkiem samej tarki ślimaka wiercącego - to ostatnie oczywiście nie może budzić zdziwienia, choć też nie wiemy, dzięki czemu tak jest.

Jak wiemy, wiercenie otworu jest kosztowne i czasochłonne, więc ślimaki starają się go unikać. U Muricidae szereg gatunków wytwarza toksyny paraliżujące małża, wiercenie więc staje się zbędne. Bywa też, że zamiast wiercenia otworu na tyle szerokiego, aby przeszedł przezeń ryj napastnika, wiercony jest otwór znacznie węższy, lecz wystarczający by nim wprowadzić toksynę pomiędzy skorupki małża. Uważa się, że jest to technika ewolucyjnie bardziej zaawansowana, wydajniejsza od wiercenia szerokiego otworu. U wszystkich ślimaków ponad ktenidium (skrzelem) leży wielki gruczoł nadskrzelowy, którego śluzowata wydzielina u wielu Neogastropoda, w tym u rozkolców, zawiera także toksyny, paraliżujące atakowaną ofiarę. Aktywnym składnikiem tego jadu są estry choliny: urokantylcholina (*Trunculariopsis trunculus, Murex fulvescens, Ocenebra erinacea, Nucella lapillus, Urosalpinx cinerea*), semeciolylcholina (*Thais floridana*) i acetylcholina (*Acanthina spirata*). Te i podobne neurotoksyny występują też niekiedy w wydzielinie gruczołów ślinowych i dodatkowych ślinowych, nie tylko u Muricidae – stwierdzono je u niektórych Buccinidae i Cymatidae. Jad wytwarza też europejski *Clathrus clathrus,* choć nie wiemy po co, skoro zjada nieruchome i w sumie bezbronne jamochłony – to kolejny przykład, jak niepełne są nasze informacje o biologii ślimaków. *Neptunea antiqua*, jak wspominaliśmy największy ślimak Morza Północnego, wytwarza tetraminę w gruczołach śluzowych – nie jest to jad szczególnie silny, choć u człowieka powoduje ból głowy i czasowe upośledzenie wzroku. Wiercące ślimaki są prawdziwą plagą hodowli małży, gdzie też próbuje się je zwalczać na różne sposoby, najczęściej z miernym efektem. Wiercenie otworów bywa skuteczną metodą atakowania nawet ruchliwych ślimaków – obserwowano *Truncullariopsis trunculus,* który wywiercił otwór w muszli drapieżnego i jadowitego śródziemnomorskiego *Conus ventricosus* i wyjadł ciało drapieżnika.

Tu nie kończą się jednak godne uwagi fakty, dotyczące wydzieliny gruczołów nadskrzelowych rozkolców. Dostarczały one bowiem tyryjskiej purpury. Szczegółowo opisywał proceder jej uzyskiwania już Pliniusz Starszy (23-79 n.e.), najbardziej znany rzymski przyrodnik. Purpurę pozyskiwano z trzech śródziemnomorskich gatunków drapieżnych Muricidae: *Truncullariopsis trunculus* (Ryc. 30L, 31A-D, *Bolinus brandaris* (Ryc. 30K) i *Thais haemastoma* (Ryc. 30M, 31F). U wymienionych gatunków wydzielina tego gruczołu (ale obecna także w kapsułach mieszczących zapłodnione jaja), bezbarwna w momencie ekstrakcji, pod wpływem światła staje się zielonkawa, później brunatna, by na koniec uzyskać

trwałą już purpurową barwę. Jest to właśnie słynna purpura tyryjska, zwana też królewską, niezwykle kosztowny i ceniony niegdyś barwnik. używany do barwienia drogich szat. Pozyskiwanie purpury z tych ślimaków rozpoczęło się we wschodniej części Morza Śródziemnego co najmniej 2 000 lat p.n.e. i trwało nieprzerwanie aż do zmierzchu Bizancjum. Z czasem połowy rozkolców i produkcja barwnika objęły niemal cały basen Morza Śródziemnego, wszędzie, dokąd sięgały wpływy Fenicjan. Właśnie ci przedsiębiorczy i odważni żeglarze opierali swą ekonomię między innymi na sprzedaży szat barwionych purpurą tyryjską.

Wiklinowe kosze, ze zwierzęcymi podrobami jako przynętą, spuszczano na dno i po niedługim czasie podnoszono, pełne drapieżnych rozkolców. Ślimaki umieszczano niekiedy w wodzie słodkiej, w której ginęły szybko w pozycji wyciągniętej krańcowo z muszli, więc łatwo było podnieść brzeg płaszcza, naciąć gruczoł i wycisnąć zeń kroplę wydzieliny. Częściej jednak stosowano metodę prostszą: u większych ślimaków rozbijano ostatnie zwoje muszli i wyciskano gruczoł, resztę ślimaków w całości kruszono i zbierano – z konieczności mniej czystą – wydzielinę. Śladami tej działalności są, istniejące i dziś, a częste zwłaszcza między górą Karmel a Sydonem na brzegach Libanu, ogromne kopce pouszkadzanych muszli. Proceder rozkwitał jeszcze w czasach Karola Wielkiego, lecz wkrótce potem zaczął tracić na znaczeniu. Po prostu purpura była stanowczo za droga: aby uzyskać półtora grama barwnika, czyli tyle, ile potrzeba do ufarbowania jednej damskiej sukni, konieczne było złowienie około 12 000 *Bolinus brandaris.* Tymczasem od dawna znano niewiele gorsze, a tanie barwniki roślinne. W czasach, gdy w sumie dostępnych dóbr materialnych było niewiele, szaty barwione tak drogim barwnikiem dodawać musiały splendoru, świadcząc o zamożności. W starożytnym Rzymie purpurowe togi nosić mógł jedynie cesarz i senatorzy, reminiscencją są purpurowe szaty kardynałów, jak też wiążące się z nimi określenie „purpuraci". Upowszechnienie się zasad ekonomii choć z grubsza podobnych do dzisiejszych szybko położyć musiało kres tak kosztownej produkcji. Purpurę pozyskiwano także z *Chicoreus ramosus* (Ryc. 31E), łowionego w Morzu Czerwonym.

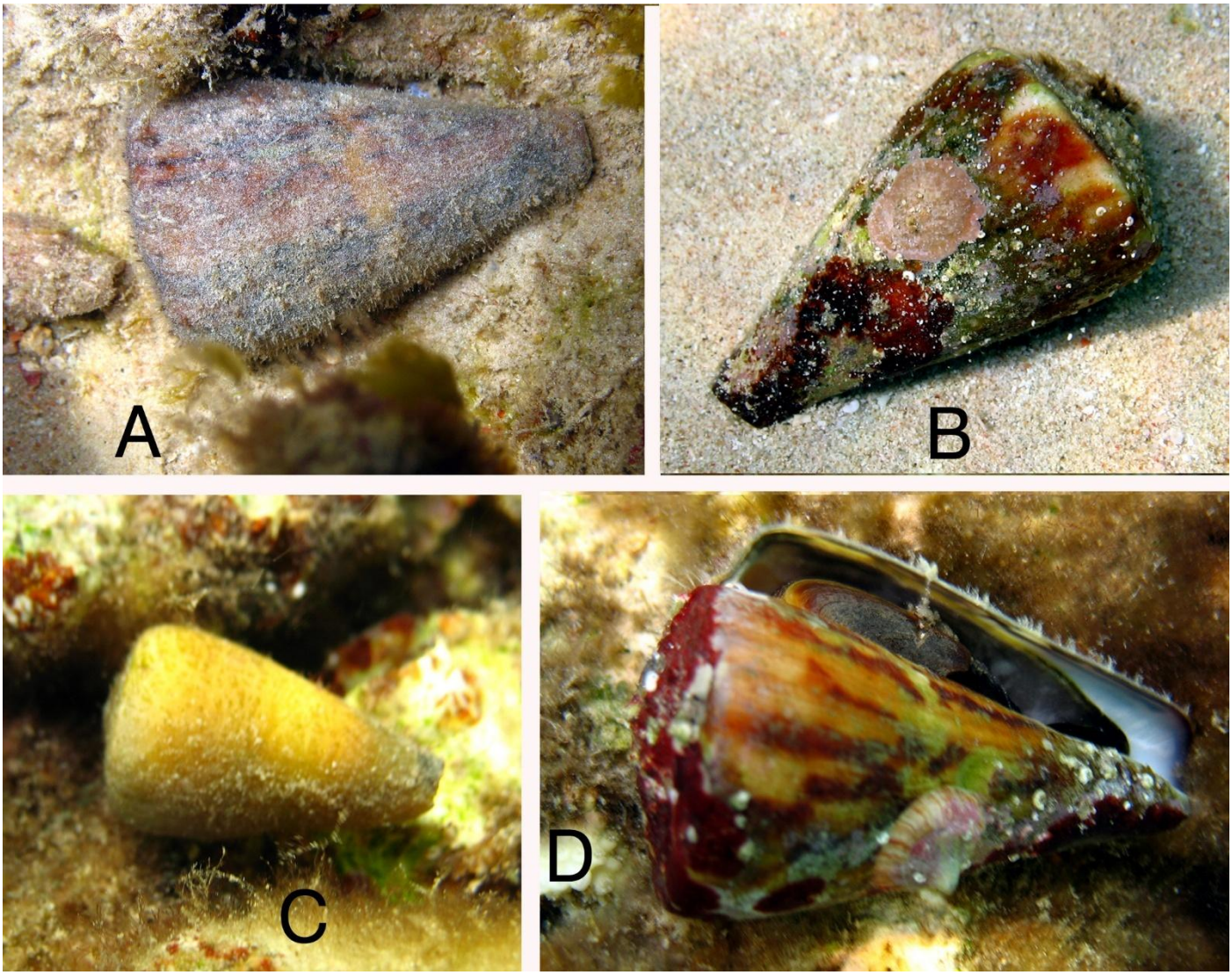
To jednak nie koniec opowieści o barwnikach uzyskiwanych ze śródziemnomorskich rozkolców. Otóż purpura nie ma bynajmniej ściśle określonej barwy: bywa od intensywnie ciemnoczerwonej, wręcz wpadającej w czerń, po jaśniejszą, a nawet fioletową, przypominającą ametyst. Barwnik fioletowy znany jest w Biblii jako *tekhelet*, w starożytności używany do farbowania rytualnych szat i bardzo wówczas ceniony, znacznie też rzadszy i droższy od purpury tyryjskiej. Przez stulecia próbowano ustalić, co to był za barwnik – postulowano m.in. pochodzenie roślinne, z czernidła mątwy, czy też gruczołu nadskrzelowego *Janthina*. W końcu jednak ustalono, że pochodzi od jednego z trzech śródziemnomorskich rozkolców dostarczających purpury: z *Truncullariopsis trunculus*. Purpura tyryjska, czerwona, to 6,6'-dibromoindygotyna, wytwarzana przez *Bolinus brandaris* i *Thais haemastoma. Truncullariopsis trunculus* również produkuje ten barwnik, głównie samice, lecz oprócz niego także fioletową indygotynę, znaną właśnie jako *tekhelet* czy purpura hiacyntowa. Barwnik ten jest na ogół jedynym wytwarzanym przez samce. Tłumaczy to także wielką rzadkość barwnika: *T. trunculus* w trakcie lata pędzi nocny tryb życia, na dzień zakopując się w dnie, toteż wydawać się musiał w tym czasie nieobecny, a więc nie próbowano go łowić. Poza latem jest aktywny

w dzień, lecz zimowe sztormy uniemożliwiały połowy. W sumie więc łowiono go jedynie od kwietnia do maja i od października do listopada, czego wynikiem musiała być niewielka ilość dostępnego barwnika, a stąd i jego astronomiczna cena. Zarazem domieszka *T. trunculus* wśród ślimaków, z których wydobywano purpurę, powodowała wspomniane wcześniej zróżnicowanie koloru barwnika. A niemal współcześnie i poza Śródziemnomorzem, w Danii, ludowe stroje barwiono purpurą wytwarzaną przez zbierane ze skał drobne *Urosalpinx cinerea* i *Nucella lapillus*.

Piękne i śmiertelnie niebezpieczne

Jednymi z najpiękniejszych, najefektowniej wybarwionych i najbardziej cenionych przez kolekcjonerów muszli są stożki, czyli reprezentanci rodzaju *Conus,* rodziny Conidae. To bodaj najbogatszy w gatunki rodzaj morskich ślimaków – liczy ponad 400 gatunków, zamieszkujących głównie wody tropikalne, zwłaszcza Indo-Pacyfiku. Ich piękne i często kontrastowe barwy, misterny wzór, pozostają tym bardziej niezrozumiałe, że u żywego ślimaka barw tych zwykle nie widać – pokrywa je grube, brunatne, włókniste periostrakum, czyli organiczny oskórek (Ryc. 32), odpadające dopiero po śmierci ślimaka. Może puste muszle sygnalizują żywym osobnikom obecność gatunku w tym miejscu? W „normalnej" spiralnie skręconej muszli ślimaka kolejne zwoje tworzą się stycznie jeden pod drugim, mówi się, że jest to muszla ewolutna. Są jednak także muszle, w których kolejne zwoje pokrywają te wcześniejsze i mówimy wówczas o muszli inwolutnej. U przedstawionych wcześniej inwolutnych porcelanek kolejne zwoje całkowicie zakrywają zwoje starsze, natomiast u stożków pozostaje mniej więcej płaska skrętka, stanowiąca szerszy koniec muszli. Tam, w płaszczyźnie prostopadłej do osi długiej i ujścia muszli, wcześniejsze zwoje są widoczne. Wyjątkowe, bo mające wyższą, więc częściowo odsłoniętą skrętkę są rzadkie i kolekcjonersko cenne *C. gloriamaris* (Ryc. 33A) i *C. milneedwardsi* (Ryc. 34B). Stożki fascynują barwami i zmiennymi proporcjami, ale są też zabójcami, niektóre z nich są groźne także dla człowieka. Osobliwością muszli stożków jest zanik, czyli resorpcja ścian rozdzielających wewnętrzne skręty (Ryc. 34G) – wśród ślimaków zdarza się to w niektórych grupach, lecz nie jest częste.

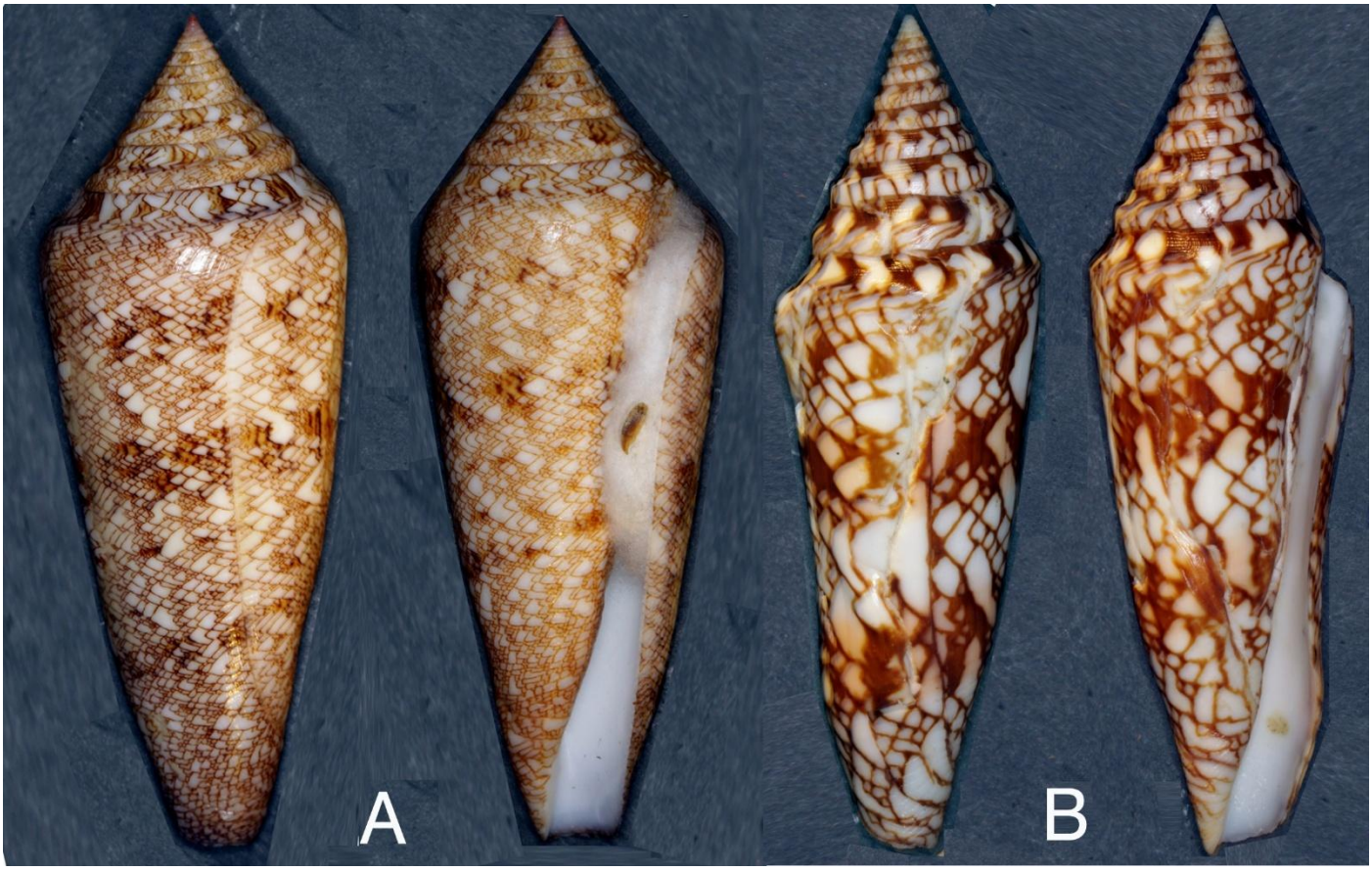
Toxoglossa to jedyne ślimaki, które wytwarzają toksyny porażające ofiarę nie jako uboczny produkt gruczołów ślinowych czy nadskrzelowego, a w specjalnym gruczole jadowym. Wspominaliśmy już o Turridae, u których ostatni zwój w pobliżu ujścia rozcina prostopadła do ujścia szczelina, mających już gruczoł jadowy i tarkę, której stopniową ewolucję w kierunku charakterystycznej dla stożków odtwarzać można porównując jej budowę u różnych grup współczesnych Turridae. U Conidae zmiany w morfologii tarki zaszły najdalej. Jak u każdego ślimaka, grupy specjalnych komórek – odontoblastów, tworzących dwa długie pasy, położone w kieszonce tarki – wytwarzają kolejne zęby, zbudowane z białka i chityny, a następnie wzmacniane węglanem wapnia. U stożków, gdzie pozostał jedynie ząb marginalny, w dodatku przekształcony w zamkniętą rurkę przypominającą igłę do zastrzyków, jest jednak i druga kieszonka, do której przesuwane są i tam magazynowane wytworzone już zęby, nie połączone błoną podstawową, z której pozostały jedynie indywidualne więzadła u podstawy każdego zęba – i to odróżnia tę tarkę od tarki innych ślimaków. Zanikły też chrząstki tarki i szereg poruszających tarką mięśni. Każdy ząb jest rurkowaty – by jak igła do zastrzyków umożliwiać wstrzykiwanie jadu – i o różnym pokroju, zależnie od rodzaju ofiary atakowanej przez dany gatunek; często w rejonie ostrego końca na zębie znajdują się zadziory, przypominające grot strzały. Warto wspomnieć, że harpunowate zęby i związany z tym sposób



Ryc. 32. Żywe *Conus*, Safaga, Morze Czerwone, Egipt, na rafie koralowej, gł. 2 m, wrzesień 2007: A – *C. virgo* Linnaeus, 1758; B i D – *C. striatus* Linnaeus, 1758; C – *C. tessulatus* Born, 1778

rażenia ofiary poprzez wystrzeliwanie takiego zęba pojawiły się w ewolucji Conidae co najmniej sześć razy, Zęby są wielkie – np. u rybożernego *Conus striatus* (Ryc. 32B, D) mają długość 7 mm. Pojedynczy ząb jest przesuwany, poprzez wciąganie ryja i wnicowywanie warg, do otworu gębowego, w którym leży następnie, wystając końcem na zewnątrz. Ząb użyty zostanie raz, po czym zastąpiony nowym. U Toxoglossa równolegle do przekształceń tarki modyfikacjom uległ ryj, a ponadto rozwinął się aparat jadowy. Gruczoł jadowy jest nieparzysty, niewielki, utworzony z tkanki wydzielniczej o wielkich komórkach. Ma on postać wydłużonego walca i powstał ze zmodyfikowanych kieszeni przełykowych. Wybiega z niego długi przewód wyprowadzający, pełniący zarazem funkcję zbiornika jadu i swoistej pompy – aparatu wytryskowego, bowiem jego końcowy odcinek otaczają potężne, podłużne mięśnie. Przewód jest rzeczywiście długi. Przykładowo, u kilkucentymetrowego *Conus geographus* (Ryc. 34D) gruczoł mierzy 2 cm, a przewód 28.

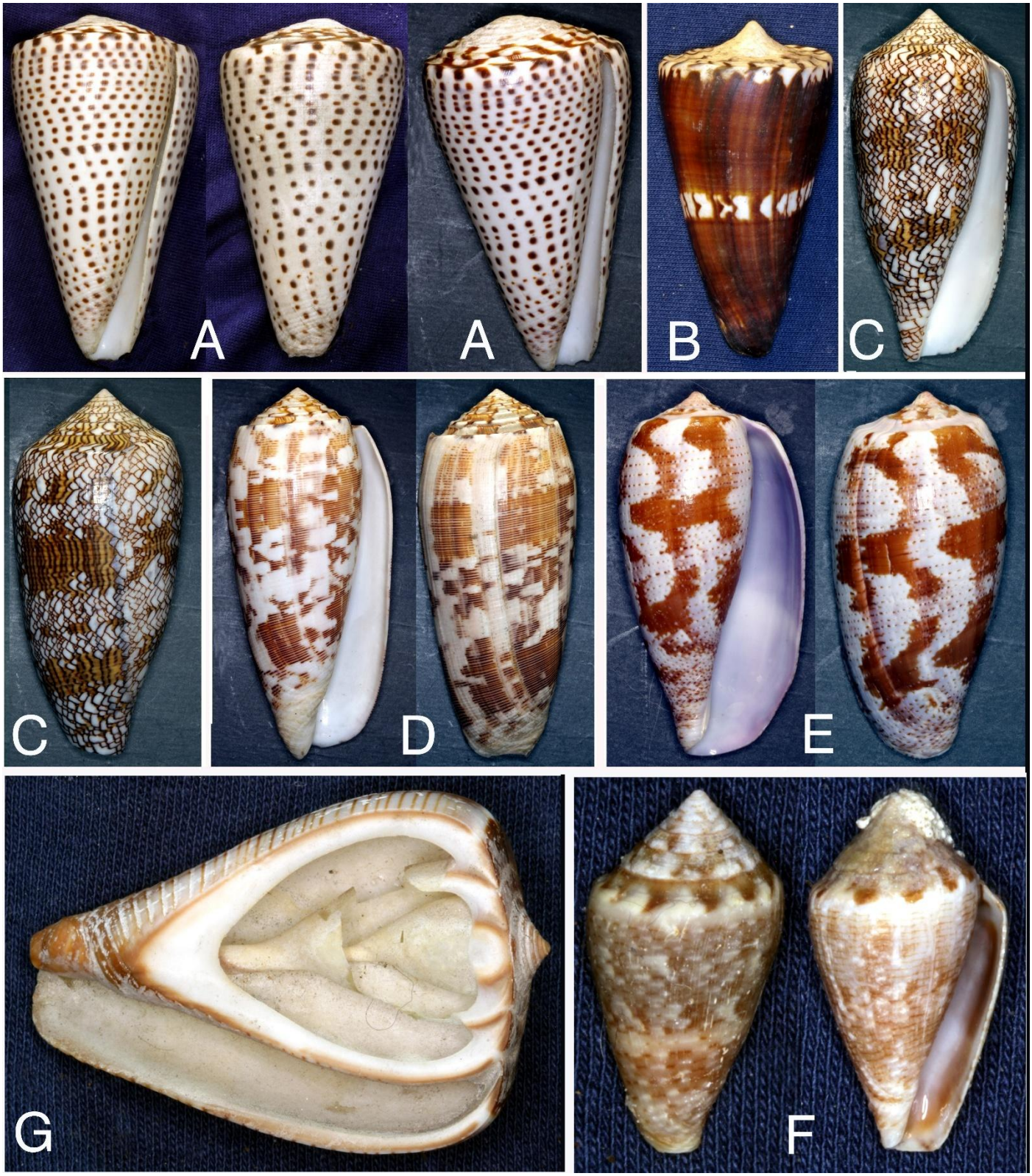
Jak łatwo się domyślić, jady groźne także dla człowieka wytwarzają gatunki rybożerne, przecież ryby to też kręgowce. Neurotoksyny wytwarzane w gruczole jadowym stożków rybo-



Ryc. 33. Słynne stożki: A – *Conus gloriamaris* Chemnitz, 1777, „chwała mórz", Filipiny; B – *C. milneedwardsi clytospira* Melvill & Standen, 1899, „chwała Indii", Pakistan

żernych chemicznie różnią się między grupami ewolucyjnie odrębnych gatunków, ogólnie są to konotoksyny i konkunicyny. Filogeneza rodzaju *Conus*, przeprowadzona na podstawie danych molekularnych (cząstkowych sekwencji DNA) wykazała, że rybożerność pojawiła się niezależnie 3-4-krotnie, 20-35 milinów lat temu. Możemy domniemywać, że zdarzały się przypadki zabierania przez ryby wieloszczeta czy innego bezkręgowca, porażonego wcześniej przez neurotoksyny atakującego stożka. Wówczas ślimak zapewne bronił siebie i zdobyczy – wykorzystując aparat jadowy atakował tę rybę. Jeżeli neurotoksyna była dostatecznie skuteczna, ślimak miał wówczas do wyboru także tę rybę jako pokarm. Stopniowo zarówno technika ataku i zjadania ryb, jak i skuteczność toksyny, ulegały optymalizacji na drodze doboru naturalnego. Gatunki rybożerne – jak *C. striatus, C. catus* czy *C. halitropus* – nie występują licznie.

Ślimaki te, jak i inne *Conus*, zwykle tkwią zakopane w dnie, nad powierzchnię wystaje jedynie wydłużony syfon, poprzez który do jamy płaszczowej dociera woda niosąc tlen, lecz również rozpuszczone w wodzie związki, rejestrowane przez osfradium. Gdy w ten sposób *Conus* wyczuje obecność ryby, zwykle nocą, ślimak wykopuje się i podpełza w jej kierunku. Może też jednak porazić przepływającą rybę wysuniętym ryjem, nadal pozostając zakopany w podłożu. Rybożerny *C. striatus* może zaatakować rybę o podobnej wielkości jak on sam. Skurcz ścian lakun układu krwionośnego, leżących u nasady ryja, powoduje wysunięcie go na długość porównywalną z długością muszli ślimaka; na końcu ryja leży otwór gębowy, a w nim pojedynczy ząb. Kiedy ryj niemal dotyka już ciała ryby, następuje gwałtowny skurcz mięśni



Ryc. 34. Muszle *Conus*: A – *C. litteratus* Linnaeus, 1758, Maskareny, 1963; B – *C. generalis* Linnaeus, 1767, Filipiny; C – *C. textile* Linnaeus, 1758, Filipiny; D – *C. geographus* Linnaeus, 1758, Morze Czerwone, 1963; E – *C. tulipa* Linnaeus, 1758, Somali; F – *C. ventricosus* Gmelin, 1791, Tolon, Morze Egejskie, Grecja, czerwiec 2008, na kamienistym dnie poniżej przybrzeżnych skał; G – szlif muszli *Conus*, ukazujący resorpcję ścian wewnętrznych zwojów

otaczających przewód wyprowadzający gruczołu jadowego. Ciśnienie jadu wstrzeliwuje ząb w ciało ryby, sam jad kanałem zęba zostaje wstrzyknięty w tkanki ofiary. Okazało się, że opisany mechanizm wystrzeliwania zęba jest nadzwyczaj sprawny – w powietrzu wystrzelony

ząb przelatuje i kilkadziesiąt centymetrów, w wodzie do 30. Ryba odskakuje, lecz silna neurotoksyna zawarta w jadzie działa szybko, tak że już po kilku sekundach ryba nieruchomieje i ślimak zaczyna ją połykać. Technika ataku *Conus* może być też inna. Również rybożerny *C. geographus* nie strzela harpunem do znajdującej się w pobliżu ryby, a zasysa ją do kielichowatego, monstrualnie szerokiego ryja, którego wlot się zwiera, a ugodzenie jadowym zębem następuje dopiero we wnętrzu ryja. Z rybożernością jednak wiąże się kolejny problem: część przewodu pokarmowego, w tym żołądek, leży w worku trzewiowym, a ten u form mających muszlę mieści się właśnie w muszli. U *Conus* w dodatku ujście muszli jest niezmiernie wąskie - normalnie więc trawiony mógłby być jedynie pokarm rozdrobniony do co najwyżej parumilimetrowych cząstek, tymczasem jest nim ryba o wymiarach podobnych jak rozmiary zjadającego ją ślimaka. Rozwiązaniem problemu jest trawienie w wielkim i rozciągliwym przełyku, do którego docierają enzymy trawienne i z którego niestrawione resztki ślimak po prostu wypluwa. Bywa tak u wielu ślimaków drapieżnych, jak pelagiczna *Carinaria mediterranea* czy choćby nasza niewielka lądowa *Daudebardia*.

Jady *Conus* są neurotoksynami nieodwracalnie blokującymi kanały jonowe komórek nerwowych. W badaniach laboratoryjnych *Conus* z Morza Czerwonego wykazano słabe działanie jadu robakożernych *C. flavidus, C. generalis* (Ryc. 34B) i *C. musicus* na ślimaki czaszołki, ryby i owady. Toksyny mięczakożernych *C. textile* (Ryc. 34C) i *C. pennaceus* działały silnie na czaszołki, a słabo na ryby, a rybożernych *C. striatus* i *C. nigropunctatus* – silnie na ryby, a słabo na czaszołki. W sumie jednak toksyny rybożernych działały najsilniej i najmniej specyficznie. Ukąszenie przez śródziemnomorskiego i niewielkiego *C. ventricosus* (Ryc. 34F) powoduje u człowieka po pięciu minutach ból i opuchliznę, tępy ból utrzymuje się przez półtora dnia, po czym wszystko mija. W innych przypadkach bywa jednak gorzej. Pierwsze śmiertelne ukąszenie człowieka przez *Conus* opisano już w roku 1740, jak dotąd udokumentowano około 150 porażeń, w ponad 30 przypadkach zakończonych śmiercią. Oczywiście ślimak na człowieka nie poluje, a jedynie się broni, jednak niebezpieczeństwo jest większe niż jeszcze do niedawna sądzono. Okazuje się bowiem, że zwyczajna ostrożność może nie wystarczyć – stosunkowo nie tak dawno miała miejsce prawdziwa seria przypadków, gdy np. dziecko pokazało matce pięknego ślimaka wyrzuconego na brzeg, matka podeszła obejrzeć, a już w godzinę później nie żyła. Neurotoksyna działa głównie na centrum układu parasympatycznego: w miejscu ukąszenia natychmiast pojawia się ból, a już po pięciu minutach zaczyna postępować ogólne zatrucie – występuje dzwonienie w uszach, zawroty głowy, drgawki, omdlenia, duszności, łzawienie oczu, bolesność klatki piersiowej, utrudnione oddychanie, porażenie strun głosowych, a na koniec bezdech prowadzący do śmierci. Porażenia ludzi odnotowano dla około 20 gatunków *Conus*, najczęściej były dziełem *C. textile* i *C. geographus*, lecz zdarzały się także w przypadku *C. striatus, C. aulicus, C. gloriamaris, C. marmoreus, C. omaria* i *C. tulipa* (Ryc. 34E). Podkreślić trzeba, że pojawienie się toksyn letalnych dla kręgowców nastąpiło w ewolucji *Conus* niezależnie kilka razy. Zarazem należące do rodzaju *Conus* ślimaki są często bardzo piękne – szereg z nich ma muszle najbardziej przez kolekcjonerów poszukiwane i najdroższe. To powoduje, że wielu je zbiera. W dodatku te ślimaki normalnie spotyka się zakopane w podłożu – niełatwo wówczas rozpoznać groźny gatunek, a także zorientować się, z której strony leży ryj i czy aktualnie nie jest wysunięty. U

C. striatus w jadzie znajduje się n-metylpirydyna, hommaryna, gamma-butyrobetaina i pochodne indolu. W dodatku tylna część gruczołu produkuje znacznie silniejsze toksyny niż przednia – zapewne niewielką ilość jadu, jaka pozostaje ślimakowi w przypadku konieczności ponawiania parokrotnie ataku czy obrony, kompensuje silniejsze działanie tej frakcji. Oznacza to jednak, że tym trudniej ocenić niebezpieczeństwo wynikające z ukąszenia – względnie łagodny przebieg znanych przypadków dla określonego gatunku nie gwarantuje, że kolejny będzie podobny.

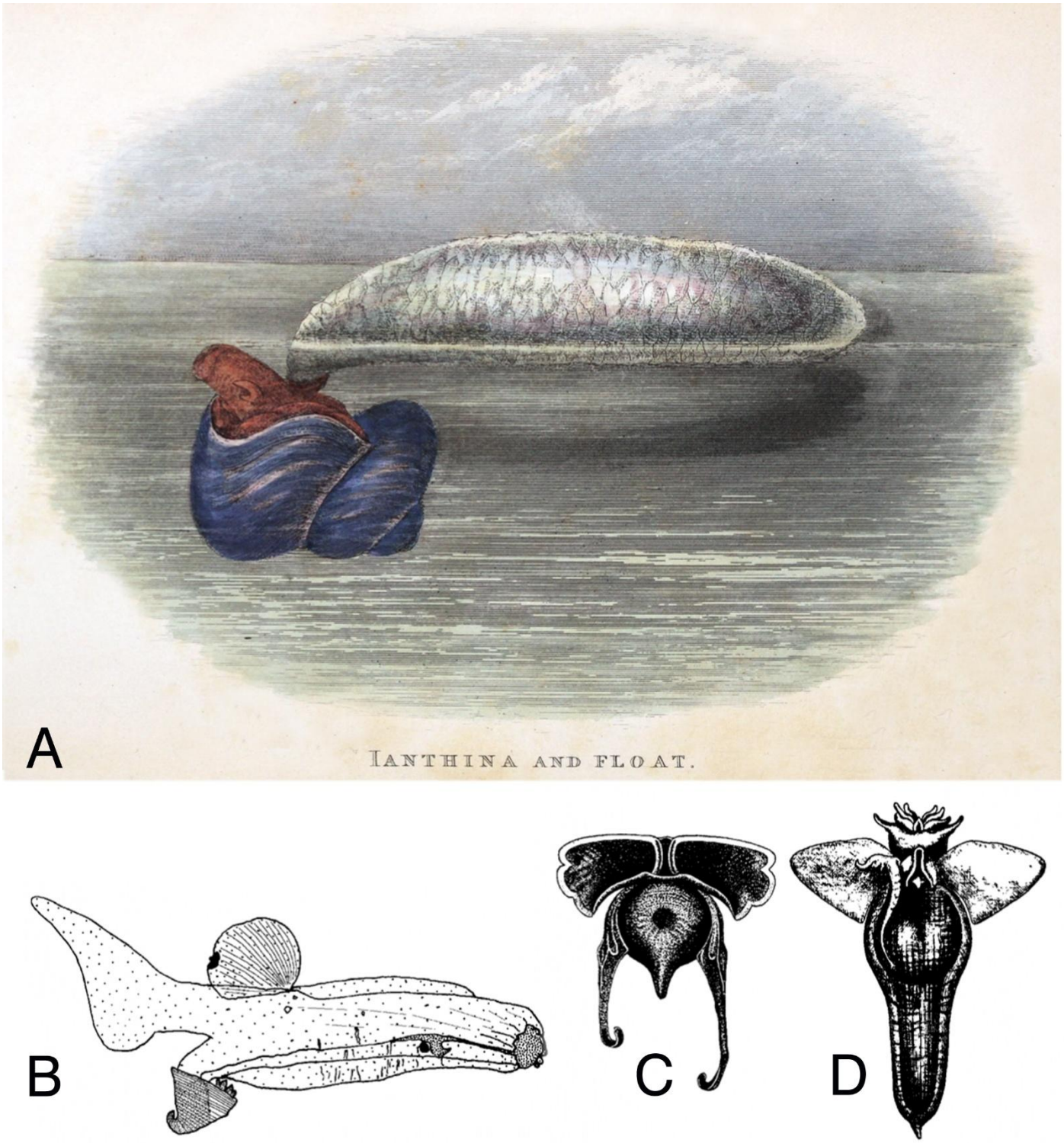
Większość przedstawicieli rodzaju *Conus* odżywia się jednak drobnymi bezkręgowcami dennymi. *C. textile* atakuje inne ślimaki, niejednokrotnie wstrzeliwując do sześciu kolejnych zębów, każdorazowo wraz z kolejną porcją jadu, a następnie w ciągu 20 minut ofiara zostaje połknięta – toksyna powoduje też odczepianie się mięśnia kolumienkowego od muszli, tak że połykane jest jedynie samo ciało ofiary. *C. imperialis* zjada wieloszczeta *Eurythoe complanata,* którego długie szczeciny wbijają się w ludzką skórę i wywołują podrażnienia, lecz przez przewód pokarmowy ślimaka przechodzą nie czyniąc mu szkody. *C. pennaceus* zjada głównie tyłoskrzelnego ślimaka *Haminoe crocata.* Zdecydowana większość *Conus* jest robakożerna i często atakuje wieloszczety grupowo, nie używając wówczas aparatu jadowego. Bywa, że na rafie zamieszkuje jeden czy dwa gatunki i wówczas żerują na dość szerokiej gamie ofiar, natomiast gdy razem występuje więcej gatunków, to specjalizacja pokarmowa jest u nich większa. Kapsuły zawierające jaja ślimaki te przyklejają grupami po spodniej stronie kamieni, w takiej grupie może być łącznie i półtora miliona jaj. Niektóre gatunki – jak *C. pennaceus* – nie mają planktonicznej larwy, w kapsule mieści się jedynie 80, a w całym zestawie kapsuł 3 500 dużych jaj bogatych w żółtko. *C. figulinus*, zamieszkujący dno piaszczyste, wytwarza najpierw pięć pustych kapsuł, które zakopane w piasku kotwiczą następne, zawierające już zapłodnione jaja.

Muszle lekkie lub ich brak – ślimaki toni wodnej

Choć zdecydowana większość ślimaków to mieszkańcy dna, stosunkowo nieliczne przystosowały się do życia w morskiej toni wodnej, a jeszcze mniej – na powierzchni wody. Do tych ostatnich należą Janthinidae. Te niewielkie, ślepe (choć mają niewielkie oczy opatrzone soczewkami) ślimaki o fioletowej, mierzącej co najwyżej parę centymetrów, pękatej muszli z niską skrętką, morfologicznie w niewielkim stopniu przystosowały się do takiego trybu życia. Właściwie przystosowania te ograniczają się do posiadania skrajnie cienkościennej muszli, dzięki czemu ślimak jest lżejszy – tonąłby więc wolniej, choć jednak by tonął. Przystosowanie do życia na powierzchni otwartego oceanu musi więc być innego rodzaju. Wykorzystany tu został śluz – u mięczaków niemal uniwersalny w swoich zastosowaniach. Ślimak wydziela go, otaczając nim pęcherzyki powietrza sklejane kolejno z sobą. W kontakcie z wodą śluz tężeje, zawiera zresztą wzmacniającą chitynę i w ten sposób powstaje tratewka, na której ślimak jest unoszony biernie przez wiatry i prądy morskie. Dlatego też gatunki *Janthina* (Ryc. 35A) charakteryzują kosmopolityczne, niezwykle szerokie – niekiedy wręcz światowe – zasięgi geograficzne. Ogólnie są mieszkańcami wód ciepłych, lecz niektóre gatunki trafiają się już przy Wyspach Brytyjskich. Są protandrycznymi obojnakami: osiągający dojrzałość ślimak jest samcem, później zmienia się w samicę. Niektóre *Janthina* są jajożyworodne – organizm matki opuszczają już larwy weliger mające wieczka.

Pożywieniem *Janthina* najczęściej jest rurkopław *Physalia*, znana skądinąd bąbelnica, czyli żaglowiec portugalski, mający charakterystyczny, wypełniony powietrzem pływak i długie, zwisające czułki opatrzone parzydełkami, których jad może być wręcz niebezpieczny dla życia człowieka. Zjadane są też i inne, mniejsze rurkopławy – *Velella* i *Porpita* – a także widłonogi i pluskwiaki Halobatidae – jedyne morskie owady, ślizgające się po powierzchni wody. Gdy tratewka – niejednokrotnie jedna wspólna służy paru ślimakom – znajdzie się w pobliżu odpowiedniej ofiary, ślimak przepełza z tratewki na atakowanego rurkopława. Uwalniana porcjami wydzielina gruczołu podskrzelowego prawdopodobnie znieczula lub paraliżuje ofiarę, ciśnienie krwi w hemocelu głowy wysuwa aparat gębowy i zaczyna się zjadanie zdobyczy. Tarka typu Ptenoglossa, licząca w każdym rzędzie szereg zębów uważanych za marginalne, a pozbawiona centralnego, ma postać dwóch nie połączonych ze sobą wstęg, podobnie jak u tarczogłowych, a także bliskiego *Janthina*, opisanego wcześniej *Epitonium*, inaczej niż u przeważającej większości ślimaków. Taka tarka działa jak pinceta, wciągając zjadane tkanki w głąb gardzieli. Dwie średniej wielkości *Janthina* w ciągu doby potrafią zjeść *Physalia,* o pływaku długości 10 cm.

Wśród Caenogastropoda mamy też ślimaki aktywnie i szybko pływające w toni wodnej – kilkucentymetrowa *Cardiapoda* dopływa do ofiary z prędkością 40 cm/s. To przedstawiciele nadrodziny Heteropoda. Mają wydłużoną nogę i głowę, a worek trzewiowy i muszlę silnie zredukowane. Charakterystyczne są wielkie, teleskopowe oczy: u *Carinaria mediterranea*



Ryc. 35. Ślimaki pelagiczne: A – *Janthina janthina* (Linnaeus, 1758), litografia z Jeffreysa *British Conchology*, vol. IV, London 1867; B – *Carinaria lamarckii* Blainville, 1817; C-D – ślimaki skrzydłonogie: C – *Limacina retroversa* (J. Fleming, 1823); D – *Clione limacina* (Phipps, 1774)

długości 15 cm oczy mają średnicę niemal 4 mm. Należą tu trzy rodziny, o różnym stopniu redukcji muszli, u Pterotracheidae zupełnie już nieobecnej. U *Carinaria mediterranea* (Ryc. 35B) niewielka i cienkościenna, czapeczkowata muszla okrywa też mały worek trzewiowy, zwisający w dół, pod potężną i silnie umięśnioną nogą przekształconą w płetwę i mającą w części środkowej przyssawkę. Ślimak płynąc dogania rybę, niekiedy niewiele mniejszą niż on

sam, przytwierdza się do niej przyssawką na płetwie, po czym rybę w całości połyka. Podobnie jak opisaliśmy to dla *Conus*, trawienie następuje w wielkim i rozciągliwym przełyku. *Carinaria mediterranea* jest niezwykle żarłoczna. B. B. Woodward znalazł w przełyku jednego osobnika aż sześć ryb, niewiele mniejszych niż ta złapana *Carinaria*. *Pterotrachea* zjada pelagiczne wieloszczety i rurkopławy, a *Cardiapoda placenta* salpy – może połykać salpę dwukrotnie większą od siebie, odcinając tarką nie mieszczącą się w przewodzie pokarmowym połowę.

Wśród tyłoskrzelnych jest więcej form pelagicznych. Są też denne, które od czasu do czasu – poszukując pokarmu lub partnera do rozrodu – mogą pływać: *Akera bullata* ma dobrze rozwinięte parapodia, normalnie złożone w fałdy na grzbiecie. Może je rozprostowywać i uderzać nimi z częstotliwością około 55 razy na minutę, co zapewnia dostateczną siłę napędową do przepływania niedługich odcinków. Na uwagę zasługują zwłaszcza ślimaki skrzydłonogie, zwane niekiedy „motylami morskimi" z powodu służących do pływania płetwowatych wyrostków nogi, niejednokrotnie przypominających kształtem skrzydło motyla. Te niewielkie, lecz masowo występujące zwierzęta stanowią ulubiony pokarm wielorybów. Skrzydłonogie to w rzeczywistości dwa rzędy: mające dziwaczną muszlę Thecosomata i pozbawione muszli Gymnosomata. Muszle Thecosomata (Ryc. 35C) są osobliwe, najczęściej pigułkokształtne – ujście pozbawionej skrętki (poza drobną częścią larwalną) muszli mieści się na obwodzie „pigułki". Drobne i niepozorne, niewielu znane, Thecosomata są na tyle masowe, że znaczne części dna Wszechoceanu pokrywa tzw. muł pteropodowy, utworzony z opadłych muszli tych ślimaków. Są rzęskowo-śluzowymi zjadaczami zawiesiny, głównie drobnego planktonu. U *Limacina* pokarm przykleja się do śluzu, wydzielanego przez podeszwę nogi i gruczoł leżący na dnie jamy płaszczowej, po czym śluz wraz z wychwyconym pokarmem jest przesuwany do otworu gębowego. U Cavolinidae wychwytują go jama płaszczowa i rozciągnięte parapodia lub skrzydełka, struna pokarmu wędruje do otworu gębowego pod płatem środkowym nogi. Cymbulidae natomiast wychwytują pokarm w śluzową sieć, wydzielaną przez wielkie gruczoły leżące przy krawędziach „skrzydeł": u kilkucentymetrowych *Gleba* czy *Corolla* sieć może mieć 2 m średnicy. Podczas żerowania zwierzę wisi nieruchomo pod siecią, brzuszną stroną do góry i z wyciągniętymi „skrzydłami", a wydłużony, urzęsiony i pokryty śluzem ryj zbiera pokarm z sieci. Wyjątkowo zjadane są nawet larwy skorupiaków i promienice o średnicy do 0,8 mm, jednak większość cząsteczek jest dziesięciokrotnie mniejsza.

Gymnosomata (Ryc. 35D) natomiast to sprawnie i szybko pływające, wysoko wyspecjalizowane drapieżniki. Kroplowate w zarysie, choć raczej pękate ciało ma z przodu parę dość krótkich, mocnych, szybko i synchronicznie bijących skrzydełek. Pomimo że nie mają oczu, sprawnie odnajdują ofiarę – ślimaka z rzędu Thecosomata. Najlepiej poznanym przypadkiem takiej ścisłej zależności pokarmowej jest żerowanie *Clione limacina* (Ryc. 35D) wyłącznie na opisanej wyżej *Limacina retroversa* (Ryc. 35C). U *Clione limacina* brak szczęk, natomiast po obu stronach otworu gębowego leżą kieszonki, mieszczące po około 15 chitynowych haków każda, a także trzy pary rurowatych czułków. Te ostatnie wysuwają się ze ściany jamy gębowej pod wpływem kontaktu z muszlą ofiary, zagarniają ją, po czym para wielkich i umięśnionych woreczków wynicowuje się, zagłębiając rzędy ostrych haków w ciele

ślimaka. Skurcz mięśni woreczków wyrywa z muszli ciało ofiary, zaczepione na hakach, jak korek z butelki, a tarka pomaga je połknąć. Związek drapieżnik-ofiara trwa u tej pary gatunków przez całe życie, również w fazie larwalnej. Oba gatunki wylęgają się z jaja jako typowe dla większości morskich ślimaków larwy typu weliger. U *Clione limacina* jednakże nieżerujący weliger już po kilku dniach przeobraża się w nie mającą już muszli larwę politrochiczną, drapieżną, żerującą wyłącznie na larwach weliger właśnie *Limacina retroversa*. Larwa mająca długość 0,6 mm może zjeść weliger o muszli średnicy 0,2 mm. Aby zapewnić larwie pokarm, *C. limacina* rozmnaża się nieco wcześniej niż *L. retroversa*. Z reguły, lecz nie zawsze. tuż po przeobrażeniu ślimak zaczyna żerować w podobny sposób i na podobnym pokarmie jak osobnik dorosły, jednak szereg młodych filtratorów początkowo zbiera pokarm tarką, a filtrować zaczyna później.

Skrętka skrajnie niska lub wysoka – dylemat ślimaków lądowych

Spośród siedmiu gromad mięczaków, pięć to wyłącznie zwierzęta morskie. Jedynie małżom i ślimakom udało się także opanować wody słodkie – pierwsze słodkowodne małże pojawiły się już w późnym dewonie, około 360 mln lat temu, a znane wszystkim Unionidae – małże reprezentowane u nas przez skójki *Unio* i szczeżuje *Anodonta* – też zamieszkały w wodach słodkich jeszcze w paleozoiku, tak że obecnie nie potrafimy wskazać ich morskich przodków czy krewniaków (o ile nie przyjmiemy ich kontrowersyjnego pochodzenia od niemal wymarłego rzędu Trigoniida, współcześnie reprezentowanego przez zaledwie parę głęboko-wodnych gatunków w morzach południowej Australii i Tasmanii). Inwazja lądów przez ślimaki przodoskrzelne musiała wieść poprzez wody słodkie, gdzie również pojawiły się tak wcześnie, że np. zupełnie nie wiemy, z jakimi ślimakami morskimi spokrewnione są Cyclophoroidea (tu należą nasze żyworódki *Viviparus*), a dokładniejsze pokrewieństwa choćby lądowych *Pomatias* czy *Acicula* też są niejasne. Jako jedyna gromada mięczaków ślimaki opanowały też środowiska lądowe. Nie jest ich mało – szacuje się, że na lądzie zamieszkuje około 35 000 gatunków, z tego 30 000 to płucodyszne, a spotkać je można w większości siedlisk, poza rejonami polarnymi. Oczywiście są to na ogół ślimaki niewielkie, cienkościenna muszla mierzy od paru milimetrów po parę-kilka centymetrów, wyjątkowo więcej jak u omawianej wcześniej *Achatina*.

O ile w morzu obserwujemy właściwie pełen ciąg zmienności wysokości skrętki – od zupełnie płaskiej po wieżyczkowatą, podobnie w wodach słodkich, gdzie dodatkowo muszla płucodysznych, w morzu nieobecnych (jeżeli nie liczyć choćby czapeczkowatej *Siphonaria*, aktywnej zresztą jedynie podczas odpływu) bywa także niemal planispiralna, dzięki wyporności wypełnionego powietrzem płuca, które równoważy jej ciężar, to na lądzie jest inaczej. Brak wspomagającej siły wyporu sprawia, że ślimak musi poradzić sobie z pełnym ciężarem muszli. To powoduje, że wiele pokrojów muszli nie może funkcjonować. Efektem jest tzw. bimodalny rozkład wysokości skrętki. Mówiąc prosto, są muszle proporcjonalnie szerokie, o skrętce niewysokiej (Ryc. 36A-C, K-L), a z drugiej strony muszle wąskie, o skrętce długiej, niekiedy nawet bardzo (Ryc. 36D-E, G. H. M-N). Form pośrednich brak. Po prostu jedynie muszla szeroka i mająca niską skrętkę może być niesiona ponad nogą i taka właśnie jest muszla u ślimaków aktywnie przemieszczających się po mniej więcej poziomym podłożu. Z kolei liczne gatunki zamieszkujące skały, pnie drzew i inne mniej więcej pionowe obiekty mają muszle wąskie i długie, które po prostu zwisają w dół. Zarazem wąskość muszli pozwala łatwiej ukryć się np. w skalnych szczelinach czy załamaniach kory. Ciekawym rozwiązaniem tych problemów ze statyką muszli jest dekollacja. *Rumina decollata* (Ryc. 36H-I), pospolita nad Morzem Śródziemnym, ma muszlę cylindryczną, lecz o zaledwie 3-4 zwojach, starsze bowiem odrzuca: dzieje się tak do czterech razy w życiu ślimaka, każdorazowo światło zwoju na nowym wierzchołku zostaje zaślepione (Ryc. 36I). Nadaje to muszli niezwykły, bardzo

charakterystyczny wygląd, a ślimak nie musi dźwigać niepotrzebnie długiej muszli. Dekollacja nie jest zjawiskiem częstym, lecz zdarza się i u innych ślimaków, jak u również bałkańskiej *Subulina subulata* (Ryc. 36G), a także słonowodnej *Truncatella subcylindrica,* dekollacja zdarzała się także u kopalnych głowonogów.

U lądowych przodoskrzelnych ktenidium oczywiście zanikło, a jama płaszczowa pełni funkcję płuca, jednak zachował się ogólny plan budowy ślimaka przodoskrzelnego, z narządami wydalniczymi niewydajnie oszczędzającymi wodę, toteż mimo zachowania wieczka ślimaki te są znacznie mniej odporne na wysychanie niż płucodyszne. Liczbę gatunków lądowych przodoskrzelnych szacuje się na 3 650-5 000, w naszej faunie mamy jedynie dwa gatunki dwumilimetrowej *Acicula*, na południu Europy częsty jest *Pomatias,* a także *Cochlostoma*, jednak większość to gatunki tropikalne. Niemal wszystkie mają bliskich krewniaków w wodach słodkich, inne w słonawych, tak że ich droga na ląd mogła wieść przez estuaria lub strefę pływów. W zapisie kopalnym przodoskrzelne pojawiły się na lądzie w późnym paleozoiku. U płucodysznych brzeg płaszcza zrasta się całkowicie z grzbietem nogi, a powietrze do jamy płaszczowej zasysane jest pneumostomem, czyli otworem oddechowym położonym (u form prawoskrętnych, stanowiących zdecydowaną większość) po prawej stronie ciała. Otwór otwiera się, a dno jamy, czyli płuca, obniża w wyniku skurczu mięśni grzbietu. Następnie pneumostom zostaje zamknięty, a rozkurcz mięśni podnosi dno płuca – w ten sposób ciśnienie gazu w płucu wzrasta, co zwiększa efektywność pobierania tlenu do krwi. Później otwór otwiera się, więc sprężone w płucu powietrze uchodzi na zewnątrz i cykl zaczyna się ponownie. Tak więc grzbiet nogi pełni funkcję przepony, a bardzo silnie unaczyniony płaszcz to miejsce wymiany. Oczywiście płuco nie zapewnia całej niezbędnej wymiany gazowej, odbywającej się też przez skórę, efektywniej dzięki najrozmaitszym brodawkom czy innej rzeźbie ciała ślimaka, zwiększającym powierzchnię wymiany.

Trzeba dla ścisłości zaznaczyć, że funkcjonujący od więcej jak stulecia podział na przodoskrzelne, tyłoskrzelne i płucodyszne jest obecnie nie do utrzymania, nie odzwierciedlając rzeczywistych pokrewieństw, choć pozostaje wygodny. Obecnie wiemy, że tyłoskrzelne i wliczane do płucodysznych nasadooczne (Basommatophora) to w rzeczywistości mieszanina linii ewolucyjnych, natomiast pozostają jako rzeczywiście odrębna grupa trzonkooczne (Stylommatophora), mające oczy na końcach kurczliwych, ale i wciągalnych czułków. Trzonkooczne stanowią zresztą zdecydowaną większość ślimaków lądowych. Tutaj pozostawimy na boku niewiarygodnie skomplikowane i niejasne pokrewieństwa, a więc i systematykę tych ślimaków. Spośród dawnych nasadoocznych warto wspomnieć Siphonariida z zamieszkującą strefę pływów wspominaną już *Siphonaria*, Hygrophila obejmującej szereg rodzin słodkowodnych, jak błotniarki Lymnaeidae, reprezentowane choćby przez wspominaną wcześniej otułkę *Myxas glutinosa*, czy zatoczki Planorbidae. Eupulmonata obejmują Ellobioidea, a więc nasze krajowe *Carychium,* o wałeczkowatej, niewiele ponad milimetrowej białej muszli, spotykane w szerokiej gamie wilgotnych siedlisk, jak łąki, zarośla czy brzegi wód. Tu należy też wychwytujący pokarm śluzową siecią *Trimusculus* (Ryc. 16E), a w strefie pływów Europy Zachodniej zamieszkuje pod kamieniami *Melampus* (Ryc. 36F).



Ryc. 36. Ślimaki lądowe: A – *Helix lucorum* Linnaeus, 1758; B – *Ryssota ovum* (Valenciennes, 1854), Filipiny, w sciółce lasu deszczowego, największy lądowy slimak Filipin; C – wapienna epifragma zamykająca ujście hibernującego ślimaka; D – *Columna columna* (O. F. Müller, 1774), Wyspa Św. Tomasza; E – *Ena montana* (Draparnaud, 1801), Dolina Mnikowska, Polska; F – *Melampus coffea* (Linnaeus, 1758), Maragogi, Alagaos, Brazylia, w namorzynach, czerwiec 1998; G – *Subulina subulata* (Jickeli, 1873), Itea, Grecja, stok porośnięty makią, wrzesień 1977; H-I – *Rumina decollate* (Linnaeus, 1758), Ateny< Grecja,0 campus uniwersytecki, maj 1984. dekollacja pokazana od strony wierzchołka muszli (I); J – *Acatina fulica* (Férussak, 1821), wyspa Zanzibar; K – *Succinea putris* (Linnaeus, 1758), Puszcza Niepołomicka, Polska; L – *Isognomostoma isognomostoma* (Schroter, 1784), Dolina Mnikowska, Polska; M – *Macrogastra ventricosa* Draparnaud, (1801), Dolina Mnikowska, Polska; N – *Macrogastra plicatula* (Draparnaud, 1801), Dolina Mnikowska, Polska; O – *Liguus virgineus* (Linnaeus, 1758), Dominikana, 1963

Stylommatophora pojawiają się w karbonie, gwałtownie, wręcz znienacka. Właśnie w karbonie na lądach rozwinęła się roślinność drzewiasta o blaszkowatych, zrzucanych liściach, zapewniająca stały cień i wilgotność, transpirująca też więcej wody, co znów podnosiło wilgotność powietrza, a jej zrzucane i duże liście tworzyły magazynujące wilgoć pokłady

ściółki. Tak więc ewolucja roślinności lądowej musiała poprzedzić pojawienie się na lądach warunków zapewniających przetrwanie ślimakom lądowym. Konserwatyzm Stylommatophora jest zdumiewający – większość współczesnych rodzin (37 z 72) pojawia się w zapisie pomiędzy pensylwanianem (290 mln lat temu) a eocenem (55 mln lat temu).

Często wskazuje się na wielki stopień endemizmu lądowych płucodysznych, czyli zamieszkiwanie przez określone gatunki zdecydowanie niewielkich obszarów. Tłumaczy się to bardzo ograniczoną ruchliwością tych zwierząt, a więc znikomymi – jak by się mogło wydawać – możliwościami ekspansji. Zarazem istnieją obserwacje np. przenoszenia przez trzmiele przodoskrzelnego, zachodnio- i południowoeuropejskiego *Pomatias elegans,* gdy zamykając wieczko zaciska pomiędzy nim a brzegiem muszli nogę owada. Podobnie gęsty i lepki śluz płucodysznej *Vitrina* przykleja ją do upierzenia ptaków. W każdym razie mechanizmy tego rodzaju wyglądają na wydajne: gdy pamiętny wybuch wulkanu Krakatau zniszczył doszczętnie całą lądową faunę na tej indonezyjskiej wyspie, położonej o 40 km od najbliższego lądu stałego, a 18 od najbliższej innej wyspy, to już po 25 latach na Krakatau znaleziono cztery gatunki ślimaków lądowych. W dodatku wprawdzie przybyły one po pierwszych owadach, lecz przed płazami, a nawet ptakami. Pomimo to świat ślimaka to świat na ludzką miarę niezmiernie ograniczony w przestrzeni. Bywa, że zwykły strumień, szosa, tor kolejowy, piaszczysta wydma czy pas nieodpowiedniej roślinności to już przeszkody nie do przebycia. Nawet stosunkowo duży winniczek *Helix pomatia* (Ryc. 37D-E), skądinąd zdolny do okresowych wędrówek kilkaset metrów i więcej, wykazuje różnice struktury genetycznej pomiędzy demami (grupami osobników) zamieszkującymi przeciwne brzegi strumienia. Jest tak pomimo tego, że gdy na przykład stanowisko odpowiednie do zimowania, czyli zakopania się o miękkiej glebie, nie zapewnia dosyć wartościowego pokarmu w okresie wegetacyjnym, ślimak okresowo zmienia miejsce, kierując się zresztą położeniem słońca na niebie. Winniczek pełznie za pomocą fal skurczów mięśni nogi, a przestraszony, uciekający „galopuje", podobnie jak opisaliśmy to dla ogromnego karaibskiego *Strombus gigas*. Winniczek przemieszcza się wówczas podnosząc i wysuwając daleko do przodu okolicę głowy, przywiera przednim końcem nogi do podłoża i dociąga do niej resztę ciała, ruchem gąsienicy motyla miernikowca. Pozostawia wówczas charakterystyczny ślad złożony z plam, a nie ciągłej wstęgi śluzu. *Arianta arbustorum,* też stosunkowo duża, o muszli średnicy pary centymetrów, pokonuje dziennie odległość do 4,5 m, choć średnio zaledwie 0,6, jednak aktywne pełzanie wymaga odpowiedniej kombinacji temperatury, wilgotności powietrza i długości dnia. Co więcej, gdy ślimak ten dopełza do granicy płata roślinności, na której znajduje odpowiednie warunki, nigdy nawet nie próbuje penetrować nieodpowiedniego dlań siedliska, lecz natychmiast zawraca. Podobna ruchliwość cechuje *Cepaea nemoralis* (Ryc. 37A-C), *Achatina fulica* (o inwazji której pisaliśmy) w ciągu trzech miesięcy może pokonać 500 m.

Wspomniane ślimaki należą jednak do tych większych. Obok nich istnieje – a właściwie stanowi większość – szereg gatunków, których przedstawiciele nie przekraczają kilku-kilkunastu milimetrów. *Punctum pygmaeum* – nasz najmniejszy lądowy ślimak, o płaskiej, dyskowatej muszli średnicy niewiele ponad milimetr – pokonuje średnio zaledwie 47, a maksymalnie 95 mm w ciągu 12 godzin, zależnie od wielkości osobnika, lecz nie od pozostającej do dyspozycji przestrzeni czy zgęszczenia populacji, podobne odległości

mierzono i w dzień, i w nocy. Kierunek przemieszczania nie zależy przy tym od kierunku poprzedniego pełznięcia. Warto zauważyć, że proste obliczenia wskazują na za krótki czas od ostatniego zlodowacenia, aby ślimak mógł – pełznąc – dotrzeć do krańców swojego współczesnego zasięgu, musiał być więc w jakiś sposób pasywnie transportowany. Pomimo że niełatwy do znalezienia, jest jednym z najczęstszych europejskich ślimaków siedlisk umiarkowanie wilgotnych, osiągając zagęszczenia 173 osobniki na m^2. Niewielka ruchliwość mogłaby jednak uniemożliwić mu znalezienie partnera do rozrodu, toteż *P. pygmaeum* może z powodzeniem rozmnażać się w izolacji, poprzez samozapłodnienie. Zawarte w tworzącym ślad śluzie feromony ułatwiają tym ślimakom skupianie się, co zmniejsza zagrożenie przez drapieżniki – dobór naturalny premiuje takie zachowania, podobnie jak premiuje tworzenie ławic przez ryby – a także spowalnia tracenie wody.

Dla lądowego ślimaka odpowiednie warunki występować mogą np. wyłącznie po spodniej stronie kawałka kory, mierzącego parę centymetrów, albo na pniu samotnego drzewa, bądź w kępie roślin o średnicy pół metra. Stąd rozmieszczenie ich może być zdecydowanie plamowe. Ponadto u wielu – jak winniczka *Helix pomatia* (Ryc. 37D-E), *H. aspersa*, *Euglandina rosea, Limax maximus* (Ryc. 37H), *L. pseudoflavus* czy *Punctum pygmaeum*, występuje wspominany już gdzie indziej tzw. *homing,* czyli wracanie na czas nieaktywności do tego samego, ściśle określonego miejsca, z dokładnością nawet poniżej milimetra. Oczywiście powodem są odpowiednie warunki panujące właśnie w tym miejscu. Ślimaki zwykle dążą tam po własnym śluzowym śladzie. Stwierdzono jednak, że winniczek odnajdował swoją kryjówkę nawet przeniesiony na odległość 40 m, choć z odległości 150 m już trafić nie umiał, a dorosła *Achatina fulica* wracała pokonując 30 m. Zarazem miejsce zimowania winniczek pamięta przez trzy lata. Ruchliwość bywa większa u młodych i przy przegęszczeniu populacji, co zapewnia zachowywanie właściwych zagęszczeń przez ślimaki. Większość lądowych ślimaków jest aktywna nocą, lecz obserwacje wskazują, że podłoże rytmu aktywność może być różne – u jednych gatunków zależy od fotoperiodu, gdy u innych występuje wewnętrzny, niezależny zegar biologiczny. Ponadto bardzo często współwystępujące ślimaki o podobnych wymaganiach rozmijają się porą aktywności, np. jeden jest ściśle nocny, gdy drugi poranno-wieczorny, dzięki czemu międzygatunkowa konkurencja ulega osłabieniu.

Niewielkie możliwości przemieszczania się, dodatkowo wzmocnione przywiązaniem do określonego miejsca i nieryzykowaniem inwazji terenów mniej odpowiednich, muszą za sobą pociągać niejednokrotnie bardzo niewielkie zasięgi wielu gatunków. Lądowe ślimaki są zwykle w stanie przetrzymać – nawet przez dłuższy czas – całkiem nieodpowiednie warunki, jest to jednak technika pasywna: trwanie w uśpieniu, dopóki warunki się nie poprawią. Zarazem jednak ułatwia to pasywny transport, toteż np. okolice wielkich miast na całym świecie mają malakofaunę bardzo podobną, w następstwie zawleczeń. Choćby nasz krajowy *Deroceras.* Jest to pozbawiony muszli mieszkaniec strefy umiarkowanej, lecz w wyniku przypadkowych zawleczeń trafia się i w tundrze i – choć jedynie towarzysząc człowiekowi – w tropikalnych lasach deszczowych, wszędzie radząc sobie nieźle. Przeważają jednakże odwrotne przykłady. *Helenoconcha relicta,* o muszli do 3,3 mm, występuje wyłącznie na Wyspie Świętej Heleny i to jedynie w obrębie jednej kępy palm, choć w zbiorach jest 84 dorosłych i 304 młodocianych okazów tego gatunku. *Discus macclintocki,* nie przekraczający

średnicy muszli 8 mm, spotykany jest w Stanach Zjednoczonych, przy czym w plejstocenie był obecny w stanach Illinois oraz wschodnich częściach Missouri i Iowa, obecnie zaś w północno-wschodniej Iowa i przylegających terenach stanów Minnesoty i Wisconsin. Tworzy tam jednak wyłącznie drobne kolonie, w zimnych i wilgotnych miejscach, jedna kolonia może zamieszkiwać obszar zaledwie 3 m^2 i liczyć wszystkiego mniej niż 50 osobników - pomimo to kolonie takie wydają się trwałe. *Divellomelon hilleri* z Australii zamieszkuje wyłącznie płat roślinności o wymiarach 20 na 15 m, a również australijski *Bothriembryon spenceri,* o dwucentymetrowej muszli, znany jest z trzech kęp figowców odległych od siebie o kilka kilometrów, podczas gdy najbliższe stanowiska innych gatunków tej samej rodziny znajdują się od niego 800 i 450 km. Dla 20 gatunków australijskich Camaenidae areały wynoszą 0,01-7,45 $km^{2.}$

Choć lądowych ślimaków – jak już pisaliśmy – jest prawdopodobnie około 35 000 gatunków, to na wielu terytoriach występuje ich obok siebie zaledwie od jednego po cztery. Oczywiście niedawne przecież zlodowacenia musiały zubożyć faunę ślimaków na terenach, które obejmowały – po prostu niewiele gatunków zdołało już powrócić. Ponadto wiele siedlisk jest z natury ubogie w te zwierzęta. Ogólna reguła to występowanie większej liczby gatunków na terenach bogatych w węglan wapnia – co nie wynika bynajmniej z konieczności znajdowania budulca na muszle, znamy bowiem gatunki o muszlach grubych, a pomimo to wręcz nie tolerujące najmniejszych ilości węglanu wapnia w siedlisku. Węglan do budowy muszli ślimaki pobierają zresztą najprawdopodobniej z pitą wodą oraz pokarmem. Występowanie wapiennych skał zapewnia natomiast ślimakom korzystniejszy, alkaliczny odczyn podłoża, a także lepsze dla nich stosunki termiczne i wilgotnościowe. Lasy iglaste są biotopami skrajnie niekorzystnymi, natomiast góry, dzięki bogactwu mikrosiedlisk, zwykle mają bogatszą malakofaunę. Oczywiście mówiąc o współwystępowaniu, mamy w przypadku ślimaków na myśli występowanie razem na, powiedzmy, tym samym pniu czy płacie roślin. Dla zwierząt tych bowiem na obszarze, załóżmy, kilometra kwadratowego można zwykle znaleźć całą gamę mikrosiedlisk, więc i będzie tam wiele gatunków – choćby na terenie Ojcowskiego Parku Narodowego mamy ich około stu.

Wyjątkami od ogólnie niewysokiej liczby gatunków współwystępujących lądowych ślimaków są obszary lasów deszczowych Afryki Wschodniej (10-25 gatunków razem), Europy Zachodniej (ponad 20), Nowych Hebrydów i Nowej Kaledonii (do 21) czy płatów leśnych w Kimberley w zachodniej Australii (20). W Oahu na Hawajach obok siebie (tzw. ścisła sympatria) spotykamy obecnie zaledwie 5-8 gatunków, choć dawniej było trzykrotnie więcej, a łącznie z Oahu wykazano 395 gatunków ślimaków lądowych. Jak dotąd niepobitym rekordem jest współwystępowanie aż 72 gatunków w lasach Wyspy Północnej Nowej Zelandii. Niewiele mniej, bo 40-50, spotyka się w płatach lasu deszczowego w stanach Queensland i północnej części Nowej Południowej Walii w Australii, a 25-35 na Jamajce i Hispanioli w Wielkich Antylach. Jedna z największych radiacji, czyli różnicowania na odrębne gatunki, zajmujące (na ogół) nieco choć odmienne pozycje w ekosystemie, miała miejsce na wyspach Polinezji, Mikronezji i Fidżi. Z 266 Zonitoidea Pacyfiku aż 95% to endemity. Zazwyczaj najbogatszą faunę mają oceaniczne wyspy, liczące ponad 5 mln lat – ich malakofauna wykazuje przy tym wysoki stopień odrębności. Niestety wiele pacyficznych ślimaków wymarło, nieraz zanim



Ryc. 37. Ślimaki lądowe: A-C – *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758); D-E – *Helix pomatia* Linnaeus, 1758, winniczek; F – *Arion lusitanicus* Mabille, 1868, kopulujące; G – *Bielzia coerulans* (Bielz, 1851); H – *Limax maximus* Linnaeus, 1758; I – *Succinea putris* (Linnaeus, 1758); J – *Poiretia cornea* (Brumati, 1838)

zaczęto je zbierać. Na wyspie Rapa, liczącej 36,33 km^2, zamieszkują 102 gatunki, w tym 15 przodoskrzelnych. W rzeczywistości te 102 gatunki zebrano na zbadanej pod tym względem części wyspy, z obszaru zaledwie 3,28 km^2, czyli mniej niż dziesiątej całej powierzchni Rapa, przy tym współwystępowało w jednym miejscu co najwyżej 21. Dowodzi to zdumiewającej „pojemności" takiej wyspy, jeżeli idzie o liczbę odrębnych gatunków lądowych ślimaków. Najwięcej gatunków znajdujemy na wysokich wyspach – to zrozumiałe, tam bowiem jest też

najwięcej mikrosiedlisk, a w dodatku każda dolinka może mieć swój gatunek, i to jeden zamieszkujący na ziemi, inny nisko na drzewach, a jeszcze inny wyżej, w koronach drzew. Szacuje się, że na jednej wyspie może być i do 400-500 gatunków. Przy tym stare wyspy nieraz mają mniej gatunków niż młodsze. O ile siedliska nie są zniszczone, ślimaki introdukowane przez człowieka uzupełniają miejscową faunę, gatunków rodzimych nie wypierając. To jednak zaobserwowano zaledwie parę razy, zazwyczaj bowiem, niestety, introdukcje to zaledwie drobny element serii zmian i zniszczeń powodowanych przez człowieka. Na wspomnianej Nowej Zelandii 60 gatunków spotkać można na hektarze lasu. Dzieje się tak dzięki wyjątkowo sprzyjającemu klimatowi, niezwykle odpowiedniej ściółce i ubóstwu drapieżników żywiących się ślimakami.

Partula to rodzaj lądowych ślimaków zamieszkujący wyspy Pacyfiku, o którym pisze się w każdym podręczniku ewolucjonizmu jako o przykładzie niezwykle intensywnej i szybkiej specjacji, czyli powstawania gatunków. 112 gatunków i szereg form o niepewnym statusie, lecz dających się wyodrębnić w sposób pewny, zamieszkuje wyspy od Indii po Mikronezję, Melanezję i Polinezję. Ślimak mógł być niezamierzenie rozprzestrzeniany przez człowieka w czasach prehistorycznych. Wyspy Towarzystwa wydają się centrum rozmieszczenia, gdyż jest tam aż 44 gatunki. *Partula* nie wytrzymuje nawet krótkiego kontaktu z morską wodą, zresztą nie pokonałaby szerokiego, piaszczystego pasa przyboju, toteż przyniesienie przez prądy morskie na dryfujących roślinach nie jest prawdopodobne. *Partula gibba* występuje na Guam, Tinianie i Sajpanie, *P. hyalina* na Tahiti oraz Wyspach Cooka. Pozostałe wydają się ograniczone do jednej wyspy każda, z nielicznymi wyjątkami jedynie na wyspach wysokich, wulkanicznego pochodzenia. Na wyspach Pacyfiku znajdujemy przedstawicieli 31 rodzin ślimaków lądowych, wszystkie nie wykazują powiązań z malakofauną pobliskich kontynentów. *Partula* zamieszkują cieniste i wilgotne dolinki, oddzielone skalistymi grzbietami, stanowiącymi dla tych ślimaków bariery nie do przebycia. Wśród *Partula* dają się wyróżnić trzy grupy o odmiennym trybie życia. Pierwsza to ślimaki naziemne, czasem wspinające się metr po pniach drzew, druga to gatunki żerujące nocą na ziemi, a dzień spędzające na drzewach, wciągnięte w muszlę i przyklejone śluzem do spodniej strony liści, trzecia to zwierzęta w pełni nadrzewne, przez całe życie na ziemię nie schodzące. Wszystkie gatunki zjadają rozkładające się tkanki roślinne i grzyby, a nigdy nie jedzą żywych tkanek roślin okrytonasiennych.

Dla ślimaków wyspami są nie tylko te leżące na oceanie. Na przykład wapienne wzgórza, położone wśród podmokłej dżungli na Malajach, stanowią dla wapieniolubnych gatunków izolowane wyspy. Nawet tam, gdzie wzgórza dzieli parę zaledwie kilometrów, nigdy nie tworzyły one geologicznie ciągłej formacji. Pomiędzy niektórymi ograniczona migracja jest możliwa, między innymi niewątpliwie nie. Wzgórza zamieszkują zarówno płucodyszne, jak i przodoskrzelne. Do podnóży wzgórz niełatwo dotrzeć przez dżunglę, a same wzgórza to pionowe skały, zupełnie niedostępne, toteż malakofaunę wzgórz znamy jedynie z pustych muszli, znajdowanych u podnóży. Może więc szereg „gatunków" to tylko formy ekologiczne, tym bardziej że np. u tamtejszych Cyclophoridae w wilgotnych środowiskach muszle mają gęsto rozmieszczone żebra, gdy u tych samych gatunków ze stanowisk suchszych żeber brak. Tym niemniej co najmniej część znajdowanych form to odrębne gatunki. W każdym razie z

ponad stu takich form 70 jest znane z jednego zaledwie wzgórza. Z pozostałych zdarzały się i takie, które znajdowano nawet na 19 z 28 badanych wzgórz. Zarazem niektóre wzgórza nie mają zupełnie endemitów, gdy na innych jest ich nawet więcej niż dwa. Z drugiej strony, na prawdziwych morskich wyspach też bywa różnie. W Archipelagu Malajskim znajdujemy szereg endemitów, obecnych na jednej tylko wyspie, lecz i żyjące na bliskich sobie parach wysp, a nieraz i na całym archipelagu. Choćby słodkowodna przodoskrzelna *Thiara scabra* rozciąga swój zasięg od wyspy Mauritius, poprzez Indie i Malaje, po niektóre wyspy Pacyfiku. Lądowe płucodyszne *Amphidromus perversus* i *A. inversus* obejmują swymi zasięgami szereg wysp Malajów, to świadectwo niedawnego jeszcze istnienia pomostu lądowego.

Zdecydowana większość ślimaków płucodysznych to roślinożercy, większość zjada albo martwe, rozkładające się części roślin zielnych, albo grzyby, glony czy porosty, niektóre jedzą też żywe rośliny, choć raczej te, które mają miękkie liście, wiele np. chętnie zjada pokrzywę. Trawienie celulozy ułatwiają im symbiotyczne bakterie w przewodzie pokarmowym, a także enzym celulaza, wytwarzany przez samego ślimaka. Do płucodysznych zalicza się jednak także gatunki drapieżne. W Polsce występują dwa gatunki *Daudebardia*, oba rzadkie i spotykane jedynie na południu kraju, w górach i na pogórzu. Ślimak osiąga u nas 15 mm długości, w bardziej południowych krajach 30, a jego muszla mierzy zaledwie 3-4 mm: w młodości zapewnia ona ślimakowi ochronę, gdy później jest już tylko tworem szczątkowym. W dzień *Daudebardia* zagrzebują się w rumowisku skalnym lub butwiejących szczątkach roślin, a żerują nocą atakując dżdżownice, wazonkowce, larwy owadów i inne ślimaki, w tym również mniejsze osobniki własnego gatunku. Podobnie południowo- i zachodnioeuropejska *Testacella* wchodzi do chodników dżdżownic, zjada dżdżownice i inne ślimaki. Także szereg gatunków szklarkowatych (Zonitidae) – w tym i nasz krajowy *Oxychilus* – zjada wazonkowce, dżdżownice i ślimaki. Wśród krajowych warto zwrócić uwagę na wielkiego ślimaka nagiego – *Arion ater*. Ten zachodnioeuropejski gatunek w Polsce ma naturalny zasięg jedynie w północno-zachodniej części kraju, lecz zawleczony został w wiele miejsc, choćby w okolice Limanowej, Rożnowa czy do Krakowa. Kilkunastocentymetrowy, czarny – rzadziej ceglasty – zasadniczo żywi się szczątkami roślin i grzybami, lecz nie gardzi i białkiem zwierzęcym. Potrafi zabijać i wyjadać pisklęta z gniazd, a nawet noworodki zajęcy, u których przegryza ciemiączko i dostaje się do mózgu; podobnie zachowuje się także duży *Arion lusitanicus* (Ryc. 37F), zawleczony z Półwyspu Iberyjskiego. *Poiretia cornea* (Ryc. 37J), dynarska, zjada ślimaki *Rumina decollata* i *Pomatias elegans*, jak też dżdżownice i wazonkowce.

Dla aktywnego pełzania i żerowania ślimaki lądowe wymagają siedlisk wilgotnych, jednak przetrwać są w stanie także w siedliskach suchych, jeżeli choć czasem jest tam wilgotniej. Zadziwiające jest choćby niezwykłe bogactwo skrajów pustyń, na których trwają, zepchnięte przez konkurentów z siedlisk korzystniejszych, gatunki niegdyś znacznie szerzej rozmieszczone. Pozbawione muszli ślimaki nagie (Ryc. 37F-H), do których jeszcze wrócimy, są szczególnie odporne na nieuniknioną w ich przypadku, czasową utratę wody. *Deroceras reticulatus* może pełzać, dopóki nie straci 25% swej wagi, *Arion rufus* może bez szkody utracić do 60%, *Malacolimax tenellus* nawet 80%, a mający muszlę winniczek 50% masy ciała, szybko odzyskiwanej, gdy znów pojawi się woda, choćby w postaci kropli rosy. Tracenie wody na drodze dyfuzji przez skórę jest znikome, straty zachodzą głównie przy wydzielaniu śluzu,

niezbędnego do pełzania, toteż ograniczając przemieszczanie się ślimaki zmniejszają straty do minimum. Wciągnięty w muszlę dla ochrony przed wysychaniem ślimak wytwarza epifragmę, czyli śluzowy lub zwapniały twór zamykający muszlę (Ryc. 36C), nie mający nic wspólnego z wieczkiem, ośmiokrotnie zmniejszający utratę wody uśpionego ślimaka. Często najbardziej zewnętrzna epifragma jest wapienna, a głębiej położone są kolejne utworzone z samego śluzu. Epifragma chroni przed utratą wody uśpionego ślimaka, którego metabolizm bardzo silnie zwalnia, jednak całkowicie nie ustaje. Hermetyczne zamknięcie byłoby więc dlań zabójcze, zatrułby się własnymi metabolitami. Konieczne jest więc zapewnienie jakiejś wymiany gazowej, jednak nie połączonej z utratą wody – stąd bywają w epifragmach otwory o brzegach z listewkami by ograniczyć straty pary wodnej, bywają też najrozmaitsze, nieraz przedziwnie rozmieszczone kanały w muszlach pustynnych ślimaków, zbudowane tak by jak najbardziej ograniczyć parowanie. Epifragmy miewają różną budowę i niewątpliwie pojawiały się w ewolucji Stylommatophora niezależnie wiele razy. Bywa też epifragma wielokrotna, czyli kolejne warstwy zamykają ujście muszli. Dla odmiany świdrzyki (Clausiliidae: Ryc. 36M-N) zamykają ujście śmigiełkowatym, konchiolinowym tworem, zwanym klauzilium.

Podobnie ograniczają wysychanie najrozmaitsze zęby i listwy w ujściu muszli (Ryc. 36D, L, M-N), które zarazem zabezpieczają ciało ślimaka przed inwazją drapieżnych owadów. Muszla pustynnych ślimaków najczęściej jest biała, dla zmniejszenia pochłaniania ciepła z promieniowania słonecznego. Analogicznie, w europejskich górach *Arianta arbustorum* ma jaśniejszą muszlę i ciało, by pochłaniać mniej promieniowania. Grubościenne muszle pustynnych ślimaków zapewniają lepszą izolację termiczną, a masywna rzeźba zwiększa powierzchnię, z której oddawane jest ciepło. Składają niewiele jaj, często też mają niewielkie narządy rozrodcze: przykładem *Sonorella,* u której zespół prącia jest dziesięciokrotnie mniejszy w stosunku do wielkości muszli, gdy zwierzę występuje na terenach suchych. Mocne urzeźbienie charakteryzuje też muszle mieszkańców gleby, zapobiega przyklejaniu się cząsteczek podłoża do muszli, choć np. Zonitidae rozwiązały ten problem inaczej, wytwarzając charakterystyczne, niemal woskowate periostrakum czyli oskórek. Winniczki pozostając aktywne wytrzymują do czterech tygodni bez wody. Oczywiście najbardziej zdumiewających przykładów zdolności przetrzymania okresów suszy dostarczają nam ślimaki terenów pustynnych. Kurt Floericke opisuje pustynnego ślimaka z Algierii, który wytrzymał w stanie anabiozy, czyli uśpiony – traktowany zresztą jako pusta muszla i jako taka przyklejony do kawałka kartonu w londyńskim muzeum – pełne cztery lata. Gdy po tym okresie został przypadkiem zwilżony, natychmiast zaczął pełzać i zjadać tenże karton wraz z muzealną etykietką.

Redukcja muszli, opisywana już dla niektórych morskich ślimaków, zdarza się także u lądowych Stylommatophora. U szeregu z nich uległa ona redukcji, nie zapewniając ślimakowi możliwości pełnego wciągnięcia się do środka, a u innych muszla jest szczątkowa i ukryta pod niewielkim płaszczem albo nie ma jej wcale. Są to tzw. ślimaki nagie (Ryc. 37F-H). Utrata schronienia w muszli kompensowana jest u nich większą ruchliwością i możliwościami wciskania się w kryjówki czy penetracji górnych warstw gleby. Poza ucieczką do kryjówek ślimaki nagie chronią się przed wysychaniem wydzielaniem niezwykle gęstego, lepkiego śluzu. Ceną utraty muszli jest niemożność znoszenia wysuszającego wiatru czy promieni

słonecznych, toteż – nie mogąc przetrwać niekorzystnego okresu wysoko na roślinach – ślimaki nagie nie zamieszkują nigdy terenów okresowo zalewanych. Nie jest to grupa taksonomicznie jednorodna, należą tu liczne, bliżej ze sobą niespokrewnione rodziny, jak też pojedynczy przedstawiciele rodzin grupujących poza tym ślimaki mające muszle. Obok roślinożerców, których płaszcz i ewentualnie zredukowana, lecz wciąż obecna muszla leżą nad przednią częścią ciała, należą tu drapieżniki o muszli czy samym płaszczu leżących z tyłu, dzięki czemu wydłużona przednia część przewodu pokarmowego umożliwia połykanie i trawienie sporej ofiary, podobnie jak opisywaliśmy to np. dla *Conus* czy *Carinaria*. W naszej malakofaunie to właśnie niektóre ślimaki nagie osiągają największe wymiary: *Limax cinereoniger* dorasta 20, a wyjątkowo i 30 cm.

Wszystkie płucodyszne są obojnakami, przy czym ta sama gonada - gruczoł obojnaczy - nie podzielona ani anatomicznie, ani funkcjonalnie, wytwarza raz jaja, raz plemniki. Oczywiście stwarza to warunki do samozapłodnienia, którego jednak większość gatunków unika. Przykładowo u *Arianta arbustorum* gdy u izolowanych osobników dochodzi w końcu do samozapłodnienia, to przeżywalność zygot jest stukrotnie mniejsza niż przy zapłodnieniu krzyżowym, kiedy oba osobniki przekazują sobie plemniki. Z drugiej strony, u szeregu gatunków samozapłodnienie jest wręcz regułą. U słodkowodnego przedstawiciela błotniarek, południowoamerykańskiej *Lymnaea columella* (zawleczonej zresztą do cieplarni choćby i polskich ogrodów botanicznych) kolejno zmieniający się badacze wyhodowali w izolacji, przez 20 lat, 93 następujące po sobie pokolenia uzyskane wyłącznie na drodze samo-zapłodnienia, czyli zapłodnione jaja były trzymane w izolacji aż do osiągnięcia przez rozwijającego się osobnika dojrzałości płciowej i złożenia przez niego samozapłodnionych jaj, które znów izolowano. Kondycja ślimaków była nadal dobra, a eksperyment przerwano po prostu z powodu znużenia eksperymentatorów. Również lądowy trzonkooczny *Liguus* z Florydy rozmnaża się głównie poprzez samozapłodnienie, na ogół jednak ślimaki unikają samozapłodnienia, co więcej kopulują wielokrotnie i z różnymi partnerami, dzięki czemu możliwa jest konkurencja plemników przechowywanych w zbiornikach nasienia.

Zachowania związane z kopulacją są u płucodysznych różnorodne i nieraz złożone, a kopulacja może trwać i 34 godziny. U ślimaków nagich występuje charakterystyczny dla określonego gatunku taniec godowy, a niektóre z nich np. kopulują wisząc na nitce śluzu (*Limax maximus*: Ryc. 37H). Warto wspomnieć o jednej z osobliwości tego etapu rozrodu, spotykanej też u wielu tyłoskrzelnych, czyli o wystrzeliwaniu tzw. strzałek miłosnych. Te występujące choćby u winniczka, a poza tym u co najmniej 10 rodzin Stylommatophora, chitynowe lub wapienne sztylety mają pokrój i liczbę często charakterystyczne dla określonego gatunku. Leżą w woreczkach, z których mogą być z siłą wystrzeliwane, po czym zastępowane nowo wytwarzanymi. Wystrzelona przed kopulacją jedna lub parę strzałek wbija się w ciało partnera. Długo sądzono, że działa to na niego pobudzająco. Obecnie wiemy, że nie za bardzo potrafimy wyjaśnić funkcję strzałek. Kopulacja nie poprzedzona wystrzeleniem tych tworów nawet częściej zachodzi do końca, a wbicie strzałki w ciało ślimaka nie dość, że nie pobudza go, to wręcz powoduje skurcz, wciąganie się w muszlę, zaprzestanie zachowań płciowych lub nawet ucieczkę. Wydaje się, że wystrzelenie strzałki pobudza raczej strzelającego, jest też może dlań rozładowaniem agresywnych, męskich elementów zachowania poprzedzającym

pełnienie funkcji samicy, jakąś behawioralną reminiscencją rozdzielnopłciowego przodka. Są to jednak znów jedynie spekulacje. Wielokrotna kopulacja, obserwowana u wielu ślimaków lądowych, zwiększa procent zapłodnionych jaj, intensyfikuje ich wytwarzanie y i podwyższa różnorodność potomstwa.

Zapłodnione jaja Stylommatophora, zwłaszcza jeżeli zygota zaczęła się już dzielić, wytrzymują przez szereg dni temperaturę 0°C, a po przetrzymaniu tysiąca zapłodnionych jaj przez siedem miesięcy w temperaturze 4°C, po przeniesieniu do temperatury pokojowej w ciągu doby z wszystkich wylęgły się młode. Jaja niektórych ślimaków nagich wytrzymują bez szkody utratę 70-80% wody. Dlatego właśnie rozwijające się zarodki są najodporniejszym stadium tych ślimaków, najczęściej przypadkowo przenoszonym poza naturalny obszar występowania gatunku. Ta faza cyklu życiowego zapewnia też przetrwanie najbardziej niekorzystnych warunków u gatunków o cyklu rocznym, u nas zimy, lecz już na południu Europy – letniej suszy. Spowalnianie rozwoju embrionalnego przez niekorzystne warunki umożliwia właśnie przetrzymywanie przeciągających się okresów chłodów czy suszy, dla wylęgniętego już ślimaka letalnych. U niektórych pustynnych gatunków (*Limicolaria*) zarodki mają nawet własne epifragmy zamykające ujścia muszli.

Oczywiście zdecydowana większość Stylommatophora, w tym wszystkie nagie, jest jajorodna, czyli po prostu składa zapłodnione jaja, będące w stadium co najwyżej czterech komórek. U wielu pozostałych jednakże zapłodnione jaja są przed złożeniem krócej lub dłużej zatrzymywane w jajowodzie, szczególnie w oczekiwaniu na warunki bardziej odpowiednie do rozwoju zarodków. Jaja mają wielkość 0,5-50 mm. Te pięciocentymetrowe (51 x 35 mm), o grubej i białej wapiennej skorupce, składa *Strophocheilus popelairianus* z Kolumbii i Ekwadoru. Długość jaja stanowi u niego 1/4-1/3 wysokości muszli, co jest niemało. Proporcjonalnie nie mniejsze są jaja mikroskopijnego *Punctum pygmaeum*, którego płaska muszla nie przekracza średnicy półtora milimetra, a jaja mierzą średnio 0,41 x 0,5 mm. Jaja ślimaków są często otoczone galaretowatą otoczką, otoczka może być wzmocniona kryształami węglanu wapnia (*Helix pomatia, Arianta arbustorum*) albo też węglan może tworzyć litą skorupę, przypominającą jaja ptasie (*Cepaea nemoralis*) – zwapniałe skorupki występują u 36 z około 80 rodzin Stylommatophora.

Winniczek przez godzinę kopie przodem nogi jamkę, wyścieła ją śluzem – najprawdopodobniej dla ochrony jaj przed bakteriami i grzybami – po czym, w ciągu 35 godzin, składa jedno po drugim około 70 jaj, a następnie przysypuje wlot jamki ziemią i pozostawia własnemu losowi. Nie wszystkie jamki nadają się na takie „gniazda", szereg zostaje porzucona jeszcze w trakcie kopania, a ślimaki niejednokrotnie przemierzają i 50 m w poszukiwaniu odpowiedniej gleby. Jak obserwowano u *Arianta arbustorum*, także wilgotność gleby odgrywa rolę w wyborze miejsca na gniazdo. Pustynna *Sphincterochila boissieri* kopie jamkę o głębokości 3-4 cm i zawiesza w niej jaja w śluzowym woreczku, nie dotykającym ścian – zapewne dla zmniejszenia ich wysychania. Tropikalna *Archachatina (Calachatina) marginata* kopie nocą jamę o głębokości 10-15 cm. Czasem, gdy podłoże jest twarde i inne ślimaki przeszkadzają, kopanie jamy i składanie jaj zajmuje jej i dwie kolejne noce. Nadrzewna *Pseudachatina downesii* z zachodniej Afryki składa jaja na drzewach, w rozgałęzieniach konarów. Szereg nadrzewnych gatunków umieszcza jaja w komorach lęgowych, utworzonych

z liści: *Cochlostyla* z Celebes składa jaja w liściach zwiniętych, sklejonych i wyścielanych śluzem, a jawajski *Amphidromus purus* skleja więcej liści w plastry, co wraz ze złożeniem do 234 jaj, o średnicy 3 mm każde, trwa 4-8 dni – następnie ta „koperta" jest zaklejana śluzem. Dla odmiany drapieżny *Zonitoides arboreus* z Ameryki Północnej rozsiewa w ściółce pojedyncze jaja, aby zapobiec kanibalizmowi wśród wykluwających się młodych. Złożenie jaj jest dla ślimaka wielkim wysiłkiem – *Deroceras reticulatum* traci 65% zawartego w ciele węglanu wapnia bezpośrednio przed złożeniem 100 jaj, a w świeżo złożonych jajach Stylommatophora 14-39% stanowią białka. *Arianta arbustorum* składa corocznie jaja o suchej masie sięgającej 1,6 suchej masy ślimaka; 3-4 sezony rozrodcze w życiu przeciętnego osobnika wymagają więc produkcji jaj o wadze 5-6 składających je ślimaków.

Dylematem nieobcym wszelkim jajorodnym zwierzętom jest wybór pomiędzy składaniem mniejszej liczby większych lub większej mniejszych jaj. Większe jaja, czyli opatrzone większą ilością materiałów odżywczych, rozwijają się dłużej i to wystawia je przez dłuższy czas na ryzyko zjedzenia czy innych uszkodzeń. Z drugiej strony wykluwające się z nich młode są większe i żywotniejsze. Jeżeli jaja nie są powiększane, to inną drogą zwiększenia sukcesu rozrodczego jest produkcja większej liczby jaj, z których część może służyć za pokarm innym, rozwijającym się szybciej młodym. Jest to szczególnie pospolite u różnych morskich przodoskrzelnych, u których zjadanie jednych zarodków przez drugie odbywa się wewnątrz kapsuły (przykładem *Colus islandicus*, u którego w jednej kapsule z 7 350 jaj rozwija się ostatecznie 1-5), lecz nierzadkie także u płucodysznych. U nich kanibalizm obejmuje zjadanie embrionów także z pobliskich, niespokrewnionych złożeń. U *Arianta arbustorum* wzrost w ciągu pierwszych 10 dni po wylęgu był 2,6 razy szybszy u kanibali niż u młodych żywionych wyłącznie sałatą; kanibale zjadali średnio 0,7-4 jaj każdy, przy tym dojrzałość osiągnęło 66,6% z młodocianych kanibali, gdy z osobników żywionych sałatą jedynie 38%, u kanibali wzrost i dojrzewanie były szybsze, choć nie osiągały większych rozmiarów niż ślimaki żywione sałatą. U wielu Stylommatophora spotykamy przetrzymywanie rozwijających się zarodków w obrębie jajowodu – nie są tam one ożywiane, a jedynie chronione. Jeżeli trwa to aż do wylęgu młodych, to mamy do czynienia z typową jajożyworodnością, częstą też u przodoskrzelnych czy np. małży. Jaja w jajowodzie mogą rozwijać się synchronicznie lub jedno po drugim, tak też mogą być składane. Jajożyworodność może być fakultatywna – w korzystnych warunkach ślimak składa jaja, gdy w gorszych przetrzymuje je i rozwój zachodzi w ciele matki. Szereg gatunków przetrzymuje zarodki, aż warunki się poprawią: *Limicolaria martensiana* z centralnej Afryki zachowuje embriony w jajowodzie podczas pory suchej, a gdy robi się wilgotno, to zarówno młode, jak i jaja z embrionami składane są natychmiast, w najlepszym czasie dla ich przeżycia.

Występująca i u nas *Pupilla muscorum* o parumilimetrowej, wałeczkowatej muszli hibernuje z rozwijającymi się z wolna zarodkami, które wiosną zostają złożone: w ten sposób częściowo rozwinięte zarodki mają przewagę nad składanymi wówczas jako zygota, młode bowiem wylęgną się z nich wcześniej i okres wegetacyjny będzie dla nich dłuższy. Takie przetrzymywanie rozwijających się zarodków pozwala na rozwój w warunkach skrajnych, jak tundra czy wysokie góry, zaś w strefie umiarkowanej umożliwia dwukrotne składanie jaj w ciągu sezonu. Przetrzymanie embrionów aż do końca embriogenezy to już jajożyworodność, nie zawsze obligatoryjna: nasz krajowy świdrzyk *Laciniaria biplicata* jest na ogół

jajożyworodny, lecz w dobrych warunkach składa jeszcze zaawansowane w rozwoju zarodki, podobnie jest u innego krajowego świdrzyka *Balea perversa* i także krajowej *Pyramidula rupestris*. Gdy składają zarodki, to jest ich znacznie więcej niż „rodzonych" młodych, przy takiej samej wielkości osobników „rodzonych" i wylęgających się ze złożonych kokonów – ta różnica odzwierciedla ponoszone przez ślimaka koszty przetrzymywania zarodków. Południowoafrykańska *Achatina zebra* bywa jajo- lub jajożyworodna. U jajożyworodnych Partulidae z Wysp Towarzystwa przed „porodem" skorupki jaj są resorbowane przez matkę. Jednocześnie w rozszerzonym jajowodzie, przekształconym w torbę lęgową, znajduje się zwykle 2-3 lub 2-6, rzadziej zaledwie jeden, a najwyżej 10 embrionów w różnych stadiach rozwoju. U *Punctum pygmaeum* zawsze jest tylko jedno jajo.

Pełna żyworodność – dobrze nam znana u ssaków – różni się od jajożyworodności tym, że w trakcie rozwoju w ciele matki zarodki zaopatrywane są przez matkę w materiały odżywcze, poprzez specjalny twór – silnie ukrwione łożysko. Tą samą drogą następuje zaopatrywanie zarodka w tlen, a także pobieranie od zarodka szkodliwych produktów przemiany materii i dwutlenku węgla, wydalanych następnie przez matkę. Żyworodność jest wśród zwierząt nieczęsta, a jej wykazanie niełatwe. U Stylommatophora mamy szereg przypadków, dla których podejrzewa się pełną żyworodność, lecz pewności nie ma. Bez wątpienia wykazano ją u dwóch przedstawicieli rodzaju *Stylodon: S. studeriana i S. unidentata* z Seszeli. Dane dotyczące długości życia lądowych ślimaków są niepewne, zwłaszcza że obserwacje w hodowli nie są miarodajne, a w terenie trudno śledzić większość gatunków. Wydaje się, że większość drobnych ślimaków żyje niecały rok. U ślimaków nagich długość życia mieści się pomiędzy rokiem a paroma latami. Większe Helicidae, jak *Arianta arbustorum, Cepaea nemoralis* czy winniczek, dojrzałość osiągają w drugim-trzecim roku życia. Żyją potem jeszcze przez parę lat, a niektóre nawet kilkanaście, taka też jest zapewne górna granica długości życia lądowych ślimaków.

Muszla „kieł słoniowy” – wygięta rurka

Są też mięczaki o muszli mającej postać mniej lub bardziej wysmukłej, powoli zwężającej się i często wygiętej rurki, mierzącej do paru centymetrów i kształtem przypominające tzw. kieł słonia (bo skądinąd wiemy, że ten „kieł” jest siekaczem). To łódkonogi (Scaphopoda). Łódkonogi liczą zaledwie 565 współczesnych gatunków (i około 500 kopalnych), lecz występują w pełno słonych morzach pospolicie i warto opisać parę ich osobliwości. Ta uboga w gatunki grupa jest zarazem najbardziej jednorodną morfologicznie gromadą mięczaków. Wolno zwężająca się ku tyłowi ciała, rurowata muszla jest łagodnie wygięta, wklęsłością po stronie grzbietowej, przyrost muszli odbywa się od przedniego, szerszego końca (Ryc. 38B). Wnętrze muszli wyścieła rurowaty płaszcz, tak jak muszla otwarty na obu końcach (Ryc. 38A). Duża i umięśniona noga wybiega z przedniego, szerszego końca i służy do kopania oraz kotwiczenia w podłożu. Jama płaszczowa jest prosta, otwarta z obu stron, słabo urzęsiona, u łódkonogów nigdy nie występują ktenidia, czyli skrzela. Umięśniony ryj rozciąga się ponad połową nogi, kończąc wargami albo zamiast ryja występuje prosta kieszonka gębowa. Po obu stronach podstawy ryja lub kieszonki leży szeroki płat, z którego wybiegają kurczliwe *captacula* (Ryc. 38A). Tych długich, nitkowatych wyrostków jest zwykle kilkaset, choć u młodych osobników może być mniej niż sto. Koniec każdego *captaculum* jest buławkowato rozszerzony i mieści mały zwój nerwowy, co potwierdza czuciową – obok łowiącej pokarm – funkcję tych osobliwych, nie spotykanych nigdzie poza łódkonogami wyrostków. Spłoszony łódkonóg, choćby wyjęty z podłoża i umieszczony w nim powtórnie, może zacząć się normalnie zachowywać, wysuwając na pełną długość *captacula,* dopiero po upływie szeregu godzin, a nawet dni. Buławkowaty koniec *captaculum* pokrywają rzęski, a na jego powierzchni znajduje się jamka.

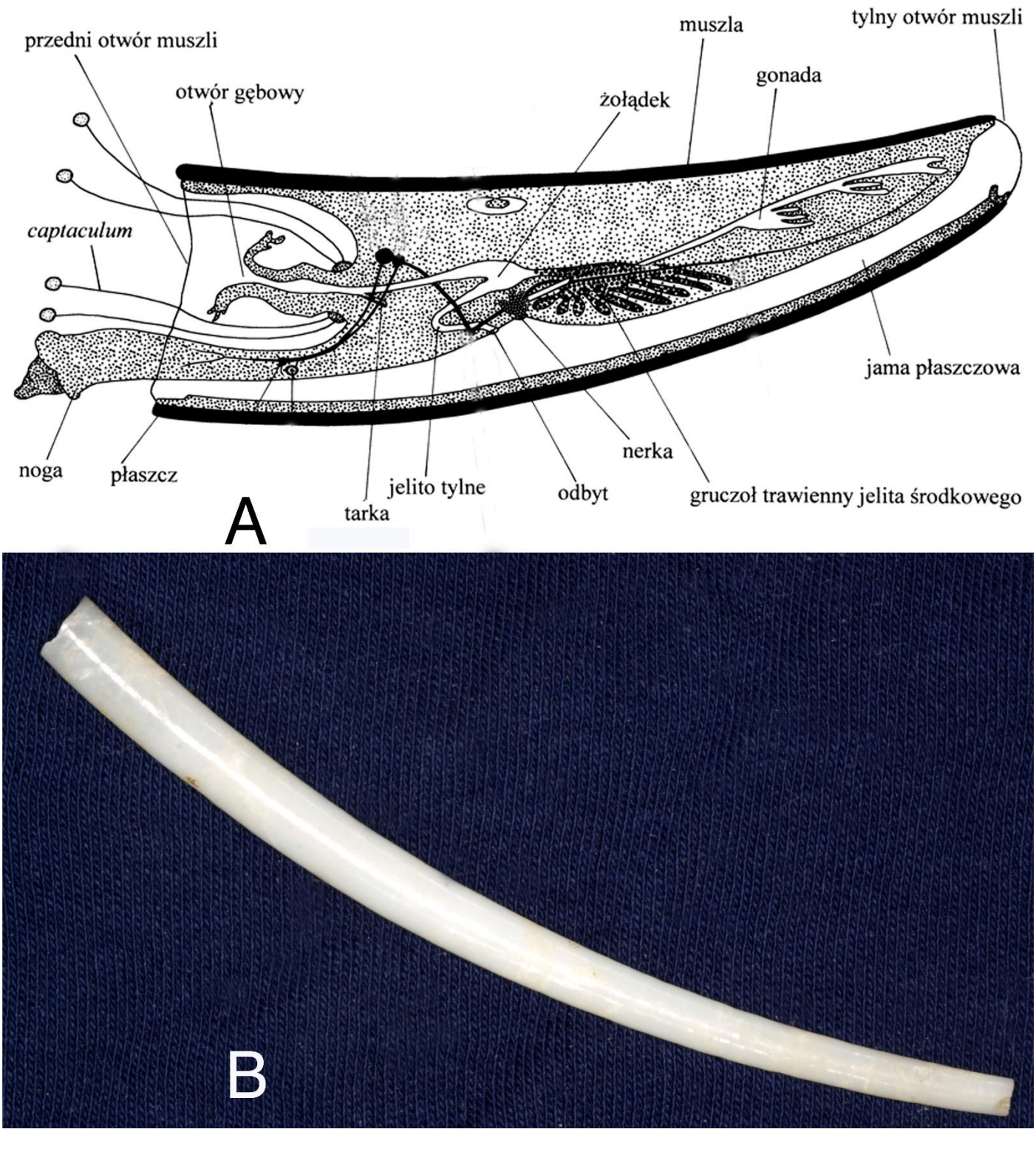
Captaculum rozciąga się, jego główka wędruje coraz dalej. Za takie wydłużanie części ciała u mięczaków zazwyczaj odpowiada mechanizm hydrauliczny – krew lub woda wypełniające daną strukturę, przypuszczano więc, że tak jest i w przypadku *captaculum*. Tutaj jednak jest inaczej. *Captacula* są niezwykle cienkie, lecz bardzo długie, o długości niewiele mniejszej niż długość muszli łódkonoga, delikatne, a przecież nie rozciągają się w wodzie, lecz penetrują nieraz całkiem zwarty osad. Dość niedawne obserwacje wykazały, że odbywa się to za pomocą rzęsek na buławce: rzęski przesuwają ją pomiędzy cząstkami osadu, mechanizm jest taki sam jak u przemieszczającego się np. pantofelka, rozciągając pręcik, którego mięśnie wraz z mięśniami wciągaczami *captaculum* są wówczas rozkurczone. U *Dentalium rectius* o średnicy muszli na szerszym końcu równej 2 mm wyrostki te rozciągają się w ten sposób na 6, a czasem i 10 mm od ujścia muszli. *Captacula* mogą ulegać autotomii, czyli odrzucaniu, są też regenerowane. U *Dentalium* pręcik ma wąski urzęsiony trakt, biegnący od buławkowatego końca po podstawę *captaculum*. U *Cadulus* kompletnego traktu brak, w jego miejscu występują jedynie równomiernie rozmieszczone urzęsione kępki, natomiast u *Pulsellum salishorum* nie ma na pręciku jakichkolwiek rzęsek. Tam, gdzie trakt rzęskowy jest obecny,

może transportować znalezione główką cząstki pokarmu – zwłaszcza te mniejsze – do podstawy *captaculum*.

Większą ofiarę – jak osłonica – *captacula*, nieraz kilka jednocześnie, przyciągają do otworu gębowego łódkonoga, dzięki skurczowi mięśni pręcików. Znów jednak wleczenie odbywa się przez osad, więc zagadką był sposób dostatecznie mocnego przytwierdzenia główki *captaculum* do ofiary. Pierwotnie przypuszczano, że główka przysysa się do powierzchni ofiary, jednak, zważywszy mikroskopijne rozmiary nawet całej główki, takie połączenie byłoby za słabe. Rozwiązanie jest inne. Do wspomnianej już jamki, mieszczącej się na główce, uchodzi wydzielina dwóch rodzajów komórek gruczołowych. Jest to nierzadki u bezkręgowców układ dwugruczołowy: wydzielina każdego gruczołu jest inna, a zasada działania przypomina klej z utwardzaczem - mieszanina wydzielin jest bardzo lepka i szybko twardnieje, jest to więc swoisty system klejący. Po przyklejeniu zdobyczy do buławkowatego końca *captaculum* kurczy się. Klejenie jest mocne – skurcz czterech współpracujących z sobą *captacula* przyciągnął poprzez osad otwornicę o średnicy 0,1 mm – a wciąganiu pokarmu do wnętrza jamy płaszczowej może też pomagać skurcz nogi. Ostatecznie pokarm zostaje dostarczony na urzęsione wargi, nieprzydatne cząsteczki odrzucane są na dno jamy płaszczowej, skąd usuwa je na zewnątrz silny prąd wody, powstający podczas okresowego wciągania nogi wypierającej wodę z jamy płaszczowej. Zebrany pokarm pozostaje w gębowej kieszonce nieraz do 30 godzin, aż zostanie rozdrobniony tarką i połknięty. Pokarmem łódkonogów są głównie otwornice, ale też i drobne młode małże, małżoraczki, okrzemki oraz ryjkogłowy (Kinorhyncha), a *Dentalium* zjada także drobne organiczne cząstki podłoża.

Tarka leżąca w kieszonce jest skrajnie niewielka: ma około 18 poprzecznych rzędów (choćby słaba tarka jednotarczowca *Neopilina* ma ich około 45, u wielu ślimaków rzędów jest paręset), a w każdym z nich leży jedynie pięć zębów. Centralny to poprzeczna płytka bez guzków, lateralne, położone pojedynczo po obu stronach centralnego są wygięte, duże i mocne, a marginalne, również pojedynczo leżące po obu stronach na zewnątrz lateralnych, mają postać prostych płytek. Wysuwaniu tarki towarzyszy rozkładanie na boki zębów lateralnych, przy wsuwaniu składających się i wciągających zakleszczony pomiędzy nimi pokarm w głąb przewodu pokarmowego. Jest to dość wyspecjalizowany sposób działania tarki, choć przypomina występujący u prymitywnych, pozbawionych muszli igłoskórych. Żołądek jest silnie kurczliwy, pełniąc nierzadką w świecie zwierząt, jak już pisaliśmy także i mięczaków, funkcję żołądka mięśniowego: jego skurcze trawią mechanicznie pokarm. Rozdrabnianie ułatwia odpowiednik tarczy gastralnej wielu ślimaków i małży, czyli twardy, chitynowy, ząbkowany twór, o który trze pokarm w trakcie skurczów żołądka. Uchodzenie odbytu do jamy płaszczowej, mieszczącej ktenidia (skrzela), jest źródłem poważnych problemów dla niemal wszystkich mięczaków – aby odchody nie zanieczyściły jamy a w niej ktenidiów, co musiałoby mieć dla mięczaka śmiertelne skutki, rozbudowane jelito środkowe i tylne zaopatruje nie wchłonięte resztki w śluz i pobiera z nich wodę, formując charakterystyczne, twarde bobki, które bez komplikacji przechodzą następnie w całości przez jamę płaszczową. U łódkonogów natomiast ktenidiów brak, a jama płaszczowa ma postać mniej więcej prostej rury, której opróżnianie zapewnia gwałtowne wciąganie nogi, więc

konieczności odpowiedniego formowania odchodów brak. Jelito za żołądkiem jest więc krótkie, a odchody wydalane w postaci płynnej.



Ryc. 38. Łódkonogi: A – anatomia *Dentalium*; B – *Antalis longitrorsa* (Reeve, 1842), Tollara, Madagaskar, złowione przez rybaka, kwiecień 2015

Brak narządów oddechowych pozostaje w związku z uproszczeniem, pozbawionego serca, układu krwionośnego. Podczas gwałtownych skurczy – gdy mięczak wciąga się w muszlę

ratując przed napaścią – krew może być częściowo wyrzucana do jamy płaszczowej przez parzyste otwory, położone w pobliżu odbytu, pełniące więc rolę swoistych „zaworów bezpieczeństwa". Przepływ krwi zapewne napędzany jest skurczami nogi, co wystarcza przy tak niskim poziomie metabolizmu tych najczęściej głębinowych zwierząt. W układzie nerwowym wyróżniamy typowe dla wszystkich muszlowców cztery pary zwojów nerwowych: mózgowe (unerwiające ryj i *captacula*), płaszczowe (unerwiające płaszcz), nożne (unerwiające nogę) i trzewiowe (obsługujące narządy wewnętrzne). Parzyste narządy wydalnicze uchodzą do jamy płaszczowej, poprzez prawy z nich uchodzi pojedyncza gonada. Są to zwierzęta rozdzielnopłciowe. Młoda larwa przypomina trochoforę, później przeobraża się w typowy dla muszlowców weliger, po kilku dniach osiadający na dnie. Młode początkowo pełzają po podłożu.

O rozmnażaniu łódkonogów, podobnie jak o większości aspektów ich biologii, wiemy bardzo niewiele. U samców *Pulsellum lofotensis* plemniki wyrzucane są przez tylny otwór płaszcza i muszli. Poprzedzają to konwulsyjne skurcze regionu, w którym leży gonada, w następstwie których przejrzysty płyn nasienny stopniowo wypełnia jamę płaszczową. Następnie kilka szybkich wciągnięć nogi wyrzuca mlecznobiałą chmurę przez tylny otwór. Plemniki początkowo nie poruszają się, dopiero po mniej więcej pięciu minutach zaczynają być ruchliwe, a chmura zaczyna się z wolna rozpraszać. Wyrzucanie zachodzi w kierunku przeciwnym do normalnego prądu oddechowego, zasysającego z wolna wodę przez wystający ponad powierzchnię dna tylny otwór, a wyrzucającego ją przez pogrążony w podłożu otwór przedni. Dopóki w jamie płaszczowej *P. lofotensis* znajduje się nasienie, prąd ten jest zatrzymany. Jakiś czas po wyrzuceniu nasienia prąd znów rusza, nieuchronnie zasysając niewielką część chmury znów do jamy, skąd unoszona jest na zewnątrz przednim otworem. Dla odmiany u *Cadulus subfusiformis* nigdy nie zaobserwowano wyrzutu nasienia przez tylny otwór, brak też płynu nasiennego. I tutaj skurcze rejonu gonady przepompowują plemniki do jamy płaszczowej, gdzie od razu aktywnie pływają i są z wolna wynoszone na zewnątrz normalną cyrkulacją oddechową przez przedni otwór.

Samica *Pulsellum lofotensis* jednorazowo uwalnia 1-28 jaj, a *Cadulus subfusiformis* – 1-18. U obu gatunków najpierw skurcze rejonu gonady przemieszczają jaja, jedno po drugim, do narządu wydalniczego, po kilku sekundach z narządu wydalniczego jajo przesuwane jest do jamy płaszczowej. Ujście narządu wydalniczego jest szczelinowate, a jajo spłaszczone, toteż przechodzi przez ciasny otwór nie zdeformowane. W jamie płaszczowej jajo wędruje wolno, niesione prądem oddechowym, wzdłuż prawej strony jamy. Noga przesuwa je dalej do przodu, w tym czasie jajo się zaokrągla. Następnie u *Pulsellum lofotensis* jajo jest wyrzucane na zewnątrz ruchem nogi skierowanej wpierw ku tyłowi, po czym prostującej się. Dla odmiany u *Cadulus subfusiformis* noga manipuluje jajem jedynie wewnątrz jamy płaszczowej, następnie jajo jest wyciskane na zewnątrz przez otwór, który staje się wówczas porem o średnicy zaledwie 0,03 mm - stanowi to zaledwie ćwierć średnicy jaja. Dlatego podczas przeciskania przez otwór, trwającego 3-4 sekundy, jajo jest silnie deformowane, później jednak wraca do normalnego kształtu. Nie wiadomo, czemu służy to przeciskanie, najprawdopodobniej albo oczyszcza powierzchnię jaja, albo ją czymś powleka.

U *C. subfusiformis* od wejścia jaja w narząd wydalniczy do opuszczenia jamy płaszczowej mija 50-120 sekund. Jaja zwykle transportowane są jedno za drugim, kolejne przesuwane jest do narządu wydalniczego dopiero po opuszczeniu jamy przez poprzednie. Gdy w jamie znajdą się jednocześnie dwa lub trzy jaja, to wówczas przesuwane są gwałtownymi skurczami nogi, niejednokrotnie deformującymi lub nawet uszkadzającymi jaja. U obu gatunków nie zaobserwowano wyrzucania tylnym otworem wstęgi gamet rozrzuconych w śluzie, opisanego wcześniej dla dwóch innych gatunków. Wyjaśnieniem może być fakt, że tamte gatunki zamieszkują wody płytsze, podczas gdy zarówno *Cadulus subfusiformis,* jak i *Pulsellum lofotensis* spotyka się na głębokościach większych niż 60 m. Na tej głębokości w wodach Europy północnej jest raczej ciemno, więc drapieżnictwo wzrokowców nie może tam być istotnym zagrożeniem. Stąd łódkonogi te mogą na czas wyrzucania gamet wykopać się na powierzchnię podłoża i uwalniać gamety przez przedni otwór, normalnie tkwiący głęboko w osadzie. Dla zwierząt płytkowodnych byłoby to za wielkie ryzyko, wyrzucają więc wstęgę jaj przez tylny otwór, pozostając bezpiecznie zaryte w dno. Wstęga jest mniej podatna niż jaja luzem na zassanie prądem oddechowym ponownie do jamy.

Większość łódkonogów zakopuje się przednią stroną skośnie w dół, do głębokości mniej więcej 3/4 muszli, tylny otwór muszli wystaje ponad podłoże. Niektóre łódkonogi potrafią ryć w głąb osadu do 40 cm, z prędkością 1 cm na sekundę Noga wysuwana jest ciśnieniem krwi i jej cienki koniec z łatwością wnika w podłoże, którym najczęściej jest piasek, raczej nie gruboziarnisty, lecz także szczątki muszli lub nawet żwir, a formy abysalne zakopują się w glinie, ile lub mule. a końcu nogi znajduje się fałda, w trakcie wciskania w podłoże ciasno przylegająca do nogi. Po wyciągnięciu nogi na pełną długość skurcz jej mięśni powoduje rozkładanie się fałdy jak parasola, co kotwiczy nogę w podłożu i dalsze kurczenie nogi wciąga zwierzę wraz z muszlą głębiej w osad. U *Dentalium entalis,* zamieszkującego przybrzeżne wody europejskich mórz, na głębokościach 30-200 m, co mniej więcej 10 minut skurcz nogi wyrzuca z jamy płaszczowej silny strumień wody, czyszcząc jamę, do czego same prądy napędzane niezbyt rozwiniętymi rzęskami byłyby za słabe.

Muszla szeregu łódkonogów mierzy zaledwie kilka milimetrów, największe – *Dentalium veredei* z Pacyfiku – ponad 10, a wg niektórych źródeł nawet 18 centymetrów. Bardzo słabo zróżnicowane morfologicznie i liczące niewiele gatunków łódkonogi nie są jednak bynajmniej zwierzętami rzadkimi. Na ogół niezbyt liczne na płyciznach, zdecydowanie rzadkie w strefie pływów, w głębszych wodach są pospolite i stanowią ważny składnik dennej fauny, Pacyficzny *Rhabdus rectius* lokalnie osiąga liczebności ponad 50 osobników na metr kwadratowy. Odżywianie otwornicami i osadem umożliwia im schodzenie głęboko w abysal, wiele występuje, towarzysząc np. jednotarczowcowi *Neopilina,* na głębokości do siedmiu tysięcy metrów. Oczywiście łódkonogi nie są we Wszechoceanie rozmieszczone równomiernie. W Pacyfiku najliczniejsze są w rejonie równika, w Atlantyku – 20^{o} szerokości geograficznej północnej. Najwyższe liczebności osiągają przedstawiciele nadrodziny Dentaliida na głębokościach 500-800 m, a Gadilida głębiej – 1 200-2 000 m.

Drobne i niefiltrujące małże

Jeżeli miarami sukcesu ewolucyjnego może być liczba gatunków czy zakres zamieszkiwanych siedlisk, to sukces taki odniosły niewątpliwie dwie gromady mięczaków: ślimaki i małże. Wprawdzie 20-30 tysięcy gatunków, na ile szacuje się współczesne małże, to grubo mniej niż przeszło 100 tysięcy zaliczanych do ślimaków, jednak wciąż niemało: nieco więcej niż wszystkich współczesnych ryb, a znacznie więcej niż ptaków i ssaków razem wziętych. Jedynie u wybrzeży Europy Zachodniej spotykamy przeszło 200 gatunków morskich małży. Zwierzęta te zamieszkują też wszelkie siedliska morskie i słodkowodne, a także silnie zasolone laguny (np. niektóre *Abra*) czy siedliska pogranicza wody i suchego lądu (choćby nasze *Pisidium personatum* trafiające się i w wilgotnej glebie). Zarazem zróżnicowanie małży jest ogromne. Od XIX stulecia próbowano małże jakoś klasyfikować, najczęściej na podstawie budowy ktenidiów i łączącego skorupki (czyli połówki muszli) zamka – ta cecha wydawała się szczególnie dogodna, umożliwiała bowiem klasyfikację bardzo licznych form kopalnych. Obecnie wiadomo, że także dla ktenidiów i zamka ewolucja biegła u małży równolegle, w obrębie licznych linii ewolucyjnych, tak że bardzo trudno jest rekonstruować filogenezę tej grupy w sposób zadowalający. Przykładem zamek taksodontyczny, uznawany za prymitywny, tworzony przez liczne stosunkowo duże, lecz niezróżnicowane zęby, Rzeczywiście charakteryzuje on Protobranchia (Ryc. 39A), lecz również niektóre Autobranchia (Ryc. 45A-C), więc struktury te powstały zapewne w trakcie ewolucji równolegle. Nawet coraz szerzej dostępne dane molekularne nie wyjaśniają do końca ewolucji tych zwierząt. Dlatego też nie będziemy tu nawet podejmować próby opisu prawdopodobnych pokrewieństw, ograniczymy się do wskazania pewnych prawidłowości ewolucyjnych i przedstawienia choć części zadziwiającego bogactwa formy i sposobów życia małży.

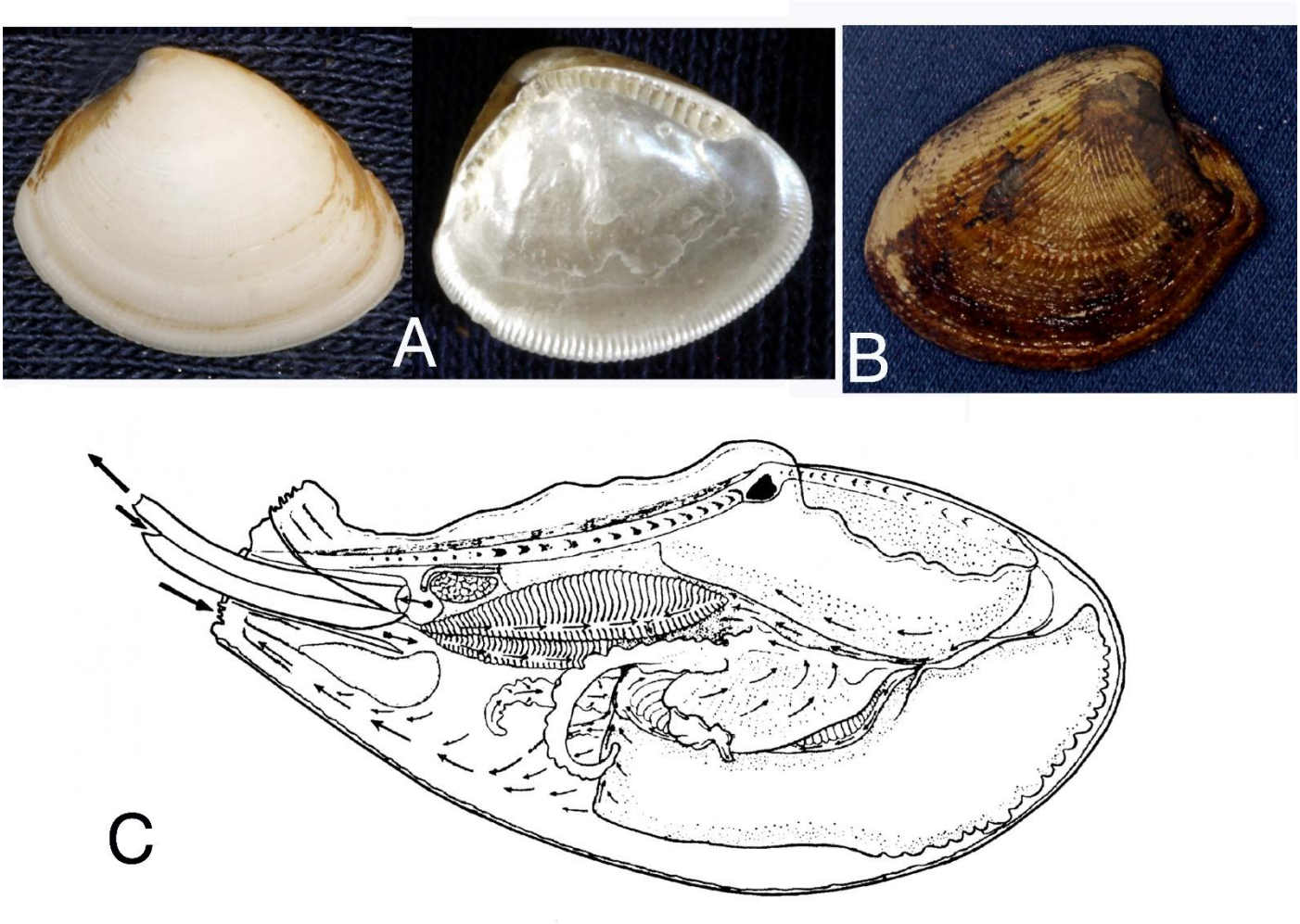
Małże pojawiły się już na początku kambru, a od ordowiku trwa ich nieprzerwana radiacja, czyli różnicowanie. Zarazem często podkreśla się ogromny konserwatyzm i powolną ewolucję tych zwierząt: np. przejście od płytko ryjących form do swobodnie poruszających się po dnie przegrzebków zajęło 150 mln lat, podobnie dopiero w mezozoiku wykształciły się u części małży syfony, a formy cementujące się do podłoża powstały 300 mln lat później niż płytko ryjące. Większość z około 75 współczesnych rodzin małży powstała jeszcze przed okresem jurajskim, czyli ponad 200 mln lat temu, Także na poziomie gatunku i specjacji czas zdaje się płynąć dla małży szczególnie wolno: przeciętny okres trwania gatunku małża wynosi 10 mln lat, gdy ssaka – 1-2. Osobliwie wolny bieg czasu cechuje też osobniki przynajmniej niektórych gatunków małży. Najstarszym dotąd znalezionym niekolonijnym zwierzęciem jest złowiony w pobliżu Islandii osobnik *Arctica islandica*, którego wiek określono na 450-507 lat. Osobnik północnoamerykańskiej *Panopea generosa* liczył 168 lat, osobnik naszej (choć w Polsce już wymarłej) perłoródki *Margaritifera margaritifera* – 116 lat (maksymalny wiek estymuje się na 160-200 lat), a gigantyczna *Tridacna gigas* osiąga ponad 100 lat (choć w większości przypadków poniżej 60).

Małże to dwubocznie symetryczne muszlowce, pokryte płaszczem w formie dwóch płatów, wytwarzających też dwuczęściową muszlę (te części nazywamy skorupkami). Grzbietowo płaty płaszcza łączą się i ten region wytwarza słabo zwapniałe, białkowe więzadło; tam też skorupki łączą się mniej lub bardziej rozwiniętym zamkiem o różnej budowie. Z przodu i z tyłu mięśnie zwieracze, przyczepione do skorupek, zwierają je, a duża noga wybiega spomiędzy płatów płaszcza. Głowa jest szczątkowa, pozbawiona czułków, aparatu gębowego, gardzieli, szczęk i tarki. Boczne brzegi warg otworu gębowego wyciągnięte są w charakterystyczne głaszczki, zwykle bogato i skomplikowanie urzęsione. Serce ma dwa przedsionki, komorę serca przebija jelito tylne; parzyste są też nerki, natomiast pojedyncza jest gonada. Parzyste ktenidium jest u większości małży silnie powiększone i ma często skomplikowaną budowę, bywa też jednak mniej czy bardziej zredukowane lub przekształcone wraz z częścią płaszcza w muskularne septum, czyli przegrodę, rodzaj przepony pompującej wodę.

Już we wczesnym kambrze daje się zaobserwować zróżnicowanie małży na dwie grupy: Protobranchia i Autobranchia. Choć te pierwsze wydają się pierwotniejsze, to jednak ryzykowne byłoby wyprowadzanie od nich pozostałych. Zarówno formy prymitywne, jak i zaawansowane spotykamy w obu grupach. U Protobranchia (Ryc. 39A-C) podeszwa nogi jest podzielona i obrzeżona brodawkami, podzielenia i brodawek brak u Autobranchia. Wiele Protobranchia ma głaszczki powiększone, tworzące rodzaj wydłużonego ryja, nie spotykanego u Autobranchia. U Autobranchia bisior, czyli mocne nici kotwiczące zwierzę do podłoża, jest obecny od wczesnego stadium postlarwalnego i może być zachowany u osobników dorosłych, gdy u Protobranchia bisioru brak, może występować wprawdzie tzw. gruczoł bisiorowy, lecz o odmiennej budowie i niepewnej homologii z aparatem bisiorowym Autobranchia. Autobranchia to, licząc gatunki, niemal wszystkie małże, a z nich niemal wszystkie zdobywają pokarm filtrując na ktenidiach przepływającą przez jamę płaszczową wodę, z tym więc kojarzą się małże, tymczasem u Protobranchia budowa prostych ktenidiów nie pozwala na filtrację i małże te nie filtrują. To zjadacze osadów z miękkiego podłoża. Gatunków Protobranchia jest niewiele, lecz – w przeciwieństwie do Autobranchia – ich różnorodność rośnie z głębokością, w płytkim litoralu są bardzo nieliczne. Głębiej, w abysalu, często dominują nad Autobranchia, np. *Ledella ultima* znajdowana jest licznie w całym Atlantyku, na głębokości paru tysięcy metrów.

Hipotetyczny „pramałż" był zapewne dość ruchliwy, nogę miał dużą i muskularną o szerokiej, spłaszczonej i urzęsionej podeszwie. Bodźce dotykowe odbierały brzegi płaszcza i podeszwa nogi. Duża noga, biegnąca do przodu skośnie w dół, służyła lokomocji, a dla jej pomieszczenia muszla była wydłużona przednio-brzusznie. Prądy oddechowe i odżywcze przebiegały w jamie płaszczowej też przednio-brzusznie, brzegi płaszcza nie były połączone. Ruchliwy małż, odpychający się w tył prostowaniem nogi, odsuwał się zawsze od odchodów i niby odchodów (o nich niżej), wyrzucanych z jamy płaszczowej, nic więc nie sprzyjało powiększaniu tylnej części płaszcza i muszla była w tym rejonie skrócona. Małż przemieszczał się zagłębiony częściowo w osadzie, toteż – dla niehamowania ruchu – jakiejś mocniej zaznaczonej rzeźby zewnętrznej powierzchni muszli być nie mogło. Po obu stronach zamka i więzadła – z przodu i z tyłu – leżały mocne mięsnie zwieracze, łączące skorupki i zapewniające

ich zwieranie. Być może na początku ewolucji były tej samej wielkości, lecz już u naszego hipotetycznego „pramałża” wydłużenie muszli z przodu i skrócenie z tyłu powodowało nierówność tych mięśni. Małż przemieszczał się w górnej, bogatej w materię organiczną warstwie osadu, więc krótki i prosty przewód pokarmowy musiał być wystarczający. Mechanizm trawienia u małży nie pozwala na trawienie większych cząsteczek, stąd te za duże do strawienia muszą być odrzucane, co jest charakterystyczne dla wszystkich filtratorów. U małży sortowanie wychwyconych z wody cząsteczek odbywa się na głaszczkach leżących po obu stronach otworu gębowego, gdzie skomplikowany układ urzęsionych grzbietów i bruzd



Ryc. 39. Protobranchia: A – *Nucula nucleus* (Linnaeus, 1758), Richards Bay, Natal, Południowa Afryka, trałowane z piasku gł. ok. 100 m, lipiec 2007; B – *Acila mirabilis* (Adams et Reeve, 1850) (Nuculidae), koło Dong Tou, prowincja Zheijang, Morze Wschodniochińskie, Chiny, wytrałowana z 80-120 m, kwiecień 2015; C – anatomia Protobranchia, obok prostego niefiltrującego ktenidium głaszczki ryjkowate

manewruje cząsteczkami, segregując je na odpowiednio drobne i – po zlepieniu wydzielanym śluzem – te za duże, które są odrzucane jako niby odchody, tak nazywane, bowiem przez przewód pokarmowy nie przeszły. U „pramałża” ktenidia pełniły funkcję wyłącznie oddechową i napędzającą przepływ wody przez jamę płaszczową biciem rzęsek na ich powierzchni, pozostawały więc palcowatymi wyrostkami, skośnie wyrastającymi z tylnej części ciała, leżącymi w poprzek strumienia wody przepływającego przez jamę. Takie

hipotetyczne zwierzę bardzo przypomina nowo osiadłego małża, a także dorosłych przedstawicieli współczesnych Nucinellidae, należących do Protobranchia (Ryc. 39C).

Współczesne Protobranchia pozostały zjadaczami osadów, a jak przypuszczamy, takimi właśnie zjadaczami były pierwotnie wszystkie małże. Znów jednak trzeba przypomnieć, że nie uzasadnia to wyprowadzania filtrujących Autobranchia od pierwotniejszych pod tym względem Protobranchia. Odżywianie osadem nie oznacza oczywiście, że zupełnie nie są wykorzystywane cząsteczki wychwycone z toni wodnej – ich zasysanie prądem oddechowym do jamy płaszczowej jest przecież nieuniknione, podobnie jak ich osiadanie na ktenidiach i ścianach jamy. Cząstki nie mogą też tam pozostać, bowiem zwierzę zwyczajnie udusiłoby się, więc są zbierane rzęskami, zlepiane śluzem i docierają do przygębowych obszarów sortujących, po czym cząsteczki odpowiedniej wielkości są połykane. Mechanizm ten jest jednak marginalny, a jako podstawowy rozwinął się u Autobranchia, którymi zajmiemy się w innych rozdziałach. Protobranchia są więc z konieczności związane z dnem miękkim i bogatym w organiczny osad, co oczywiście ogranicza w sposób istotny zakres zamieszkiwanych przez nie siedlisk. Z drugiej strony to właśnie czyni Protobranchia doskonale przystosowanymi do życia w morskich głębinach, gdzie w toni wodnej jest niewiele do odfiltrowania i tam nieraz dominują nad Autobranchia.

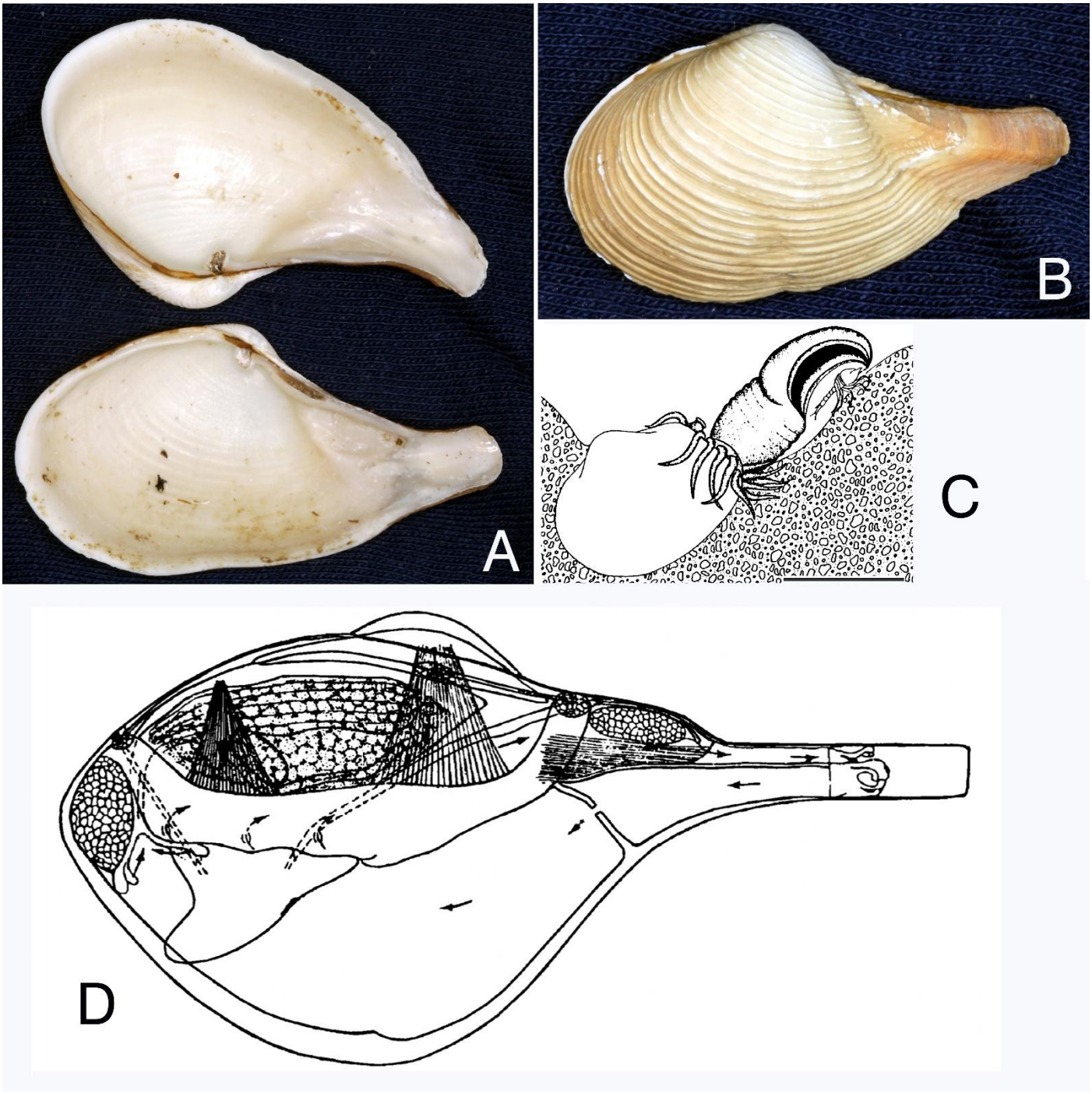
Yoldia eightsi, rozmieszczona bipolarnie, czyli zarówno w arktycznych jak i subantarktycznych wodach, dominująca w mule w szerokim zakresie głębokości: 5-728 m, zjada muł i zawiesinę – wychwytywane ze strumienia oddechowego okrzemki. Ryje płytko. Noga jest dwupłatowa i wielka. Gdy mięczak wystaje częściowo z podłoża i rozchyla skorupki, może wydłużonymi ryjkowatymi głaszczkami (Ryc. 39C) zbierać muł, jednak najczęściej żeruje całkowicie zakopany – wówczas osad pobierany jest do jamy płaszczowej poprzez rozwieranie skorupek lub ruchami nogi, rzęski transportują osad do tylnej części jamy, gdzie tworzy się zwarta, pokryta śluzem bryłka, raz po raz sortowana głaszczkami. Drobny materiał jest połykany, reszta jako niby odchody wyrzucana na zewnątrz co 6-35 minut – sucha masa niby odchodów przewyższa 170-krotnie masę połkniętego materiału, czyli zaledwie 0,6% osadu trafia do przewodu pokarmowego, sortowanie funkcjonuje więc bardzo wydajnie. Mechanizm sortujący jest ogromnie złożony – u *Yoldia ensifera* opisano dziewięć odrębnych szlaków rzęskowych w obrębie regionu sortującego na głaszczku. Z wierzchołka każdego głaszczka wybiega ryjkowaty wyrostek, silnie umięśniony i rozciągliwy: gdy wysuwa się z jamy, może osiągać 2/3 długości muszli. Wyrostek ma brzegi brzusznie zagięte, tak że na przekroju poprzecznym jest niemal rurkowaty, choć z otwartą bruzdą, tworzącą od strony brzusznej rynienkę transportową. Czasem małż wystawia jeden ryjkowaty głaszczek, częściej oba. Drobne cząsteczki przesuwane są do jego podstawy w ciągu mniej niż 10 sekund, większe wolniej. Małż jest niespodziewanie ruchliwy, w kilka sekund przemieszczać się może o 5-10 cm. Wykopuje się, wyciąga nogę, wciska jej koniec w podłoże, po czym kurcząc podciąga muszlę ku końcowi nogi. Zwykle po tym zakopuje się znów, lecz niekiedy jednorazowo przemieszcza się w ten sposób i o 20 cm – dzięki temu może zjadać osad w nowym miejscu, gdy wykorzysta już materiał organiczny w osadzie w miejscu poprzednim.

Podobnie u Nuculidae (Ryc. 39A-B) i Nuculanidae, pokarm pobierany jest z podłoża ryjkowatymi głaszczkami, a dodatkowo z wychwytywanej ktenidiami zawiesiny. Cząsteczki

bezpośrednio z ktenidium zbierane są głaszczkiem, inne przesuwane rzęskami do urzęsionej bruzdy wiodącej do obszaru sortującego w pobliżu otworu gębowego. *Nucula* (Ryc. 39A) normalnie żeruje tuż pod powierzchnią piasku – pomimo efektywnego mechanizmu sortującego, część ziaren podłoża i tak dostaje się do przewodu pokarmowego, Trafiają one do żołądka, gdzie pomagają w mechanicznym rozdrabnianiu pokarmu – choćby okrzemek – poprzez skurcze ścian żołądka. *Nucula delphinodonta* tworzy unikalną torbę lęgową dla rozwijających się zarodków, w postaci swoistego „plastra", utworzonego z wydzieliny gruczołu podskrzelowego, wzmocnionej cząstkami podłoża i naklejonego na zewnątrz tylnego końca muszli. Szereg Protobranchia dobrze znosi deficyt tlenowy, okresowo przeżywając też zupełny brak tlenu – być może jest to reminiscencja panujących we wczesnym kambrze warunków, w których podobny tryb życia pędzili ich przodkowie. Przedstawiciele Protobranchia dożywają wieku ponad 100 lat, pomimo rozmiarów nie przekraczających 8 milimetrów.

Inna nadrodzina Protobranchia – Solenomyoidea – stanowiła przez lata zagadkę, jeżeli idzie o sposób żerowania. Występujące od wczesnego ordowiku, tkwią w wydrążonych w osadzie chodnikach Y-kształtnego zarysu, w miejscu połączenia skośnych ramion chodnika. *Solemya parkinsoni* zarywa się głęboko, na 50 cm, w pobliżu linii dolnej wody w strefie pływów. Sortowania brak, głaszczki są bowiem skrajnie uproszczone, ktenidia drobne, co więcej przewód pokarmowy jest również niewielki – żołądek wraz z przydatkami są proporcjonalnie tak małe, że zapewne u wielu gatunków nie są w stanie pełnić swych normalnych funkcji. W dodatku jelito ma mniejszą grubość niż aorta, cały przewód pokarmowy jest zwykle pusty, a eksperymentalnie nie wykazano pobierania cząstek zawiesiny z jamy płaszczowej do przewodu pokarmowego. Okazało się, że w ktenidiach tych małży żyją symbiotyczne, chemosyntetyzujące bakterie i one właśnie zaspokajają energetyczne potrzeby tych zwierząt.

Autobranchia, bez porównania bogatsze w gatunki i bardziej zróżnicowane, charakteryzuje doprowadzony do perfekcji mechanizm wyłapywania z wody cząsteczek (na coraz bardziej rozbudowanych, wielkich i skomplikowanych ktenidiach), transportowanych rzęskami do bruzdy i następnie sortowanych podobnie jak u Protobranchia. Znów nie oznacza to zupełnego niewykorzystywania cząstek podłoża – wiele gatunków może choćby skierować ku powierzchni dna koniec syfonu wlotowego – rury powstałej ze zrośnięcia brzegów płaszcza – i jak odkurzacz pobierać osad. Filtracyjne pobieranie pokarmu umożliwiło Autobranchia uniezależnienie od dennych osadów i zamieszkiwanie np. na dnie kamienistym. Jest jednak i wśród Autobranchia pewien wyjątek. Septibranchia (Ryc. 40A-D) także nie filtrują i nieco przypominają Protobranchia, próbowano je więc od tych ostatnich wyprowadzać, co nie znalazło potwierdzenia. Septibranchia wywodzą się od „normalnych", filtrujących Autobranchia, wyewoluowały jako głębinowe drapieżniki. W głębinach, podobnie jak Protobranchia, dominują nad filtrującymi małżami. Rodzina Cuspidariidae jest reprezentowana i w wodach szelfowych, więc płytko, lecz jej przedstawicieli nie ma tu wielu, większość zamieszkuje głębiej, natomiast wyłącznie abysalni są przedstawiciele rodzin Poromyidae i Verticordiidae. Podobnie jak Protobranchia, Septibranchia mają niewielkie rozmiary.



Ryc. 40. Septibranchia: A-B – *Cuspidaria nobilis* (Adams, 1864), koło Dong Tou, prowincja Zheijang, Morze Wschodniochińskie, Chiny, wytrałowana z gł. 200 m, sierpień 2013 (2 okazy); C – *Poromya granulata* w naturalnej pozycji w piasku, z wyciągniętym syfonem wyrzutowym w kształcie kaptura, chwytająca skorupiaka; rysunek przedstawia hipotetyczny sposób odżywiania tego małża (z Allena 1985, za Mortonem 1981, za zgodą wydawcy); D – anatomia Septibranchia

Jama płaszczowa jest podzielona podłużnym, umięśnionym *septum* – przegrodą – na część nad- i podseptalną (Ryc. 40D). Przegroda ta powstała prawdopodobnie z przekształconych ktenidiów, poprzez zrośnięcie lewego z prawym i przerośnięcie ich włóknami mięśni. W *septum* znajdują się sita lub otwory: u *Cuspidaria* jest ich łącznie 4-5, drobnych i szczelinowatych, zaś u *Poromya* delikatne septum przebija z przodu i z tyłu po parze drobnych sit skrzelowych, każde złożone z 5-8 filamentów i uważane za pozostałość ktenidium. Przypuszcza się, że normalnie filtrujący przodkowie Septibranchia, nie znajdując w głębinach

dostatecznych ilości pokarmu zawieszonego w toni wodnej, musieli się przystosować do zjadania większych zwierząt – jak drobne małże czy skorupiaki – oraz padliny. Niektóre z Septibranchia mają powiększone głaszczki, inne skrajnie zredukowane, układ sortujący jest zawsze uproszczony lub wręcz zupełnie zredukowany. Verticordiidae nie mają *septum*, a jedynie niewielkie, oddechowe ktenidia, jednak nawet duże obiekty są przemieszczane pracą rzęsek do otworu gębowego, poza tym rozwinięte są czułki chwytające zdobycz. Tam, gdzie jest *septum*, pompuje ono wodę, porywającą drobne zwierzęta i cząstki osadu do wnętrza jamy płaszczowej. U *Cuspidaria* (Ryc. 40A-B) syfon ma kształt potężnej, cylindrycznej rury, do której wciągana jest zjadana ofiara lub padlina. Rura jest na tyle szeroka, że aby ją pomieścić, skorupki muszli są charakterystycznie rozszerzone i wyciągnięte wzdłuż (Ryc. 40A). Na końcu syfonu leżą liczne czułki wrażliwe na dotyk. U *Poromya* (Ryc. 40C) wielki syfon, powstały ze zrośniętych i wydłużonych brzegów płaszcza, też tworzy szeroką rurę, która w części końcowej przechodzi w rodzaj kaptura otwartego od strony brzusznej. Małż przykrywa nim skorupiaka, wciąga w głąb jamy płaszczowej i połyka. Ofiara zostaje po prostu wepchnięta do otworu gębowego przez niewielkie, lecz muskularne głaszczki – przynajmniej tak się przypuszcza, bowiem nigdy nie obserwowano tych abysalnych małży podczas żerowania.

Osobliwością, a zarazem w ich przypadku nie najszczęśliwszym rozwiązaniem jest występowanie w żołądku Septibranchia pręcika krystalicznego. Warto poświęcić choć parę słów tej jakże osobliwej strukturze. Otóż pręcik krystaliczny jest szeroko spotykany u muszlowców (Conchifera): mają go współczesne jednotarczowce, małże (lecz nie Protobranchia) oraz szereg ślimaków, raczej spośród prymitywniejszych. Pokarm, zlepiony śluzem, przesuwa się przełykiem do żołądka dzięki pracy rzęsek. W żołądku pokarm jest ostatecznie sortowany, trawiony zewnątrzkomórkowo, po czym odpowiednie cząsteczki są przesuwane do licznych rurek trzustko-wątrobowych, gdzie następuje ich wchłanianie i ewentualne wewnątrzkomórkowe trawienie, jeżeli w żołądku nie zostały całkowicie rozłożone. Trafiają tam drobne cząsteczki. Większe, nieprzydatne, są odsortowywane i ponownie zlepiane śluzem, w jelicie środkowym i tylnym stopniowo odciągana jest z nich woda i formowane zwarte, jajowate bobki, wydalane następnie do jamy płaszczowej i stamtąd na zewnątrz. Złożony proces formowania zwartych odchodów jest koniecznością, aby nie zanieczyścić jamy płaszczowej, jak pamiętamy wyjątkiem są łódkonogi, pozbawione ktenidiów i opróżniające jamę płaszczową skurczem całego ciała, których jelito tylne jest krótkie i proste. W największym możliwym skrócie tak wygląda trawienie u większości mięczaków, nieco inaczej jest u głowonogów.

Tak więc w żołądku zachodzi sortowanie. Odbywa się to dzięki złożonemu układowi rzęsek, leżących na obszarach sortujących, w tym na wielkich i mniejszych grzbietach (tyflosolis). Ponadto zachodzi trawienie mechaniczne i chemiczne. U mięsożerców rozwiązaniem bywa żołądek mięśniowy, którego skurcze rozdrabniają pokarm; pomocna jest obecność chitynowej wyściółki, wapiennych płytek, bądź po prostu ziarenek piasku w żołądku. Transport pokarmu i jego trawienie chemiczne wspomaga też pręcik krystaliczny, o ile jest obecny. Rozmaicie położona kieszonka żołądka lub jelita środkowego, wyścielona rzęskami, wytwarza pręcik złożony z krystalicznych enzymów proteolitycznych, czyli

trawiących białka, rozciągający się wzdłuż kieszonki i wystający na dużym odcinku do żołądka, końcem wspierając się często o wyrostek tzw. tarczy gastralnej, czyli chitynowej wyściółki części żołądka pokrytej szeregiem drobnych ząbków. Bicie rzęsek nadaje pręcikowi ruch obrotowy, obraca się on u szczeżui *Anodonta* z prędkością 11 obrotów na minutę w temperaturze 11,5°C, u *Modiolus* – 13 przy 25°C, natomiast u *Loripes* – aż 20-40, zależnie od temperatury; u larwy ostrygi *Ostrea edulis* prędkość ta sięga 90 obrotów na minutę, co oczywiście wiąże się z szybszym metabolizmem mikroskopijnego i rosnącego zwierzęcia.

Działanie pręcika jest złożone. Obracając się, jak kabestan nawija zlepioną wydzieliną masę pokarmową, wyciągając ją z przełyku i wspierając w ten sposób pracę rzęsek przesuwających tę masę. Zarazem rozciera pokarm na tarczy gastralnej i powleka nim rzęski obszarów sortujących, gdzie następnie pokarm jest sortowany. Rozcieranie ułatwiają też ziarna piasku i inne twarde ciała, np. obecne w żołądku pancerzyki okrzemek. Jednocześnie sam pręcik rozciera się i rozpuszcza, uwalniając zawarte w nim enzymy proteolityczne trawiące białka i kwas obniżający odczyn w żołądku, co zmniejsza lepkość śluzu zmieszanego z masą pokarmową. Zużywanie się pręcika powoduje, że np. u małży strefy pływów, okresowo żerujących, pod koniec fazy żerowania w trakcie przypływu pręcika praktycznie już nie ma, a odtworzony zostaje w czasie spoczynku, by znów się ścierać w trakcie następnego okresu żerowania. Mechanizm ten sprawnie rozciera celulozowe ściany komórkowe, natomiast samych enzymów proteolitycznych wydzielanych jest niewiele. Znakomicie więc się sprawdza u roślinożerców, lecz u mięczaków mięsożernych jest za mało wydajny. U tych ostatnich występują więc gruczoły przełykowe, produkujące enzymy proteolityczne. Obecność wolnych enzymów proteolitycznych w żołądku wyposażonym w pręcik krystaliczny jest oczywiście wykluczona, bowiem po prostu trawiłyby one sam pręcik, zbudowany przecież z białek. Tak więc występowanie pręcika u mięsożernych Septibranchia jest niezwykłe, a zarazem ten mechanizm trawienia, z natury niesprawny u mięsożerców, był zapewne powodem ograniczonego sukcesu ewolucyjnego tych małży – jest ich niewiele i poza abysalem odgrywają marginalną rolę.

Gigantyczne małże

W kościele Saint Sulpice w Paryżu funkcję chrzcielnicy pełni muszla małża przydaczni, *Tridacna gigas,* o długości 91,5 cm i wadze 250 kg. Została ofiarowana w XVI wieku królowi Francji Franciszkowi I (1494-1547) – patronowi nauk i sztuki, lecz zarazem władcy rywalizującemu z cesarzem Karolem V w uzyskaniu zwierzchnictwa nad Włochami. Ofiarodawcą była Republika Wenecji, zabiegająca jak widać o jego względy. Nieco mniejsze muszle przydaczni spotyka się w wielu innych kościołach, trafiają się też w parkach – jako donice lub poidła dla ptaków – i są ozdobą wielu kolekcji muzealnych. Zarazem istnieje szereg doniesień o przydaczniach, mających muszle długości dwóch metrów i więcej i o wadze ponad pół tony, a także mrożące krew w żyłach opowieści o nurkach uwięzionych przez przydacznie, miażdżące ich stopy pomiędzy skorupami, aż do śmierci nurka w następstwie uduszenia. I choć w tych doniesieniach i relacjach jest wiele przesady, pozostaje faktem, że *Tridacna* to giganty świata małży, nie mające sobie równych wśród współczesnych, a w obrębie mięczaków porównywalne wagą i rozmiarami jedynie z gigantycznymi kalmarami, o których napiszemy gdzie indziej.

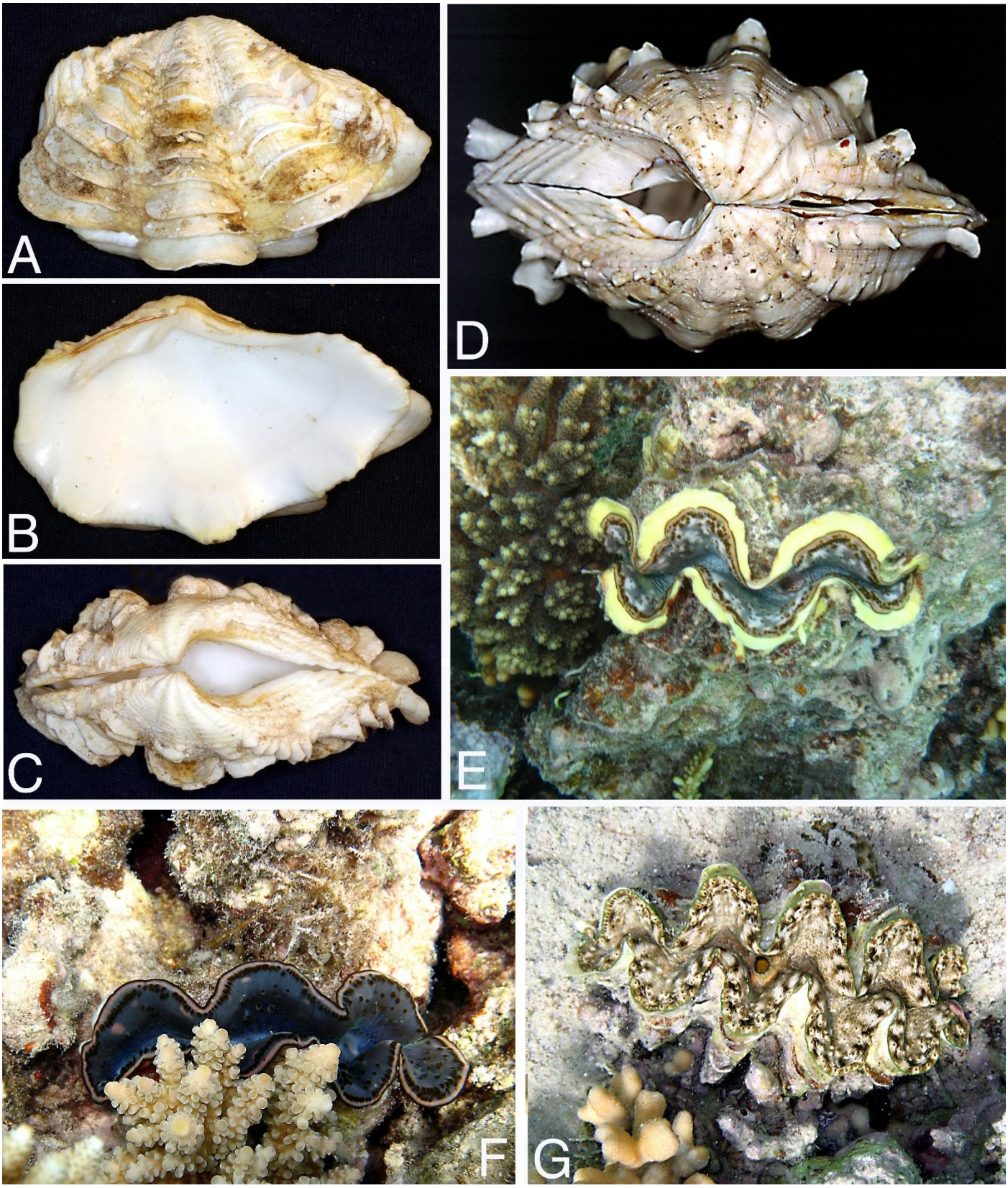
Małże powstały jako zwierzęta zamieszkujące osad i odżywiające się organicznymi cząsteczkami w nim znajdowanymi. Całkowite osłonięcie ciała potężnymi, parzystymi skorupkami zwiększa ciężar zwierzęcia, które zwiększając rozmiary – a waga rośnie proporcjonalnie do sześcianu długości – nieuchronnie staje się mniej zdolne do przemieszczeń w poszukiwaniu pokarmu, którego wokół zaczyna brakować. Dlatego współczesne małże zjadające osad i drobne zwierzęta są bez wyjątku niewielkie. Ewolucja filtracyjnego sposobu odżywiania umożliwiła pobieranie pokarmu bez konieczności przemieszczania się, toteż szereg filtrujących małży ma rozmiary większe – nawet do parudziesięciu centymetrów. Jednakże, choć 12-centymetrowy małż filtruje w ciągu godziny około dwóch litrów wody, to i tak całość pobranego w ten sposób i nadającego się do wykorzystania pokarmu nie może być wielka. Stąd większość muszli małży zamieszkujących ubogie wody Antarktyki nie przekracza 10 mm długości. Oczywiście w żyźniejszych wodach jest lepiej, ale nadal ilości odfiltrowywanego pokarmu są za małe, by małż mógł osiągać rzeczywiście duże rozmiary. Filtracja i oddychanie odbywają się dzięki przepływowi strumienia wody, napędzanego biciem rzęsek pokrywających skrzela i wnętrze jamy płaszczowej. Zwiększenie tego przepływu nie jest możliwe, zresztą zbyt szybki przepływ spłukiwałby osiadające cząstki pokarmu transportowane także przy użyciu rzęsek do otworu gębowego małża. Tak więc małże nie osiągają większych rozmiarów.

Są jednak wyjątki. W erze mezozoicznej przez około 40 milionów lat, od górnej jury po górną kredę, zamiast raf koralowych występowały rafy utworzone przez rudystyty – niezwykłe małże, których jedna skorupa tworzyła swoistą pokrywę zamykającą wydłużony „kubeł" będący drugą skorupą, kubeł ten osiągał długość dwóch metrów. Nieco wcześniej, na okres blisko 100 milionów lat pojawiły się inoceramy, pokroju typowego małża, o muszli sięgającej

dwóch metrów długości. Współcześnie jedynymi wielkimi małżami są Tridacnidae (Ryc. 41A-G), występujące wyłącznie w tropikalnym Indo-Pacyfiku, choć w trzeciorzędzie rodzina ta zamieszkiwała również gdzie indziej – kopalne znane są z Europy, Stanów Zjednoczonych i Jamajki. Przydacznie występują jedynie na rafach koralowych tropikalnego Indo-Pacyfiku, w wodach, co godne uwagi, wyjątkowo ubogich w pokarm. Na skrzelach (ktenidiach) przydaczni występują dodatkowe urzęsione grzbiety transportujące do bruzd pokarmowych odfiltrowane z wody cząsteczki, co wydatnie zwiększa ilość wychwytywanego z wody materiału. W odróżnieniu od innych małży w rejonie otworu gębowego nie ma też jakiegokolwiek aparatu sortującego, eliminującego za duże cząsteczki – praktycznie wszystko, co małż wychwyci z wody, dostaje się do wnętrza potężnego przewodu pokarmowego. Także pręcik krystaliczny, który – jak pamiętamy – ścierając się uwalnia enzymy trawiące białko, a obracając nawija jak kabestan wstęgę śluzu sklejającego odfiltrowany pokarm, jest monstrualny – u metrowej *Tridacna* osiąga długość 34 cm przy średnicy 0,5 cm. To jednak nie zapewniłoby tym wielkim małżom dostatecznych ilości pokarmu. Warto uświadamiać sobie, że krystalicznie przejrzyste wody wokół raf koralowych są wynikiem skrajnego ubóstwa zawieszonych cząsteczek, które mogłyby zostać odfiltrowane. W wodach – lecz i siedliskach lądowych – tropików krążenie materii jest tak szybkie, że nigdzie ona nie zalega.

Podstawowym źródłem pokarmu dla Tridacnidae są symbiotyczne zooksantelle należące do rodzaju *Symbiodinium*, a będące zmodyfikowanymi, pozbawionymi ściany komórkowej bruzdnicami. Znajdują się one w silnie rozrośniętym płaszczu i właśnie w kierunku zapewnienia im jak najlepszych warunków dla efektywnej fotosyntezy poszły daleko zaawansowane modyfikacje budowy tych małży. U *Tridacna* zooksantelle znajdują się w końcowych gałęziach uchyłków trawiennych, tworzących prawdziwy system rur. Piękne i intensywne barwy płaszcza przydaczni (Ryc. 41E-G) są wynikiem obecności irydocytów, czyli komórek opalizujących, skupiających i zwiększających przenikanie w głąb tkanek, dla potrzeb symbiotycznych glonów, głównie światła czerwonego i błękitnego, a tłumiących potencjalnie szkodliwe światło żółte. Zooksantelle zawsze mieszczą się w obrębie fagocytów, które – gdy trzeba – transportują je do samego uchyłka trawiennego. Tam, nadal w obrębie fagocyta, wewnątrzkomórkowo, glony są trawione, a produkty trawienia zapewne wchłaniane przez uchyłek. Trudno powiedzieć, jak powstała ta symbioza, choć najprawdopodobniej poprzez infekcję tymi samymi glonami, które współżyją z koralowcami tworzącymi rafy zamieszkiwane przez przydacznie. Nowsze badania wskazują, że głównym źródłem węgla i azotu dla zooksantelli bynajmniej nie są produkty przemiany materii samego małża, a cząsteczki pochodzące z otaczającej go wody, pobierane przez skrzela i inne eksponowane powierzchnie, a następnie transportowane układem krwionośnym małża. Glony zyskują od małża szczególnie dobre warunki fotosyntezy i przestrzeń do życia, a także ochronę przed promieniami ultrafioletowymi, na które są wrażliwe. Oczywiście same glony są przez małża ostatecznie zjadane, lecz nie wszystkie – jako że przetrwanie dostatecznie licznej populacji symbiontów jest warunkiem przetrwania gospodarza – więc i glony uzyskują korzyści z tego współżycia.

Dla małża jest korzystne posiadanie licznej i efektywnie fotosyntetyzującej populacji zooksantelli, toteż zmiany morfologiczne poszły w kierunku powiększania i coraz lepszej eks-



Ryc. 41. *Tridacna*, Safaga, Morze Czerwone, Egipt, na rafie koralowej, gł. 2 m, wrzesień 2007: A-C – *T. maxima* (Röding, 1798), widoczne zatoki otaczające wiązkę bisioru; D – *T. squamosa* Lamarck, 1819; E-F – *T. maxima*, G – *T squamosa*

pozycji zawierającego symbionty płaszcza, przy zachowaniu zakotwiczenie małża mocną wiązką bisioru. Tym trzeba tłumaczyć niezwykłą anatomię przydaczni. Po prostu muszla jest

obrócona o 180^{o} w stosunku do części miękkich. U „normalnego” małża wierzchołki skorupek, zamek i więzadło są skierowane ku górze – czyli leżą grzbietowo, a brzegi skorupek położone są z dołu – czyli brzusznie. Ciało w muszli zorientowane jest otworem gębowym do przodu i syfonami (czyli rurowatymi wlotem i wylotem z jamy płaszczowej) do tyłu, a noga przednio-brzusznie wybiega pomiędzy brzegami skorupek i fałdami płaszcza. U Tridacnidae jest inaczej, bowiem – dla wystawienia na światło by zapewnić lepsze warunki świetlne większej liczbie symbiotycznych glonów – płaszcz musiał znaleźć się u góry, a rozrost płaszcza wraz z syfonami wymagał usunięcia nogi z tego rejonu. Ostatecznie syfon wyrzutowy leży pośrodku grzbietu, a wlotowy wysoko, koło tylnego końca części grzbietowej. Wraz z syfonami również fałdy płaszcza "przewędrowały" na stronę grzbietową i silnie się powiększyły na boki oraz zgrubiały (Ryc. 41E-G). Odpowiedniej modyfikacji uległa więc i sama muszla. Jej wierzchołki, zamek i więzadło musiały się przemieścić przednio-brzusznie (Ryc. 41A-B). W stosunku do ciała, przytwierdzonego w młodości wiązką mocnego bisioru do podłoża, płaszcz i muszla uległy więc odwróceniu, tak że wierzchołki leżą brzusznie zamiast grzbietowo i są skierowane ku tyłowi zamiast ku przodowi ciała. Przednie zęby zamka zanikły, a tylne znalazły się z przodu wierzchołków, natomiast brzegi skorupek leżą grzbietowo. Wiązka bisioru i niewielka noga pozostały po stronie brzusznej, lecz skierowane są w tył, a nie w przód w stosunku do wierzchołków.

Bardzo charakterystyczna jest, leżąca koło wierzchołków, wydatna para zatok, przez które wychodzą noga i wiązka bisioru u *Tridacna* (Ryc. 41C-D). Nie ma jej u *Hippopus*, u którego odpowiednią pozycję wydłużonej i swobodnie przetaczanej przez fale muszli zapewnia potężny balast, bowiem w rejonie wierzchołkowym ściany skorupek są bardzo silnie zgrubiałe. *Tridacna gigas, T. derasa* i *Hippopus hippopus* – czyli Tridacnidae większych rozmiarów – jako dorosłe kotwiczą stabilnie w podłożu dzięki samej, znacznej, wadze. *T. crocea* głęboko wierci w rafach - a raczej jest więźniem rafy, bowiem przyrastające koralowce stopniowo ją pokrywają, natomiast wydobyta nie jest w stanie znów się zaryć w rafę. Płytsze wgłębienia wierci *T. maxima* (Ryc. 41A-C i E-F) zaś *T. squamosa* (Ryc. 41D i G) przez całe życie kotwiczy bisiorem. Przydacznie niejednokrotnie występują w strefie pływów, na czas odpływu zwierając szczelnie skorupki. Są protandrycznymi obojnakami, czyli młode to samce, a narządy żeńskie rozwijają się później. Muszla *T. gigas* przyrasta rocznie o 8-12 cm, małż osiąga dojrzałość po sześciu-ośmiu latach, a żyć może ponad 100 lat, choć wiek okazów, dla których dokonano pewnych ustaleń niewiele przekraczał 60 lat.

Jest zrozumiałe, że tak wielkie i płytko zamieszkujące zwierzęta nie mogły pozostać nie wykorzystane w ubogich w pożywienie rejonach Indo-Pacyfiku, toteż Tridacnidae są jedzone przez ludzi w różnych częściach tego obszaru, zwłaszcza najszerzej rozmieszczona *T. maxima*, informacje o jej poławianiu pochodzą z terenu od południowo-wschodniej Azji po wyspy Tuamotu. Krajowcy jedzą ją surową lub gotowaną, istnieje też handel suszonym mięsem *Tridacna*. Chociaż niektórzy zjadają całego małża, to jednak płaszcz jest gruby i skórzasty, a ponadto ma – podobno – nieprzyjemny posmak z powodu obecności w nim symbiotycznych glonów, toteż z reguły zjadane są jedynie wielkie mięśnie: zwieracz skorupek i wciągacz nogi. Na atolu Onotoa w Archipelagu Gilberta *Tridacna spp*. i *Hippopus hippopus* są jedzone surowe, gotowane w wodzie lub mleku kokosowym, a także suszone lub konserwowane

poprzez solenie. Skorupy *H. hippopus* są również używane jako naczynia na wodę. Żywe złowione osobniki bywają przetrzymywane w basenach, aby urosły. Natomiast na atolu Arno (Wyspy Marshalla) krajowcy rzadko jedzą *Tridacna,* za to nawożą nimi drzewa chlebowe. Twarde muszle przydaczni używane są przez krajowców z wysp Pacyfiku do wytwarzania rozmaitych narzędzi, jak młotki, motyki, skrobaczki, moździerze do kruszenia orzechów betelu, a także sporządzania ceremonialnych fetyszy. Na Wyspach Salomona przewiercone w środku krążki z muszli *Tridacna* używano jako pieniędzy. Niektóre z tych krążków mierzyły 23 cm średnicy przy grubości 4,5 cm. Na Warrior Island w Cieśninie Torresa muszle *Tridacna* wykorzystywano jako zbiorniki do łapania wody deszczowej.

Rekordowe wymiary i wagę osiąga wiele struktur związanych z przydaczniami – także wytwarzane przez te giganty perły. Jako typowy dla mięczaków produkt reakcji obronnych organizmu, perły są częste u wielu małży, ślimaków czy nawet łodzika, choć wartość handlową mają jedynie te wytwarzane przez nieliczne gatunki, wrócimy do pereł w jednym z następnych rozdziałów. Tworzone przez przydacznie nie mają wartości jubilerskiej, ale nigdzie nie spotyka się pereł o tak ogromnych rozmiarach. Zwykle traktowane są jako osobliwości, choć jedna z pereł *Tridacna* została w roku 1814 wyceniona na 200-300 ówczesnych funtów brytyjskich, co było sumą znaczną. Pozbawione perłowego połysku, porcelanowe, białe i dość matowe, bywają ogromne – największa, będąca także największą w ogóle znaną perłą wytworzoną przez mięczaka, została znaleziona u *T. gigas,* złowionej w XIX wieku na Filipinach. Nazwana „Perłą Allaha", ważyła 6,4 kg i mierzyła 24 x 14 cm. Została pokazana w amerykańskiej telewizji w roku 1964 i jest wystawiana w sklepie jubilerskim w Los Angeles. Wiąże się z nią również dramatyczna historia – małż, z którego wydobyto perłę, spowodował wcześniej śmierć nurka, który go znalazł, właśnie poprzez uwięzienie jego nogi pomiędzy skorupami – jak widać opowieści o „morderczych przydaczniach" nie są tak całkowicie pozbawione podstaw. Także indyjskie „perły kokosowe" są perłami *Tridacna.*

Największą i najbardziej znaną, choć bynajmniej nie najszerzej rozmieszczoną, nie najpospolitszą ani nie najczęstszą w zbiorach muzealnych jest *Tridacna gigas* (Ryc. 52F), wśród mięczaków jak i wszystkich bezkręgowców ustępująca wielkością jedynie współczesnym kalmarom *Architeuthis* i *Mesonychoteuthis,* a z kopalnych niektórym inoceramom, łodzikom i amonitom. Rzeczywiste rozmiary *T. gigas* obrosły jednak legendą, małż ten jest o wiele mniejszy niż to się często uważa. J. Rosewater, badacz pracujący w Smithsonian Institution w Waszyngtonie, mający więc możliwość dotarcia do wszelkich muzealnych okazów *Tridacna* oraz danych z literatury, jako największe wymiary *T. gigas* podaje 137 cm długości muszli, ważącej 230 kg. Okaz pochodził z Sumatry (Teluk Tapanuli?), a zmierzono i zważono go w Arno's Vale w Irlandii. Największy okaz zważony w sposób niebudzący wątpliwości to małż ze zbiorów Muzeum Historii Naturalnej w Nowym Jorku, o wadze 263 kg. W oryginalnym opisie gatunku *T. gigas* Linneusz wymienia wagę okazu z Museum Ulricae w Szwecji – 532 funty szwedzkie. Chociaż dokładna waga ówczesnego szwedzkiego funta budzi wątpliwości, najprawdopodobniej odpowiada to 498 funtom brytyjskim, czyli 226 kg. I choć mogą być pewnie znalezione jeszcze nieco cięższe okazy, to jednak niemal na pewno opinie o *T. gigas* wagi pół tony muszą być mocno przesadzone.

T. gigas, jak już wspominaliśmy, ma złą reputację „morderczego" małża, chwytającego nogi nurków i w ten sposób powodującego ich śmierć. Oczywiście umieszczenie nogi pomiędzy skorupami musi spowodować ich natychmiastowe zwarcie, a siła zwieracza jest dostateczna, by stopę uszkodzić, a w każdym razie uniemożliwić jej wydobycie. Trzeba by jednak utrafić stopą pomiędzy skorupy, a w dodatku zrobić to na tyle szybko, by małż się jeszcze wcześniej nie zamknął. W sumie więc niebezpieczeństwo nie wydaje się wielkie, a udokumentowanych przypadków tego typu jest bardzo niewiele, choć istnieją – choćby wspomniany wcześniej, związany ze znalezieniem „Perły Allaha". Znany jest również przypadek pewnego mieszkańca wschodniej Malezji, przypisującego utratę jednej nogi właśnie *T. gigas.* Trzeba także pamiętać, że rosnące brzegi skorup *Tridacna* są niezwykle ostre, tak bardzo, że mogą poważnie pokaleczyć dłonie nawet przy nieostrożnym przenoszeniu samych skorup. Również przy podnoszeniu żywego małża z dna można mieć zmiażdżone palce, gdy nieostrożnie umieści się je w otworze, którym wychodzi bisior.

T. gigas występuje od Malajów po wyspy Fidżi i Wyspy Marshalla oraz od Tajwanu po północną Australię, zamieszkując koło raf koralowych, zwykle na dnie piaszczystym, na głębokościach od paru do kilkunastu metrów; dolna granica limitowana jest dostatecznym przenikaniem światła słonecznego. Nie niepokojona, szeroko rozwiera skorupy i rozkłada na boki płaszcz, otwierając syfony. Na zewnętrznym fałdzie płaszcza mieszczą się opatrzone soczewkami oczy – jest ich tysiące, tak wielkiej liczby oczu nie ma jakiekolwiek inne zwierzę. Najmniejszy cień powoduje natychmiastowe wciąganie syfonów i płaszcza, a następnie zwieranie skorup. Wyrzucany przy tym potężny strumień wody odrzuca napastnika, którym może być np. ryba. Normalnie przepływ wody przez jamę płaszczową jest bardzo powolny, co potwierdza marginalną w sumie rolę typowego dla małży filtracyjnego odżywiania. *T. gigas* o muszli długości zaledwie 30 cm może wyrzucić z jamy płaszczowej, w ramach reakcji obronnej, 1,2 litra wody. Syfon wyrzutowy jest zresztą giętki, dzięki czemu strumień wyrzucanej wody może być kierowany zależnie od potrzeb, umożliwiając odrzucenie niezbyt dużej ryby atakującej małża lub oczyszczenie płaszcza z ciał obcych, jak kawałki koralowca.

Znacznie mniejsze rozmiary – choć i tak większe niż pozostałe gatunki – osiąga *T. derasa,* o zasięgu geograficznym podobnym jak *T. gigas,* lecz rzadsza i też nieczęsta w zbiorach. Ma muszlę o długości do 52 cm, a zamieszkuje zewnętrzne obrzeża raf barierowych i laguny atoli koralowych. Młode, o muszli nie przekraczającej 6 cm długości, wytwarzają delikatny bisior, stare są zwykle nie przytwierdzone do dna. *T. squamosa* (Ryc. 41D i G), występująca od wschodniej Afryki po wschodnią Melanezję, ma bardzo charakterystyczny wygląd. Na jej powierzchni występują kolejne, mniej więcej równoległe do brzegów skorupek płytki, łuskowate, półkoliście wygięte. Leżąc przy brzegach skorupek, stanowią rodzaj rusztowania, na którym rozkładany jest – szerzej niż byłoby to możliwe bez nich – wystawiany na światło płaszcz. W syfonie wlotowym znajdują się dobrze rozwinięte czułki, uniemożliwiające przedostawanie się do jamy płaszczowej większych obiektów. Największy zmierzony okaz pochodził z Tajlandii, miał muszlę długości 41 cm. *T. squamosa* przytwierdza się bisiorem na powierzchni raf koralowych, zazwyczaj w choć nieco osłoniętych miejscach.

T. maxima (Ryc. 41A-C i E-F) jest najbardziej wszędobylskim i najszerzej rozmieszczonym gatunkiem Tridacnidae. Swoim zasięgiem obejmuje ogromny obszar od wschodniej

Afryki po wschodnią Polinezję, z wyjątkiem Hawajów. Jak i pozostałe Tridacnidae, związana jest z płytkimi wodami raf koralowych. Charakteryzuje się wielką zmiennością kształtu i rzeźby muszli, a także barwy części miękkich. Przytwierdzona silnie i częściowo zagłębiona w rafę, z konieczności musi dopasowywać swój wzrost do rozmiarów i położenia wolnego miejsca wokół niej, co tłumaczy tak wielką obserwowaną zmienność. Zależnie od charakteru podłoża, może wiercić dość głęboko, nigdy jednak nie zostaje uwięziona w rafie tak jak *T. crocea*. Muszla *T. maxima* nie przekracza 35 cm długości. Ostatni z żyjących współcześnie gatunków przydaczni to *T. crocea*. Najmniejsza, nie przekracza 15 cm, występuje od zachodnich wybrzeży Półwyspu Malajskiego po Mikronezję, na głębokościach od kilkunastu centymetrów po wiele metrów. Jako jedyna z rodziny jest kompletnie uwięziona w głębi szczelin rafy, która rosnąc nad małżem uniemożliwia jego wydobycie bez rozbijania otaczających go wapiennych szkieletów rafotwórczych organizmów. *T. crocea* przytwierdza się do podłoża wyjątkowo mocną wiązką bisioru.

Niestety, cztery gatunki *Tridacna* to jedyne morskie małże wpisane na listę zagrożonych, obok wielu gatunków słodkowodnych. Dewastacja raf koralowych i wszelkie zaburzenia delikatnej równowagi panującej w siedliskach raf koralowych, także te wynikające z globalnego ocieplenia, dewastują populacje przydaczni. Ponadto małże te nie są w stanie normalnie rosnąć i rozwijać się w wodach bogatszych w substancje mineralne czy organiczne, więc zanieczyszczenia organiczne czy też np. nawozami sztucznymi są dla nich zgubne. Zarazem wielkie rozmiary tych zwierząt wykluczają osiąganie zbyt wysokich liczebności, toteż ich masowe połowy – wielkie liczby muszli *Tridacna* są corocznie eksportowane choćby z Filipin, głównie dla kolekcjonerów – również w sposób istotny przyczyniają się do wzrostu zagrożenia. Przynajmniej gatunki o węższych zasięgach mogą wkrótce stać się skrajnie rzadkie lub wręcz całkowicie zniknąć.

Twórcy pereł, także słodkowodnych

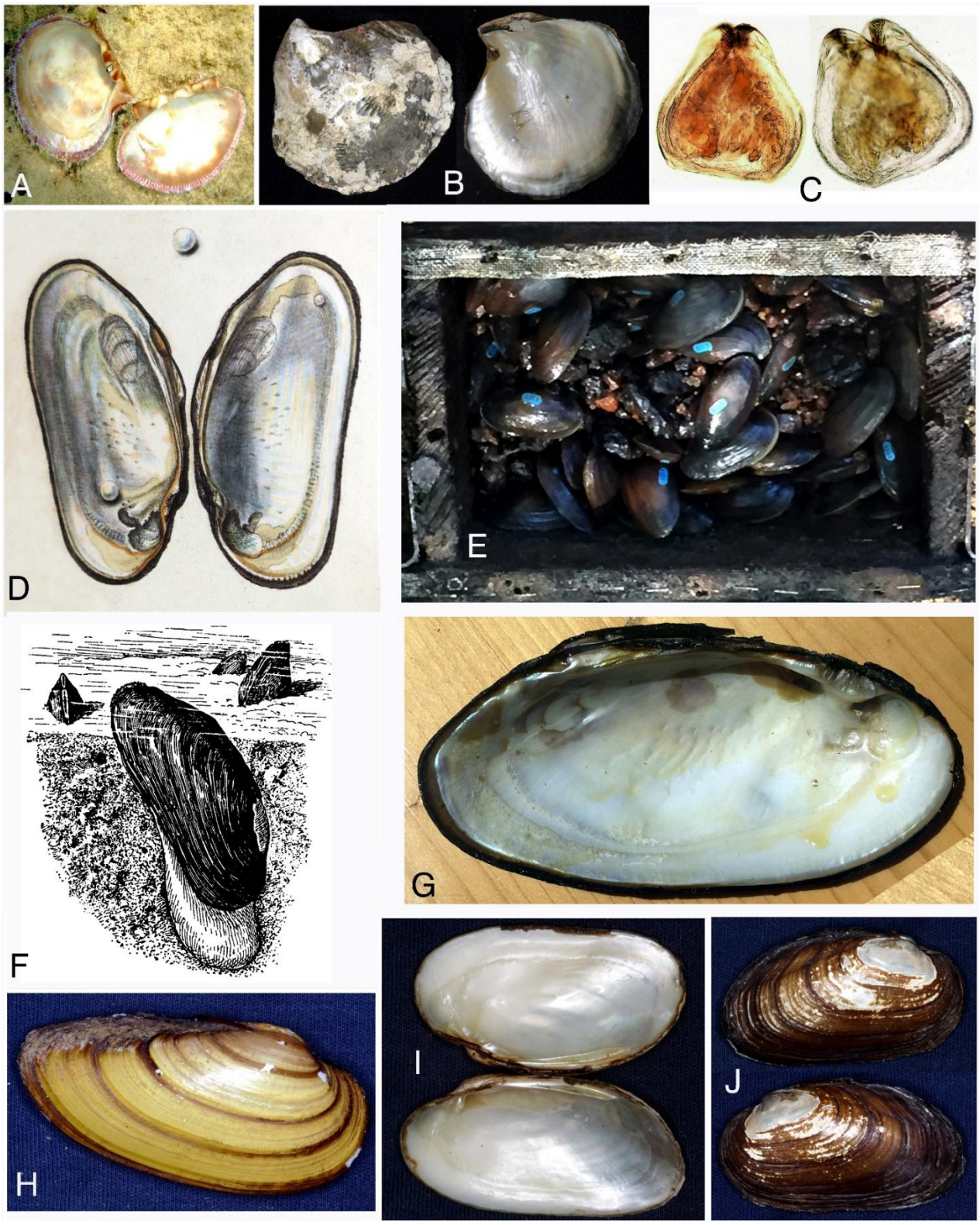
Wytworem mięczaków, od stuleci budzącym szczególne zainteresowanie i często mającym dużą wartość handlową, są perły. Oczywiście perły kojarzą się z ławicami perłopławów (Ryc. 42A-B), eksploatowanymi zwłaszcza na Oceanie Indyjskim czy w Zatoce Perskiej. Perły wytwarza jednak wiele małży, jak omawiane w poprzednim rozdziale przydacznie, tworzące gigantyczne perły, również niektóre ślimaki, a nawet głowonóg łodzik. Perła to wynik swoistej dla mięczaków reakcji odpornościowej. Gdy pomiędzy płaszcz a muszlę dostanie się jakiś obcy obiekt, może to być choćby ziarenko piasku, lecz w warunkach naturalnych najczęściej jest to pasożyt, płaszcz produkuje struktury mineralno-organiczne, czyli konchiolinę impregnowaną węglanem wapnia, otaczając nią ten obiekt. Perła z wolna rośnie. Najczęściej zlewa się z wewnętrzną powierzchnią muszli i jest wówczas, rzecz jasna, bezużyteczna. W pozostałych przypadkach jest wolna i ma kształt mniej lub bardziej regularny. Przy tym im większa perła i czym regularniejszy ma kształt, tym wyższa jej wartość. Perły większości gatunków nie są efektowne i nie mają wartości handlowej. Jubilersko cenione są zwłaszcza te wytwarzane przez perłopławy (Ryc. 42B), a także słodkowodne perłoródki (Margaritiferidae: Ryc. 42D-G) i Unionidae (Ryc. 42H-J). Struktura perły jest podobna do struktury wewnętrznej warstwy ściany muszli, również wytwarzanej przez płaszcz. Ta warstwa znana jest jako perłowa i uważa się ją za filogenetycznie starą. Gdy jest gruba, również bywa pozyskiwana i wykorzystywana przez człowieka. Warto wspomnieć, że warstwy tej brak choćby u Caenogastropoda, ślimaków zaawansowanych ewolucyjnie, choć niektóre z nich też wytwarzają jubilersko cenione perły – są to jednak perły o nieco innym wyglądzie i strukturze. W roku 1905 ponad osiem milionów osobników perłopława *Pinctada radiata* złowiono w ciągu sześciu tygodni na samym Cejlonie. Obecnie Filipiny, Indie (Tamil Nandu), Indonezja i szereg wysp południowego Pacyfiku eksportują wielkie ilości macicy perłowej z różnych gatunków *Pinctada*. Przy okazji zniszczono niemal wszystko np. w atolach Tuamotu czy na Wyspach Cooka. Całkowita produkcja we Francuskiej Polinezji sięgała 1 329 ton w roku 1924, gdy w roku 1963 zdołano uzyskać nie więcej niż 204 tony, w następstwie drastycznego przełowienia. Obecnie całkowity zakaz połowu perłopławów obowiązuje na Tahiti, Fidżi, Nowej Kaledonii i w Japonii. O ile pozyskiwanie pereł i masy perłowej z morskich perłopławów jest ogólnie znane, to niewielu wie, że cenne perły i gigantyczne ilości masy perłowej pozyskiwano i nadal pozyskuje się z małży słodkowodnych, obecnych także w wodach naszego kraju. Poławiano w tym celu znane wszystkim skójki i szczeżuje, należące do rodziny Unionidae, jak też bliską im perłoródkę.

Słodkowodne małże od wieków łowiono na Dalekim Wschodzie, lecz i w Europie – także lokalnie i w północnej Polsce chałupniczo wyrabiano z nich przed laty guziki. Połowy i produkcja rozkwitły też pod koniec ubiegłego stulecia w Stanach Zjednoczonych, mających zresztą najbogatszą faunę Unionidae. Proceder był na tyle powszechny i dochodowy, że znamy z tego okresu orzeczenie amerykańskiego sądu, głoszące: „[...] małże zamieszkujące

nieżeglowne rzeki i strumienie, w odróżnieniu od ptaków i ryb mogących zmieniać miejsce pobytu, stanowią własność właściciela gruntu, przez który woda ta płynie, a ich łowienie jest kłusownictwem i właściciel gruntu może żądać odszkodowania [...]". Z 40 gatunków Unionidae spotykanych w rzece Kentucky 22 były użyteczne przemysłowo, lecz jedynie dziewięć z nich miało większe znaczenie.

Znany amerykański malakolog, F. C. Baker, w roku 1903 obserwował na Mississippi szereg łodzi łowiących te małże dla fabryk guzików w Iowa i Illinois. Połów odbywał się za pomocą wyglądającego kuriozalnie, lecz niezwykle skutecznego urządzenia. Do dwumetrowej stalowej sztaby, często będącej calową rurką z instalacji gazowej, mocowano szereg stalowych strun, a do każdej struny po 2-3 czteroramienne haki, wygięte z telegraficznego drutu: w ten sposób równolegle do sztaby biegły 2-3 rzędy haków, często łącznie 40 haków na sztabę. Do sztaby przywiązywano zrobioną z liny uzdę, a do uzdy 8-metrowy lub dłuższy odcinek liny. Na płaskodennej łodzi, zwanej „John boat" i mierzącej 6 m długości przy metrowej szerokości, znajdowało się osiem metrowej wysokości podpórek, na każdej parze podpórek spoczywał jeden z czterech opisanych przyrządów. Dopłynąwszy do miejsca połowu, rybak jedną po drugiej wyrzucał je za burty i wlókł za łodzią po dnie. Zależnie od zagęszczenia ławicy małży dystans jednorazowego trałowania wahał się od trzech długości łodzi po ósmą część mili angielskiej (190 m). Znamienne, że takiego samego sprzętu, tyle że wleczonego przez motorówkę, używa się tam do dziś, choć skala połowów jest obecnie bez porównania mniejsza. Unionidae występują często bardzo masowo, przy tym ułożone są muszlami skośnie w górę, do połowy wystającymi ponad podłoże (tak jak i perłoródka: Ryc. 42F). Drażnione mechanicznie wleczonymi po dnie hakami, zwierają gwałtownie skorupki, zaciskając je na czteroramiennych hakach – w ten sposób z jednego zaciągu pojedynczym przyrządem wyciągano i powyżej setki małży, a w krótkim czasie jedna łódź mogła ich złowić tony. Zarazem połowy były rabunkowe – np. na odcinku ćwierci mili brzeg pokrywała gruba pryzma małży odrzuconych jako bezwartościowe dla produkcji guzików, a reprezentujących 25 gatunków. Przy niskiej wodzie małże można też było zbierać brodząc przy brzegu. Zarobki dzienne poławiaczy wahały się pomiędzy półtora a pięć dolarów, co było wówczas niemało.

O ile wcześniej światowym centrum produkcji guzików z masy perłowej było Morze Chińskie, to na przełomie stuleci stał się nim właśnie rejon Mississippi. Około roku 1890 niemiecki producent guzików, Boeple, zawędrował za chlebem ze starego kraju do Muscatine, zobaczył małże z Mississippi, dokładnie je zbadał i wyraził opinię, że są one dobrym materiałem na guziki. Wcześniej ich muszle uznawano powszechnie za nie nadające się do tego celu, tymczasem zdaniem Boepla małż z Mississippi zwany *niggerhead,* odpowiednio obrobiony i wykończony, mógł dać najlepsze guziki do tego czasu wytworzone. Zabrał kilka okazów do fabryki w Waterbury w stanie Connecticut i po szeregu prób stwierdził, że po pewnych modyfikacjach maszyn i technologii z muszli tej uzyskać można guziki konkurencyjne wobec najlepszych z wytwarzanych w innych częściach świata. Stopniowo więc guziki te wyparły z rynku amerykańskiego sprowadzane wcześniej guziki zagraniczne. Nowa gałąź przemysłu dała zatrudnienie tysiącom ludzi, a produkcja zaczęła się liczyć na rynku światowym.



Ryc. 42. Twórcy pereł: A – *Isognomon perna* (Linnaeus, 1767), Safaga, Morze Czerwone, Egipt, na rafie koralowej, gł. 3 m, wrzesień 2007; B – *Pinctada margaritifera* (Linnaeus, 1758), Filipiny; C – *Anodonta cygnaea* (Linnaeus, 1758), larwy glochidium, pasożytujące na skrzelach i skórze ryb, widoczne haczyki służące do przyczepiania do gospodarza; D – *Margaritifera margaritifera*, perłoródka, powyżej wytworzona przez ą perła, litografia z Jeffreysa *British Conchology*, vol. I, London 1862; E – młode perłoródki hodowane w skrzynce, stacja rozrodu perłoródki, Fürstenstein, Niemcy, sierpień 2022; F – perłoródka w naturalnej pozycji w osadzie; G – muszla perłoródki, Fürstenstein, Niemcy, sierpień 2022; H – *Unio tumidus* Philipsson, 1788, jezioro Sarąg, Warmia, lipiec 1975; I-J – *Unio crassus* Philipsson, 1788, rzeka San, Bieszczady, lipiec 1976

Początkowo złowione muszle w całości wysyłano na wschód, gdzie dopiero je obrabiano, lecz koszty transportu były wysokie. Dlatego wkrótce produkcja guzików przeniosła się nad Mississippi, do St. Paul w Minnesocie i Alton w Illinois, niemal każde miasto i miasteczko w jakimś stopniu uczestniczyło w obróbce muszli. Znad górnej Mississippi muszle transportowano, partiami po 15-30 ton, w Arkansas pośrednicy realizowali dostawy po 500 ton, co daje wyobrażenie o skali przedsięwzięcia. W fabrykach muszle były najpierw cięte na kawałki wielkości przyszłych guzików. Następnie trafiały do maszyny, usuwającej czarny organiczny oskórek, po czym do następnej, obcinającej przyszły guzik w płaszczyźnie przedniej i do kolejnej – w tylnej. W tak uzyskanych krążkach wiercono otwory, po czym przenoszono je do polerni, z niej do sortowni, a na koniec do pakowalni. Dopiero rozwój produkcji tańszych guzików z tworzyw sztucznych, nie tak dawno, spowodował zamieranie połowów i całego związanego z nimi przemysłu, choć jeszcze w latach sześćdziesiątych XX w guziki z masy perłowej używane były powszechnie w amerykańskich ubraniach. W odróżnieniu od plastikowych używanych w naszym kraju guziki te nie ulegały uszkodzeniu przy praniu np. białych koszul w wysokiej temperaturze. Jak już wspominaliśmy, masy perłowej dostarczają też niektóre ślimaki, jak Trochoidea czy *Haliotis*.

Masa perłowa nie jest oczywiście tak cenna jak perły. W warunkach naturalnych, jak wiemy, perła zwykle powstaje w obronie przed pasożytem, otaczanym właśnie konchiolinowo-wapienną masą. Nie jest to jednak zbyt częste i dla uzyskania perły kształtnej i przeciętnych rozmiarów konieczne było wydobycie i otwarcie wielu perłopławów. Łowili je nurkowie, najczęściej wyposażeni jedynie w zacisk na nosie i obciążający kamień trzymany pomiędzy nogami, ułatwiający schodzenie w dół, jak też kosz na zebrane małże. Pomimo to schodzili na głębokość nawet parudziesięciu metrów, nieraz przypłacając to życiem. Nie dziwi więc, że podjęto próby hodowli pereł. Niewielu wie, że słynny szwedzki przyrodnik Karol Linneusz, który w drugiej połowie XVIII wieku stworzył podstawy do dziś obowiązującej hierarchicznej systematyki, a przede wszystkim nomenklatury, czyli zasad tworzenia i zachowywania jednoznacznych naukowych nazw roślin i zwierząt, opracował także technikę hodowli pereł, wykorzystując europejskie słodkowodne małże. Właśnie te perły – zachowała się ich niewielka kolekcja z roku 1761 – zapewniały mu środki na utrzymanie, dzięki którym mógł spokojnie zajmować się nauką. Zwykle uważa się, że technikę hodowli morskich pereł opracowano w Japonii w okresie międzywojennym XX wieku, lecz jeszcze z roku 1895 pochodzą informacje z Chin i Japonii o umieszczaniu pomiędzy płaszczem a muszlą perłopławów, a także dużych małży słodkowodnych, glinianych figurek i ozdób, które wyjmowano po półtora roku, pokryte całkowicie masą perłową. Zasada produkcji pereł była więc tam już wówczas dobrze znana. Zważywszy, że najdroższe były perły dokładnie kuliste, zaczęto umieszczać szklane kulki pomiędzy płaszczem a muszlą perłopława. Uzyskiwane w ten sposób w krótkim czasie piękne i regularne perły cieszyły się na rynku uznaniem, lecz bardzo krótko – gdy któraś z nich się rozbiła, ukazując sposób jej wytworzenia, perły takie uznano za wręcz bezwartościowe. Technikę produkcji zmieniono więc – obecnie pod płaszcz wkłada się drobne fragmenty płaszcza innego osobnika, co powoduje bardzo silną reakcję immunologiczną, wyrażającą się wytwarzaniem perły wokół takiego ciała obcego. Tak otrzymane, są mniej regularne i właściwie nie odbiegają od naturalnych, choć i tak ich cena

jest niższa. Technikę tę stosuje się na Dalekim Wschodzie także dla uzyskiwania pereł z małży słodkowodnych, przy czym zazwyczaj jeden małż jest pobudzany do wytwarzania jednocześnie kilku pereł. Warto wiedzieć, że dostępne u jubilerów względnie tanie perły pochodzą w większości z Dalekiego Wschodu i są właśnie wytworami hodowanych małży słodkowodnych.

Zwykle o wiele mniej pisze się o perłach wydobywanych z Unionidae (skójek i szczeżuj: Ryc. 42H-J) i perłoródek (Ryc. 42D-G) w wodach słodkich Ameryki Północnej i Europy. W czasach opisywanych połowów na Mississippi każdy rybak miał przy sobie szklaną buteleczkę, do której odkładał znajdowane od czasu do czasu perły. Nie były częste – np. u perłoródki perła wartości handlowej trafiała się średnio na 2 700 małży – jednak przy tak masowych połowach musiano ich znajdować wiele. Nierzadko miały wartość 100 ówczesnych dolarów, a jeden z rybaków znalazł perłę tak piękną, że sprzedał ją za 5 000 dolarów. Największą wydobył z małża w roku 1902 w Genoa (stan Wisconsin) siedemnastoletni Frank Hastings, podczas połowu ryb. Czysto białą perłę średnicy niemal cala (2,5 cm) zakupił od niego, natychmiast po jej wyjęciu z małża, miejscowy kupiec, płacąc 2 675 dolarów. Warto zdać sobie sprawę, że kwotę tę trzeba by przemnożyć przez 20, aby uzyskać jej siłę nabywczą wyrażoną we współczesnych dolarach. Warto też powiedzieć coś o perłach wytwarzanych przez perłoródkę *Margaritifera margaritifera* (Ryc. 42D-G). Ten małż przypominający Unionidae wyglądem i obecnością w rozwoju osobniczym pasożytniczej larwy glochidium (Ryc. 42C) – wczepiającej się ząbkowanymi brzegami larwalnych skorupek w skórę i skrzela ryb, co zapewnia małżowi niezwykle szerokie rozmieszczenie – jest jednakże na tyle odmienny, by zaliczać go do odrębnej rodziny: Margaritiferidae. Mięczak to dość niezwykły, występuje bowiem wyłącznie w czystych strumieniach i rzekach o wodzie skrajnie miękkiej, czyli niezwykle ubogiej w węglan wapnia, co jednak nie przeszkadza mu budować muszli o ścianach grubszych niż u jakiegokolwiek innego europejskiego słodkowodnego małża, ich miąższość sięgać może i centymetra. Cały węglan wapnia do jej budowy małż pobiera z pokarmem, toteż wzrost jest niezwykle powolny, a zwierzę żyje 100 lat i dłużej. Cyrkumpolarny, czyli wokółbiegunowy zasięg perłoródki obejmuje strefę umiarkowaną Eurazji i Ameryki Północnej. Albo raczej obejmował, jako że w wyniku zanieczyszczenia wód małż ten stał się ogólnie rzadki, a w wielu rejonach wyginął całkowicie.

W Polsce odpowiednie warunki perłoródka znajdowała wyłącznie w krystalicznej, niewapiennej części Sudetów, ale była tam tak częsta, że jeszcze podczas I wojny światowej karmiono nią świnie. Obecnie zaś po prostu jej nie ma – wyginęła całkowicie, jest to jedyny mięczak niewątpliwie i w pełni wytępiony w naszym kraju. Półnaturalne populacje perłoródki wciąż istnieją w Czechach, odtwarza się je w Niemczech, a naturalne przetrwały w Szkocji. Nieco lepiej przedstawia się sytuacja w Ameryce Północnej, choć i tam jest perłoródki coraz mniej. Znamienne, że zanim jeszcze małż wymarł na jakimś terenie, wcześniej przestawał tworzyć perły. Zapewne był to wynik braku infekcji pasożytniczych, w następstwie wyeliminowania przez człowieka szeregu gatunków ptaków i ryb, żywicieli pośrednich atakujących małża pasożytów.

Pozyskiwanie pereł z perłoródki datuje się na Wyspach Brytyjskich co najmniej od czasów rzymskich, a pierwsze przepisy ochronne i wydawanie licencji, bez posiadania których połów

był całkowicie zakazany, wprowadził już Karol I w roku 1641. W Europie Środkowej połowy także miały długie dzieje, a tradycja nakazywała np. na dworze królów saksońskich używanie do zdobienia biżuterii koronacyjnej i innych insygniów władzy pereł pochodzących wyłącznie z perłoródki. Obecnie w Europie pozyskiwanie pereł mogłyby być prowadzone jedynie w Szkocji – już w pobliskiej Anglii czy Walii jest całkowicie zakazane. W gruncie rzeczy spustoszenia w szkockich ławicach czynią amatorzy, łudzący się możliwością szybkiego, łatwego i dużego zysku i bezsensownie niszczący masowo małże. Tymczasem pozyskiwanie pereł, prowadzone zresztą nadal przez kilku zawodowych zbieraczy, nie musi być dla perłoródki szkodliwe. Małży wypatruje się przy użyciu wziernika – rury oszklonej na końcu, wsuwanej do wody. Wyciąga się je delikatnie i powoli, specjalnym narzędziem, rozchyla skorupki tak, by ich brzegi nie były bardziej oddalone od siebie niż półtora centymetra. Jeżeli otwieranie przeprowadza się delikatnie i wolno, by nie uszkodzić mięśni zwieraczy i nie poranić małża, przeżywa on bez szkody tę operację. W małżu otwartym można wypatrzeć perłę i delikatnie ją wyjąć, a każdego małża przed uwolnieniem, w to samo dokładnie miejsce, znakuje się, by więcej nie był bez potrzeby niepokojony. Ponadto nie łowi się małży krótszych niż 8 cm ani w okresie ochronnym – uwalniania glochidiów – przypadającym od połowy czerwca po połowę września. Przy wprowadzeniu licencji, dla otrzymania której konieczne byłoby zdanie egzaminu i praktyka u doświadczonego łowcy pereł, można by takie połowy kontynuować bez zagrożenia wyginięciem populacji perłoródki. W wielu miejscach w Europie – choćby w Niemczech (Ryc. 42E) czy Czechach – prowadzi się też hodowle perłoródki, mające na celu przywrócenie jej naturalnych populacji. Taką próbę podjęto także w latach sześćdziesiątych w Polsce, lecz nie powiodła się.

Małże pogrążone w osadzie

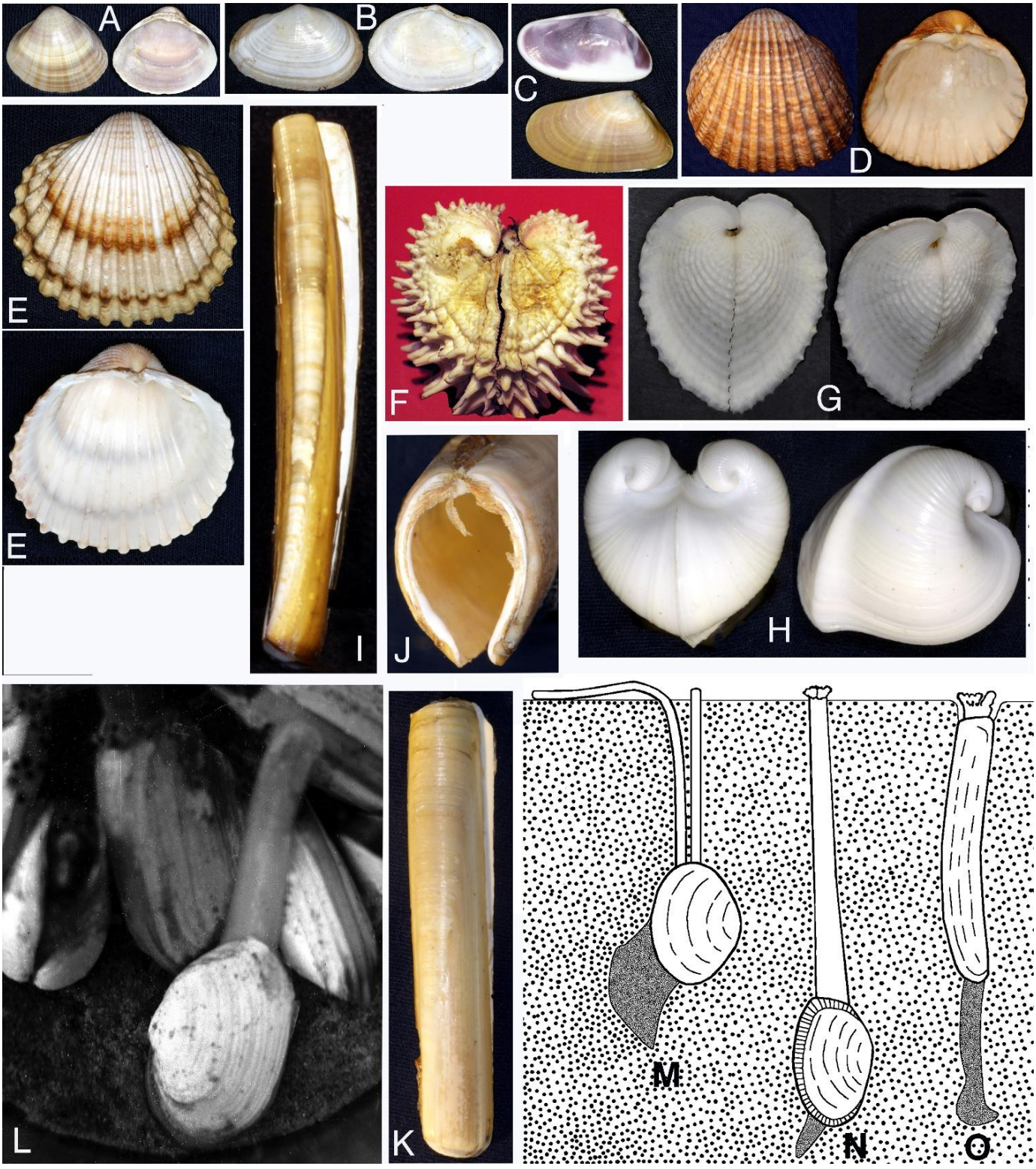
Zdecydowana większość Autobranchia, stanowiących zdecydowaną większość małży, to filtratorzy wychwytujący na mniej lub bardziej zmodyfikowanych ktenidiach (skrzelach) zawiesinę i drobne organizmy z przepływającej przez jamę płaszczową wody. Wychwycone cząsteczki są transportowane ku końcowi lub podstawie filamentu, z niego do jednego z pięciu punktów na każdym z ktenidiów, tam są zlepiane ze śluzem i w postaci struny transportowane do okolicy otworu gębowego, gdzie zachodzi wstępne sortowanie na głaszczkach, a ostateczne w żołądku. Przekształcenie ktenidiów w swoiste sita jest różnie zaawansowane. U najprymitywniejszych Filibranchia leżące obok siebie filamenty (nitki) ktenidium łączą się poprzez wzajemne zazębianie grupami rzęsek, u Pseudolamellibranchia występują lokalne, niewielkie zlania tkanki pomiędzy leżącymi obok siebie filamentami, a także ograniczona liczba zlań wolnych, brzusznych brzegów nitek ktenidium, zaś Eulamellibranchia cechują niezliczone mostki, łączące kolejne filamenty w regularną siatkę. Długo uważano te różne stopnie modyfikacji za podstawę klasyfikacji małży, obecnie wiemy, że takie modyfikacje miały miejsce wielokrotnie, równolegle, nie były też nieodwracalne. U pewnych małży siatka jest tak rzadka. że wychwytywanie możliwe jest jedynie dzięki wydzielaniu obficie lepkiego śluzu, do którego zawiesina się przykleja. W wodach mulistych ktenidia mogą się kurczyć, a biegnąca u ich podstaw śluzowa bruzda transportująca pokarm zaciskać, aby nie wychwytywać mułu. U innych, żyjących w warunkach obfitości dostępnego pokarmu, jak Lucinidae czy drewnożerne Teredinidae i *Xylophaga,* ktenidia są zredukowane. Przepływ wody przez jamę płaszczową, napędzany jak wiemy biciem rzęsek, jest wydajny. Omułek średniej wielkości, kilkucentymetrowy, przepompowuje 1,5 l wody na godzinę. Na głaszczkach położonych po obu stronach otworu gębowego znajduje się ogromnie złożony układ bruzd i grzbietów, na poszczególnych z nich rzęski mogą bić w różnych kierunkach, wychwycone cząsteczki są tam sprawnie i szybko sortowane. U małży zamieszkujących dno muliste czy piasek wystawiony na intensywne falowanie sortowanie musi być szczególnie intensywne, więc głaszczki są wielkie.

Pierwotne małże płytko ryły w osadzie i tak pozostało u wielu, inne przystosowały się do głębokiego rycia w podłożu, nimi właśnie zajmiemy się teraz. Wyjściowo dwa mięśnie zwieracze, przedni i tylny, zwierały dość pękate skorupki o słabo zaznaczonej rzeźbie, noga była spora i klinowata, brzegi płaszcza (u małży przyrośnięte do skorupek) nie zrośnięte – nie tworzyły więc ani syfonów, czyli rur (wlotowego i wyrzutowego), ani też zatok (przestrzeń mieszcząca wciągnięty syfon). Oczywiście głębsze pogrążenie w osadzie wymagało zrośnięcia się brzegów płaszcza, tworząc syfony, oddzielne (Ryc. 43M) lub we wspólnej pochewce (Ryc. 43N). Małż zagłębia się w dno przednim końcem, tylny mając skierowany mniej lub bardziej skośnie ku górze. Z tylnego więc końca wysuwają się syfony i tylna część skorupek ulega wydłużeniu, dla pomieszczenia wciągniętych syfonów. Syfony osiągają niejednokrotnie gigantyczną wręcz długość, gdy porównamy je z długością muszli mającego

je małża, i to niekoniecznie u form głęboko ryjących - przykładem *Macoma secta* zamieszkująca u północno-zachodnich wybrzeży Ameryki Północnej, o muszli 6-7-centymetrowej, a syfonie ponadmetrowym, czyli ponad 15-krotnie dłuższym niż muszla – jak odkurzacz zbierającym osad z powierzchni, gdy małż wkopuje się 45 cm w głąb osadu. Pękata i zaokrąglona muszla dobrze nadaje się do stabilnego, niemal nieruchomego tkwienia płytko w podłożu, podobnie jak opisywane w poprzednim rozdziale skójki i szczeżuje, których muszle skądinąd są wydłużone.

Pękate i zaokrąglone są także muszle *Glycymeris* a także i *Meiocardia* (Ryc. 430) czy *Glossus*, odznaczających się niezwykle charakterystycznymi, odsuniętymi od zamka i spiralnie skręconymi wierzchołkami skorupek. Zwykle u małży wcześnie powstaje zamek i następnie skorupki przy zamku, czyli od strony wierzchołków, już nie rosną, a cały przyrost odbywa się na brzegach skorupek po stronie przeciwnej do wierzchołka. Tymczasem u tych małży muszla rośnie także od strony zamka (podobnie zresztą jest także u kotwiczącej bisiorem *Arca*, o czym w dalszych rozdziałach). W efekcie wierzchołki skorupek oddalają się od siebie i są spiralnie (ścisłej helikoidalnie) skręcone. Podobnie pękata i podobnie mająca odsunięte, helikoidalnie zwijające się wierzchołki, jest też opatrzona licznymi silnymi kolcami muszla *Arcinella* (Ryc. 43F). Zapewne kolce zarówno chronią ją przed napastnikami jak i stabilizują w miękkim podłożu. Oba rodzaje zamieszkują nieruchomo wierzchnie warstwy miękkiego, luźnego mułu. Aby takie nieruchome tkwienie tuż przy powierzchni dna było możliwe, podłoże musi być jednak dość stabilne, a ruchy wody niewielkie, inaczej bowiem małż byłby stale wypłukiwany bądź zapadałby się, albo też stale zmieniał pozycję. Podobnie jest u *Corculum cardissa* (Ryc. 43G). I ten małż mocno wystaje z podłoża, czego wymaga efektywne wykorzystanie symbiotycznych zooksantelli, bliskich opisanym dla *Tridacna*. *Cardium, Acanthocardia* (Ryc. 43D-E), *Mactra* czy *Spisula* też są kulistawe i pękate, jednak kotwiczą nogą i choć są mało ruchliwe, sprawnie korygują swoje położenie w podłożu na stanowiskach wystawionych na falowanie lub w mniej spoistych osadach. Stabilizacji w podłożu pomaga silne urzeźbienie zewnętrznej powierzchni skorupek, jak żebra (Ryc. 43D-E) czy linie przyrostów. Dla zmniejszenia oporów ruchu małże aktywniej przemieszczające się w osadzie są mniej pękate i pozbawione rzeźby – przykładem *Callista* (Ryc. 43A), *Abra, Tellina* (Ryc. 43B), *Donax* (Ryc. 43C) czy *Macoma.*

Powiedzieć warto coś o małżach głęboko zakopujących się w osadzie. Takie przejście od płytkiego do głębokiego rycia, co oznacza w przypadku małży od parudziesięciu centymetrów po blisko dwa metry, wiązać się musiało ze zmianami zarówno morfologii muszli i części miękkich, jak też i zachowania mięczaka. Zajęło to małżom w sumie 200 mln lat i udało się nielicznym. Ograniczmy się do omówienia jedynie niezbędnych modyfikacji muszli. Otóż, aby określony proces modyfikacji mógł zajść i się utrwalić, konieczne jest oczywiście odniesienie jakichś korzyści w jego wyniku – tutaj korzyścią było rzecz jasna obniżenie konkurencji z innymi, płycej ryjącymi małżami, a przede wszystkim lepsze zabezpieczenie przed napastnikami, bowiem właściwie brak głębiej ryjących mięsożerców, jak też przed niekorzystnymi czynnikami środowiska, jak temperatura, okresowo nieodpowiedni chemizm wody czy wysychanie. Drugim warunkiem zajścia takiej modyfikacji jest mieszczenie się jej w zakresie możliwych modyfikacji morfologii cechującej daną grupę zwierząt – tu konkretnie



Ryc. 43. Małże ryjące w miękkim podłożu: A – *Callista chione* (Linnaeus, 1758), Tolon, Morze Egejskie, Grecja, czerwiec 2008; B – *Tellina fabula* (Gmelin, 1791, Złote Piaski, Morze Czarne, Bułgaria, lipiec 1965; C – *Donax trunculus* Linnaeus, 1758, Złote Piaski, Morze Czarne, Bułgaria, lipiec 1965; D – *Acanthocardia spinosa* (Lightfoot, 1786), ; E – *Acanthocardia tuberculata* (Linnaeus, 1758), F – *Arcinella arcinella* (Linnaeus, 1767, Floryda; G – *Corculum cardissa* (Linnaeus, 1758), Filipiny; H – *Meiocardia cumingi* (Adams, 1864) (Glossidae), wyspa Bantayan, Cebu, Filipiny, zebrane przez nurka, 10-15 m, marzec 2020; I – *Ensis magnus* Schumacher, 1817, Cabourg, Normandia, Francja, w strefie pływów przy bardzo niskiej wodzie, czerwiec 1991; J – *E. magnus*, łukowate końce skorupek, między którymi wysuwa się noga; K – *Solen marginatus* (Pulteney, 1799), St-Cast-le-Guildo, Côtes d'Armor, Bretania, Francja, w piasku przy odpływie, czerwiec 1994; L – *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, Zatoka Pucka, Bałtyk, lipiec 1874, wysunięty wyrostek syfonalny; M-O – małże głęboko ryjące w naturalnych pozycjach: M – *Scrobicularia*, N – *Mya*, O – *Ensis*, *Solen*

szło o taką modyfikację morfologii skorupek, aby wiercenie osadu mogło mieć miejsce. Jest jednak i trzeci warunek: musi istnieć ciąg przejściowy, przy czym żaden z etapów tego ciągu nie może być letalny, czyli związany z formą, przy której organizm nie jest w stanie funkcjonować, a nie powinien wiązać się ze zbyt wielką utratą wartości selekcyjnej. Gdy jest inaczej, stadium takie staje się prawdziwym „wąskim gardłem", przez które przechodzą bardzo nieliczne linie ewolucyjne. Tak też było i w tym przypadku. Małże ryjące płytko mają muszle pękate, nieraz silnie rozwiniętą rzeźbę, a przede wszystkim ich skorupki zwierają się szczelnie, dla zapewnienia ochrony przed niekorzystnymi czynnikami fizyko-chemicznymi i drapieżnikami. Formy ryjące głębiej nie mają rzeźby i są bardziej opływowe, bocznie spłaszczone.

U małży drążenie chodnika w osadzie jest możliwe dzięki zsuwaniu i rozsuwaniu brzegów skorupek na końcu muszli, położonym na dnie drążonego chodnika. Twarde i ostre brzegi skorupek zdzierają cząstki podłoża, co zapewnia efektywne drążenie, jednak musi być do tego zapewniona wzajemna ruchliwość skorupek, inna niż u „normalnego" małża – „normalne" odchylanie i zwieranie brzusznych brzegów skorupek jedynie napełniłoby ich wnętrze osadem, dusząc małża i wcale nie wkopując go głębiej. Wymagana ruchliwość oznacza zdolność do kołysania skorupkami poprzez zsuwanie ich na jednym końcu ciała przy rozsuwaniu na końcu przeciwnym, osią tych wahadłowych ruchów jest zamek (zmodyfikowany tak, by takie ruchy były możliwe) i punkt zetknięcia się skorupek po stronie przeciwnej do zamka, a więc przy całkowicie zwartych skorupkach muszą pozostawać na końcu przednim i tylnym zwierzęcia przestrzenie nieosłonięte muszlą. Głębsze drążenie wymaga więc istnienia stałych szczelin pomiędzy brzegami skorupek w przednim i tylnym rejonie, a ponadto silnego skrócenia więzadła i ograniczenia zamka do zębów centralnych, pozostałe zęby muszą być zredukowane. Wówczas kołysanie skorupkami wokół grzbieto-brzusznej osi ciała zachodzi sprawnie i małż może drążyć głęboko, chroniąc się przed prześladowcami. Aby jednak do tego etapu doszło, konieczny jest cały szereg modyfikacji, rzecz jasna jeszcze u zwierząt ryjących płytko. Problem w tym, że takie zmiany są dla płytko ryjącego małża niekorzystne, wystawiając go na pastwę drapieżnikom czy wysychaniu w niedomykającej się i osłabionej muszli. Teoretycznie nie byłyby to zbyt wielkie zagrożenia u form głębinowych, lecz i korzyści z głębokiego rycia nie byłyby tam duże. W dodatku głębokie rycie jest energetycznie kosztowne, a głębiej pokarmu jest mniej, tak więc formy ryjące głęboko musiały powstać w wodach płytkich. Wydaje się, że takie przejścia były najbardziej prawdopodobne w okresach po kolejnych wielkich wymieraniach (a tych największych było co najmniej pięć), gdy skrajne ubóstwo fauny, która zdołała przetrwać, silnie obniżało zagrożenie drapieżnictwem czy konkurencją.

Długość zrośnięcia brzegów płaszcza jest różna, a zależy od rodzaju zamieszkiwanego podłoża oraz pozycji, jaką zajmuje w nim małż. Zagłębianie się w podłożu przebiega u różnych ryjących małży w podobny sposób. Zwieranie skorupek podnosi ciśnienie krwi w hemocelu nogi, która staje się sztywna i wbija w osad, wspomagana strumieniem wyrzucanej spomiędzy skorupek wody, rozmiękczającym podłoże wokół nogi. Gdy już wyprostowana noga tkwi w osadzie, opisywane wcześniej wahadłowe kołysanie się skorupek, poruszanych przemiennymi skurczami przedniego i tylnego zwieracza, wraz z kurczeniem nogi wsuwa

małża w głąb. Większość małży leży w osadzie płaszczyzną symetrii zorientowaną pionowo, jednak nie wszystkie. Zazwyczaj głębsze rycie wymaga posiadania dłuższych syfonów. U Tellinacea, jak *Scrobicularia* (Ryc. 43M), a należą tutaj także nasze bałtyckie rogowce *Macoma,* syfony są oddzielne i całkowicie wciągane do obszernych zatok płaszczowych przez długie mięśnie wciągacze. Są bardzo ruchliwe, wlotowy może wyginając się zbierać cząstki osadu (Ryc. 43M). Końce syfonów *Macoma balthica* są jednakże często atakowane przez ryby (płastugi i babkowate) a także krewetki i garnele, toteż małż dla bezpieczeństwa żeruje często ze skurczonym syfonem, a to oznacza odżywianie się zawiesiną z wody, a nie osadem. W strefie pływów *Macoma* porusza się podczas odpływu po U-kształtnej trasie, dzięki czemu unika wyczerpania materiału organicznego z osadu obok syfonu, na czas przypływu filtrując zawiesinę, usytuowana w położeniu górnym „U". Oczywiście pogrążony w osadzie małż narażony jest na rozmaite utrudnienia w kontakcie z wodą ponad dnem, a więc ograniczenia dostępu do pokarmu czy tlenu, nieuniknione podczas wciągania syfonów, wkopywania się czy zasypania kanałów, którymi biegną syfony. Nie są to jednak poważne problemy, gdyż małże mają niski poziom metabolizmu i znaczne na ogół możliwości przetrwania w warunkach beztlenowych. Uderzający jest przykład *Venus,* też ryjącego płytko małża, przeżywającego w żołądku rozgwiazdy – ze zwartymi ściśle skorupkami – nawet 18 dni, po których, wypluty przez rozgwiazdę, jest nadal w dobrej kondycji i wraca do aktywnego życia.

U bardzo głęboko zakopujących się *Mya* (Ryc. 43L, N) i *Lutraria* występuje pojedynczy i potężny, raczej sztywny wyrostek syfonalny, wewnątrz rozdzielony na syfony wlotowy i wyrzutowy, kończące się oddzielnymi otworami. Zrośnięcie wszystkich trzech fałdów brzegu płaszcza powoduje, że wyrostek otacza periostrakum, czyli oskórek, taki sam co pokrywa zewnętrzną powierzchnię muszli, co stanowi dobre zabezpieczenie przed urazami mechanicznymi. Zatoka płaszczowa, pomimo że bardzo głęboka, nie mieści jednak całkowicie wyrostka, zresztą muszla i tak nie zamyka się szczelnie, co jest typowe dla głęboko zakopujących się małży. Zwieracze pracują niezależnie, więc częściowe – obronne – wciąganie syfonu możliwe jest i przy zwartych skorupkach. Brzegi płaszcza zrastają się na bardzo długim odcinku, pozostawiając jedynie krótką szczelinę dla wystawiania nogi, która nieskurczona wypełniając tę szczelinę działa jak zawór, zamykając jamę płaszczową. Nasuwa się oczywiście pytanie, w jaki sposób ten monstrualny wyrostek syfonalny jest w podłożu prostowany, a także jak odbywa się rozwieranie skorupek, gdy więzadło jest za słabe do przeciwstawienia się oporowi otaczającego osadu. Otóż odbywa się to hydraulicznie. Przy zaciśniętych szczelnie otworach na końcu wyrostka syfonalnego i zamkniętej nogą szczelinie pomiędzy płatami płaszcza, skurcz zwieraczy zwiera skorupki. Wyciska to wodę z jamy płaszczowej do wyrostka, częściowo prostując go. Wówczas otwierają się otwory na końcu wyrostka i rozchylają – w następstwie rozkurczu zwieraczy - skorupki, dzięki czemu woda dostaje się do jamy poprzez otwory na końcu wyrostka. Następnie otwory zamykają się, skorupki zwierają, cykl się powtarza i w końcu wyrostek syfonalny zostaje w pełni wyprostowany, sięgając powierzchni dna. Małż zwykle zamieszkuje zbity muł, więc raz utworzony chodnik nie wymaga na ogół poszerzania, a sprężystość więzadła wystarcza do rozwierania skorupek w trakcie opisanego mechanizmu wydłużania wyrostka syfonalnego. Chodnik może się jednak zapadać, a małż rośnie, tak że niekiedy konieczne okazuje się

poszerzenie tunelu. Wówczas małż zaciska szczelnie otwory na końcu wyrostka, równocześnie nogą blokuje szczelinę pomiędzy płatami płaszcza, po czym kurczy mięśnie wciągacze wyrostka syfonalnego, dzięki czemu ciśnienie wody w jamie płaszczowej rośnie i skorupki rozwierają się, odpychając podłoże na boki.

Mya arenaria, czyli piaskołaz (Ryc. 43L) jest największym małżem polskiego Bałtyku. Na plażach często spotykamy jego puste muszle. Śnieżnobiałe, owalne skorupki osiągają długość 8 cm, a w Morzu Północnym – i ponad 10. Piaskołaz najgłębiej z wszystkich bałtyckich małży zarywa się w dnie, im starszy i większy, tym głębiej: roczny na 10 cm, a dziesięcioletni nawet na 40. Także w zamarzniętym piasku – w temperaturze -4ºC – *M. arenaria* przeżywa do siedmiu tygodni. Małż ten jest tak charakterystyczny i dla Bałtyku, i Morza Północnego, że trudno uwierzyć, iż pojawił się tu zupełnie niedawno – w XVII wieku, celowo introdukowany z Atlantyckich wybrzeży Ameryki Północnej. Do dziś jest on intensywnie eksploatowany – wykopywany z podłoża podczas odpływu przez zbieraczy – w celach spożywczych. W samym stanie Maine w USA w latach 1975-91 łowiono go 700-3 550 ton rocznie, choć połowy w wyniku przełowienia malały: ich wartość roczna spadła z przeszło 12 mln dolarów w roku 1985 do 5 mln w roku 1991, pomimo że cena za funt wzrosła w tym czasie z 1,18 do 3,52 dolara. *M. arenaria* łowiony jest także koło New Jersey, a w Puget Sound (Pacyfik) wysoko ceniony jako pokarm, dorasta tam 15 cm. Uważa się mięso piaskołaza za niezwykle delikatne. To też musiało być przyczyną introdukcji – w wodach europejskich małż się zaaklimatyzował i wkrótce łowiony był w celach konsumpcyjnych, a także na przynętę dla ryb, we Francji, Anglii, Szkocji, Irlandii, na Szetlandach i w Niemczech, wszędzie znany pod lokalnymi nazwami. Trwało to jeszcze w ubiegłym stuleciu. Widocznie jednak poczucie smaku Europejczyków odbiegać musi od cechującego Amerykanów, bowiem w naszym stuleciu, z rosnącą stopą życiową, połowy całkowicie zarzucono.

Jeżeli już mowa o wykopywaniu jadalnych małży podczas odpływu, to piaskołaz należy do tych łatwiejszych do wydobycia. Przy pacyficznym wybrzeżu Stanów Zjednoczonych występują w mule płycizn dwa jadalne małże: *Schizothaerus nuttalli* o muszli długości do 20 cm i wadze do dwóch kilogramów, a także *Panope generosa,* osiągająca masę ponad 3, a nawet do 5-6 kilogramów, przy muszli 20 x 11 cm. Zwana *geoduck*, zarywa się na głębokość dwóch metrów, niełatwo więc ją odkopać. Już Indianie uważali ją za wielki przysmak, zdobili też domy i groby jej muszlami. I dziś mięso małża uważa się za wyjątkowo smaczne, w dodatku jeden osobnik zapewnia posiłek całej rodzinie. Wolno go zresztą ze względów ochronnych zebrać zaledwie parę okazów na osobę tygodniowo.

Odmienne są przystosowania do zamieszkiwania w dnie miękkim u rodzaju *Ensis* (Ryc. 43I-J). Małż żeruje na powierzchni, lecz szybko wraca głęboko pod powierzchnię piasku, gdy jest niepokojony. Silnie rozrośnięta w części tylnej muszla tworzy mniej więcej prosty i wysmukły walec, o wierzchołkach leżących tuż przy przednim brzegu (Ryc. 43J). Taki pokrój umożliwia łatwe przesuwanie się w górę i w dół tunelu wydrążonego w piasku. Syfony są krótkie, wciągane też krótkimi wciągaczami w płytką zatokę, bowiem małż żeruje przecież na powierzchni. Noga wyciąga się w tunelu, wypełniając go do dna, na długość równą długości muszli, a ponad nogą leży skośnie muszla z mieszczącym się w niej mięczakiem, wystając częściowo tylnym końcem ponad powierzchnię dna (Ryc. 43O). Wiercenie tunelu odbywa się

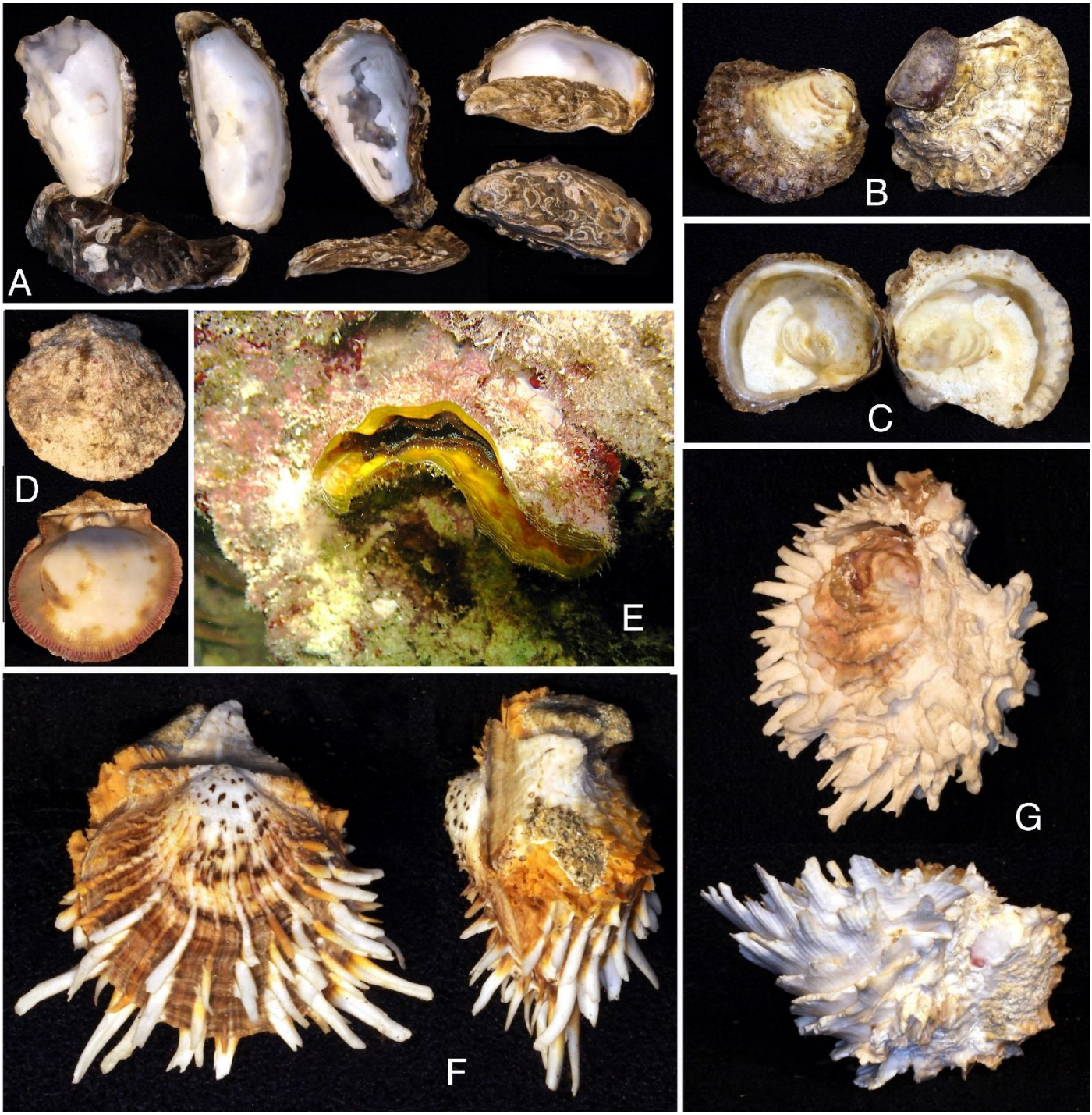
za pomocą powtarzanych ruchów nogi. Podczas wiercenia ciśnienie krwi rozciąga ją, tak że jej ostry koniec zagłębia się w dno tunelu. Syfony i brzuszna szczelina pomiędzy płatami płaszcza zostają zaciśnięte, gdy następnie noga jest wciągana, tak że silny strumień wody z jamy płaszczowej wyrzucany jest pomiędzy nogą a brzegami płaszcza, wypłukując cząstki podłoża z dna tunelu i rozmiękczając osad, co ułatwia następnie pracę nogi, znów wbijanej ostrym końcem w dno korytarza. Strumień wody jest tak silny, że u podrażnionego *Ensis,* wystającego z piasku podczas odpływu, słup wyrzucanej wody ma wysokość 30 cm i więcej.

W pełni wyciągnięta noga jest w części końcowej, leżącej na dnie chodnika, rozdęta ciśnieniem krwi, co blokuje ją w tunelu, silnie kotwicząc małża. Gdy *Ensis* wyczuje niebezpieczeństwo, noga się kurczy i wciąga małża głęboko w dół chodnika. Podobnie jest u *Solen* (Ryc. 43K, O)*,* blisko spokrewnionego z *Ensis* i zamieszkującego bardziej muliste podłoża. U Solenidae występuje zdolność do autotomii, czyli celowego odrzucania części ciała, zjadanej następnie przez napastnika, podczas gdy pozbawione tej części zwierzę ucieka lub chroni się do kryjówki. Tu odrzucane są fragmenty syfonów, wystawionych przecież na ataki ryb, oczywiście później syfony są regenerowane. Autotomia krańcowo rozwinęła się u drobnego *Solen delesserti,* częstego w piaszczystej strefie pływów Dalekiego Wschodu. Ponad dwucentymetrowy wyrostek syfonalny jest u niego zbudowany z kolejnych obrączek, które u zaniepokojonego małża odrzucane są szybko jedna po drugiej, tak jakby były odcinane niewidocznym, ostrym nożem. Solenidae to zresztą jedyne małże, u których zaobserwowano autotomię. *S. delesserti* potrafi też uciekać wykonując nad dnem skoki, dzięki wyrzucaniu wody z jamy płaszczowej przez syfony. Taka ucieczka ma miejsce, gdy małż wypłukany zostanie falą lub wyciągnięty z dna przez drapieżnika. Europejski *Ensis directus* w takiej sytuacji też ucieka płynąc, lecz odwrotnie – tyłem do przodu – bowiem strumień wody wyrzucany jest tak samo jak podczas wiercenia, szczeliną wokół nogi.

Muszla zrośnięta ze skałą

Jak już pisaliśmy, gruczoł bisiorowy funkcjonujący nadal po osiadnięciu larwy na dnie umożliwił mającym go małżom zasiedlenie dna twardego, choć i dla kotwiczenia w dnie miękkim jest przydatny. U niektórych małży przytwierdzenie do podłoża jest całkowite i sztywne: gruczoł ten zamiast bisioru wytwarza lepiszcze przyklejające małża jedną skorupką do skały, a później płaszcz stykający się z miejscem przyczepu kontynuuje tę cementację, odkładając w rejonie połączenia węglan wapnia. Przytwierdzenie jedną skorupką do twardego dna jest korzystne u mieszkańców burzliwych wód, nie dziwi więc, że powstało – znów niezależnie – w co najmniej pięciu liniach ewolucyjnych: u ostryg Ostreidae, u Spondylidae, Chamidae, *Hinnites* (Pectinidae) oraz u jednej słodkowodnej rodziny: Aetheriidae, bliskiej skójkom i szczeżujom, zamieszkującej szybko płynące wody Indii oraz tropików Afryki z Madagaskarem i Amazonii. Do twardego podłoża, skały, kamienia lub innych obiektów, przykleja się zewnętrzną powierzchnią skorupka lewa u ostrygi, (Ryc. 44A-C), a u *Spondylus* (Ryc. 44E-F) i *Hinnites* (Ryc. 44D) prawa. Dalszy wzrost muszli następuje tak, że przylega ona ciasno do podłoża. Jak wspomnieliśmy, proces jest nieodwracalny, toteż osiadająca larwa przemierza znaczną przestrzeń podłoża, sprawdzając, czy jest tu dość wolnego miejsca dla przyszłego wzrostu całkowicie już wtedy unieruchomionego mięczaka. U wszystkich przytwierdzonych lepiszczem małży lewa skorupka jest inna niż prawa, u większości występuje tylko jeden zwieracz skorupek.

U ostrygi zamek jest bezzębny (Ryc. 44A-C), za to rozległe więzadło i mocny, zdolny do długotrwałego skurczu zwieracz zapewniają dostatecznie mocne zwieranie skorupek w obronie przed napastnikiem. Dla odmiany u *Spondylus,* wśród których wiele gatunków ma piękne muszle z potężnymi kolcami na "górnej" skorupce (Ryc., 44F), zamknięcie muszli wzmacniają potężne, ściśle zachodzące na siebie zęby zamka i drobne, zazębiające się ząbkowanie wolnych brzegów skorupek. U *Chama* (Ryc. 44G) jedna muszla jest bardzo mała, właściwie zredukowana do czegoś w rodzaju płaskiego wieczka (Ryc. 44G: górne zdjęcie), gdy druga – potężna i pojemna. Pokrój muszli tych małży uzasadnia ich angielską nazwę, bowiem rzeczywiście przypominają pudełka na klejnoty. Potężny zamek o nieregularnej budowie, z drobnymi nierównościami zazębiającymi się ściśle pomiędzy skorupkami, jak też dwa mięśnie zwieracze, zapewniają mocne zwarcie skorupek. Zarówno *Spondylus,* jak i *Chama* osłaniają porastające je bujnie glony (Ryc. 44E). U *Hinnites* (Ryc. 44D), bliskiego krewniaka przegrzebka, cementacja następuje w stosunkowo późnym stadium rozwoju osobniczego. Larwa osiada w małym zagłębieniu, przeobraża się i młody małż przytwierdza się bisiorem, leżąc na prawej skorupce. Po okresie bisiorowego przyczepienia prawy płat płaszcza wysuwa się i powiększa brzeg skorupki w ten sposób, że krystalizujący materiał przykleja ją do podłoża, a dalszy wzrost dopasowuje ją do powierzchni skały, bądź co częste pnia mangrowca (drzewa namorzyn. W następstwie pierwotnie bisiorowego przytwierdzenia



Ryc. 44. Muszle zrośnięte z podłożem: A-B – *Ostrea edulis* Linnaeus, 1758, Bretania, Francja, 1979; C – *Ostrea* sp., Itea, Zatoka Koryncka, Grecja, wrzesień 2007; D – *Hinnites* sp., Safaga, Morze Czerwone, Egipt, przy rafie koralowej, gł. 3 m, wrzesień 2007; E – *Spondylus varius* G. B. Sowerby, 1827,Safaga, Morze Czerwone, Egipt, na rafie koralowej, gł. 2 m, wrzesień 2007; F – *Spondylus regius* Linnaeus, 1758, Phuket, Tajlandia, lipiec 2010, na zdjęciu po prawej widoczny rejon przyrośnięcia dolnej skorupki; G – *Chama reflexa* Reeve, 1846, Phuket, Tajlandia, lipiec 2010, górna muszla wyraźnie mniejsza od dolnej

zamek leży na ogół w zagłębieniu, co ograniczałoby otwieranie się rosnącej muszli. Aby tak nie było, w trakcie wzrostu zamek pozostaje na spodniej skorupce.

O ile większość wspominanych tu małży znana jest co najwyżej jako ozdobne bibeloty, to związki człowieka z ostrygą są długie i godne choć krótkiego omówienia. Już z epoki kamiennej znamy wielkie akumulacje pustych muszli ostryg, towarzyszące siedzibom człowieka. Ostrygi są cenione jako pokarm, a zjadane najczęściej są żywe. Choć dziś trudno to sobie wyobrazić, jeszcze na przełomie XVIII i XIX wieku jedna wielka, naturalna ławica ostrygi *Ostrea edulis* (Ryc. 44A-B) ciągnęła się wzdłuż zachodnich wybrzeży Europy, od Danii po Hiszpanię. Nadmierne połowy, prowadzone dla zaspokojenia rosnących potrzeb rynku, rozrośniętego w następstwie rewolucji przemysłowej, a także rabunkowe użycie do połowów dragi, ciągniętej przez łodzie napędzane mocnymi parowymi silnikami, spustoszyło ławice już w połowie XIX stulecia. Rozwój kolei umożliwiał dostarczanie ostryg do wielkich miast, których rosnąca gwałtownie populacja zjadała tych małży coraz więcej. W Billingsgate – targu rybnym Londynu – sprzedano 500 milionów ostryg w samym roku 1864. Łowiono więc wszędzie i wszystko – także osobniki młode. Na efekty nie trzeba było długo czekać – pod koniec stulecia ławice były już tylko wspomnieniem. Nie wszystkie ławice jedynie przełowiono – szereg z nich wymarło w wyniku rosnących zanieczyszczeń przemysłowych, np. odpadami kaolinu z fabryk porcelany. Ostrygi niemal znikły z wód Wielkiej Brytanii i Francji. Wówczas wprowadzono – niestety spóźnione – przepisy ochronne, rygorystycznie następnie przestrzegane. Przykładowo, w Treguier (Francja) połowy dragą dozwolone były jedynie raz w roku i to zaledwie przez 45 minut. Cała flotylla poławiaczy czekała, na wystrzał z działa spuszczano dragi za burtę i rozpoczynano połów, po kolejnym wystrzale połów kończono i żadnej dragi nie wolno było wówczas nawet choćby częściowo wysunąć za burtę łodzi. Nie mogło to już jednak zapewnić odnowienia ławic, toteż w roku 1883 H. Coste, na zlecenie francuskiego ministerstwa rolnictwa, badał we Francji i Włoszech możliwość hodowli ostryg. Rozwinął on koncepcję hodowli młodych ostryg na specjalnie sporządzonych kolektorach i użycia ich następnie do zakładania sztucznych ławic.

Gdy ostrygi dojrzewają, stają się barwy mlecznej, a następnie szare – w środku lata małże są w pełni dojrzałe. U *Ostrea edulis* (Ryc. 44A-B) i *O. lurida* zapłodnienie zachodzi w jamie płaszczowej i tam zarodki są krótko inkubowane, jednak larwy wylęgają się i opuszczają organizm rodzicielski na wczesnym stadium rozwoju. Po niedługim czasie pelagicznego życia larwy osiadają i to jest dla nich czas krytyczny. W samej Bretanii ławice ostryg pokrywają obszar 3 500 hektarów, znajduje się na nich także 40 milionów kolektorów spatu, czyli świeżo osiadłych po metamorfozie małży. Kolektory, w postaci zestawu drewnianych płytek, jedna nad drugą nawleczonych na linę, umieszcza się wzdłuż linii odpływu, nieco przed terminem osiadania larw ostryg. Młode rosną na kolektorach przez około osiem miesięcy, po czym są zdejmowane z nich i umieszczane na ławicach. W ten sposób ogranicza się do minimum straty w najtrudniejszym dla małży okresie – bezpośrednio po metamorfozie, czyli przeobrażeniu larwy w młodego małża. Na ławicach małże rosną przez dalsze dwa, trzy lata, po czym są zbierane, czyszczone i wysyłane – żywe – na rynek. Prawidłowo prowadzona hodowla daje dziesięciokrotnie większą produkcję niż ławica naturalna tej samej powierzchni. Do roku 1920 rodzima *Ostrea edulis* pozostawała głównym obiektem hodowli ostryg w Europie Zachodniej.

Ostrygi sprowadza się z innych regionów świata, także z Japonii – niestety w japońskiej *Crassostrea gigas* pasożytuje płaziniec, którego wprowadzenie do wód europejskich mogłoby być niebezpieczne: ostrygi przetrzymuje się więc w wodzie słodkiej, która zabija pasożyta, samym ostrygom nie czyniąc szkody. W latach 1860-68, w następstwie przełowienia ławic rejonu Arcachon, miejscowi rybacy nie byli w stanie zaspokoić popytu na ostrygi, toteż sprowadzali ostrygi portugalskie, wciąż masowe w ujściu Tagu. Pomiędzy rokiem 1869 a 1875 hodowali rocznie 25-30 milionów portugalskiej ostrygi w basenie Arcachon. W roku 1868 wiozący ostrygi statek „Le Morlaisien" uległ uszkodzeniu wracając z Lizbony i nie był w stanie dopłynąć do Arcachon, toteż schronił się w ujściu Żyrondy. Ostrygi wyrzucone do morza pomiędzy Saint Christoly i Verdon – dla odciążenia statku –znalazły tam bardzo korzystne warunki i szybko utworzyły półnaturalne ławice, niezwykle bogate. Pomimo, że już w roku 1890 Poole Oyster Company importowała portugalskie ostrygi do Anglii i były one też tam hodowane, to ani w Anglii, ani w Bretanii nie pojawiły się jakiekolwiek naturalne ławice tego gatunku. W hodowlach natomiast ostryga ta zastąpiła miejscową w basenie Arcachon i Charente-Maritime, podczas gdy na południu Bretanii hodowane są oba gatunki. Region Marennes jest znany z zielonych ostryg – barwa ta pochodzi od zjadanych przez małże planktonicznych glonów *Navicula ostrearia.* Ten region, z 3 800 hektarami zajmowanymi przez 29 000 ławic, jest najważniejszym miejscem hodowli ostryg w Europie, z roczną produkcją 40 000 ton, co stanowi 60% ostryg pozyskiwanych we Francji.

Przytwierdzone bisiorem

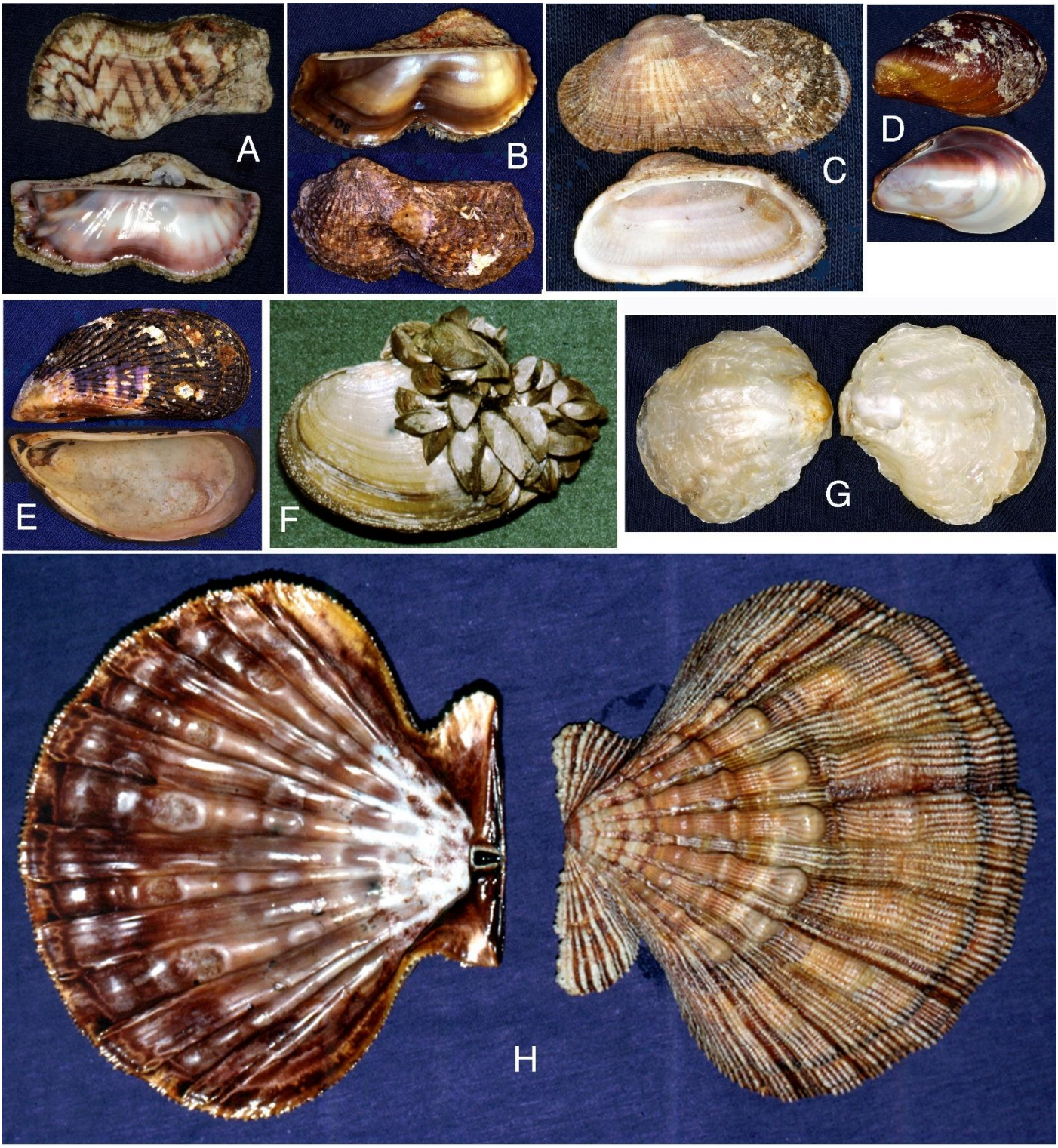
Jak już pisaliśmy, wszystkie Autobranchia bezpośrednio po metamorfozie wytwarzają bisior – produkowany przez specjalny, położony w nodze gruczoł – te keratynowe (białkowe) włókna służą kotwiczeniu świeżo osiadłego zwierzęcia. Zważywszy, że w tym stadium małże są mniejsze niż otaczające je ziarna piasku, a zarazem od nich lżejsze, kotwiczenie takie jest zwyczajną koniecznością, inaczej osiadanie w wodach płytkich, gdzie występują intensywne ruchy wody, nie byłoby możliwe. Zachowanie bisioru u małży starszych pozwala im żyć na powierzchni dna, kotwicząc bisiorem w podłożu miękkim, ale też i w twardym, inaczej dla małży niedostępnym. Oczywiście są to wszystko formy albo całkowicie leżące na dnie, albo najwyżej częściowo w nim zagłębione. Uważa się, że pierwotnie zachowanie bisioru w starszym wieku służyło przytwierdzeniu do dna twardego, a wykorzystanie wiązki bisiorowej jako kotwicy w miękkim dnie to rozwiązanie późniejsze. To ostatnie pojawiło się równolegle w wielu grupach. Przykładem *Modiolus*, przypominający szeroko znanego, blisko z nim spokrewnionego omułka (*Mytilus*), lecz w odróżnieniu od niego nie przyczepiający się do twardych przedmiotów, ale kotwiczący w miękkim podłożu, częściowo się w nim zagłębiając. W związku z tym brzuszna strona muszli, u omułka płaska lub wręcz wklęsła (Ryc. 45E), u *Modiolus* ma kształt podwodnej części łodzi (Ryc., 45D), dla łatwiejszego pogrążania się w osadzie. Ponadto muszla tkwi w dnie skośnie, pochylona wierzchołkami w dół bardziej niż u mniej więcej poziomo ustawionego omułka. Towarzyszące przytwierdzeniu morfologiczne modyfikacje *Modiolus* są podobne jak u omułka, u którego omówimy je później.

Arca (Ryc. 45A), częsta choćby przy skalistych brzegach Morza Śródziemnego (Ryc. 45B), podobnie jak również śródziemnomorska *Barbatia* (Ryc. 45C), mierzące do parunastu centymetrów, przyczepiają się bisiorem w miejscach osłoniętych – w zagłębieniach czy po spodniej stronie głazów – toteż bisior jest u nich niezbyt obciążony mechanicznie. Małże te odznaczają się nieczęstym u małży przyrostem muszli nie tylko wzdłuż wolnych brzegów skorupek, lecz i od strony długiego zamka, czego skutkiem jest charakterystyczne oddalanie się od siebie w trakcie wzrostu muszli wierzchołków skorupek, skądinąd podobne do opisanego dla ryjących płytko w osadzie *Meiocardia, Glossus* czy *Arcinella* wspominanych we wcześniejszym rozdziale. Tu jednak to odsunięcie wierzchołków ma kluczowe znaczenie. Dzięki temu jest dość miejsca i bisior wybiega wiązką spomiędzy brzegów skorupek, po stronie przeciwnej do zamka, mniej więcej w połowie długości muszli, toteż mięśnie zwieracze skorupek są niemal równe wielkością, a przyczep bisiorem właściwie nie pociągnął za sobą zmian w morfologii małża, co jest wyjątkowe. U innych małży kotwiczących bisiorem do twardego dna jest jednak inaczej, modyfikacje morfologii są tam znaczne. Omułek *Mytilus* (*M. trossulus* w naszym Bałtyku) przytwierdza się do twardego dna i bywa masowy. Szacuje się, że w samym południowym Bałtyku jest go ponad 4 mln ton, licząc bez muszli, a choćby w Danii jego biomasa sięga 36 kg na m^2. Zarazem ten euryhaliczny, czyli znoszący szeroki zakres zasolenia wody małż w sposób typowy dla morskich mięczaków karleje w wodach o

obniżonym zasoleniu. Omułek u polskich brzegów nie przekracza 5 cm długości muszli, gdy już w Zatoce Kilońskiej osiąga 11, lecz w bardziej jeszcze wysłodzonej Zatoce Botnickiej – zaledwie 2. Zarazem masowe przyczepianie się do twardych przedmiotów pociągnęło za sobą zmniejszenie i zaostrzenie przedniej, przylegającej właśnie do podłoża części, podczas gdy mieszcząca syfony część tylna jest silnie rozszerzona i odsunięta od dna. Dzięki temu syfony pompować mogą wodę z otwartej toni, a nie spomiędzy zwierząt, gdzie nieuniknione byłoby zasysanie osadu i wydalin innych osobników. Dla takiego przekształcenia wszystkie narządy przedniej części ciała, a zwłaszcza przedni mięsień zwieracz skorupek, musiały ulec silnej redukcji.

Omułek – w wodach europejskich *Mytilus edulis* i *M. galloprovincialis* – jest, obok ostrygi, zjadany w wielkich ilościach. Bywa najliczniejszym bezkręgowcem wód przybrzeżnych, o największej biomasie: przy brzegach skalistych nierzadko 30-50 kg na m^2, w strefie pływów Anglii osiąga liczebności 140 000-170 000 osobników na m^2, w arktycznym litoralu stanowi 70% biomasy bentosu. Mimo to jego hodowla sięga średniowiecza. Pierwsze „farmy" założone zostały w XIII wieku we Francji przez Irlandczyka Patricka Waltona, którego statek rozbił się w roku 1235 przy przylądku Escale, koło portu Esnandes (Charente-Maritime). Jemu przypisuje się pomysł użycia pali, na których przyczepione bisiorem omułki rosną, a także specjalnych płaskodennych łodzi, ślizgających się po mule i umożliwiających dotarcie do pali podczas odpływu. Pierwsza hodowla założona została w zatoce Auguilon (Vendee). Tak więc omawiana w poprzednim rozdziale hodowla ostryg to zupełnie niedawne przedsięwzięcie, gdy porówna się ją z hodowlą omułka. Oba gatunki europejskiego omułka są w Europie hodowane. *M. edulis* zamieszkuje od Morza Białego po Śródziemne, skarlały *M. trossulus* występuje także i w naszym Bałtyku, a *M. galloprovincialis* – większych rozmiarów – to element śródziemnomorski, choć na północ sięga po Kornwalię. We Francji hodowle – na palach lub jako poziome, płaskie ławice, albo też na zwieszających się z pływaków linach – zakładane są po uzyskaniu przyznawanej na 25 lat licencji. Zwykle ważnych jest około 15 000 takich koncesji jednocześnie, a roczna produkcja w tym kraju sięga 40 000 ton. Omułek rośnie szybko, pełne rozmiary osiągając w czasie od półtora do trzech lat, jedna samica wytwarza do 12 milionów jaj. W duńskim Limfiordzie omułki hoduje się na wiązkach gałęzi, na jednej wiązce po dwóch latach uzyskuje się niemal 40 kg tych małży. W zatoce Taranto (Włochy) rocznie zbiera się do 12 kg/m^2. Łącznie na świecie hodowle dostarczają rocznie około 230 000 ton omułka, z czego 40% w Holandii i Francji. Przełowienie powoduje jednak, że ostatnio w rybnych sklepach nawet w Grecji czy Chorwacji zakupić można najczęściej omułki importowane z Dalekiego Wschodu.

Przytwierdzenie mocną wiązką bisioru i analogiczne jak u omułka modyfikacje morfologii charakteryzują też innego małża, w naszym kraju obecnie pospolitego i szeroko znanego, lecz dla odmiany słodkowodnego. I ten małż jest gospodarczo ważny, lecz zgoła z odwrotnego powodu niż omułek. To racicznica zmienna *Dreissena polymorpha* (Ryc. 45F). Małż ten występował niegdyś i w Polsce, jednak wyginął podczas ostatniego zlodowacenia. Jeszcze w XVIII wieku zamieszkiwał jedynie swój areał endemiczny: wody słodkie i słonawe rejonu



Ryc. 45. Małże przytwierdzone wiązką bisioru: A – *Arca navicularis* (Bruguiere, 1789), koło Dongsha, Qundao, Morze Południowochińskie, Chiny, wytrałowana z 20-40 m, marzec 2017; B – *Arca noae* Linnaeus, 1758, Rabac, półwysep Istria, Chorwacja, skały przy brzegu, sierpień 1966; C – *Barbatia barbata* (Linnaeus, 1758), Rabac, półwysep Istria, skały przy brzegu, sierpień 1966; D – *Modiolus areolatus* Gould, 1830, półwysep Whangarini, Nowa Zelandia, skaliste wybrzeże, maj 1983; E – *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758, Bretania, Francja, lipiec 1979; F – *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), jezioro Gardno, Pomorze Zachodnie, Polska, na muszli szczeżui *Anodonta*, lipiec 1976; G – *Anomia ephippium* Linnaeus, 1758, Spulkom, Ostenda, Belgia, w hodowli ostryg, kwiecień 1976, po prawej od strony dolnej, widoczny otwór w muszli, którym biegnie wiązka bisioru; H – *Lyropecten nodosus* (Linnaeus, 1758), Floryda, USA

Morza Czarnego, Kaspijskiego i Aralskiego. Niejasne pozostają przyczyny i chronologia wczesnego zwiększania areału. Jak się wydaje, na przełomie XVIII i XIX wieku, głównie

korytami rzek, racicznica przemieszczała się z delty Wołgi w górę tej rzeki i jej dopływów, jak też z wybrzeży Morza Czarnego ku północy, Dnieprem i jego dopływami. Pierwsze informacje o jej występowaniu na zachód od zlewiska Dniepru pochodzą z pierwszej połowy XIX wieku. Wówczas też wkroczył człowiek, kopiąc kanały łączące rzeki zlewisk Morza Czarnego, Bałtyckiego i Północnego. Racicznica ma – co wyjątkowe wśród słodkowodnych mięczaków – larwę weliger swobodnie unoszącą się w toni wodnej, a po przeobrażeniu przytwierdza się (do końca życia) bisiorem do różnych przedmiotów, także drewnianych wówczas kadłubów łodzi i statków, co również zwiększało szybkość ekspansji. W roku 1824 małż występował już licznie w Zalewie Kurońskim i pobliskich dużych rzekach – zapewne na wybrzeża Bałtyku przedostał się Niemnem, od roku 1803 połączonym z Dnieprem Kanałem Ogińskiego. Również w roku 1824 znaleziono go w jednym z doków Londynu, jak też w Haweli koło Poczdamu w Niemczech. W roku 1827 racicznica była już w Holandii, w ujściu Renu, w 1840-43 pojawiła się w Danii w rejonie Kopenhagi, a w 1855 w Menie koło Frankfurtu, w połowie XIX wieku zasiedlała już Dunaj od ujścia po Belgrad, w 1868 dotarła Dunajem do Regensburga, a w 1873 do Vilshofen. W Zalewie Szczecińskim znaleziono ją dopiero w roku 1896. Balaton zasiedliła w roku 1932, koło Sztokholmu znalazła się w latach 1940-42, w latach sześćdziesiątych naszego stulecia zasiedliła Jezioro Genewskie, w siedemdziesiątych – północne Włochy; jest też w Grecji, choć tam reprezentowana przez inny, autochtoniczny gatunek *Dreissena*. W sumie w latach 1800-1970 zajęła w Europie obszar 1,25 mln km^2, czyli 35% całego obecnego areału. To jednak nie koniec. Od lat racicznica rozprzestrzenia się w Ameryce Północnej, poczynając od Wielkich Jezior na pograniczu Stanów Zjednoczonych i Kanady.

Dla ścisłości dodać należy, że koncepcja ekspansji racicznicy z obszaru pontyjskiego nie jest jedyną braną pod uwagę. Przytoczone daty wyraźnie wskazują na niekiedy osobliwą chronologię ekspansji, gdy małż pojawiał się w rejonach znacznie bliżej zakładanego pierwotnego areału grubo później niż w znacznie dalszych. Spekuluje się więc, że mięczak mógł przetrwać zlodowacenia w izolowanych refugiach, którymi byłyby jeziora Szlezwiku-Holsztynu, Zalew Kuroński, niektóre jeziora Turyngii i Niziny Węgierskiej oraz jezioro Ochryda, a ekspansja zachodziła także z nich, czyli z wielu źródeł. Są to jednak jedynie przypuszczenia. Małż ten osiąga zagęszczenia 20-30 tysięcy osobników na m^2, a bywa i 100 tysięcy, oblepia więc wręcz wszelkie dostępne twarde podłoża, w tym urządzenia hydrotechniczne, blokując np. ujęcia wody. Gdzieniegdzie cała woda w zbiorniku przefiltrowywana jest przez racicznice w ciągu kilku dni, małż zjada także denne organiczne osady. Teoretycznie mógłby być pożyteczny, bowiem czyści wodę z osadu czy glonów, wytwarzając ogromne ilości aglutynianu, czyli zlepionych ze śluzem odfiltrowanych cząsteczek. Problemem jest jednak zupełne zaburzenie równowagi biologicznej w zbiornikach, wychwytywanie z wody niemal całego wapnia, a także wypieranie mięczaków miejscowych. Szczęśliwie okazało się, że jego obecność nie zagraża bogatej endemicznej faunie Unionidae (skójki i szczeżuje) Ameryki Północnej. Mimo to racicznicę niszczy się na wszelkie sposoby, na ogół z miernym efektem.

Stopniową redukcję przedniego mięśnia zwieracza skorupek można zaobserwować u szeregu bliżej z sobą niespokrewnionych grup małży przytwierdzonych bisiorem do twardego

dna. Całkowity zanik tego zwieracza przy jednoczesnym przemieszczaniu się tylnego zwieracza ku centrum szerokiej i spłaszczonej muszli, połączony z tworzeniem rozległej płaszczowej kurtyny i zbliżaniem się do symetrii promienistej leżącego płasko na dnie, na jednej skorupce małża obserwujemy u przegrzebków Pectinidae (Ryc. 45H, 46A-C, F-G), perłopławów *Pinctada* (Ryc. 42B), a ponadto u Limidae (Ryc. 46H-I) i Anomiidae (Ryc. 45G). U przegrzebków w pobliżu zamka wybiega niewielka wiązka bisioru, u wielu gatunków bardzo słaba lub nieobecna. U przegrzebka *Chlamys* (Ryc. 46F) i perłopława *Pinctada* (Ryc. 42B), leżących na dnie na prawej skorupce, prawy przedni wciągacz nogi zanikł, dzięki czemu skurcz wciągaczy nogi nie powoduje zasłonięcia otworu gębowego. u przedstawicieli rodzaju *Lima* (Ryc. 46H) noga uległa obróceniu o 180^{o}, dzięki czemu odsunęła się od otworu gębowego. Brzuszna szczelina pomiędzy płatami płaszcza, tworzącymi charakterystyczną kurtynę, ciągnie się wokół ponad 3/4 obwodu muszli, a ktenidium łukiem otacza położony centralnie zwieracz skorupek, filtrując wodę zasysaną z sektora około 220^{o}. Jednozwieraczowość i wtórna symetria promienista powstały u tych małży na drodze przystosowania do przyczepiania się bisiorem, choć następnie u wielu gatunków bisior zanikł, a małże pędzą ruchliwy tryb życia, niektóre nawet pływają skokami, o czym powiemy gdzie indziej. Oczywiście brzegi płaszcza nie są zrośnięte i syfonów brak, więc wspomniana kurtyna płaszczowa, ustawiając się odpowiednio, tworzy czasowe otwory wlotowe i wyrzutowe, aby sterować napływem wody do jamy płaszczowej i odsiewać większe cząsteczki. Sterowanie tą kurtyną jest złożone i precyzyjne. Obserwacje nad *Placopecten magellanicus* wskazują, że siła i kierunek prądu wody wokół małża oraz stężenie i jakość cząsteczek zawieszonych w wodzie są rejestrowane przez fotoreceptory, chemoreceptory, mechanoreceptory i receptory ciśnienia hydrodynamicznego, analizowane przez centralny układ nerwowy, po czym układ neurohormonalny odpowiednio steruje rozchyleniem skorupek, ustawieniem kurtyny płaszczowej i ktenidiów oraz pracą rzęsek na ktenidiach i głaszczkach, a także pobieraniem pokarmu przez otwór gębowy i wydzielaniem enzymów trawiennych.

Kalifornijski przegrzebek *Leptopecten latiauratus* zamieszkuje na głębokościach 0-250 m, nie przekracza 3 cm średnicy muszli i jest oportunistą, przyczepiającym się bisiorem gdziekolwiek się da, przy czym sprawny mechanizm oczyszczania jamy płaszczowej umożliwia przytwierdzanie do obiektów pogrążonych w mule czy piasku. Często jest pionierem, zastępowanym później przez inne małże, np. omułki. Warto także zauważyć, że wiele przegrzebków jest obiektem zainteresowania kolekcjonerów, ogólnie raczej koncentrujących się na ślimakach, a ignorujących większość małży. Niektóre, jak *Lyropecten nodosus* (Ryc. 45H) należą do najpiękniejszych i najefektowniejszych małży. Do przegrzebków powrócimy jeszcze w następnym rozdziale.

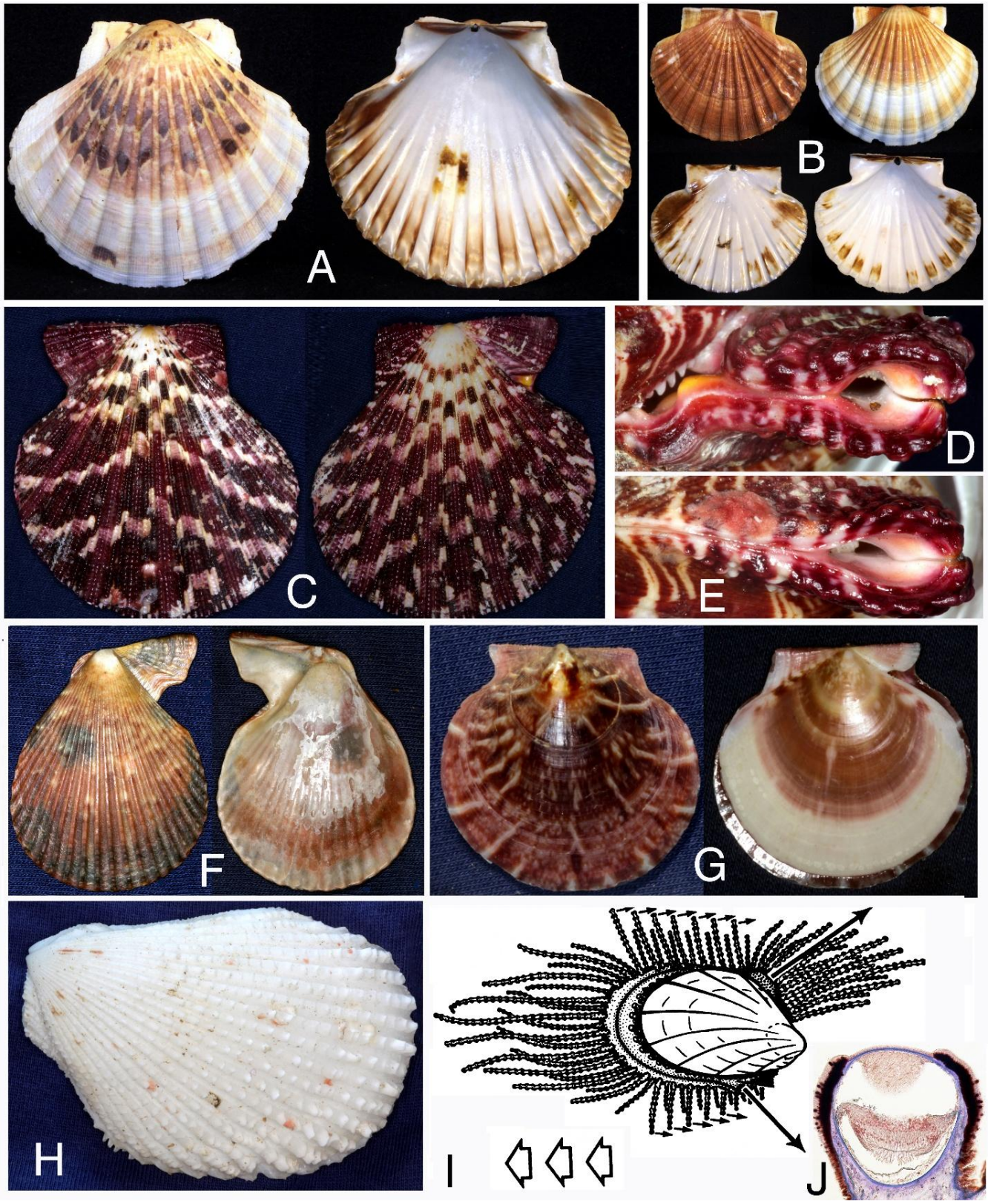
Bardzo osobliwa jest morfologia i tryb życia Anomiidae (Ryc. 45G). Przypominają one czapeczkowate ślimaki czaszołki przystosowaniem do bardzo silnego przywierania do twardego podłoża, wystawionego na silne falowanie i okresowe odsłonięcie z wody. Wiązka bisioru ulega zwapnieniu, tworząc solidną i sztywną kolumnę, przebijającą prawą skorupkę, którą małż leży na dnie. Bisior nie biegnie więc, jak u innych małży nim przytwierdzonych, w płaszczyźnie symetrii muszli, lecz prostopadle do niej, a dolna skorupka ma od strony wierzchołka tak głębokie wcięcie, że zmineralizowana kolumna biegnie bliżej

geometrycznego środka muszli, jeszcze bardziej niż u Pectinidae nawiązującej do symetrii promienistej. Dolna skorupka dopasowuje się ściśle do podłoża, a górna do dolnej, centralną pozycję zajmują leżące współosiowo mięśnie: tylny zwieracz skorupek i wciągacz bisioru. W ten sposób małż bardzo mocno i szczelnie przytwierdza się do skał czy korzeni namorzyn.

Małże pływające

Małże to zwierzęta ciężkie, osiadłe lub niemal osiadłe, zdecydowanie mało ruchliwe. Jednak nie wszystkie. Małżom o płaskiej muszli i mającym pojedynczy zwieracz oraz płaszczową kurtynę, omawiane w rozdziale poprzednim, zamieszkującym dno twarde lub powierzchnię dna miękkiego, wystarcza przerwanie kotwiczącego bisioru, aby mogły mniej czy bardziej sprawnie przemieszczać się po dnie. Jak pamiętamy, takie małże pojawiły się niezależnie w obrębie paru linii ewolucyjnych. Już niezakotwiczone, mogą przesuwać się po dnie odpychając się nogą, lub wykonywać nad dnem skoki, a nawet pływać. Przegrzebki (Pectinidae) łowione są i jedzone (właśnie ich potężne mięśnie zwieracze skorupek są zjadaną częścią) w ogromnych ilościach, wielu uważa je za najsmaczniejsze z małży. Jednocześnie ich żebrowane, często barwne muszle były motywem, już ponad 2 000 lat temu zdobiącym rzymskie mozaiki, porcelanę, monety. Z ogromnej muszli przegrzebka wyłania się też Wenus na znanym obrazie Botticellego. Współcześnie *Pecten maximus* (Ryc. 46A) jest znanym chyba wszystkim godłem Shell Oil Group. Skądinąd właśnie tego małża łowi się w samej Bretanii 21 000 ton rocznie. Głębinowy *Cyclopecten* przytwierdza się bisiorem i nie pływa, gdy do także głębinowych Propeamussidae zalicza się zarówno formy przytwierdzone, jak i pływające. Europejskie *Pecten maximus* i *Chlamys distorta* zamieszkują dno twarde na większych głębokościach, *Ch. septemradiata* –dno muliste też głębszych wód, natomiast *Ch. distorta* występuje płycej. Są też przegrzebki mniej wymagające, a więc spotykane w większej gamie siedlisk, jak *Ch. opercularis* (Ryc. 46B). Przegrzebki daleko odbiegają od stereotypu małża nieruchomo tkwiącego w podłożu i powoli reagującego na bodźce, mają też dobrze rozwinięte narządy zmysłów, choćby leżące na płaszczu liczne oczy opatrzone soczewkami (Ryc. 46J).

Seria szybkich skurczy potężnego zwieracza skorupek wytwarza silny strumień wody, zapewniający odrzut. Bardzo elastyczne i położone wewnątrz skorupek więzadło pełni funkcję sprężyny, szybko rozwierającej skorupki natychmiast, gdy zwieracz przestaje być napięty. Podobnie jak opiszemy to u głowonogów, ten sam mechanizm zapewnia napęd i przepływ wody przez jamę płaszczową, umożliwiający oddychanie. Odmiennie niż u głowonogów pozwala też na wychwytywanie pokarmu zawieszonego w przepływającej wodzie. Kurtyna płaszczowa działa jak zawór – zasysanie wody odbywa się, w wyniku uchylania się kurtyny do wnętrza jamy, wzdłuż całego brzegu płaszcza – natomiast wyrzut wody ma miejsce jedynie w dwóch ograniczonych rejonach, z przodu i tyłu linii zamka. To są właśnie te charakterystyczne skrzydełka po obu stronach zamka, choć u niektórych gatunków, jak *Chlamys varia*, skrzydełko jest wydatnie rozwinięte jedynie po jednej stronie (Ryc. 46F). Jak wiemy z praw hydrodynamiki, zwężenie strumienia – nieco na przekór intuicji – przyspiesza przepływ, toteż wąski strumień zapewnia dostateczny ciąg do lokomocji, a nawet pływania, płaskie skorupki bowiem leżąc poziomo zapewniają powierzchnię nośną. Te swoiste dysze



Ryc. 46. Małże pływające: A – *Pecten maximus* Linnaeus, 1758, Erquy, Bretania, Francja, wytrałowany z 30 m, czerwiec 1988, gatunek jadalny, łowiony przemysłowo; B – *Aequipecten opercularis* (Linnaeus, 1758), Bretania, Francja, kupiony na targu rybnym, lipiec 1979, gatunek jadalny, łowiony przemysłowo; C-E – *Gloripallium pallium* (Linnaeus, 1758), Punta Engano, Mactan, Filipiny, Sierpień 1993 (D-E – „dysze" po obu stronach wierzchołka muszli, którymi wypływa strumień wody napędzający pływanie); F – *Chlamys varia* (Linnaeus, 1758), Githion, Peloponez, Grecja, wrzesień 2009; G – – *Lissochlamys exotica* Dillwyn, 1817, Pointe a Noir, Kongo, wytrałowany z 25 m, dno piaszczyste, czerwiec 2007; H – *Lima lima* (Linnaeus, 1758), Wyspa Carnisa, Filipiny, złowione przez płetwonurka na gł. 8-15 m, czerwiec 2012; I – Płynąca *Lima hians* (Gmelin, 1791), duże puste strzałki zaznaczają kierunek ruchu małża, długie czarne strzałki – kierunek przepływu wody, krótkie czarne strzałki – kierunek efektywnej pracy czułków (wg Gilmoura 1967); J – *Pecten* sp., przekrój przez oko z soczewką, leżące na brzegu płaszcza

doskonale widać u barwnego *Gloripallium pallium* z Filipin (Ryc. 46 C-E). Małż uciekający przed niebezpieczeństwem zachowuje się jednak inaczej: kurtyna zostaje odchylona i wyrzut wody następuje na całej długości wolnego brzegu skorupek, toteż małż wykonuje szybki skok, w kierunku przeciwnym niż podczas normalnego pływania. Jak można się spodziewać, gładka muszla stawia mniejszy opór, toteż pozbawione rzeźby przegrzebki, jak *Lissochlamys exotica* z Kongo (Ryc. 45G) pływają szczególnie sprawnie. *Amussium pleuronectes* to najprawdopodobniej najlepszy pływak wśród przegrzebków. W odróżnieniu od *Chlamys opercularis* (Ryc. 46B), *Pecten maximus* (Ryc. 46A) nie pływa, lecz kierując kurtyną silny strumień wody w dół potrafi się odwrócić, gdy znajdzie się w pozycji dolną skorupką do góry. Oczywiście przegrzebki nie pływają długodystansowo, unosząc się w toni wodnej z dala od dna. Raczej wykonują krótsze lub dłuższe skoki nad dnem, jednak ich przemieszczanie się może być efektywne. W wodach europejskich szereg gatunków na zimę schodzi głębiej, pokonując kilkaset metrów i więcej.

Aby podczas pływania struna pokarmu zebranego w okolicy otworu gębowego nie była wypłukiwana, chronią ją rozrośnięte wargi. Leżenie jedną skorupką – zawsze tą samą – na dnie przyniosło wyraźną różnoskorupkowość: górna jest mniej wypukła lub płaska (*Pecten maximus, P. opercularis* – Ryc. 46B) albo nawet wklęsła (*Pandora*). Ponieważ jednak takie rozwiązanie, gdy jedna skorupka zachodzi nieco na drugą, zapewnia małżowi lepszą ochronę, trafia się i u małży ryjących w podłożu. Także u Anomiidae (Ryc. 45G) – u których większość przedstawicieli jest przytwierdzona do dna zwapniałą kolumną, przebijającą jedną ze skorupek – spotykamy małże swobodnie poruszające się po dnie, a w każdym razie nie przytwierdzone. *Enigmonia rosea* zamieszkuje tropikalne namorzyny, żyje na liściach, korzeniach i korzeniach powietrznych. Dolna, prawa skorupka jest płaska lub nieco wklęsła, aby przylegać do krzywizn korzeni, jest też jak u innych Anomiidae głęboko wcięta. Przynajmniej młode, nie przekraczające średnicy 3 cm osobniki mogą przez to wcięcie wystawiać nogę i używając jej ślizgać się po podłożu, być może na czas odpływu przyczepiają się bisiorem. Starsze obrastają dolną skorupką pnie namorzyn. Inny należący tu małż – *Placuna placenta* – leży swobodnie na powierzchni piaszczysto-mulistego dna poniżej strefy pływów, przy osłoniętych plażach tropików Indo-Pacyfiku. Osiągająca średnicę 12 cm, niemal kolista muszla jest cienkościenna i niezwykle płaska, ciało mięczaka ma szerokość ledwie kilku milimetrów. Dzięki temu, leżąc swobodnie, nie pogrąża się w miękkim podłożu, a intensywne nawet falowanie zwykle nie odkleja go od dna. Jego niezwykle cienkie, płaskie i przejrzyste muszle używane były na wyspach Pacyfiku do szklenia reprezentacyjnych budynków, a nadal wytwarza się z nich np. lampiony czy abażury – tego typu wyrobów eksportuje się z samych Filipin 3,5 miliona sztuk rocznie. Aktywny tryb życia małży przemieszczających się po dnie czy pływających wymagał oczywiście posiadania sprawnie działających receptorów i brzegi płaszcza są w nie obficie wyposażone. Także w fotoreceptory, czyli drobne i liczne oczy o mniej lub więcej skomplikowanej budowie, nieraz z soczewkami (Ryc. 46J). Fotoreceptory są zresztą częste i u innych małży. Niekiedy są to oczy głowowe, jak u omułka, *Malleus, Anomia* czy perłopławów lub *Arca*, lecz u małży bardziej zaawansowanych ewolucyjnie oczy leżą na płaszczu.

W rodzinie Limidae niektóre gatunki o grubościennych, ciężkich muszlach, jak *Lima lima* (Ryc. 46H), są stale przytwierdzone kilku nićmi bisioru, inne, jak *Lima hians*, budują z

licznych, splątanych bisiorowych nici charakterystyczne „gniazda", w których małż spoczywa. Jeszcze inne, jak *Lima fragilis*, nie przyczepiają się i nie budują gniazd, żyją swobodnie na powierzchni dna i mogą nawet pływać. *L. hians* również pływa, jeżeli wyrwana zostanie z „gniazda". W odróżnieniu od przegrzebków zachowujących podczas pływania poziome położenie skorupek, *Lima* płynie ze skorupkami zorientowanymi pionowo, brzusznymi brzegami skierowanymi do przodu. Siłę napędową zapewnia odrzut wody, wyrzucanej z tylnego końca jamy płaszczowej podczas energicznych skurczy mięśnia zwieracza skorupek. *Lima* mają silnie rozrośnięty płaszcz, na którego brzegu znajdują się liczne czułki o długości przekraczającej długość muszli, po oderwaniu uwalniające kwaśną wydzielinę, odstraszającą napastnika. Podczas pływania czułki te wykonują ruchy podobne do charakterystycznych dla rzęsek, zapewniając dodatkową siłę napędową i pionową stabilizację płynącego małża (Ryc. 46I). Energicznymi ruchami skorupek *L. hians* sytuuje się pomiędzy odpowiednio ułożonymi niewielkimi kamykami, lub nawet kopie wgłębienie w dnie, po czym zaczyna budować bisiorowe „gniazdo". Po umocowaniu do jednego z kamyków pierwszej nici noga obraca się o 180^{o} i nić zaczepiana jest do kamyka po stronie przeciwnej, gdy nić łączy już kamienie, małż uwalnia się od niej i przeciąga następną. W końcu „gniazdo" jest gotowe, utworzone z licznych krzyżujących się nici, na których leży małż, zmieniając od czasu do czasu pozycję, tak że strumień wody wyrzucanej z jamy płaszczowej usuwa z gniazda gromadzący się osad.

O ile *Lima hians* niekiedy przepływa krótkie odcinki, to daleko lepszym pływakiem jest *L. fragilis*. Jej muszla jest niezwykle cienkościenna i tak mała, że potężne i pięknie wybarwione czułki płaszczowe nie dają się wciągnąć pomiędzy skorupki i są zawsze w pełni wyciągnięte. U podstawy każdego z czułków leży poprzeczna przegroda, z położonym centralnie otworem otoczonym mięśniem zwieraczem. Gdy otwór w przegrodzie zostaje zamknięty, czułek może się indywidualnie wydłużać i zginać. Może jak spadochron ograniczać opadanie małża bądź też zapewniać mu siłę lokomotoryczną. Zwykle czułki położone wzdłuż środka brzegu płaszcza są wyprostowane i stawiają opór zmniejszający opadanie, podczas gdy leżące z przodu i z tyłu poruszają się dzięki przemiennym skurczom przednich i tylnych włókien mięśniowych każdego z nich. Sztywne podczas ruchu do tyłu, w trakcie powrotnego ruchu jałowego, nie mogąc zapewnić wytwarzania siły lokomotorycznej działającej w odpowiednim kierunku wiotczeją, wyginając się dla ograniczenia oporu wody. Przypomina to pracę rzęsek, lecz odmiennie niż w przypadku rzęsek kierunek efektywnego działania może być odwracany.

Małże o muszlach niekompletnych

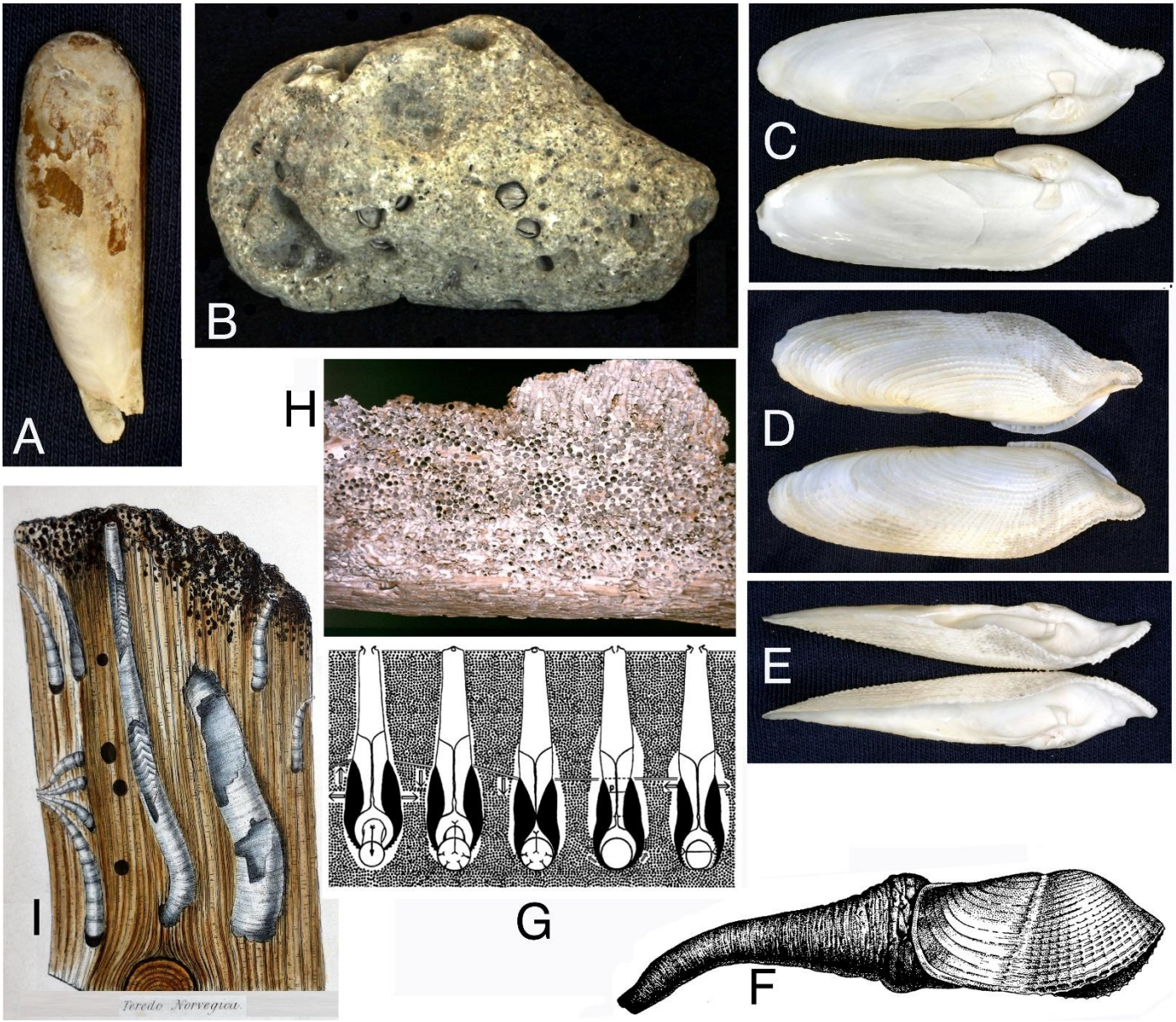
Muszla zapewnia małżom ochronę, a niemal osiadły tryb życia nie premiowałby większej ruchliwości, uzyskanej kosztem utraty ochrony. Jak pamiętamy, wyjątkiem było pojawienie się muszli nie mogących się szczelnie zamknąć, co było kosztem uzyskania zdolności do głębokiego rycia w osadzie, który z kolei dawał ochronę, rekompensując niemożność szczelnego zwarcia skorupek. Muszle takie stanowiły jednakże dopiero stan wstępny do dalszej, nieraz skrajnej redukcji muszli, zwiększającej efektywność rycia, już nie w osadzie, a nawet w twardych skałach czy drewnie. Drążenie skał lub drewna opanowali przedstawiciele 19 rodzajów, reprezentujących siedem bliżej ze sobą niespokrewnionych linii ewolucyjnych małży. Drążenie kamienia powstało na dwóch drogach: z form głęboko ryjących miękkie podłoża oraz poprzez rozwój „gniazdowych" zachowań małży przyczepionych bisiorem do skały. Oczywiście zakres morfologicznych adaptacji był różny, zależnie od głębokości drążenia i charakteru drążonej skały. U *Petricola pholadiformis,* wnikającej jedynie w stosunkowo miękkie podłoża, proces penetracji przypomina bardziej zakopywanie się niż wiercenie. Również *Hiatella arctica* wierci jedynie w miękkich skałach. Poza parzystymi otworami syfonalnymi i drobnym otworem nożnym brzegi płaszcza są zrośnięte. Osiadłszy stroną brzuszną na skale, małż się obraca i leży przodem w wierconej jamce. Kotwiczy w niej nogą i drąży otwór w sposób opisany dla ryjących głęboko w dnie małży: brzegami skorupek, poruszanych przemiennymi skurczami zwieraczy.

Choć dociskające się bisiorem do skał omułki mogą drążyć płytkie zagłębienia, to jednak wiercący przedstawiciele tej samej rodziny Mytilidae musieli wtórnie odzyskać zarówno walcowaty kształt (Ryc. 47A), aby dopasować się do możliwego do nawiercenia chodnika, jak też i funkcjonujący przedni zwieracz – by przemienne skurcze zwieraczy zapewniały mechaniczne drążenie brzegami skorupek. Tak jest u *Botula:* rozwieranie skorupek umożliwia silne i długie więzadło, a przedni zwieracz wraz ze słabszym tylnym zapewniają drążące ruchy skorupek. Drążenie jest czysto mechaniczne, więc korytarz odpowiada kształtowi muszli – grzbiet pomiędzy wierzchołkami uniemożliwia małżowi obracanie się w korytarzu – a wydzielany obficie śluz pomaga usuwać zeskrobany materiał na zewnątrz korytarza.

U pokrewnej *Lithophaga* (Ryc. 47A), wiercącej jedynie w wapiennych skałach czy koralowych rafach, drążenie chodnika przebiega wyłącznie na drodze chemicznej. Rozrośnięty płaszcz pomiędzy grzbietowymi brzegami skorupek, zarówno z przodu, jak i z tyłu więzadła, zawiera obszary gruczołowe, zwłaszcza w części położonej przed więzadłem. Mogą być one rozdymane i dociskane do skały, a ich kwaśna wydzielina rozpuszcza wówczas węglan wapnia. Muszla jest cylindryczna i na obu końcach zaokrąglona, aby łatwo przesuwać się i obracać w chodniku. Niezwykle gruby oskórek chroni muszlę zarówno przed obcieraniem o ściany chodnika, jak i rozpuszczaniem przez kwas drążący wapienną skałę. Małż zachował bisiorowy przyczep ułatwiający przesuwanie się w kanale. Wydłużony wyrostek syfonalny u nieniepokojonego małża przylega do wlotowej ściany chodnika. W części tej osadzają się

pierścienie rekrystalizującego węglanu wapnia, wytrącającego się z rozpuszczonej skały i zwężające wlot chodnika (Ryc. 47B). *Lithophaga* drążą w rafotwórczych koralowcach od paleozoiku. Karaibska *L. bisulcata* penetruje zarówno żywe, jak i martwe koralowce: w martwych drąży głównie w głąb, by rosnący małż miał dość miejsca, w żywych przede wszystkim hamuje wapnienie przyrastającego szkieletu koralowca od strony wylotowej chodnika i poszerza ten chodnik. Koralowiec rośnie szybciej niż małż, który musi się więc przemieszczać ku wylotowi, pozostawiając najgłębszą część chodnika pustą, odciętą poprzeczną zaślepką wapienną. Zdolność rozpuszczania i krystalizacji węglanu wapnia w dowolnym miejscu małż wykorzystuje do naprawy uszkodzeń chodnika. W wydrążonym korytarzu małż nie jest całkiem bezpieczny, i w nim atakują go rozgwiazdy i drapieżne ślimaki rozkolce (Muricidae). *L. bisulcata* zamieszkuje głębokości od strefy pływów po 146 m, od północnej Karoliny po Brazylię i penetruje również wapienne skały, zwłaszcza że rafotwórcze koralowce ograniczone są do wód płytkich. Koralowiec broni się przed osiadającymi larwami *Lithophaga,* może je zjadać lub usuwać, nie jest więc jasne, w jaki sposób larwa pokonuje te trudności. U *L. lithophaga* w Chorwacji, osiągającej zagęszczenia 1 600 osobników na m^2, obserwuje się konkurencję o przestrzeń pomiędzy osobnikami. *Lithophaga* jest też ceniony dla walorów kulinarnych, choć jego zbiór wymaga użycia młotka.

Najsprawniej drążą skały i drewno małże należące do rodziny Pholadidae. Najniezwyklejsza jest zdolność do poruszania skorupkami wokół osi, biegnącej pomiędzy zamkiem a przeciwległym, brzusznym brzegiem muszli, rozwinięta daleko bardziej niż u opisanych wcześniej głęboko ryjących w osadzie małży. Drążenie odbywa się więc poprzez szerokie ruchy przednich brzegów skorupek, schodzących się i rozchodzących w stopniu nie spotykanym gdzie indziej (Ryc. 47G). Wymagało to rozległych modyfikacji zarówno muszli jak i części miękkich. Więzadło jest zredukowane do wąskiego pasa, a zęby zamka pozakrzywiane tak, by niezależnie kurczące się zwieracze zapewniały rozsuwanie i zsuwanie końców skorupek. Zmiany te mogły oczywiście zajść analogicznie jak u piaskołaza, jeszcze jako przystosowanie do głębokiego drążenia miękkiego osadu. Ponadto u niektórych gatunków Pholadidae drążących skały brzegi skorupek naprzeciw zamka są wyciągnięte, aby zapewnić podparcie skorupek, niejako drugim „zawiasem", także i z tej strony (Ryc. 47 C, E). Pholadidae to jedyne znane małże, u których obok parzystych skorupek występują dodatkowe płytki wapiennej muszli, w liczbie do sześciu. Część z nich chroni tkanki płaszcza wzdłuż linii środkowej grzbietu, a jedna rozwinęła się u przedstawicieli niektórych rodzajów do zamykania wielkiego otworu nożnego: rozległe zatoki brzegów skorupek na przednim końcu muszli powodują, że przy całkowicie zwartych skorupkach pozostaje pomiędzy nimi w tym rejonie szeroka szczelina. Przednio-grzbietowy region muszli jest rozdęty, a przedni zwieracz tak przemieścił się w stronę zamka i ku grzbietowi, że działa antagonistycznie do tylnego zwieracza. U *Zirfaea crispata* (Ryc. 47G) przedni zwieracz jest dwudzielny, a jego połowy kurczą się na przemian. Przednia z nich, określana jako dodatkowy przedni zwieracz, kurczy się jednocześnie z brzusznym zwieraczem, który rozwinął się przy tylnym końcu otworu nożnego. Druga część przedniego zwieracza, położona powyżej wierzchołków skorupek stanowiących grzbietową oś ich obrotu, kurcząc się, przy jednoczesnym rozkurczu tamtych zwieraczy, rozsuwa brzuszne brzegi skorupek. Natomiast kurczenie się tylnego zwieracza roz-



Ryc. 47. Małże o muszlach niekompletnych: A – *Lithophaga aristata* (Dillwyn, 1817), Murcia, Hiszpania, w skale, na gł. 0,5 m, 2016; B – kamień wapienny stoczony przez gąbki (drobne otwory) i *Lithophaga lithophaga* (Linnaeus, 1758), Kraljevica, Adriatyk, Chorwacja, wrzesień 1996, widoczne wloty kanałów o mniejszej średnicy niż muszle leżących głębiej małży; C-E – *Pholas dactylus* (Linnaeus, 1758), Omiš, Chorwacja, w wapieniu na gł. 1 m, czerwiec 2018, C i E – widoczne wyrostki wewnątrz muszli, stanowiące przyczepy mięśni wciągających nogę w trakcie wiercenia skały; F – *Zirfaea gabbi*, widoczny potężny wyrostek syfonalny, mieszczący syfony wlotowy i wyrzutowy (wg Oldroyda 1924); G – *Zirfaea crispata*, widok od strony brzusznej, podczas kolejnych faz wiercenia skały; strzałki pokazują kierunki poruszeń nogi i skorupek oraz przesuwania się małża w głąb drążonego chodnika (wg Naira i Ansella 1968); H – drewno stoczone przez świdraka okrętowego *Teredo navalis* Linnaeus, 1758, Szpicbergen, 1969, zebrał prof. Bronisław Ferens; I – świdraki w drewnie, litografia z Jeffreysa *British Conchology*, vol. III, London 1865

suwa przednie końce skorupek, które w trakcie tego ruchu zdzierają skalny materiał w drążonym chodniku, wsparte wzajemnie na wierzchołkach i brzusznych guzkach brzegów skorupek. Potężny strumień wody, wyrzucany z jamy płaszczowej po brzusznej stronie nogi, oczyszcza kanał z fragmentów zeskrobywanej skały. Przednie końce skorupek mają kształt ostrzy, a na zewnętrznej powierzchni leżą w tym rejonie liczne ostre ząbki drążące ściany kanału.

Otwór nożny, nieobecny u Pholadidae drążących miękkie podłoża (jak *Barnea candida* czy *Petricola pholadiformis*) u wiercących w skałach zawsze występuje, bowiem zapewnia dostateczną do drążenia skały ruchliwość końcówek skorupek, jest też następstwem nieuniknionego mechanicznego zdzierania brzegów skorupek w wyniku drążenia. Niezwykłe i również charakterystyczne dla Pholadidae jest występowanie wewnątrz skorupek, po jednej na każdej, tzw. *apophysis*: wydłużonych, skrzydełkowatych wyrostków biegnących prostopadle do płaszczyzny symetrii muszli, z rejonów wierzchołków w głąb trzewi (Ryc. 47C). Są one potężnymi przyczepami mięśni wciągaczy wielkiej i zdecydowanie przesuniętej ku przodowi nogi, zapewniającej solidne unieruchomienie małża i dociskanie go do dna chodnika podczas drążenia skały. Tylny zwieracz skorupek jest u Pholadidae nieco większy niż przedni, bowiem to on właśnie pracuje przy zdzieraniu materiału skalnego. U niektórych, jak *Pholas dactylus* (Ryc. 4C-E), przedni zwieracz przemieścił się ponad wierzchołki skorupek i jest przykryty jedną lub dwiema dodatkowymi płytkami. U niektórych gatunków także z drugiej, tylnej strony wierzchołków, podobna płytka ochrania rejon osierdzia i odbytu. Długi wyrostek syfonalny niektórych, jak *Zirfaea crispata* (Ryc. 47G), a także *Z. gabbi* (Ryc. 47F) osłania pochewka periostrakum. Pholadidae są w stanie drążyć chodniki nawet w twardych skałach, nie jest to jednak bynajmniej proces szybki czy mało kosztowny dla mięczaka. Drążenie, choć chroni małża przed napastnikami i umożliwia zamieszkiwanie dna inaczej dla małży niedostępnego, wymaga wydatkowania wielkich ilości energii, czyli znaczne ilości zjadanego pokarmu muszą tej energii dostarczyć. Dlatego małże drążące miękkie skały rosną szybciej, wcześniej się rozmnażają i szybciej kończą życie. W podłożach twardych muszle są większe, proporcjonalnie krótsze i bardziej grubościenne, lecz mające je małże rosną wolno i dojrzewają później, toteż żyją dłużej. Wydatek energii na drążenie jest u nich tak duży, że wzrost i dojrzewanie muszą być niezwykle powolne. Dobrą miarą kosztów wiercenia jest porównanie wieku osiągania dojrzałości płciowej przez *Penitella penita* z amerykańskich brzegów Pacyfiku, zamieszkujących różne skały: w miękkich do osiągnięcia dojrzałości płciowej potrzeba zaledwie dwa i pół roku, gdy w twardych – aż 18 lat.

Przejście od drążenia skał do drążenia drewna jest proste, nie dziwi więc, że niektóre gatunki Pholadidae, jak tropikalna i szeroko rozmieszczona *Martesia striata*, spotykane są nie w skałach, a w drewnie. Mechanizm drążenia jest dokładnie taki sam, małż tkwi w krótkim, prostopadłym do powierzchni kanale o gruszkowatym przekroju, nie wytwarza celulazy, czyli enzymu rozpuszczającego drewno. *Xylophaga dorsalis* również mechanicznie drąży drewno, zatopione lub pływające w morzu. Larwa przyczepia się bisiorem do dorosłego osobnika i pozostaje aż do metamorfozy, jak długo tylko na drewnie jest wciąż dość miejsca, dopiero po jego wyczerpaniu larwy unoszone są w poszukiwaniu innego kawałka drewna. *Xylophaga* to małż niezwykły, bowiem występuje u niego kieszonka w błonie podtrzymującej ktenidium, magazynująca uporządkowane plemniki, czyli będąca zbiornikiem nasienia, którego u innych małży brak. *Xylophaga* jest jednak protandrycznym obojnakiem (gdy większość małży jest rozdzielnopłciowa), czyli gdy dojrzewa, to najpierw jest samcem; w trakcie fazy męskiej w zbiorniku pojawiają się plemniki – być może jego własne, zmagazynowane „na wszelki wypadek", czyli dla ewentualnie koniecznego samozapłodnienia, choć może pochodzą od innego osobnika i oczekują fazy żeńskiej. Normalnie u małży gamety wyrzucane są do wody

i w niej zachodzi zapłodnienie, choć nieraz plemniki docierają do jamy płaszczowej i tam zapładniają jaja, następnie u wielu gatunków inkubowane wewnątrz jamy płaszczowej. Tak jest choćby u naszych słodkowodnych groszkówek (*Pisidium*) i kulkówek (*Sphaerium*). *Xylophaga panamensis* przyczepia zapłodnione jaja do własnej muszli, leżącej w wydrążonym chodniku. U świdraków *Teredo,* gdy metamorfoza zajść musi z dala od drewna, wytwarzana jest długa bisiorowa nić, na której unosi się młody małż tak długo, dopóki nić nie zahaczy o drewno. Wówczas wzrost przyspiesza, młody najpierw filtruje, później zmienia tryb życia. Spowalnianie rozwoju larwy, metamorfozy lub rozwoju wczesnego stadium postlarwalnego, nawet przez wiele tygodni, gdy brak warunków odpowiednich dla danego gatunku, jest typowe i szeroko spotykane u mięczaków o pelagicznej larwie.

Najbardziej zmodyfikowane do wiercenia w drewnie są świdraki Teredinidae. I u nich muszla ma zredukowane więzadło, bezzębny zamek, guzki na brzusznych brzegach skorupek, i używana jest do wiercenia poprzez ruchy skorupek uzyskiwane poprzez przemienne skurcze zwieraczy, jednak muszla świdraka jest drobna w stosunku do wielkiego robakowatego małża, o długości przekraczającej niekiedy metr. To, co pozostało z muszli to dwie niewielkie, wygięte płytki, stanowiące już jedynie ostrza obrabiające drewno. U świdraków rozrósł się potężnie ślepy uchyłek przewodu pokarmowego, magazynujący jak wole zeskrobane drewno. Rozrośnięty płaszcz otacza także uchyłek, a cały ten rejon, zakończony dwoma typowymi syfonami, wybiega daleko poza muszlę i nadaje zwierzęciu charakterystyczny robakowaty pokrój. Wywiercony w drewnie tunel wyścieła warstwa węglanu wapnia tworzona przez płaszcz świdraka (Ryc. 47I), a para wapiennych płytek (tzw. paletek), leżąca po bokach podstawy syfonów, służy do zamykania wlotu chodnika, gdy małż się wciąga. Ktenidia przemieściły się ku tyłowi jamy płaszczowej, a serce odwróciło dolną stroną do góry i silnie wydłużyło. Świdraki wytwarzają trawiącą drewno celulazę, enzym ten produkują też symbiotyczne bakterie żyjące w przewodach pokarmowych świdraków, toteż zeskrobane drewno jest przez małża zjadane, choć oprócz tego małż normalnie filtruje. Inną osobliwością niektórych świdraków (*Bankia gouldi*) jest zauważone u nich częste zachowanie, które może być rodzajem kopulacji, niespotykanej u małży: zdarza się oglądać umieszczanie końca syfonu wyrzutowego jednego osobnika w syfonie wlotowym innego, więc wraz z wodą mogą być wówczas przekazywane plemniki.

Nie przypadkiem już starożytni Rzymianie określali świdraka okrętowego mianem *summa calamitas navium* - największa klęska okrętów. Już osiadające larwy świdraka potrafią trawić wierzchnie, naruszone warstwy drewna, natomiast starsze małże mogą drążyć i kilkudziesięciocentymetrowej długości korytarze w najtwardszym nawet drewnie (Ryc. 47H-I), rozkładając celulazą 90% zjadanego materiału. Choć otwory wlotowe są wąskie, chodnik dalej się rozszerza, nawet grube poszycie statku może przeistoczyć się w ażurowe w ciągu zaledwie paru miesięcy. W Holandii świdraki zaatakowały w roku 1730 drewniane tamy i wrota śluz w takim stopniu, że naprawy kosztowały osiem milionów ówczesnych guldenów. Świdraki w samym porcie w San Francisco w roku 1857 doprowadziły do zawalenia się dużej liczby domów, zbudowanych na palach wzdłuż brzegu, a w latach 1917-21 *Teredo navalis,* zawleczony na pacyficzne wybrzeża Ameryki dopiero w roku 1914, poczynił w tym porcie szkody oceniane na 25 milionów ówczesnych dolarów. Być może też – bo brak dowodów –

właśnie świdrak, a nie „drewniane mury okrętów”, ocalił Wielką Brytanię przed inwazją wojsk, przewożonych przez hiszpańską „Niezwyciężoną Armadę” w roku 1588. Nieudolnie dowodzona flota inwazyjna spędziła w oczekiwaniu na rozpoczęcie operacji kilka miesięcy w porcie w Lizbonie, gdzie świdraki miały znakomite warunki do rozwoju. Gdy okręty dotarły już do burzliwych wód brytyjskich, osłabione przez świdraki kadłuby rozpadały się więc pod naporem wiatru i fal. W każdym razie większość strat floty inwazyjnej nie była bezpośrednim wynikiem uszkodzeń w starciach z lepiej wyszkolonymi, lecz dysponującymi mniejszą liczbą słabszych okrętów Brytyjczykami, a przecież nie możemy przypuszczać, by nawigatorzy i załogi Armady byli bez wyjątku niekompetentni czy ich okręty nieodpowiednie do żeglugi.

Małże niezwykłe

Robakowaty świdrak, kończący poprzedni rozdział, zupełnie nie przypomina małża, co wiąże się to z jego niezwykłym trybem życia – drążeniem w drewnie, które go ochrania i którym się żywi. Tu jednak zajmiemy się paru małżami, które nie odbiegają od innych trybem życia czy zamieszkiwanymi siedliskami, natomiast wyglądają zupełnie inaczej. *Brechites* (Ryc. 48A-D), zapewne najniezwyklejszy z nich, przypomina wyglądem wszystko, tylko nie małża. Jego muszlę stanowi tkwiąca pionowo, wystająca z osadu, biała wapienna rura, znajdowana niezbyt często w twardym mule na płyciznach tropikalnych mórz, nieczęste są też inne podobnie wyglądające i mu bliskie gatunki, jak *Verpa penis* (Ryc. 48E). Wystający górny koniec, mieszczący syfony, jest otwarty. Od tej też strony – i jedynie tu – zachodzi wzrost muszli, przy czym kolejne przyrosty często kończą się wytwarzaniem kolejnego, prostopadłego do osi rury, blaszkowatego, pofałdowanego pierścienia okalającego tę rurę. Drugi, morfologicznie przedni koniec rury leży głęboko w osadzie i zamknięty jest krążkiem, prostopadłym do osi rury, zbudowanym z takiego samego materiału co sama rura i poprzebijanym licznymi kanałami, których światła biegną równolegle do osi rury (Ryc. 48B, D). W pobliżu tego końca, na zewnętrznej powierzchni rury, dają się wyróżnić całkowicie wbudowane w ścianę tej rury i niemal płasko rozwarte, parzyste, typowe dla małży skorupki postlarwalne (czyli skorupki małża osiadającego na dnie po metamorfozie), połączone przy wierzchołkach (Ryc. 48C). To wszystko, co pozostało z typowej dla małży muszli. Brak obserwacji nad młodszymi stadiami, a wszystkie znane okazy, należące do zaledwie paru (i to dość rzadkich) gatunków, są podobnej wielkości. Pozostają spekulacje o powstawaniu takiej muszli w trakcie rozwoju osobniczego, jak też o ewolucji przodka prowadzącej do pojawienia się takiej muszli. Skądinąd zapis kopalny dostarcza szeregu podobnie dziwacznych form, wyraźnie liczniejszych i bardziej różnorodnych niż współczesne.

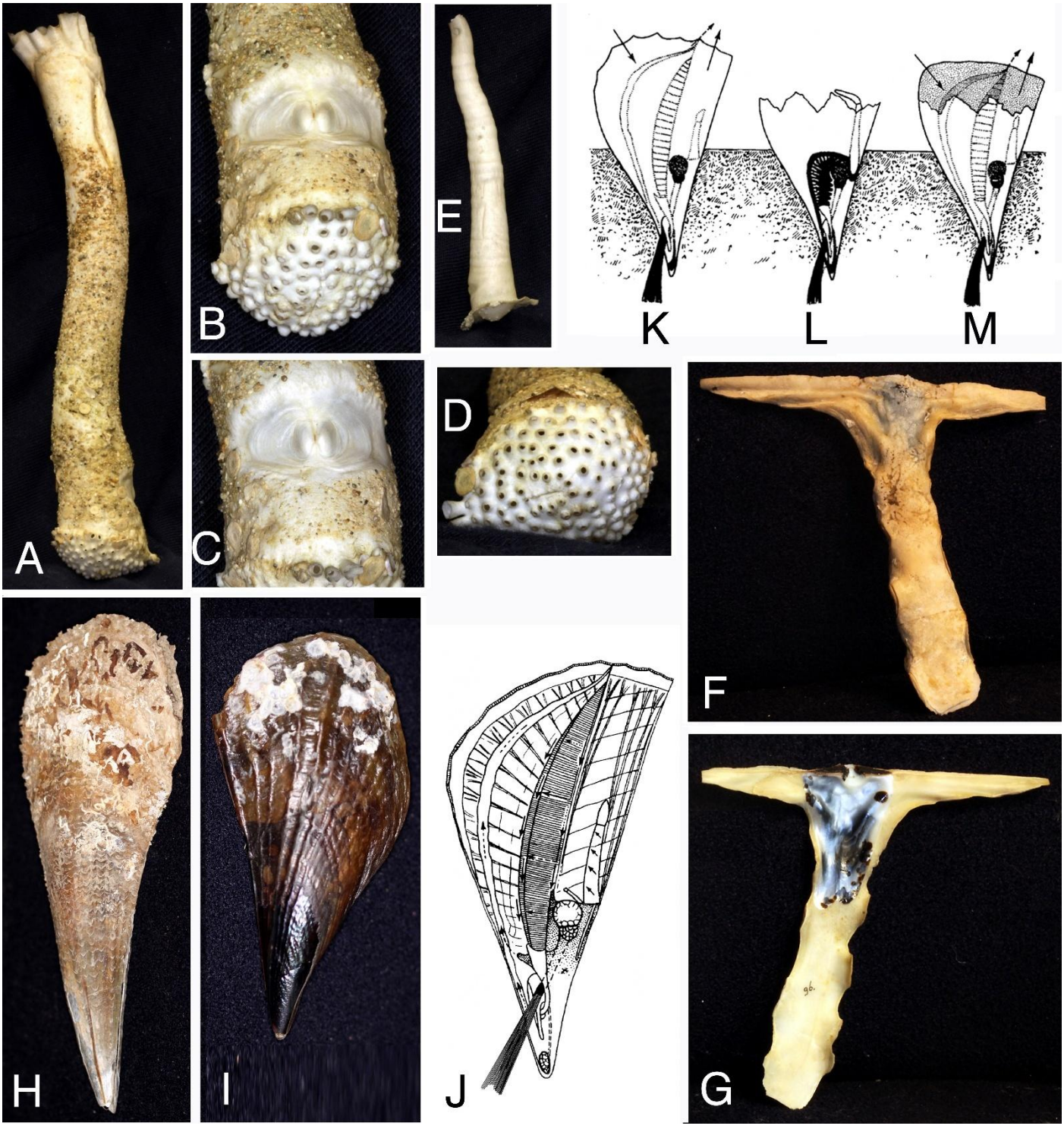
Zapewne tuż po przeobrażeniu małż rośnie w sposób typowy, później skorupki rozwierają się szeroko, ruchome dotąd połączenie zamkiem i więzadłem zrasta się na sztywno i dalszy przyrost zachodzi w ten sposób, że tworzy się rura, a denko formowane jest później. Średnica rurowatej muszli nie może przyrastać, a struktura jej ścian także dowodzi jednorazowego wytwarzania, toteż musimy założyć tworzenie rury mającej od początku pełną średnicę. Dwuskorupkowa muszla szybko pokrywa jedynie niewielką część rosnącego ciała, a resztę, zwłaszcza wyrostek płaszcza tworzący syfony, musi osłaniać biegnąca w osadzie rura. Być może jest wówczas podobnie jak u głęboko ryjących, lecz pozbawionych dłuższych syfonów Lucinidae: taki kanał łączący małża z powierzchnią dna wyścieła śluz. Jeżeli rzeczywiście jest taki etap w rozwoju osobniczym *Brechites*, to w odróżnieniu o Lucinidae ta otoczka śluzowa u *Brechites* ulega z wolna mineralizacji, impregnacji węglanem wapnia. Nawet gdy rura impregnowana już jest znacznymi ilościami węglanu wapnia, nadal może się rozciągać, zwiększając średnicę wraz ze wzrostem małża, chronionego przez cały czas otaczającym go osadem, w którym jest stosunkowo głęboko zaryty. W końcu rosnący małż osiąga docelową

średnicę, rura już nie ulega rozszerzaniu, więc postępujące zwapnienie doprowadza do powstania grubego i sztywnego, wapiennego walca. Wytworzone zostaje wówczas denko i dalszy wzrost zachodzić może już jedynie od górnego końca rury, która przy niezmiennej średnicy może zwiększać długość. Powstają wówczas charakterystyczne linie przyrostów, w postaci kołnierzy tworzonych przy kończeniu kolejnej fazy wzrostu.

Do czasu wytworzenia denka noga jest prawdopodobnie dobrze rozwinięta, później ulega znacznej redukcji, całkowicie zanika tylny zwieracz skorupek, a z przedniego pozostaje 3-4 wiązki włókien mięśniowych. Lewy i prawy płat płaszcza zrastają się wzdłużnie, jak też wydłużają do przodu, czyli w dół u pionowo ustawionego w podłożu małża. *Brechites* jest blisko spokrewniony z pompującymi drapieżnymi Septibranchia. Równolegle do denka leży u niego silnie umięśniona przegroda, czyli *septum*. W środku przegrody leży niewielki otwór, pozostałość otworu, którym wychodziła noga. Przegroda ta pełni funkcję pompującej przepony: skurcz mięśni przy zamkniętym otworze nożnym powoduje zasysanie (poprzez kanały w denku) wody i osadu z podłoża, dzięki czemu małż zagłębia się w dnie, a rozkurcz przy otworze otwartym przelewa zassaną wodę i osad do jamy płaszczowej, skąd przez górny otwór usuwane być mogą na zewnątrz. W ten sposób małż, rosnący na długość bądź częściowo wypłukany z podłoża przez fale bądź prądy, może wkopać się głębiej umacniając swoje osadzenie w podłożu. Być może w ten sposób małż uzupełnia też odfiltrowywany z wody pokarm o cząstki z osadu.

Niezwykłym wyglądem, płaską, cienką i pofałdowaną muszlą pokroju młotka lub raczej czekana, charakteryzuje się rodzaj *Malleus*, skądinąd bliski omułkowi. *Malleus albus* (Ryc. 48F-G) jest pospolity w tropikalnych morzach na powierzchni mulistego piasku, blisko linii odpływu. Niewielką wiązką bisioru przytwierdzać się może wierzchołkiem do kamieni czy kawałków muszli albo też leży luzem na dnie. Pokrój muszli tego małża przypomina w zarysie kilof albo literę T, jest też bardzo płaski i cienki. Pionowy odcinek T jest szerszy i ma brzegi faliste, w środku poziomego leży zamek i skorupki rozchylają się wokół osi, biegnącej wzdłuż tego poziomego boku. Taka długa poprzeczka wraz z falistymi brzegami głównej części muszli zapobiegają pogrążaniu się małża w miękkim i niestabilnym dnie, a silne nawet falowanie nie wywraca go, toteż mięczak ślizga się swobodnie po powierzchni podłoża, gdy zaczepienie bisiorem okaże się za słabe.

Niezwykła jest kotwicząca w miękkim dnie potężną wiązką bisioru szołdra *Pinna*. Najszerzej rozmieszczona i najlepiej znana jest *P. nobilis* (Ryc. 48H), innym reprezentantem rodziny Pinnidae jest *Atrina rigida* Ryc. 48I). Spośród małży kotwiczących w ten sposób Pinnidae osiągają niewątpliwie największe rozmiary. Muszla *Pinna nobilis* nierzadko osiąga długość 120 cm, choć na ogół jest mniejsza, 60 cm to częsta wielkość. Małż zamieszkuje mulisto-piaszczyste dno od pobliża dolnej linii pływów mórz tropikalnych po mniej więcej 40m, chętnie wśród trawy morskiej, lecz dość częsty jest i w Morzu Śródziemnym, a w wodach europejskich trafia się na północ aż po Szkocję. Muszla jest charakterystyczna, maczugowata, płaska, dołem bardzo wąska, cienkościenna, o łuskowatych liniach przyrostów. Normalnie małż pogrążony jest w osadzie, wąskim wierzchołkiem skierowany w dół i zaledwie czwartą



Ryc. 48. Małże niezwykłe: A-D – *Brechites attrahens* (Lightfoot, 1786), Ocean Indyjski, ze zbiorów Muzeum Zoologicznego Uniwersytetu Jagiellońskiego: A – kompletna muszla, w pozycji naturalnej; B – perforowane denko i rozłożone na płasko muszle postlarwalne, wbudowane w ścianę rurkowatej muszli; C – muszle postlarwalne; D – denko; E – *Verpa penis* (Linnaeus, 1758), południowo-wschodnia Azja, Ocean Indyjski, ze zbiorów Muzeum Zoologicznego Uniwersytetu Jagiellońskiego; F-G – *Malleus albus* Lamarck, 1819, Zamboanga, Filipiny, czerwiec 1970; H – *Pinna nobilis* Linnaeus, 1758, szołdra, wyspa Lesbos, Morze Egejskie, Grecja, laguna. Piaszczysto-muliste dno, gł. 2 m, czerwiec 2012; I – *Atrina rigida* (Lightfoot, 1786), Lighthouse Beach, Sanibel Island, Florida, USA, kwiecień 1996; J – morfologia części miękkich szołdry, widoczne ktenidium, mięsień zwieracz skorupek, wiązka bisioru i mięśnie wciągające brzeg płaszcza; K – szołdra w pozycji naturalnej; L – po uderzeniu słabo uwapniona część muszli odłamana, płaszcz wciągnięty, krew z ktenidiów i płaszcza w palcowatym wyrostku (ciemny) wygarniającym z jamy płaszczowej szczątki; M – odłamana część muszli jest odtwarzana

częścią długości wystaje ponad powierzchnię dna. Potężna wiązka bisioru, przyklejonego do znajdujących się głęboko pod powierzchnią kamyków lub kawałków muszli, mocno kotwiczy zwierzę w dnie. W następstwie przystosowania do kotwiczenia bisiorem mięśnie zwieracze skorupek są bardzo różnej wielkości. Wąska, leżąca w osadzie część skorupek jest stosunkowo grubościenna i silnie zwapniała, jak u większości małży, lecz wystająca łopatowata, szeroka część o charakterystycznej purpurowej barwie jest zdecydowanie cienkościenna i słabo zmineralizowana. Jedynie szołdry mają muszle tak słabo zmineralizowane, czyli tak ubogie w węglan wapnia. Węglanu wapnia jest tu nawet parokrotnie mniej niż w muszlach innych małży, czy nawet w wąskiej, pogrążonej w osadzie części muszli tej samej szołdry. Mniej więcej w 1/4 długości, licząc od wierzchołka, spomiędzy skorupek od strony brzusznej wystaje krótka i robakowata noga, a nad nią wybiega potężna wiązka bisioru. Maczugowaty pokrój wielkiej muszli, skrajnie słabo zwapniała jej szeroka część wystająca z osadu, unikatowy wśród małży płaszcz o brzegach nie przyrośniętych do skorupek, za to połączonych z wiązkami mięśni wciągaczy, a także kanał w miejscu zamka, to najbardziej rzucające się w oczy osobliwości szołdry (Ryc. 48J, K).

Małż zamieszkuje w pobliżu brzegu, w miejscach wystawionych okresami na silne falowanie, gdzie fale unoszą też nieraz masywne przedmioty, jak kamienie, pniaki czy kawałki koralowca. Wielka muszla szołdry narażona jest więc ciągle na mechaniczne uszkodzenia, a gdyby była dostatecznie mocna, to uderzające w nią większe obiekty musiałyby ją wyrwać, pomimo zakotwiczenia, z niezbyt przecież stabilnego dna. Wówczas kolejne fale, napierające na jej wielką powierzchnię, szybko wyrzuciłyby ją, wraz z zawartym w niej małżem, na brzeg, gdzie małż musiałby szybko zginąć. Osobliwa budowa muszli i części miękkich szołdry wydaje się związana z zabezpieczeniem małża przed taką właśnie ewentualnością. Szeroka, wystająca z podłoża część muszli ma ściany cienkie i stosunkowo elastyczne, gdyż pod grubym organicznym oskórkiem leży cienka warstwa dość słabo zmineralizowana, zaś warstwy perłowej zupełnie brak. Muszla w tej części może się więc w znacznym stopniu sprężyście zginać. Jeżeli już jednak ulegnie uszkodzeniu, to szybko zostaje odtworzona przez całą powierzchnię płaszcza. Jest tu jednak pewien problem. W warunkach panujących w morzu kalcyfikacja, czyli impregnacja węglanem wapnia zachodzi szybko i niewielkim kosztem, podczas gdy koszt budowy organicznej (konchiolinowej) matrycy jest 7-30 razy wyższy niż impregnacji węglanem. Szołdra musi więc zamieszkiwać stanowiska bogate w pokarm.

Dzięki także nietypowemu dla małży nieprzyrastaniu brzegów płaszcza do wnętrza muszli, obecności licznych gruczołów śluzowych rozsianych na zewnętrznej powierzchni płaszcza i ułatwiających wydzielanym śluzem ślizganie się płaszcza w muszli, a także obecności całego systemu potężnych, porozgałęzianych od strony brzegów płaszcza mięśni wciągaczy płaszcza (Ryc. 48J), w przypadku poważniejszego uszkodzenia muszli płaszcz i ktenidia są natychmiast silnie skracane, niejako chowane, by i one nie uległy uszkodzeniu. Zarazem wypełniająca je dotąd krew zostaje z nich przetoczona do osobliwego, palcowatego narządu pochodzenia płaszczowego, leżącego wewnątrz jamy płaszczowej, ponad odbytem (Ryc. 48L). Narząd ten staje się więc wyprostowany, rozciągnięty i sztywny, a podnosząc się i prostując wygarnia z wnętrza jamy szczątki połamanej muszli, cząsteczki podłoża i inne ciała

obce, które się tam dostały w trakcie lub w wyniku uszkodzenia. Następnie ktenidia i płaszcz wracają do normalnych rozmiarów i rozpoczyna się szybki proces odbudowywania utraconych fragmentów muszli (Ryc. 48M). Skurcz silnie rozwiniętego tylnego wciągacza bisioru wbija zaostrzoną muszlę głębiej w dno, przynajmniej na tyle, by wzrost muszli nie pociągał wystawienia ponad podłoże zbyt wielkiej jej części. Szołdra odkopana częściowo przez sztorm może się ponownie zakopać, pomagając sobie strumieniem wody rozmiękczającym osad, wyrzucanym przez wierzchołek, rozchylany dzięki brakowi zębów zamka. Przy zaciśniętych brzegach płaszcza po stronie przeciwnej, a jednocześnie kurczonych mięśniach wciągaczach bisioru, woda ze zmniejszającej się jamy płaszczowej pompowana jest pomiędzy rozchylonymi wierzchołkami. Urzęsiona bruzda na dnie jamy płaszczowej pomaga następnie usunąć z jamy cząstki osadu, które dostały się tam podczas kopania. Taka bruzda jest zresztą niezbędna temu mieszkańcowi burzliwych wód o miękkim dnie również podczas normalnego filtrowania. Większa niż u jakichkolwiek innych małży wiązka bisioru, mocnego a zarazem delikatnego, wykorzystywana była do tkania np. delikatnych rękawiczek. Szołdry łowiono więc od Morza Śródziemnego po Indie. Wystające z dna, maczugowatego zarysu małże chwytano przy użyciu specjalnych pętli. Oczywiście wyroby z bisioru nie były tanie. Połowy doprowadziły jednak do ograniczenia wielkości populacji, co wraz z innymi czynnikami spowodowało, że szołdra uważana jest obecnie za gatunek zagrożony wyginięciem.

Warto też wspomnieć o niepozornym, 2-3-centymetrowym małżu *Galeomma turtoni*, trafiającym się, choć nieczęsto, przy brzegach Europy Zachodniej. Nie przestraszony rozwiera bardzo szeroko skorupki i wystawia spomiędzy nich masywną, „ślimaczą" nogę, na której pełza, też na sposób ślimaczy. Gdyby nie typowo małżowy zamek, a także rzecz jasna brak wyodrębnionej głowy i śladów torsji, uznać by go można za kolejnego dwuskorupkowego ślimaka (jak *Berthelinia*). Zapłodnione jaja inkubuje do wylęgu larw typu weliger w jamie płaszczowej, poza tym niewiele wiemy o jego biologii.

Muszla pływak

Na wybrzeżach znacznej części Oceanu Indyjskiego i Pacyfiku znaleźć można puste muszle mierzące około 20 cm, o bardzo charakterystycznym wyglądzie (Ryc. 49A). Są dokładnie planispiralne, czyli zwinięte w jednej płaszczyźnie – co u współczesnych ślimaków, jak pisaliśmy, się nie zdarza – a więc ostatni zwój pokrywa trzy wcześniejsze. Ujście jest szerokie, muszla porcelanowo biała i lśniąca, ozdobiona czerwonymi, „tygrysimi" pasami. Wewnątrz, za obszerną komorą mieszkalną, która stanowi jedynie trzecią część zwoju i którą wypełnia ciało mięczaka, znajduje się szereg kolejnych przegród, oddzielających kolejne komory (Ryc. 49B) wypełnione powietrzem, co zapewnia muszli pływalność – dlatego właśnie puste muszle, być może znane już Arystotelesowi, przyniesione przez prądy morskie, znaleźć można od wybrzeży wschodniej Afryki po Japonię, choć żywe osobniki zamieszkują stosunkowo niewielki obszar. To łodzik *Nautilus*, głowonóg mający zewnętrzną i w pełni rozwiniętą muszlę, podobnie jak wymarłe amonity, choć sugerowana tym podobieństwem muszli bliskość amonitów i łodzików jest pozorna. U żywego łodzika muszla zwisa szerokim ujściem skośnie w dół, z ujścia wystaje brunatnoczerwony skórzasty kaptur pokryty kremowymi guzkami, widać też parę sporych oczu, a ponadto wieniec wydłużonych czułków (Ryc. 49C). Wyrzucany przez zwierzę niewielki strumień wody z wolna przesuwa je, skrętką do przodu. Ten głowonóg to pozostałość linii ewolucyjnej powstałej już w kambrze, ponad 500 mln lat temu, niegdyś zamieszkującej cały Wszechocean, lecz obecnie ograniczonej do indo-pacyficznego obszaru wysp. Jeden z podręcznikowych przykładów tak zwanych „żywych skamieniałości". Najpospolitszy i najszerzej rozmieszczony gatunek to *Nautilus pompilius*, lecz znane są jeszcze co najmniej cztery inne: *N. belauensis, N. macromphalus, N. stenomphalus* i *N. scrobiculatus*. Ten ostatni, występujący w wodach wokół Nowej Gwinei, zwłaszcza wokół wyspy Nowa Brytania i w zatoce Milne, a także przy Wyspach Salomona, zresztą został niedawno uznany za na tyle odrębny od pozostałych łodzików, że utworzono dla niego osobny rodzaj *Allonautilus*. Muszla *A. scrobiculatus* wyróżnia się obecnością po obu stronach planispiralnej muszli dołków osiowych, dość obszernych, w głębi których widać wcześniejsze zwoje, ponadto zewnętrzną powierzchnię pokrywa organiczne, konchiolinowe periostrakum, czyli oskórek, jak pamiętamy typowe dla większości ślimaków i małży, lecz nieobecne u pozostałych łodzików.

Część muszli pozostała poza komorą mieszkalną i podzielona przegrodami, to fragmokon. Kolejne przegrody mają pojedyncze otwory połączone rurką syfonalną, w której mieści się syfon, czyli wyrostek płaszcza zapewniający wypróżnianie komór z wody. Wypełniony powietrzem fragmokon stabilizuje unoszącego się w toni wodnej łodzika, w pozycji ujściem około 45^{o} do pionu. Ściany muszli zbudowane są z trzech warstw aragonitowych: zewnętrznej – najcieńszej i o budowie pryzmatycznej, środkowej o budowie przypominającej warstwę perłową muszli małży i wewnętrznej, znów o budowie pryzmatycznej, poza węglanem wapnia organicznemu białku konchiolinie towarzyszy również organiczny wielocukier – chityna.

Przegrody fragmokonu wytwarzane są niezależnie od ścian muszli, choć mocno z nimi powiązane – dla zapewnienia dostatecznej wytrzymałości w rejonie połączenia przegród ze ścianą występuje do 15 odrębnych warstw, rurka syfonalna jest porowata. Kolejną przegrodę łodzik wytwarza od razu w całości, jej zbudowanie wymaga dostarczenia wielkich ilości węglanu wapnia i trwa 2-3 tygodnie. Jak wspominaliśmy, komory fragmokonu wypełnia gaz, mieszanka azotu, argonu, tlenu i dwutlenku węgla, przy czym ciśnienie gazu w komorach pozostaje stałe niezależnie od głębokości zanurzenia łodzika i odpowiada ciśnieniu atmosferycznemu. Potwierdzają to obserwacje – nawet u łodzików gwałtownie wydobytych z głębokości 300 m, po przedziurawieniu komór nie wydobywał się z nich jakikolwiek gaz – nie było więc w nich nadciśnienia. Oznacza to, że fragmokon musi znieść ciśnienie hydrostatyczne panujące na głębokości zanurzenia łodzika, a przecież wzrostowi głębokości zanurzenia o 100 metrów odpowiada wzrost ciśnienia hydrostatycznego o mniej więcej 10 atmosfer.

Muszle łodzików pochodzące od dopiero co złowionych osobników, a więc wciąż uwodnione, okazały się o wiele wytrzymalsze od suchych muzealnych okazów. Po zaślepieniu otworu syfonalnego umieszczano je w komorze ciśnień. Okazało się, że implozja muszli dorosłych łodzików następowała dopiero przy ciśnieniu odpowiadającym głębokości 830 m i taka też musi być teoretyczna dolna granica występowania głowonoga. Oczywiście wytrzymałość muszli rośnie z rozmiarami i wiekiem osobnika, u młodszych najsłabszym elementem są przegrody, lecz nawet muszla świeżo wyklutego łodzika, długości około 3 cm, imploduje dopiero na głębokości 300 m, a przy średnicy 5 cm przegrody wytrzymują do 580 m, podczas gdy ściana muszli do 700, a rurka syfonalna do 850. Najprawdopodobniej jednak maksymalną głębokość zanurzenia ogranicza nie wytrzymałość muszli, a możliwości wypróżniania komór fragmokonu z wody. Dorosły łodzik wyjęty z wody waży kilogram lub więcej, podczas gdy w wodzie parę gram, jego ciężar bowiem równoważy wypór fragmokonu. Gdyby komory zostały zalane, łodzik pogrążałby się aż do osiągnięcia głębokości implozji muszli, o ile wcześniej nie osiadłby na dnie. Spekulacje na temat sposobu opróżniania komór z wody datują się od Roberta Hooke'a pod koniec XVII wieku, lecz bardziej konkretne badania zaczął prowadzić A. Willey w roku 1902. Gdy łodzik wysuwa się z muszli dla tworzenia kolejnej przegrody, wolną przestrzeń wypełnia woda morska i pozostaje tam aż do zakończenia procesu budowy tej przegrody. Następnie woda morska w nowej komorze zostaje szybko zastąpiona płynem o składzie płynów ciała łodzika, stopniowo usuwanym. Silnie unaczyniony i zbudowany z żywej tkanki płaszcza syfon, biegnący wewnątrz porowatej rurki złożonej z warstw wapiennej i chitynowej, zaczyna z przedziału pobierać wodę i jony. Opróżnianie przedziałów jest procesem powolnym – usuwanie płynu zachodzi z prędkością poniżej 1 mililitra na dobę. Wygląda więc, że – wbrew nasuwającym się analogiom z okrętem podwodnym – wypełnianie komór wodą lub gazem nie może służyć wyważaniu łodzika, czyli ułatwiać zmiany głębokości zanurzenia podczas codziennych pionowych wędrówek, a jedynie stopniowemu – i nieodwracalnemu – osuszaniu kolejnych komór, które równoważy zwiększony ciężar rosnącego zwierzęcia.



Ryc. 49. Łodzik *Nautilus pompilius* (Linnaeus, 1758): A – muszla, Filipiny; B – zwierzę w muszli, rozciętej wzdłużnie: widoczne przegrody fragmokonu, rurka syfonalna, kaptur, płaszcz, skrzela i czułki, ze zbiorów Muzeum Zoologicznego Uniwersytetu Jagiellońskiego; C – płynący osobnik, Own work, CC BY-SA 4.0, https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=71340594

Nabłonek syfonu, wsparty na porowatej rurce, oddziela gaz i płyn przedziału od krwi mięczaka. Jest słabo przepuszczalny dla jonów chlorkowych i sodowych, a dobrze przepuszcza wodę – stanowi więc klasyczną błonę półprzepuszczalną, umożliwiającą zachodzenie osmozy. Osmoza, czyli wyrównywanie stężeń osmotycznie czynnych związków poprzez błonę, która tych związków nie przepuszcza, zachodząca dzięki przechodzeniu cząsteczek wody ze środowiska o niższym stężeniu osmotycznie czynnych substancji do środowiska o stężeniu wyższym, pozwala na pobieranie wody włośnikom roślin, toteż jest szeroko omawiana w każdym podręczniku fizjologii roślin, lecz pełni także ważne funkcje w organizmach zwierząt. U łodzika osmoza zapewniałaby wypróżnianie przedziałów do głębokości 240 m. Żywe łodziki jednakże często łowi się z większych głębokości, nawet 525 m i nie obserwuje się u nich zalania komór fragmokonu. Przy większych głębokościach zapewne funkcjonuje tzw. mikro osmoza, czyli osmoza zachodząca w bardzo małej części płynu wewnątrz przedziałowego, zawartej w porach rurki syfonalnej. W tak mikroskopijnej objętości płynu usunięcie lub dodanie niewielu jonów już zapewnia uzyskanie znaczącego ciśnienia osmotycznego – mechanizm ten mógłby być przydatny zwłaszcza przy precyzyjnym regulowaniu głębokości zanurzenia. Dodatkowo, ultrastruktura komórek nabłonka syfonu – z licznymi fałdami i zatokami błon komórkowych, wysłanych od strony wnętrz komórek licznymi mitochondriami – jest typowa dla tkanek aktywnie pompujących jony chlorkowe i sodowe. Pompowanie jest efektywne – przykładowo, przy koncentracji chlorku sodu w zagłębieniach błon komórkowych jedynie dwukrotnie przekraczającym panujące w wodzie morskiej, opróżnianie następowałoby do głębokości 480 m.

Łodzik, jak i inne głowonogi, ma mocne szczęki o kształcie odwróconego papuziego dziobu (górna szczęka wchodzi w dolną), lecz jedynie u łodzika potężne szczęki są silnie zwapniałe. Chitynowe zęby osobliwej tarki również wzmocnione są krystalitami wapnia i krzemu. Połknięty pokarm może być przetrzymywany w obszernym wolu. Podobnie jak u innych głowonogów, krew pompowana jest przez serce i dodatkowe serca skrzelowe, których tak jak i skrzeli jest cztery. Zawarta we krwi hemocjanina, typowa dla większości mięczaków, zawierająca miedź zamiast żelaza cechującego hemoglobinę. Dlatego, choć występuje we krwi w znacznych stężeniach, nie zapewnia tak sprawnego wiązania tlenu jak hemoglobina. Nie mając tylnej pary gruczołów ślinowych, obecnej u głowonogów otulinowców (o których w następnych rozdziałach), łodzik musi przełykać pokarm większych rozmiarów, a więc przełyk musi być szerszy i to uniemożliwia taką koncentrację leżącego wokół przełykowo centralnego układu nerwowego, jaką obserwujemy u tamtych głowonogów. Tym niemniej stopień koncentracji i złożoność budowy są o wiele większe niż u jakiegokolwiek mięczaka niebędącego głowonogiem. Z przekształconej nogi u łodzika pozostał jedynie lejek – zbudowany z dwóch trójkątnych płatów mogących się zwijać w rurkę, której skurcze wyrzucają wodę z jamy płaszczowej, zapewniając zarówno oddychanie, jak i odrzutowy napęd.

Statocysty, u łodzika rejestrujące głównie kierunek oddziaływania siły grawitacji (u nas funkcję tą spełnia ucho środkowe), bezpośrednio sterują mięśniami ustawiającymi położenie oczu, co jest charakterystyczne dla wszystkich głowonogów. Jakiekolwiek położenie w stosunku do pionu przyjęłoby ciało łodzika, oczy ułożone są zawsze tak samo – szparą (bo

brak tu soczewki) poziomo. Nie jest to bynajmniej jakaś osobliwość o niejasnych przyczynach. Pierwotne głowonogi, po stosunkowo krótkim okresie zamieszkiwania na dnie, wyewoluowały w kierunku nektonicznego trybu życia w pelagialu, czyli otwartej toni wodnej. Mając bardzo dobrze rozwinięte, precyzyjnie działające oczy, współczesne głowonogi pelagiczne najchętniej przebywają w strefie półmroku, na głębokości od kilkudziesięciu po paręset metrów, gdzie są jeszcze w stanie wypatrzyć ofiarę, same nie wystawiając się nadmiernie na widok – i napaść – potencjalnych prześladowców. Zapewne podobnie było i u ich przodków. Dla zwierząt zawieszonych w toni wodnej, z dala od powierzchni, a zarazem od dna, niemożliwe jest obserwowanie horyzontu i bardzo łatwo mogą one utracić orientację w kierunku poziomego i pionowego przemieszczania się. W tej sytuacji oczy utrzymujące zawsze i bezbłędnie poziomą pozycję były i pozostają ogromnie pomocne. Rzecz ciekawa, że mechanizm ten pozostał niezmieniony także u współczesnych, wtórnie dennych mątw czy ośmiornic, jako reminiscencja ich pelagicznego pochodzenia. Na głowie łodzika znajduje się około 90 czułków, kurczliwych, pozbawionych zarówno typowych dla innych głowonogów przyssawek, jak i zębów czy haków. U samców jeden z nich przekształcony jest w narząd przekazujący samicy podczas kopulacji spermatofor, czyli pakiet plemników. Zamiast przyssawek na czułkach leżą przywierające, poprzeczne grzbiety, pokryte gęstym i lepkim śluzem. Łodzik czułkami lokalizuje i chwyta zdobycz, jak też przytrzymuje partnera podczas kopulacji, a także kotwiczy nimi na dnie.

Muszla łodzika jest pękata i stawia znaczny opór przy pływaniu, a przepływ wody napędzany skurczami lejka i zapewniający napęd jest słaby, toteż łodzik porusza się wolno. Zarazem jednak obecność wypełnionych gazem komór muszli równoważy masę zwierzęcia, więc może ono pozostawać w bezruchu nie opadając, toteż koszty lokomocji (ilość energii, zapewnionej przez zjedzony pokarm, a wydatkowanej przy przemieszczaniu się) są znikome. Tak więc łodzik jest wyjątkowo dobrze przystosowany do powolnego poruszania się w środowisku dość ubogim w pokarm, ale także i w prześladowców. Aktywnie przemieszcza się mniej więcej przez dziesiątą część czasu, w pozostałych okresach pozostaje bez ruchu, stale rejestrując wzrokiem i chemoreceptorami (czyli narządami węchu i smaku), czy w okolicy nie pojawił się potencjalny pokarm bądź zagrożenie. Do pokarmu dociera dostatecznie szybko, gdyż w jego środowisku brak padlinożernych ryb, a skorupiaki nie są szybsze. Zarazem jednak konserwatywny plan budowy, zawężający ewolucyjne możliwości, ograniczył występowanie łodzika do siedlisk, gdzie jest on słabo narażony na konkurencję i ataki ze strony ryb i bezmuszlowych głowonogów. Obserwacje nad migracjami znakowanych osobników wykazały, że w ciągu roku niektóre z nich przemieściły się 40-150 km wzdłuż rafy, a średnio pokonywały 0,45-0,6 km dziennie. Co innego to bierna pływalność i wielka wytrzymałość tego głowonoga – łodziki żywe i w dobrej kondycji niejednokrotnie łowiono koło Japonii, zniesione prądami morskimi przeszło 2 000 km od normalnego zasięgu. Jeden osobnik *N. pompilius,* zdryfowany do Japonii, złowiony spędził następnie 14 godzin bez wody i kupiony został na targu rybnym. Po tym wszystkim pozostał nadal w na tyle dobrej kondycji, że przeżył jeszcze 64 dni w akwarium. Puste muszle mogą natomiast dryfować nawet przez 11 lat.

O ile łodziki są mało ruchliwe w poziomie, to cechuje je wyjątkowa ruchliwość w pionie. Zakres dobowych zmian głębokości niekiedy zbliża się do 500 m, a typowe jest 200 m. Oczywiście nocą łodzik wznosi się na płytsze wody (często 100-150 m), bogatsze w pokarm, by na dzień opadać w głębiny (300-350 m), dające lepsze schronienie przed drapieżnymi rybami i kalmarami. Jedyne znane miejsce, gdzie żywe łodziki *(N. macromphalus)* mogą być obserwowane przez nurków, to Nowa Kaledonia i przyległe Wyspy Lojalności, gdzie nocą i w porze zimowej wznoszą się one do głębokości zaledwie 5 m. Zapewne dzieje się tak dzięki temperaturze wód powierzchniowych, wyjątkowo niskiej jak na ten rejon. Łodziki atakowane są przez inne drapieżniki – np. jedna trzecia ich muszli sprzedawanych na Filipinach nosi ślady wiercenia przez ośmiornice, uszkodzenia naprawiane później przez przeżywającego atak łodzika. Ryby atakują też muszle, kaptur i płaszcz – nawet poważne uszkodzenia głowonóg przeżywa, lecz ich nie regeneruje. Zagrożenie atakiem tłumaczy także ich rozmieszczenie – łodziki wędrują wzdłuż stoków raf koralowych, nie ryzykując przebywania w otwartej toni wodnej.

Łodzik to oportunistyczny mięsożerca – zjada te zwierzęta, które nie zdołają przed nim uciec, nie wyłączając padliny. Są to głównie dziesięcionogie skorupiaki, jak kraby, lecz także jeżowce, ryby, czy (być może martwe) głowonogi. W przewodach pokarmowych *N. macromphalus* znaleziono szczątki 23 gatunków skorupiaków (raki pustelniki, kraby, langusta), a także jeżowców, nicieni i ryb. Potężne wole, w którym pokarm o masie mogącej stanowić nawet piątą część całkowitej masy łodzika może być przetrzymywany przed trawieniem do dwóch tygodni, umożliwia przetrwanie w siedlisku, gdzie dostępność pokarmu jest ograniczona i nieprzewidywalna.

Zapłodnione jaja, pojedynczo otoczone kapsułami, przyczepiane są do podłoża. Sama zygota (zapłodnione jajo) jest jedną z największych znanych wśród bezkręgowców – u *N. belauensis* osiąga wymiary 20 x 14 mm. Jajo jest wyjątkowo bogate w żółtko, zapewne z tym jest związany zewnątrz zarodkowy układ krążenia, zapewniający zarodkowi efektywniejsze odżywianie i oddychanie, poza łodzikiem znany jedynie u niektórych kręgowców o jajach mających również wielkie żółtka – jak ptaki. Spekuluje się, że właśnie te wielkie jaja, bogate w substancje odżywcze i osłonięte mocnymi kapsułami, a więc zapewniające długi rozwój w zupełnej izolacji od otoczenia, pozwoliły łodzikowatym przetrwać długotrwałe zabójcze warunki po słynnym uderzeniu planetoidy w rejonie dzisiejszego półwyspu Jukatan w Ameryce Środkowej, kończącego panowanie dinozaurów, lecz także amonitów (Ryc. 50A), których planktonożerne mikroskopijne larwy, niczym zresztą nieosłonięte, zwyczajnie nie miały czym się odżywiać. Najmniejsze złowione łodziki mierzyły 25 mm i już aktywnie pływały, w typowym dla dorosłych siedlisku, na głębokości większej niż 100 m i przy dnie. Brak więc jakiejkolwiek larwy – wykluwa się osobnik podobny do dorosłego. Inaczej niż głowonogi otulinowce, łodziki żyją długo i wielokrotnie się rozmnażają. Długość życia szacowana jest na od kilku do ponad 30 lat.

Przedstawiony obraz łodzika nie byłby pełny, gdybyśmy pominęli jeszcze jedną kwestię. Od wieków Filipińczycy łowili łodziki w cieśninie Tanon, zjadając ich mięso, a z muszli wyrabiając guziki. Obecnie miejsce to jest martwe – brak i łodzików, i ryb, na skutek połowów prowadzonych przez dwa dziesięciolecia rabunkowo, także przy użyciu dynamitu, jak też

zatrucia wód metalami ciężkimi i zamulenia. Obrazy takie z rejonu Indo-Pacyfiku można mnożyć. Tam, gdzie jeszcze niedawno Filipińczycy łowili po kilka łodzików w każdej z opuszczanych w głębiny pułapek, obecnie na kilka pułapek trafia się jeden osobnik. Rozwój przemysłu, deforestacja, rabunkowa gospodarka – także rybacka, w tym potężny eksport muszli i koralowców dla kolekcjonerów – zupełne zaburzenie równowagi w biotopach lądowych i morskich, zbierają swoje żniwo. Muszle łodzików, niezwykle oryginalne i efektowne, znajdują wielu nabywców i to jest główną przyczyną połowów. Globalne ocieplenie powoli zabija też koralowe rafy. Możliwe więc, że ostatni reprezentanci liczącej ponad 500 mln lat linii, która przetrwała nawet katastrofę wywołaną uderzeniem w Ziemię planetoidy, za sprawą człowieka w krótkim czasie znikną z naszej planety. Wpisanie w ostatnich latach wszystkich gatunków łodzików na listę Konwencji Waszyngtońskiej (CITES), niewątpliwie słuszne ze względów etycznych, raczej niewiele da. Dotycząc eksportu łodzików (bo już sprowadzać je można w dowolnej liczbie), teoretycznie mogłaby ograniczać ich rabunkową eksploatację, jednak w praktyce nie ogranicza ona wielkości ani połowów, ani eksportu, a jedynie każe wykazywać, że łowiony w sposób zrównoważony, czyli nie naruszając w sposób istotny populacji, nie zagrażające jej trwaniu. Nie trzeba dodawać, że w krajach tak biednych i skorumpowanych jak np. Filipiny, wykazać można wszystko.

Muszla w otulinie

Muszla chroni mięczaka przed wielu zagrożeniami, lecz z drugiej strony jest ciężka i kosztowna w wytwarzaniu – wiele energii, a więc zjedzonego pokarmu, potrzeba dla jej budowy, a sam proces wytwarzania muszli jest z konieczności dość powolny. Nie dziwi więc, że w licznych przypadkach – choćby u różnych ślimaków – nastąpiła redukcja wielkości muszli, u niektórych aż do całkowitego zaniku. Jest też gromada mięczaków, gdzie muszla została silnie lub całkowicie zredukowana, za to zwierzęta są szybkie i sprawne, doskonale polują, a także szybko rosną, Jedynie omawiany w poprzednim rozdziale łodzik zachował zewnętrzną muszlę, której część podzielona przedziałami wypełnionymi gazem zapewnia zwierzęciu pływalność zerową. Wszystkie pozostałe żyjące głowonogi mają mniej lub bardziej zredukowaną muszlę otuloną płaszczem. Ta filogenetycznie jednorodna, czyli mająca wspólnego przodka grupa, to Coleoidea, czyli otulinowce. Ta wewnętrzna muszla ulegała stopniowej redukcji bądź daleko idącej modyfikacji: od typowego spiralnego fragmokonu o luźno zwiniętych zwojach u *Spirula* (Ryc. 50B), poprzez dość masywną porowatą płytkę u *Sepia* (powszechnie znaną jako *os sepiae* czyli kość mątwy, doskonałe źródło węglanu wapnia dla hodowanych ptaków czy gadów), dwóch wapiennych sztang lub sztab u prymitywnych głębinowych ośmiornic (Cirrata), po słabo zmineralizowany i służący już wyłącznie usztywnieniu ciała *gladius* licznych kalmarów (Ryc. 50G) i pelagicznych mątw (Sepiolioidea) oraz *Vampyroteuthis*. Muszla całkowicie zanikła u większości ośmiornic i wielu dziesięciornic.

Co unikatowe wśród bezkręgowców, równolegle do redukcji muszli pojawiły się struktury szkieletowe zbudowane z chrząstki, stanowiące wzmocnienia płetw, lejka, brzegu płaszcza czy osłaniające centralny system nerwowy – w tym ostatnim przypadku analogia do mózgoczaszki kręgowców nasuwa się sama, lecz jest to właśnie analogia – poza podobną funkcją struktury te nie mają z sobą nic wspólnego. Układ nerwowy, najsilniej wśród bezkręgowców scentralizowany, pozostaje w związku z aktywnym, drapieżnym trybem życia, a funkcjonuje tak sprawnie, że dzięki niemu głowonogi przewyższają inteligencją, zdolnością uczenia się i plastycznością reakcji nie tylko wszystkie bezkręgowce, lecz i większość kręgowców. Charakterystyczny dla głowonogów jest woreczek czernidłowy, z którego może być wyrzucana czarna zawiesina wytwarzana w gruczole czernidłowym. U niektórych form głębinowych zawartość woreczka świeci, a więc również oślepia napastnika. Woreczka brak u niektórych głębinowych ośmiornic oraz u także głębinowego *Vampyroteuthis*. Wbrew obiegowym wyobrażeniom, głowonóg rzadko wyrzuca większe ilości czernidła, aby skryć się wraz z napastnikiem w ciemności – obserwacje choćby mątw *Sepia officinalis* (Ryc. 50D) wskazują, że najczęściej wyrzucają one małą chmurę czernidła, kształtem i wielkością przypominającą samego głowonoga, a jednocześnie wykonują gwałtowny zwrot i uciekają w przeciwną stronę od kierunku wyrzutu czernidła. Dopiero „przyparta do muru" mątwa czy kalmar wyrzuca większe ilości czernidła i w gęstej chmurze omija – z konieczności bardzo blisko – napastnika. Czernidła mątwy nadal używa się do produkcji doskonałego tuszu, znanego jako sepia.

Rozmiary głowonogów są ogromnie zróżnicowane – najmniejsza jest kalifornijska ośmiornica *Octopus micropyrsus,* o długości ciała zaledwie 1-2,5 cm, również paru-centymetrowy *Idiosepius* reprezentuje karły wśród głowonogów, natomiast prawdziwymi gigantami są kalmary z rodzaju *Architeuthis,* o których powiemy w jednym z następnych rozdziałów, osiągające być może i ponad 20 m. Otwór gębowy otacza wieniec ośmiu ramion, u dziesięciornic uzupełniony najczęściej parą dłuższych, kurczliwych czułków, zwanych też mackami. Zarówno na czułkach, jak i ramionach leżą przyssawki, a często także haki. Pod kontrolą układu nerwowego znajduje się ogromnie złożony system zmian barwy i rzeźby skóry oraz – u form głębinowych – bioluminescencji, czyli świecenia. Głowonogi zamieszkują wody pełnosłone, lecz niektóre wytrzymują zasolenie 25‰, a północnoatlantycki przybrzeżny kalmar *Lolliguncula brevis* nawet zaledwie 17,5‰. Przypomnijmy, że zasolenie naszego Bałtyku to mniej więcej 10‰ a typowe morskie to 30-40‰. Znamy około 700 gatunków współczesnych otulinowców. Poza litoralnymi ośmiornicami, jak *Octopus* i *Eledone*, mątwą *Sepia* i kilku gatunkami kalmarów, zwykle dysponujemy pojedynczymi, często uszkodzonymi okazami większości gatunków – nasza wiedza o ich biologii czy ekologii jest bardzo uboga.

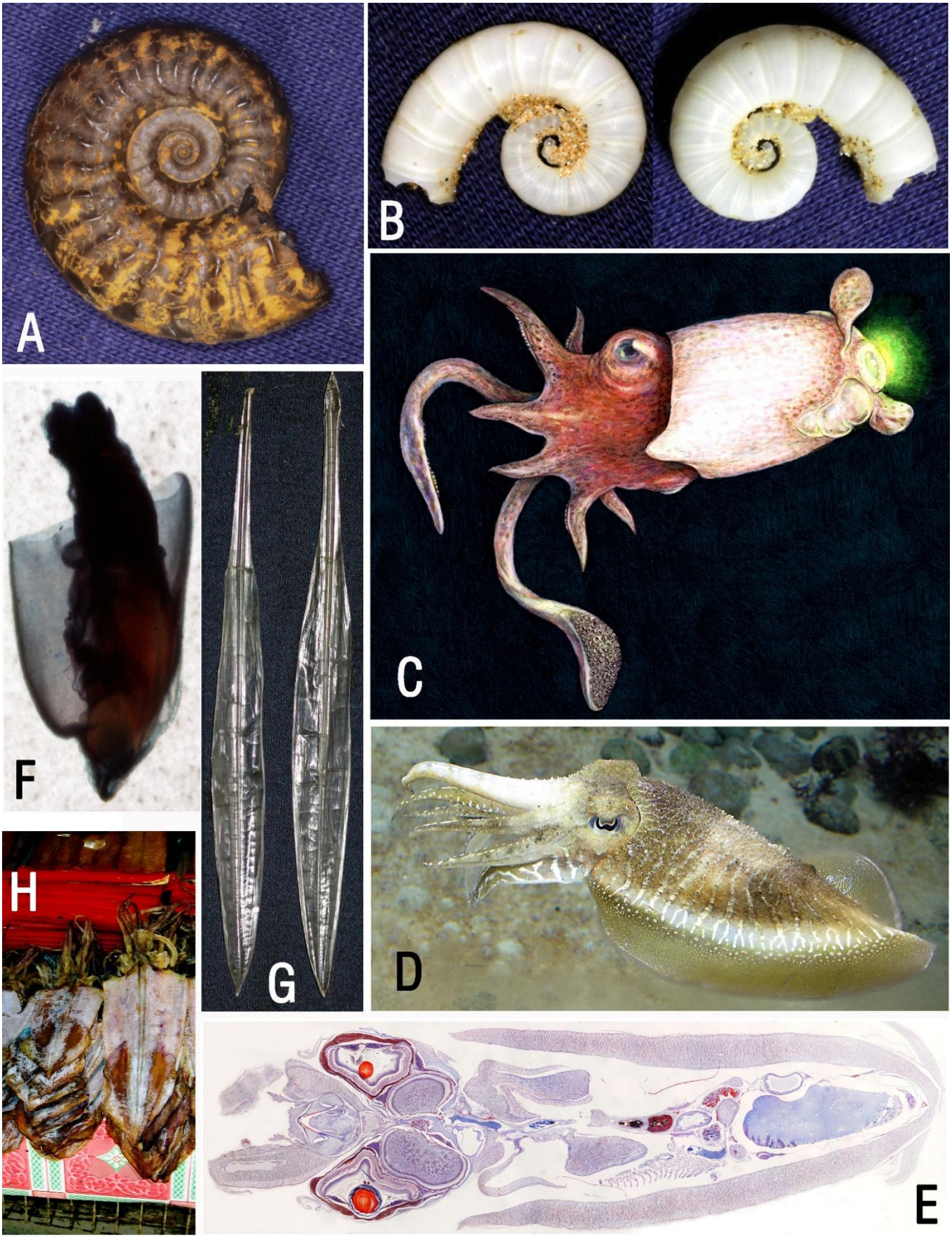
Choć napęd odrzutowy jest stosowany w pojazdach od zaledwie kilkudziesięciu lat, w świecie zwierząt jest bardzo stary i wykorzystywany od jego początków, konkretnie późnego prekambru – około 570 mln lat temu. Charakteryzuje wszystkie głowonogi, lecz także meduzowate jamochłony, niektóre stułbiopławy i małże (przegrzebki, sercówki), niektóre ślimaki tyłoskrzelne, osłonice, larwy ważek, rurkopławy, a nawet pewne ryby, jak dobrze nam znany szczupak. Działanie napędu odrzutowego u łodzika przedstawiliśmy w poprzednim rozdziale, teraz pora przyjrzeć się dokładniej napędowi i ogólnie lokomocji otulinowców. Jak pisaliśmy o tym przy okazji łodzika, z aktywnym przemieszczaniem się w toni wodnej wiąże się konieczność zapewnienia dostatecznej siły napędowej i odpowiedniego wyważenia, czyli uzyskania pływalności zerowej – aby ani nie opadać ku dnu, ani nie wznosić się ku powierzchni. Głowonóg pozbawiony możliwości wyważenia musi być cięższy od otaczającej go wody, toteż będzie z wolna opadał. Taki stan jest niewątpliwie korzystny dla głowonogów dennych, nawet jeżeli wykonują – jak bentoniczne ośmiornice – krótkie skoki nad dnem. U nektonicznych natomiast musi nieuchronnie wiązać się ze znacznym wydatkiem energii już do samego utrzymania się w bezruchu. Takie „ciężkie" głowonogi mogą oczywiście kierować strumień wody z lejka nieco skośnie w dół, co zneutralizuje opadanie. Ponadto większość głowonogów pływających ma dobrze rozwinięte płetwy, stanowiące powierzchnie nośne i sterujące, a także napęd, co łącznie dostatecznie przeciwdziała opadaniu, jednak jedynie wówczas, gdy głowonóg się porusza – taka jest cena utraty aparatu hydrostatycznego.

Nie wszystkie otulinowce są pozbawione możliwości regulacji pływalności. Archaiczna i głębinowa mątwa *Spirula* (Ryc. 50C), zamieszkująca w dzień na głębokościach sięgających 700 m (spotykana nawet na 1 500 m), a w nocy wznosząca się na 300 m, ma wewnątrz, przykryty płaszczem, spiralnie luźno zwinięty fragmokon (Ryc. 50B) z poprzecznymi przegrodami, wypełniony gazem, podobnie jak u łodzika. Płytkowodne mątwy z rodzaju *Sepia* mają także sprawnie działający aparat hydrostatyczny – potężną, szeroką i płaską wewnętrzną muszlę. Składa się ona z równoległych, ciasno ułożonych płytek zbudowanych z węglanu wapnia, rozdzielonych pustymi przestrzeniami, co nadaje jej gąbczastą strukturę. Całość pokrywa od strony grzbietowej nieprzepuszczalna warstwa organiczna, izolująca od

otoczenia. Zależnie od potrzeb, kolejne przestrzenie wypełniane są gazem lub wodą, równoważąc w ten sposób ciężar głowonoga. Przy tym, inaczej niż u łodzika, zamiana wody na gaz i odwrotnie zachodzą szybko i odwracalnie, więc mątwa może stawać się cięższa, gdy kładzie się na dnie, a lżejsza, gdy od dna się odrywa. Mątwy pozbawione wewnętrznej muszli muszą sobie radzić bez aparatu hydrostatycznego.

U wielu kalmarów i pelagicznych ośmiornic zamieszkujących toń wodną, kompensacja ciężaru ciała osiągana jest w inny sposób – przez chemiczne podstawienie lub magazynowanie materiałów o niższej gęstości właściwej niż średnia dla tkanek głowonoga. 12 z badanych rodzin kalmarów cechuje pływalność zerowa, osiągnięta poprzez zamianę jonu sodowego na lżejszy amonowy w płynach części ciała. W ten sposób roztwór jest izotoniczny z wodą morską, lecz lżejszy. Chlorek amonu wypełnia cienkościenne siateczki, rozmieszczone w ramionach, jamie ciała lub płaszczu. Cranchiidae mają podzieloną jamę płaszczową, dla pomieszczenia amoniakalnej celomy. „Amoniakalne" kalmary – należy do nich i gigantyczny *Architeuthis* – występują licznie i są zwykle związane ze strefą batypelagiczną, czyli głębokościami od kilkuset do paru tysięcy metrów. Mają częściowo galaretowaty wygląd i stanowią pokarm waleni zębowców, zwłaszcza kaszalota. Stężenia jonów amonowych zastępujących sodowe w niektórych tkankach są 100 razy wyższe niż w innych u tego samego głowonoga. Inna, szeroko rozmieszczona rodzina kalmarów – Gonatidae – do regulacji pływalności magazynuje tłuszcze. Gonatidae zamieszkują mniejsze głębokości. Rozmieszczenie lekkich tkanek jest u nich nierównomierne i niezwiązane ze środkiem ciężkości, toteż w bezruchu muszą się one ustawiać w pozycjach dalekich od poziomej. Prymitywne ośmiornice batypelagiczne należące do Cirrata, przydenne, lecz unoszące się w toni wodnej na wielkich głębokościach abysalu lub nawet hadalu (aż poniżej 7 000 m), znów wykorzystują dla zmniejszenia ciężaru chemiczne podstawienie, lecz nie jonu sodowego a chlorkowego, w którego miejsce podstawiają siarczanowy.

Jeżeli już zajmujemy się muszlami głowonogów, nie sposób pominąć charakterystycznej, cienkościennej i planispiralnej „muszli", która muszlą nie jest (Ryc. 52B-E). Buduje ją samica żeglarka *Argonauta* i składa w niej jaja. Powietrze zawarte w „muszli" mieszczącej samicę wraz ze złożonymi przez nią jajami zapewnia całości pływalność, toteż zwierzę unosi się na powierzchni morza, jako makroplankton czy wręcz pleuston – reprezentując ekologiczną grupę fauny powierzchni wody, typową choćby dla jezior, lecz w morzu raczej niespotykaną. „Muszla" przypomina kształtem łodzika i niektóre kopalne głowonogi, a jednak muszlą nie jest. Aby jakaś struktura była odpowiednikiem – zasługującym więc na wspólną nazwę – innej struktury (mówimy o tzw. homologii) musi mieć takie same pochodzenie, być tworzona przez te same części ciała organizmu je tworzącego. Wiemy, że wszystkie muszle mięczaków – nawet osiem płytek chitona – są wytworem płaszcza, okrywającego ciało mięczaka. Tymczasem „muszla" żeglarka jest produktem ramion (zwłaszcza dużych płaskich błon na dwóch z nich), a ramiona powstały u głowonogów z głowy, który to fakt niestety dotąd nie dotarł do świadomości wielu zoologów, wciąż myślących, że to przekształcona noga. Tak więc „muszla" żeglarka prawdziwą muszlą być nie może. Samica *Argonauta* przykleja jaja do wnętrza „muszli" w sznurach. Składanie skrajnie drobnych zapłodnionych jaj (u *Argonauta*



Ryc. 50. Głowonogi: A – typowy amonit; B – wewnętrzny fragmokon mątwy *Spirula spirula* (Linnaeus, 1758), Wanganui, Nowa Zelandia, wrzesień 1975; C – *S. spirula*, widoczny fotofor na końcu ciała, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Spirula_spirula_illustration.jpg D – *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758), Tolon, Grecja, 2003; E – przekrój podłużny przez młodą mątwę *Sepia officinalis*; F – metalarwa kalmara *Loligo*, widoczne gigantyczne włókna nerwowe biegnące wzdłuż płaszcza; G – gladius czyli chitynowa wewnętrzna muszla kalmara; H – suszone kalmary, Tajlandia, lipiec 2010

hians 0,6 x 0,4 mm) odbywa się stopniowo, najstarsze wylęgają się najwcześniej, po czterech dniach, konieczne jest więc systematyczne odrywanie tych bliskich wyklucia i powtórnego przytwierdzania pozostałych rozwijających się zarodków. U żeglarka występuje skrajnie posunięty dymorfizm płciowy – mierzącej i 30 cm samicy odpowiada karłowaty samiec, nieprzekraczający półtora centymetra. Podobnie skrajny dymorfizm płciowy charakteryzuje także inną pelagiczną ośmiornicę *Tremoctopus.* Tam samica osiąga 2 metry, a samiec 2,5 centymetra. U *Argonauta* te samce często zamieszkują pelagiczne sprzągle, żyjące w przypowierzchniowych wodach. Również w sprząglach przebywać mogą młodociane samice – najwyżej jeden głowonóg przypada wówczas na całą łańcuchowatą kolonię tych strunowców. Młodociane *Argonauta argo* spotyka się koło Bermudów na głębokościach 50-200 m, a w Morzu Śródziemnym – 0-155 m. Jak i u innych głowonogów, kopulacja polega na przekazaniu do jamy płaszczowej samicy spermatofora, czyli pakietu plemników, mieszczącego się na końcu przekształconego ramienia, zwanego hektokotylem, u żeglarka nieproporcjonalnie wielkiego. Po wsunięciu do jamy płaszczowej samicy, ramię odrywa się i pozostaje w jamie. Słynny zoolog francuski Georges de Cuvier opisał ramię znalezione w roku 1829 w jamie płaszczowej samicy żeglarka jako pasożyta, tworząc dlań nowy rodzaj - *Hektocotylus* – i stąd pochodzi używana do dziś nazwa tak zmodyfikowanego ramienia. Później przez jakiś czas uważano hektokotyl za kompletnego samca. W roku 1853 Heinrich Müller rozpoznał w hektokotylu *Argonauta* narząd kopulacyjny karłowatego samca.

Wróćmy do napędu odrzutowego. Uwolnione od zewnętrznej muszli otulinowce wykształciły potężny mechanizm pompowania wody przez jamę płaszczową skurczami mięśni płaszcza. W odróżnieniu od innych mięczaków, ich płaszcz stał się grubą i solidną ścianą, zbudowaną z włókien mięśniowych o skomplikowanym przebiegu, najwięcej jest włókien okrężnych, a płaszcz ma białkowy (kolagenowy) „szkielet" zapewniający powrót do wyjściowego kształtu przy rozkurczu mięśni. Poza głową z ramionami płaszcz otacza całą resztę ciała (Ryc. 50E-F), od strony brzusznej kontaktując się z otoczeniem szeroką szczeliną i rurowatym lejkiem. Warto wspomnieć, że ten właśnie lejek to wszystko, co u otulinowców pozostało z typowej dla mięczaków nogi. Kurcz mięśni okrężnych rozpoczyna się od tego rejonu, zamykając szczelinę. U dziesięciornic szczelność i wytrzymałość tego zamknięcia zwiększa układ pasujących do siebie listewek i bruzd, wzmocnionych chrzęstnym szkieletem, biegnących w poprzek ciała. Dalszy skurcz okrężnych mięśni powoduje dociskanie płaszcza do trzewi, zmniejszając objętość jamy płaszczowej, toteż silny strumień wody, dodatkowo przyspieszany przewężeniem lejka, jest przez ten lejek wyrzucany na zewnątrz. Rozkurcz mięśni okrężnych, połączony ze skurczem mięśni promienistych i wspomagany prostowaniem kolagenowego „szkieletu" rozciąga płaszcz, powodując zasysanie wody do jamy poprzez szczelinę położoną wzdłuż brzegu jamy płaszczowej, u podstawy głowy i lejka, po czym cykl się powtarza. Zasysaniu wody przez lejek przeciwdziała zastawka natomiast u nieruchomej mątwy przepływ wody niezbędnej dla oddychania zapewniają elastyczne membrany u podstawy lejka, bijące regularnym rytmem. Opisany mechanizm pompowania wody skurczami płaszcza, umożliwiający jednocześnie wymianę gazową na skrzelach, zapewnia napęd potężnej mocy, choć niezwykle kosztowny energetycznie. Dlatego kalmary mogą przyspieszać gwałtowniej i osiągać większe chwilowe prędkości niż ryby, lecz prędkością długotrwałą szybkim rybom ustępują. Warto dodać, że także płetwy, dzięki skomplikowanym

ruchom zwijania i rozwijania wokół długiej osi zwierzęcia, zapewniają wielu kalmarom przemieszczanie w poziomie, mniej energetycznie kosztowne niż napęd odrzutowy.

U dziesięciornic sterowanie pracą mięśni płaszcza, czyli ich unerwienie, jest unikatowe w świecie zwierząt. Podczas oddychania czy wolnego pływania działa „normalny" system unerwienia. Obok niego jednakże istnieje dodatkowo system włókien gigantycznych – wielkich wielojądrowych tworów, powstałych ze zlania licznych „normalnych" neuronów, odkryty przez L. W. Williamsa z Uniwersytetu Harvarda, w roku 1909. Powodem ich wcześniejszego nierozpoznania jako neuronów była właśnie ich grubość, sięgająca 2,5 milimetra – nikt nie spodziewał się znalezienia neuronów mniej więcej tysiąckrotnie grubszych niż normalnie. Włókna gigantyczne (Ryc. 50F) tworzą w płaszczu mątw i kalmarów hierarchiczny system, rozpoczynający się dwoma gigantycznymi włóknami pierwszego rzędu, leżącymi w odrębnym płacie centralnego układu nerwowego. Prawdopodobnie potrzebna jest cała seria impulsów do uruchomienia systemu. System gigantycznych włókien, największych włókien nerwowych znanych w świecie zwierząt, najprawdopodobniej normalnie nie jest aktywny, uruchamia natomiast reakcję ucieczki. Ponieważ prędkość przewodzenia impulsów jest proporcjonalna do pierwiastka kwadratowego średnicy włókna, gigantyczne neurony zapewniają szybszą reakcję w sytuacjach dla głowonoga krytycznych – przykładowo, u średniej wielkości kalmara zmierzono czas reakcji, równy 55 milisekundom, gdy przy braku gigantycznych włókien czas ten byłby co najmniej dwa razy dłuższy. Wydawało się więc zupełnie oczywiste, że system włókien gigantycznych musi być odpowiedzialny za sterowanie płaszczem podczas szybkiego pływania. Niespodzianie, dopiero w latach dziewięćdziesiątych ubiegłego wieku, okazało się, że pracą mięśni płaszcza sterują, zarówno podczas normalnego oddychania jak i reakcji ucieczki, te same, drobne, "normalne" włókna. Rola włókien gigantycznych wydaje się więc ograniczać do zwiększania amplitudy skurczów podczas reakcji ucieczki.

Niektóre ośmiornice mają parę płetw. U większości ośmiornic błona pływna spina częściowo – rzadziej całkowicie – długie ramiona, dzięki niej ośmiornice mogą sprawnie pływać skokami, w sposób przypominający meduzy. Oczywiście nie osiągają w ten sposób większych prędkości, za to mogą niemal w miejscu odwracać kierunek, w którym płyną. U głębinowych ośmiornic i *Vampyroteuthis* błona rozrasta się, łącząc niemal na całej długości ramiona i tworząc z nimi rodzaj parasola, którego stałe powolne ruchy są głównym sposobem przemieszczania się, wspomaganym odrzutem i biciem płetw. U dziesięciornic koordynacja niezwykle złożonego bicia płetw i pulsacyjnego wyrzucania z lejka strumienia wody jest bardzo precyzyjna. Niektóre kalmary rozwijają tak duże prędkości, że mogą doganiać szybkie ryby, a nawet wyskakiwać z wody. Dla szeregu gatunków obliczono lub zmierzono maksymalną prędkość przekraczającą 40 km/godzinę. *Dosidicus gigas,* czyli kalmar Humboldta, łowiony przemysłowo i często u nas dostępny choćby w postaci konserw, ma płaszcz osiągający długość 1,2 m, a całkowitą długość do 4,3 m. Przy wadze 90 kg, wyskakuje ponad powierzchnię, osiągając podczas skoku chwilową prędkość 7 m/s. Kalmary lecąc wyrzucają nadal wodę z lejka, wciąż zapewniając tym odrzut. W jednym skoku przelatują do 70-90 m. Ommastrephidae i szereg innych pelagicznych kalmarów często lądują na pokładach mniejszych jednostek pływających. Największą prędkość i najmniejszy wydatek energetyczny

kalmary osiągają płynąc tyłem – końcem płaszcza niosącym parzyste płetwy z przodu, a z tyłu głową z ramionami i czułkami ułożonymi w ciasny stożek. Głowonóg może oczywiście odwrócić kierunek ruchu, poprzez przestawienie lejka, jednak wówczas opory ruchu znacznie rosną, złożone ramiona nie są bowiem tak opływowe jak koniec płaszcza, a położenie napędu także jest wówczas mniej korzystne.

Duże Oegopsida są w stanie wędrować pomiędzy oceanami. *Ommastrephes bartrami* migruje w poprzek Pacyfiku, pokonując 6 500 km. *Illex illecebrosus* o długości płaszcza 0,25 m może przepłynąć 2 000 km, gdy dla *Dosidicus gigas*, o płaszczu długości 1 m, obliczono zasięg 8 000 km. Prawdopodobnie 20% oceanicznych Oegopsida może pokonać Atlantyk (5 000 km), a 5% przepłynąć Pacyfik (10 000 km). Największe kalmary z rodzaju *Architeuthis*, mające płaszcz długości 3 m lub więcej, w mniej niż miesiąc mogą przepłynąć z Arktyki do Antarktyki, a podróż w 80 dni dookoła świata (może pod lodami bieguna północnego?) nie byłaby dlań niemożliwa. Dziesięciornice, a zwłaszcza kalmary, polując utrzymują większe prędkości na dłuższych odcinkach. Północnoatlantycki kalmar *Illex illecebrosus* poluje na ryby różnej wielkości. Pływa zawsze ławicą, jednak atakuje indywidualnie. Normalnie płynie tyłem do przodu, przyspieszenia są wówczas sześciokrotnie wyższe niż gdy się porusza głową do przodu, więc przy odległym celu kalmar często zmniejsza najpierw dystans, płynąc szybko tyłem do przodu. W odległości od ryby 4-6 m kalmar wykonuje rotację, ustawiając się głową do ściganej ryby. Rotacja to manewr czasochłonny, zajmujący średnio aż dwie sekundy. Dalsza taktyka zależy od wielkości i szybkości atakowanej ryby. Mniejsze i powolniejsze chwytane są bezpośrednio po zbliżeniu się do nich kalmara. Przy szybszych i większych najpierw głowonóg gwałtownie przyspiesza w kierunku ryby – to faza zbliżania. Następnie zwalnia i podąża za rybą, z prędkością niewiele większą niż ona – to faza pościgu. Właśnie tej fazy brak przy atakowaniu mniejszych czy wolniejszych ryb. Podczas pościgu kalmar pozostaje niewidoczny dla ryby, wtedy też zapewne głowonóg – na podstawie wcześniejszych doświadczeń i obserwacji ściganej ryby – „oblicza" elementy ataku. Wówczas też często rezygnuje z dalszego pościgu, zatrzymuje się i rusza w kierunku przeciwnym. Jeżeli pościg jest kontynuowany, to po zbliżeniu na 15-20 cm następuje faza ostatnia – przechwycenia – gwałtowne przyspieszenie, połączone z wyrzutem pary macek i następnie przytwierdzenie się do ofiary wieńcem ramion. Ryba chwytana jest zawsze w połowie długości, głowy i kręgosłupa kalmar nigdy nie zjada. Średnia prędkość ataku osiąga 3 m/s. Podobnie trzy fazy ataku obserwowano u mątwy *Sepia officinalis* – w dodatku głowonóg ten uczył się, toteż atak mógł przebiegać bardzo różnie, sprawniej u starszych i bardziej doświadczonych osobników.

Chociaż wiele głowonogów nauczono w hodowli zjadania martwych zwierząt, zawsze wolały żywy pokarm. Świeżo wyklute młode, a także planktoniczne formy najwięcej zjadają skorupiaków. Dorosłe jedzą większe skorupiaki, ryby, inne mięczaki (małże, ślimaki i głowonogi, w tym ostatnim przypadku nierzadki jest także kanibalizm) i niektóre inne bezkręgowce (jak pierścienice czy żebropławy). Pelagiczny, czyli zamieszkujący wodną toń *Tremoctopus violaceus* w młodości żeruje na ślimakach skrzydłonogich. Pokarm wybierany jest w naturalnych warunkach selektywnie – przykładowo, litoralne ośmiornice zjadają kraby, a nie atakują krewetek, podczas gdy mątwy preferują krewetki i konkurują z przydennymi kalmarami w żerowaniu na krylu. Pelagiczne kalmary zjadają ryby i inne kalmary. Głowonogi

zamieszkujące na głębokości paru tysięcy metrów miewają szczątki skorupiaków w przewodach pokarmowych, lecz o ich pokarmie niewiele wiadomo. Wielkość ofiary gra zasadniczą rolę w jej doborze, toteż częste są zmiany pokarmu w trakcie życia – starsze mogą atakować zdobycz większych rozmiarów – lecz mątwy i ośmiornice o wielkich jajach, a więc wykluwające się jako większe osobniki, niekiedy jedzą to samo przez całe życie.

Z wyjątkiem kilku głębinowych gatunków, jak niemal ślepa *Cirrothauma murrayi* (Ryc. 51F-G), głowonogi są wzrokowcami, mając wielkie oczy o złożonej budowie. Najczęściej w formie płaskiego dysku, miewają jednak i inną formę – u batypelagicznej ośmiornicy *Amphitretus* są teleskopowe, a u *Bathothauma* słupkowate. U jednej z rodzin kalmarów – Histioteuthidae – oczy są różnej średnicy, lewe znacznie większe od prawego. U tych amoniakalnych mieszkańców głębokości do 1 000 m siatkówki są podzielone – małe prawe oko patrzy zarówno w dół, jak i w górę, gdy wielkie lewe jedynie w górę. Podzielenie siatkówek spotyka się i u innych głębinowych kalmarów i ośmiornic. Detekcja światła zachodzi do głębokości około 1000 m, jednak i niżej oczy są przydatne, szereg zwierząt bowiem ma narządy świecące. Bioluminescencja jest najbardziej rozpowszechniona w mezopelagialu, czyli przy dolnych granicach przenikania promieni świetlnych, lecz nierzadko spotyka się ją i u mieszkańców liczących kilka tysięcy metrów głębin. U licznych kalmarów narządy świetlne mają rozmaitą budowę, rozmieszczenie i funkcję, jak np. oślepianie napastników. Są też gatunki wyrzucające chmurę świecących bakterii z woreczka czernidłowego. Wyróżnia się ponad 50 typów narządów świetlnych, od prostych po niezwykle złożone. Średnica narządów świetlnych mieści się w granicach od mniej niż milimetr po centymetr i więcej. Niektóre mają budowę reflektora, z pigmentem, soczewką, zwierciadłem wklęsłym i kolorowymi ekranami.

Oczy głowonogów, porównywane z oczami kręgowców, są ulubionym podręcznikowym przykładem konwergencji, czyli podobnej budowy narządów o odmiennym pochodzeniu i ewolucyjnej przeszłości, natomiast pełniących tę samą funkcję. Z drugiej strony, przy ogólnym podobieństwie, nie mniej uderzają różnice. Oczy kręgowców są wypustkami mózgu, gdy u głowonogów powstają jako wpuklenia zewnętrznego listka zarodkowego. Soczewka kręgowców ma budowę komórkową i jest zdolna do akomodacji dla widzenia bliskich obiektów poprzez zmianę ogniskowej, w wyniku plastycznego odkształcania działaniem mięśni ciała rzęskowego. U głowonogów soczewka jest sztywną, z grubsza kulistą wydzieliną, złożoną z dwóch płasko-wypukłych elementów, przylegających z obu stron do rozdzielającej je warstwy przejrzystego nabłonka, zaś akomodację dla widzenia odległych, nie bliskich przedmiotów, zapewnia przesuwanie, również skurczem mięśni, całej soczewki ku siatkówce, bowiem ogniskowa soczewki jest stała. Zresztą soczewka głowonogów ma skrajnie krótką ogniskową, równą zaledwie 2,5 promienia soczewki, toteż działa jak obiektyw szerokokątny – wraz z wydłużonymi komórkami receptorowymi siatkówki zapewnia ostrość widzenia od nieskończoności do zaledwie kilku centymetrów. Siatkówka złożona jest wyłącznie z pręcików, brak charakteryzujących kręgowce czopków i ślepej plamki, a w oku jest tylko jeden przedział zawierający płyn, pomiędzy soczewką a siatkówką. Silnie kurczliwa tęczówka – zapewniająca dostosowanie oka do różnego natężenia światła – leży na zewnątrz soczewki i przebita jest szparowatą źrenicą, zawsze zachowującą położenie poziome, jak to opisaliśmy

już dla łodzika. Ścianę gałki ocznej wzmacniają chrząstki, lecz pomimo to nie jest ona tak sztywna jak u kręgowców, stąd do poruszania gałką potrzebne są liczne mięśnie – przykładowo u *Sepia* jest ich aż 13. Uważa się, że głowonogi raczej nie widzą barw, lecz nie jest to pewne, natomiast na pewno są w stanie rozpoznawać płaszczyznę polaryzacji światła, co ułatwia np. lokalizację atakowanej ryby, gdy odbijające się od niej światło ulega polaryzacji.

Denne litoralne ośmiornice jest łatwo hodować. W niewoli szybko się oswajają. Dzięki dużej inteligencji uczą się bardzo szybko. Zarazem zachowują swój normalny sposób ataku – przebywają w ukryciu, skąd gwałtownym skokiem dopadają ofiarę, są przy tym wzrokowcami. Dlatego można je łatwo tresować, „nagradzając" właściwy wybór pokarmem (przykładowo wraz z krabem pokazywany jest krzyż), a „karząc" zły wybór elektrowstrząsem. Stąd ośmiornice stały się jednym z ulubionych obiektów badań zoopsychologów i na tym „modelu" stworzono szereg koncepcji ogólnych. Można je uczyć odróżniania przedmiotów różnego zarysu, wielkości, jasności i ułożenia. Stwierdzono, że ośmiornica odróżnia z łatwością przedmioty poziome od pionowych, natomiast ma trudności z rozróżnianiem linii skośnych. Jednak, choć z większą trudnością, ośmiornica rozpoznaje także przedmioty o jednakowych wielkościach maksymalnych w pionie i poziomie, co zdaje się dowodzić istnienia także mechanizmów rozpoznawania wyższego rzędu, wspomaganego pamięcią osobnika. Łatwiej rejestrowane są różnice wielkości w poziomie, także przedmiot poruszający się jest dostrzegany szybciej od nieruchomego. Kształty „otwarte", jak krzyż, są łatwiej zapamiętywane od „zamkniętych", jak prostokąt. Ośmiornica odróżnia też jednolicie szary kwadrat od takiego samego kwadratu pokrytego wzorem barwnym. Rozdzielczość kątowa oka ośmiornicy jest wyższa niż oka ludzkiego. Zarazem jednak widzenie stereoskopowe jest niemożliwe lub bardzo ograniczone, w każdym razie atakujący głowonóg utrzymuje ofiarę w centrum pola widzenia jednego oka.

Parzyste statocysty o złożonej budowie, z orzęsionymi grzebieniami, na które naciska statolit, zapewniają nie tylko rejestrację położenia ciała w stosunku do pionu, lecz także przyspieszeń kątowych, jak wspomnieliśmy ich funkcja odpowiada mniej więcej funkcji ucha środkowego u człowieka. Dotyk ramion dostarcza informacji o fakturze powierzchni przedmiotów, bardzo przydatnych dla ośmiornicy polującej w półmroku. Ośmiornica odróżnia powierzchnię pokrytą bruzdami w 30% od pokrytej w 14%, natomiast powierzchnia pokryta bruzdami poziomymi jest nieodróżnialna od pokrytej pionowymi lub obu rodzajami bruzd razem. I choć prostopadłościan odróżniany jest dotykiem od walca czy kuli, to jest to możliwe głównie na podstawie rejestrowania obecności krawędzi – zaokrąglenie krawędzi prostopadłościanu bardzo utrudnia lub wręcz uniemożliwia odróżnienie go od kuli. Zmysł węchu-smaku (w środowisku wodnym trudno te bodźce rozdzielić) jest u głowonogów dobrze rozwinięty, jego receptory znajdują się w bruździe węchowej, lecz także na skórze tułowia i ramion, tak że bodźce węchowo-smakowe zbierane są również w trakcie badania obiektu ramionami. Ośmiornica wyczuwa substancje rozpuszczone w wodzie morskiej, nawet gdy ich stężenia są 100 razy niższe od minimalnych stężeń, wyczuwalnych jeszcze w wodzie destylowanej przez smak człowieka.

Rozwój centralnego układu nerwowego, jego cerebralizacja u głowonogów nie mają sobie równych wśród bezkręgowców, choć ich zaawansowanie jest różne: najwyższe u mątw i

dennych ośmiornic, niższe u kalmarów Myopsida, a najniższe u kalmarów Oegopsida, mątw Sepiolioidea i pelagicznych ośmiornic Argonautidae. Centralny układ nerwowy głowonogów zachował jednakże typowy dla mięczaków podział na zwoje, których jest 5-6 par, U najpospolitszej ośmiornicy układ nerwowy liczy w sumie 520 mln komórek nerwowych, z tego 170 mln przypada na centralny układ nerwowy, reszta w większości obsługuje ramiona – pozbawione jakiegokolwiek szkieletu czy połączeń stawowych, muszą być bardzo precyzyjnie sterowane współdziałaniem wielkiej liczby neuronów. Znamienne, że od chwili wyklucia do dojrzałości liczba neuronów u ośmiornicy zwiększa się tysiąckrotnie, a waga układu nerwowego aż 5 000 razy, tak wielki wzrost w trakcie rozwoju już postembrionalnego jest ewenementem w świecie zwierząt. Stosunek łącznej masy centralnego układu nerwowego do masy ciała u głowonoga przewyższa wartości obliczone dla jakichkolwiek bezkręgowców, kształtuje się pomiędzy wartościami typowymi dla ptaków a tymi dla ssaków. Niezwykła złożoność centralnego układu nerwowego głowonogów była częstym obiektem badań, lecz pominiemy jego opis, bowiem dla większości Czytelników byłby zbyt nużący.

Osobliwością są będące pod kontrolą centralnego układu nerwowego gruczoły optyczne. Sterują one osiąganiem dojrzałości rozrodczej. Gdy głowonóg osiągnie dostateczne rozmiary (np. u pospolitej ośmiornicy *Octopus vulgaris* wagi powyżej 1 kg) centralny układ nerwowy przestaje blokować rozrost gruczołów optycznych, nawet dziesięciokrotny. Zarazem rośnie gruczoł płciowy. Proces dojrzewania prześledzono dokładniej u kilku zaledwie gatunków, jednym z nich jest europejska mątwa *Sepia officinalis* (Ryc. 50D). Określona temperatura minimalna powoduje zapoczątkowanie dojrzewania płciowego, a następnie długość dnia steruje wydzielaniem z gruczołu optycznego, pobudzającego rozwój narządów płciowych. Minimum 12 godzin ciemności jest niezbędne do osiągnięcia dojrzałości przez dodatkowy gruczoł nidamentalny, wydzielający osłonki zapłodnionych jaj. W warunkach eksperymentalnych błękitne światło, najlepiej przenikające przez wodę, najefektywniej inicjowało dojrzewanie. Krótki dzień pobudza dojrzewanie gonady, gdy długi - składanie jaj. Zimą mątwy migrują na głębsze wody, gdzie dociera mało światła i dojrzewanie płciowe jest stymulowane. Z wiosną przenoszą się płycej i więcej światła wraz z dłuższym dniem pobudza składanie jaj. Młode, które jeszcze nie osiągnęły rozmiarów dostatecznych do stymulacji rozwoju gonady podczas krótkich zimowych dni, nie kopulują ani nie składają jaj, rosną natomiast, a rozwój ich narządów płciowych jest zatrzymany do najbliższej zimy.

Oczywiście wszelkie analogie pomiędzy sposobem kojarzenia czy odbioru wrażeń u jakichkolwiek zwierząt i człowieka spotkać by się musiały z natychmiastowym zarzutem zupełnej nienaukowości, a przecież jedyny świat doznań psychicznych rzeczywiście znany człowiekowi to jego własny. Stąd konieczność skrajnej ostrożności w opisie funkcjonowania – zwłaszcza na wyższych poziomach – układu nerwowego zwierząt. Inna sprawa, że wyniki nowszych badań coraz bardziej zdają się zaprzeczać koncepcjom mechanistycznym, sugerując zupełnie wyraźne podobieństwa do psychiki ludzkiej u zwierząt wyżej pod tym względem zaawansowanych. By choć trochę przybliżyć doskonałość funkcjonowania mózgu głowonoga, poprzestańmy na paru przykładach.

Głowonogi – przynajmniej mątwy i ośmiornice – są po prostu inteligentne. Fred Bavendam uważa, że ośmiornica to najinteligentniejszy bezkręgowiec, jej inteligencja jest porównywalna

z inteligencją kota. Uczy się szybko. Jacques Cousteau obserwował *Octopus vulgaris* (Ryc. 52A, 53) koło Tulonu: gdy na dnie ustawiono słój z homarem w środku, już za trzecią próbą ośmiornica sprawnie otworzyła ten słój – Cousteau ocenił, że uczyła się znacznie szybciej niż pies. Hodowana w akwarium ośmiornica oswaja się łatwo i wkrótce rozpoznaje hodowcę. Gdy go widzi, potrafi domagać się pokarmu – choćby poprzez podpełzanie pod powierzchnię wody i lanie nad powierzchnią strumieniem wody z lejka. Gdy w akademiku mieszkało dwóch studentów, z których jeden hodował ośmiornicę, a drugi złote rybki, wkrótce doszło pomiędzy współlokatorami do konfliktu, bowiem złote rybki znikały, więc ich hodowca oskarżał o to kolegę. Tymczasem okazało się, że to ośmiornica wychodziła z akwarium, przechodziła przez pokój, odławiała złotą rybkę, zjadała ją i wracała do swojego akwarium. Niemal każdy obserwował akwaryjne ryby atakujące obiekt widziany za szybą – tłukąc bez przerwy głową w szybę. Podobnie z płynięciem ryby za palcem, wodzącym po szybie. Niczego takiego nie zaobserwowalibyśmy z ośmiornicą. Zwierzę to jest zdolne – podobnie jak nieliczne ssaki – do wykonania manewru obejścia: ośmiornica szybę górą minie. I bynajmniej nie wymaga to długiej nauki. Gigantyczna – pięciometrowa – północnopacyficzna ośmiornica *Octopus dofleini* bywa odławiana do akwariów morskich. Największych problemów nastręczało przekładanie tego wielkiego głowonoga z pojemnika transportowego do akwarium – zwykle kończyło się poważnym poranieniem ośmiornicy. Tymczasem okazało się to niepotrzebne – zanęcona rybą ośmiornica sama przepełzała z pojemnika do basenu, przechodząc ponad powierzchnią wody.

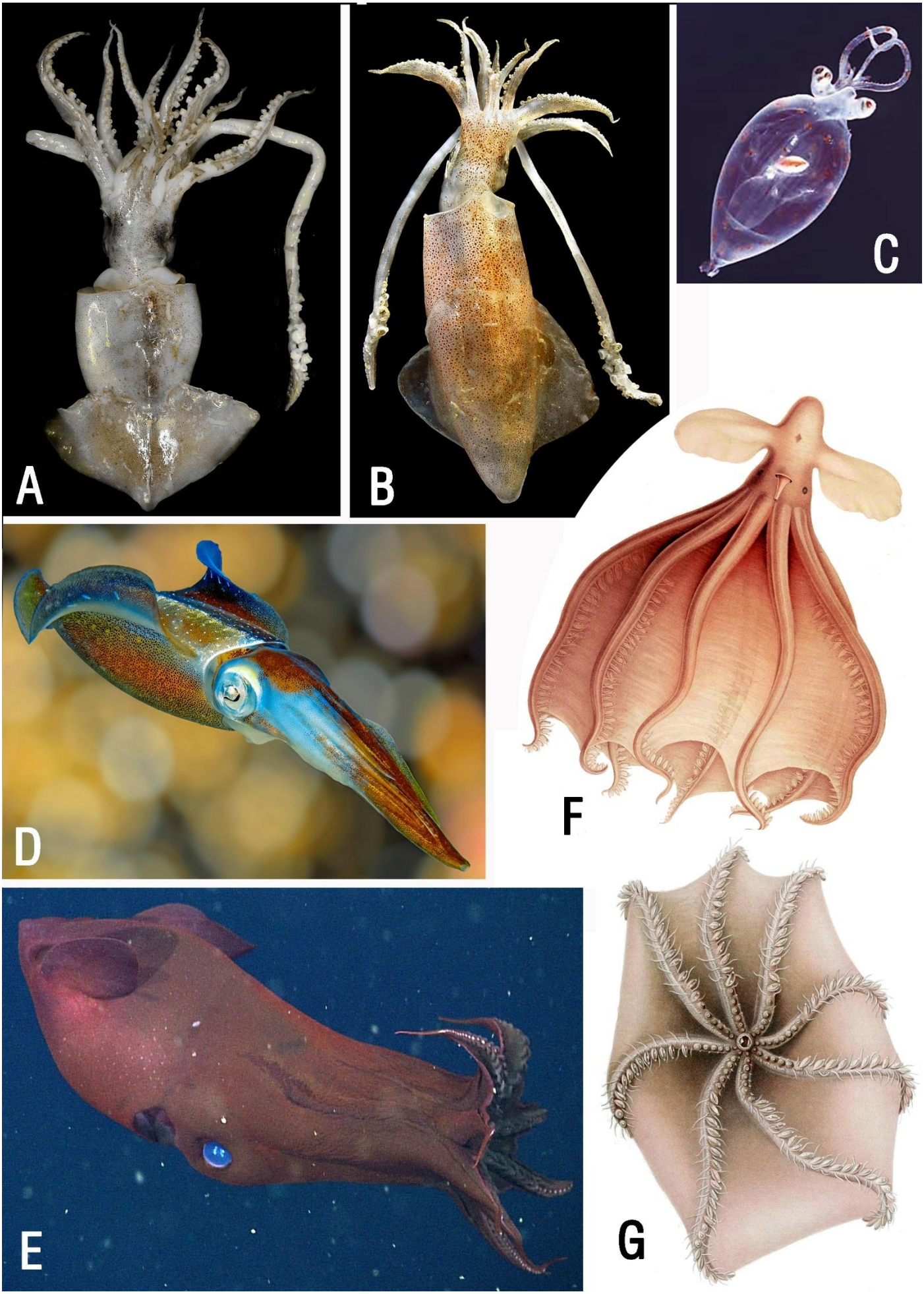
Także nikt, kto próbował złapać przypartą do skał mątwę i obserwował jej złożone manewry, wśród nich nawet pozorowany atak – aby następnie błyskawicznie uciec w bok – nie będzie wątpił w inteligencję tego zwierzęcia. Co więcej, ośmiornice uczą się także obserwując doświadczenia innych osobników. Gdy w stacji badawczej w Neapolu prowadzono klasyczne eksperymenty nad kojarzeniem ośmiornic – nagradzając krabem i karząc elektrowstrząsem – zwykle doświadczający tych bodźców osobnik wymagał 16 powtórzeń, aby trwale skojarzył, kiedy dostaje nagrodę. Tymczasem okazało się, że obserwujące eksperyment z innych akwariów ośmiornice skojarzyły to samo znacznie szybciej – już po czterech obserwacjach, poddane takiemu eksperymentowi, bezbłędnie unikały “kary”. Zapewne powolność uczenia się osobników, na których prowadzono eksperymenty, była następstwem otumanienia elektrowstrząsami, natomiast wydaje się nie budzić wątpliwości, że ośmiornicy wystarcza obserwacja zdarzeń przytrafiających się innym, aby się uczyć. U głowonogów występuje zarówno pamięć krótko- jak i długoterminowa. *Octopus* może precyzyjnie przemieszczać się w terenie dzięki pamięci topografii, zapewniającej orientację. Może również uczyć się nie tylko na podstawie bezpośrednich negatywnych i pozytywnych doznań, lecz także i obserwacji przedmiotów i zdarzeń. Dzięki rozwojowi precyzyjnych technik badania funkcji centralnego układu nerwowego nasza wiedza o funkcjonowaniu mózgu głowonogów rośnie. U mątwy stwierdzono, jak dotąd pierwszy raz u bezkręgowca, występowanie w mózgu potencjałów elektrycznych związanych z obserwowanymi zdarzeniami, lecz nie sterujących reakcją – czyli tzw. „potencjałów pominiętych pobudzeń” – tego rodzaju potencjały wychodzą poza proste mechanizmy reakcji na bodziec, u człowieka ich występowanie wiąże się z procesami logicznego myślenia – rozumowania.

W skórze głowonogów, jak i innych zwierząt, mieszczą się chromatofory, czyli komórki zawierające rozmaite barwniki. Co jednak charakterystyczne dla głowonogów, chromatofory otaczają włókna mięśniowe, toteż w ciągu ułamka sekundy barwnik może stać się widoczny, w wyniku rozkurczu mięśnia lub niewidoczny, w efekcie skurczu. Stąd ogromne bogactwo barw i wzorów barwnych u żywych płytkowodnych głowonogów, w dodatku mogących ulegać błyskawicznym zmianom. Przykładowo, u młodych *Sepia* (a więc bez zachowań godowych) wyróżniono ponad 50 elementów ubarwienia i rzeźby powierzchni skóry. Wzór barwny głowonoga może być maskujący – dopasowujący do podłoża, i to nie gorzej niż w przypadku przysłowiowego pod tym względem kameleona – i ten wzór jest trwały, może nie zmieniać się godzinami czy nawet całymi dniami. Oczywiście wzór taki nie może być specyficzny gatunkowo. Wzory kontrastowe, wyróżniające zwierzę od podłoża, występują krótkotrwale i w odpowiedzi na bodziec, często są też najlepszymi cechami wyróżniającymi gatunek. Może to być pokazywanie jaskrawych deseni, ściemnianie lub rozjaśnianie barwy całego ciała, pulsowanie i wędrowanie barwnych fal, jednokierunkowa fala ciemnienia, ciemne plamy losowo pojawiające się i następnie rozchodzące promieniście z punktów pojawienia, gwałtowne ciemnienie lub blednięcie określonych elementów wzoru. Zmiana barwy zachodzi najsprawniej u płytkowodnych mątw i ośmiornic. Nowo wykluta ośmiornica ma około 75 barwnych komórek, dojrzała 1-2 miliony. Jedynie przyssawki pozbawione są pigmentu i mają barwę białawą. U płytkowodnych głowonogów często spotyka się barwne plamy imitujące oczy znacznie większego osobnika. Już zarodek w kapsule zmienia barwę, a ślepa ośmiornica dopasowuje barwę do otoczenia nie mniej sprawnie niż normalnie widząca. Wszystko to można obserwować u głowonogów płytkowodnych, natomiast głębinowe są zwykle ciemnobrunatne. Wiele z nich ma za to narządy świetlne - największych rozmiarów u dwumetrowego głębinowego kalmara *Taningia danae*. U licznych głowonogów narządów świetlnych jest wiele, świecą światłem różnej barwy, a ich działanie pozostaje, identycznie jak chromatoforów, pod ścisłą kontrolą układu nerwowego.

Osobliwości rozrodu otulinowców

Rozmnażanie głowonogów, wciąż niedostatecznie poznane, zasługuje na uwagę, bowiem ich złożoność i plastyczność nie mają sobie równych w świecie bezkręgowców. Osobnik wykluwający się z jaja nie ma nic wspólnego z larwami typu trochofory czy weliger występującymi u innych mięczaków i przypomina dorosłego głowonoga, stąd często mówi się, że w rozwoju ontogenetycznym głowonogów stadium larwy brak. Nie jest to jednak stwierdzenie ścisłe – u wszystkich głowonogów bezpośrednio po wykluciu występują przynajmniej narządy przejściowe, czyli zanikające później i związane z resorbowaniem żółtka. Można więc mówić o larwie nawet w przypadku długiego rozwoju wewnątrz bogatej w żółtko kapsuły, gdy wylęga się osobnik duży, podobny do dorosłego i od razu rozpoczynający życie w tym samym co rodzice siedlisku. Tam natomiast, gdzie rozwój wewnątrz kapsuły jest krótki, wylęga się larwa planktoniczna, różniąca się od swoich rodziców siedliskiem, trybem życia i żerowania, a także morfologią. Wprawdzie i tutaj larwa przypomina głowonoga, lecz proporcje bywają zupełnie inne, a wiele narządów także jest odmienny niż u dorosłych. Często więc określa się u głowonogów to świeżo wyklute stadium mianem metalarwy.

Gdy na przykład dorosłe kalmary z rodziny Loliginidae są nektoniczne, to ich metalarwy są planktoniczne, nocą żerują przy samym dnie, a w dzień z dala od dna. Larwy *Octopus defilippi* mają trzecią parę ramion silnie wydłużoną, co pomaga im w unoszeniu się, pełzaniu, zdobywaniu pokarmu i obronie; dla odmiany denny tryb życia pędzą one w dzień, a planktoniczny nocą. Metalarwy rynchoteutionowe kalmarów (Ryc. 51C), bardzo drobne i niedające się hodować, mają cztery ramiona i ryj, a odżywiają się najprawdopodobniej filtracyjnie, zawiesiną. Jak wszędzie, obecność planktonicznej larwy zwiększa możliwości ekspansji gatunku, tym bardziej im dłużej trwa przebywanie w planktonie. Trzeba jednakże wspomnieć, że dla bentonicznych ośmiornic koncepcja ogólnie przyjęta dla bentosu, czyli zwierząt dennych: duże jajo = bentoniczny, a małe = planktoniczny rozwój, nie całkiem się sprawdza. O typie rozwoju decyduje tu raczej bezpośrednio wielkość wykluwającego się głowonoga w stosunku do wielkości osobnika dorosłego. U ośmiornic mających planktoniczną larwę stwierdzono długość trwania tej fazy od paru godzin po 4-6 tygodni u *Octopus burryi,* 10-20 tygodni u *O. defilippi,* 2-3 miesiące u *O. dofleini* i 1-3 miesiące u *O. vulgaris*. Ten ostatni właśnie długiemu stadium planktonicznemu zawdzięcza swe rozmieszczenie w litoralu niemal całego Wszechoceanu. Powtarzające się co parę lat „plagi" ośmiornic przy brzegach południowej Anglii są właśnie wynikiem przynoszenia przez prądy morskie wielkich mas larw z położonych na południowy zachód obszarów ich wylęgu. R. Scheltema obliczył, że pasywny transport larw przez prądy morskie w poprzek Atlantyku musi zająć co najmniej 65 dni – jest to mniej niż czas spędzany w planktonie przez larwy wielu gatunków ośmiornic, toteż ich rozmieszczenie po obu stronach tego oceanu nie może dziwić. Zarazem długość rozwoju w kapsule w stosunku do długości fazy pelagicznej ma niebagatelną


A
B
C
D
E
F
G

wartość przystosowawczą, dostosowując się do różnorodnych czynników. Przykładowo, dwa bliskie sobie przybrzeżne gatunki kalmara *Loligo* różnią się długością rozwoju w kapsule i wynikającą stąd wielkością wykluwającej się larwy. Większa larwa występuje u gatunku zamieszkującego węższy pas szelfu, co – dzięki skróceniu stadium bezwolnie unoszonej prądami larwy – zapobiega zniesieniu larw poza szelf.

Wszystkie głowonogi są rozdzielnopłciowe i dymorfizm płciowy wyraźnie zaznacza się niemal u każdego gatunku. Najczęściej proporcje ciała są nieco różne, a przeświecający płaszcz uwidacznia gonadę i inne gruczoły narządów rozrodczych, samice są też nieco większe. U głębinowych ośmiornic *Eledonella* i *Japetella* jedynie u dojrzałych samic występują wokółgębowe narządy świetlne – zapewne służące przywabianiu samca. Hektokotyl (jak pamiętamy zmodyfikowane ramię samca zakończone spermatoforem, czyli pakietem plemników) ma różną budowę: u niektórych głowonogów (*Octopus vulgaris*, *Loligo pealei*, *Architeuthis dux*) na końcu jednego ramienia znajduje się rejon ze zredukowanymi częściowo lub całkowicie przyssawkami; u innych przyssawki po jednej stronie ramienia są zmodyfikowane do transportowania spermatofora; u ośmiornic całe ramię może być przekształcone tak, by móc się fałdować tworząc kanał, którym przesuwane są spermatofory. W spermatoforze kalmara *Loligo* 7-9 milionów plemników ułożone jest ciasno w skręconej „linie", wraz z także skręconym aparatem wytryskowym i gruczołami cementowymi, otacza je system tunik i błon. Wystawiony na działanie wody morskiej spermatofor wchłania ją poprzez osmozę. W końcu osłona pęka, a wydzielina gruczołów cementowych przykleja samą „linę" do ciała samicy. U *Loligo* trwa to zaledwie kilka sekund, lecz mierzący 1,2 m długości spermatofor gigantycznej ośmiornicy *Octopus dofleini* pęcznieje przez godzinę do dwóch.

Zachowania związane z doborem partnerów i kopulacją – przekazaniem spermatofora – należą do najbardziej złożonych wśród znanych u bezkręgowców, ponadto wykazują wielką różnorodność, każdy bowiem gatunek ma swój własny rytuał, a zwłaszcza barwny wzór okazywany przez samca. Za przykład może znów posłużyć europejska mątwa *Sepia officinalis*. Nieaktywna leży na dnie – wówczas biegnące pod kątem, wąskie, lecz ciągnące się wzdłuż całego płaszcza płetwy zakrywają jej cień – albo wkopuje się w dno ruchami ramion i strumieniem wody wyrzucanym z lejka. Jej ubarwienie jest wówczas dokładnie dopasowane do barwy podłoża. Jeżeli jest to dojrzały samiec, to przepłynięcie w pobliżu jakiejkolwiek innej mątwy spowoduje, że oderwie się on od dna, przybierze intensywny wzór barwny i ruszy w kierunku intruza. Wzór barwny mątwy określany jest współdziałaniem głębiej położonej

Ryc. 51. A-D – kalmary: A – *Todaropsis eblanae* (Ball, 1841), przybrzeżnie w Atlantyku i Oceanie Indyjskim, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lesser_Flying_Squid_-_Todaropsis_eblanae.jpg#/media; B – *Loligo vulgaris* Lamarck, 1798, morza europejskie, przybrzeżnie, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Loligo_vulgaris.jpg; C – okaz młodociany (metalarwa) kalmara z rodziny Cranchiidae, Antarktyka, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Squidu.jpg#/media/File:Squidu.jpg; D – kalmar *Sepioteuthis sepioidea* (Blainville, 1823), Karaiby, przybrzeżnie, ttps://commons.wikimedia.org/wiki/File:Squid_colors_2.jpg; E – *Vampyroteuthis infernalis* Chun, 1903, z Hoving H.-J., V. V. Laptikhovsky, B. H. Robison (2015) Vampire squid reproductive strategy is unique among coleoid cephalopods. *Current Biology*, http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2015.02.018; F-G – *Cirrothauma murrayi* Chun, 1911, głębinowy przedstawiciel ośmiornic Cirrata: F – https://commons.wikimedia.org/wiki/File:CirrothaumaMurDraw2.jpg#/media/File:CirrothaumaMurDraw2.jpg; G – https://animalia-bio.us-east-1.linodeobjects.com/animals/photos/full/original/cirrothauma-murrayi2.webp

warstwy irydocytów odbijających światło i płycej rozciągającej się warstwy chromatoforów trzech głównych barw. Irydocyty na grzbietowej stronie płaszcza rozmieszczone są w leżących na przemian szerokich i wąskich pasmach, biegnących poprzecznie do osi ciała głowonoga. Podczas okazywania przez samca godowych barw dominujących chromatofory leżące ponad szerokimi pasmami irydocytów są skurczone, toteż obszary te wyglądają blado – są wręcz białe. Pozostała część grzbietu jest ciemna, leżące tam bowiem ponad irydocytami chromatofory są rozszerzone. W ten sposób powstaje charakterystyczny wzór czarno-białej zebry na grzbietowej stronie płaszcza (Ryc. 50D). Jednocześnie górna strona głowy samca staje się głęboko czerwona, a kontrastowy zestaw pasków widać również na grzbietowej powierzchni czwartej pary ramion. Ramiona wyciągnięte są nieco na boki, a jedno z czwartej, brzusznej pary szczególnie odchylone w bok – po tej stronie także szerzej otwarte jest oko, tą stroną samiec podchodzi do drugiego osobnika.

U samicy ubarwienie godowe jest podobne, lecz znacznie mniej kontrastowe: zebra na płaszczu składa się z pasów ciemnobrązowych i szarobiałych, a głowa nie jest czerwona. Dojrzały samiec demonstruje barwny wzór każdej mątwie. Jeżeli – w odpowiedzi – druga mątwa także okaże wzór typowy dla samca, zostanie zaatakowana. Wprawdzie nie obserwowano u *Sepia officinalis* walk prowadzących do śmierci lub okaleczenia jednego z partnerów, ale do starć dochodzi i słabszy osobnik szybko ratuje się ucieczką. W hodowli natomiast, gdy uciekać nie ma gdzie, może dojść do dłuższego prześladowania czy w końcu nawet zadręczenia słabszego przez silniejszego – jednak nie są to przecież warunki naturalne. Dla odmiany osobnik nieokazujący wzoru barwnego samca dominującego zostanie potraktowany jak samica, nawet jeżeli jest młodym lub zastraszonym samcem. Samiec płynie ze stałą prędkością ponad partnerem i często dotyka go ramionami. Jeżeli wówczas pokaże się następna mątwa, to samiec zwiększy intensywność okazywanych barw. Następnie, jeżeli przybysz jest także samcem – zostanie odgoniony, jeżeli samicą – może dojść do zmiany partnerki. Samica nie reaguje na obecność samca. W trakcie płynięcia ponad partnerem samiec w każdej chwili może przystąpić do kopulacji. Wówczas chwyta sześcioma ramionami głowę partnera i ustawia się z nim w jednej linii, głową do głowy. Jeżeli partnerem jest niedojrzały samiec, to do kopulacji nie dojdzie, bowiem nie ustawi on odpowiednio ramion. Dominujący samiec może go czas jakiś przetrzymać, nawet wciskać w dno, lecz w końcu uwolni. Samica odchyla swoje ramiona do tyłu, samiec obejmuje jej głowę, ich głowy przywierają do siebie. Wtedy samiec zbliża swój lejek do podstawy czwartego ramienia, będącego hektokotylem i wyrzuca spermatofory ze swej jamy płaszczowej do wzdłużnej bruzdy, leżącej u podstawy tego ramienia. Następnie lejek kurczy się, podstawa ramienia zostaje wyciągnięta do przodu – pomiędzy brzusznymi ramionami samicy – i spermatofory przepływają do torebki kopulacyjnej położonej w błonie okołogębowej samicy. Ta pozycja utrzymywana jest przez około dwie minuty. Nasienie jest uwalniane ze spermatoforów i przepływa do zbiornika nasienia, gdzie jest przechowywane i uwalniane w miarę potrzeb dla zapładniania jaj. Podczas kopulacji samiec cały czas utrzymuje partnerkę w centrum pola widzenia jednego oka.

Także wyłącznie w pozycji głowa do głowy kopulują *Sepia bandensis* i *S. latimanis*. Samiec zbliża się do samicy z ramionami ułożonymi razem, o końcach skierowanych do tyłu, formujących rodzaj koszyka. Samica rozkłada i cofa do tyłu ramiona, tak że splatają się z

ramionami samca. Jeżeli natomiast samica ma w ramionach składane właśnie jajo, to unika kopulacji – wówczas sygnalizuje to ułożeniem środkowych ramion w literę „V". U północnoatlantyckiego amerykańskiego przybrzeżnego kalmara *Loligo pealei* obserwowano również kopulację z głową przywartą do głowy, podobnie do opisanej wyżej dla mątw. Inny sposób kopulacji występuje wówczas, gdy samice mają rozdęte gruczoły skorupkowe i zaczerwienione dodatkowe gruczoły skorupkowe, czyli są gotowe do niemal natychmiasttowego składania jaj. Wówczas głowonogi najpierw pływają niespokojnie, szybko, gwałtownie i często zmieniając kierunek i głębokość, po czym samiec płynie równolegle do samicy, pod nią, i wyciąga ramiona w górę, aby przyciągnąć płaszcz samicy. Lewe brzuszne ramię samca szybko sięga do swojej jamy płaszczowej dla pobrania spermatoforów, po czym wsuwa się na 10 sekund do jamy płaszczowej samicy. Na wytryskowym końcu spermatofora znajduje się włókno, które w trakcie przenoszenia spermatofora zostaje wyrwane, zapoczątkowując wytrysk nasienia ze zbiornika położonego we wnętrzu spermatofora. Zbiornik otacza lepiszcze, przytwierdzające spermatofor do ściany jamy płaszczowej. Przez następne dwa dni nasienie wycieka ze spermatofora i jaja są sukcesywnie zapładniane w obrębie jamy płaszczowej.

U *Loligo pealei* zachowanie godowe jest inicjowane krótkotrwałym bodźcem wzrokowym – widokiem już złożonych jaj, choć mogą to być jaja innego gatunku, plastikowe modele, a także cokolwiek, co choć trochę te jaja przypomina – nawet palce ludzkiej dłoni, na której w hodowli następowało niekiedy składanie sznurów jaj. Zauważywszy jaja, kalmar dopływa do nich, bada je ramionami, omywa strumieniem wody, cały czas zwrócony ku nim. Zachowanie takie szybciej i bardziej zdecydowanie przejawiają samce. U *L. pealei* ten bodziec zapoczątkowuje wybór samicy przez samca. Następnie samiec broni swojej samicy przed konkurentami poprzez okazywanie barw, straszenie rozkładaniem ramion, a nawet walkę połączoną z gryzieniem. Pary wykazują tendencję do stałości, a pomiędzy samcami tworzy się hierarchia, która może być odwrócona poprzez usunięcie partnerek dominujących samców lub rozerwana w następstwie wprowadzenia nowej, reprodukcyjnie odpowiedniej samicy. U innego kalmara – jaja składane są pod muszlami wielkich ślimaków *Strombus gigas*, o których pisaliśmy wcześniej, lub kamieniami, natomiast ani złożone już jaja, ani twory sztuczne, przypominające jaja, nie pobudzają *S. sepioidea* do ich badania, ani do kopulacji. Za to złożone jaja *Sepioteuthis* mogą stymulować składanie jaj przez *Sepia bandensis*. *Sepia officinalis* również woli składać jaja w pobliżu innych, wcześniej złożonych. Choć obecność jaj jest zauważana wzrokowo, ich późniejsze badanie mackami i opłukiwanie strumieniem wody zapewne służą ich ostatecznej identyfikacji, a także pobudzeniu głowonoga. Prawdopodobnie poruszanie się jaj w strumieniu wody wyrzucanej przez lejek to ważna cecha identyfikacyjna – bodziec wzrokowy jest najważniejszy, lecz wzmacniają go dodatkowe wrażenia – dotykowe i chemiczne. Inna mątwa – *Euprymna scolopes* – ma zbiorniki nasienia położone przy ujściu jajowodu do jamy płaszczowej i tam też samiec dostarcza spermatofor, wsuwając hektokotyl głęboko do jamy płaszczowej. Odbywa się to w pozycji opisanej dla *Loligo pealei*, nie głową do głowy, a samiec przetrzymuje samicę długo – do 52 minut – i obejmuje ją w tym czasie tak mocno, że samica staje się blada i matowa, nie może bowiem oddychać.

Odpowiedź samicy na okazywanie barw i inne godowe zachowania samców jest mniej widowiskowa. U *Loligo pealei* samica zaledwie nie unika samca. Niekiedy również zbliża się do jaj i je bada, lecz rzadziej i mniej gwałtownie niż samiec. U *Sepioteuthis sepioidea* samica wydaje się początkowo unikać samca. Po krótkiej chwili jednakże pokazuje szeroki pas rozszerzonych brązowych chromatoforów, biegnący w poprzek przedniej części płaszcza i zajmujący około połowy przestrzeni poniżej połowy wysokości płaszcza. U obu gatunków samica niekiedy podnosi środkowe ramię lub parę ramion, w geście typowym dla samca. Barwy nigdy nie są tak kontrastowe i intensywne jak u samca. Również u *Sepia latimans* postawa, ruchy i ubarwienie samicy przypominają te u samca, lecz zaznaczają się bez porównania słabiej. Para jest dość stała, samiec odgania i zwycięża inne samce, natomiast samica zachowuje się stosunkowo pasywnie. U *Loligo opalescens,* a w mniejszym stopniu i *L. pealei,* całe stada kalmarów ulegają jednoczesnej, wzajemnej stymulacji do masowej kopulacji i składania zapłodnionych jaj. Tworzone są wówczas masywne nagromadzenia jaj, których średnica może sięgać 12 metrów i więcej.

U ośmiornicy *Octopus vulgaris* samiec jest zwykle znacznie mniejszy niż samica – ta ostatnia nie zaczyna dojrzewać wcześniej niż po przekroczeniu wagi 1 kg, gdy dojrzałe samce niejednokrotnie ważą zaledwie 300 g, toteż samiec byłby natychmiast przez samicę zjedzony, gdyby nie został rozpoznany jako osobnik płci przeciwnej. Samiec okazuje więc wewnętrzną stronę ramion, z których drugie i trzecie ma u dojrzałych samców nieproporcjonalnie wielkie pierwsze siedem lub osiem przyssawek, licząc od otworu gębowego. Dla lepszego efektu pozostałe przyssawki są wówczas skurczone. Następnie samiec usytuowuje się w centrum pola widzenia jednego z oczu samicy i pokazuje kontrastowy barwny wzór na powierzchni ciała zwróconej ku samicy. Jednocześnie skóra na jego głowie kurczy się, formując dwa guzy nad oczami. Głowonogi pozostają w odległości 40-50 cm od siebie, samiec umieszcza koniec trzeciego prawego ramienia w jamie płaszczowej samicy na czas około 10 minut, na krótko wyciąga je, po czym znów umieszcza na kolejne 10 minut. W trakcie kopulacji spermatofory wędrują wzdłuż bruzdy pomiędzy przyssawkami tego ramienia, aż docierają do jamy płaszczowej samicy. Dla odmiany u *Octopus briareus* podczas kopulacji samiec siedzi na samicy, choć obserwowano też przypadek pozostawania samca w kryjówce i wysunięcia na zewnątrz jedynie hektokotyla, końcem wnikającego w jamę płaszczową samicy. Kopulacja tego nocnego gatunku zachodzi najczęściej w dzień i poza kryjówkami, zapewne dlatego, że zwiększa to szanse ucieczki samca po jej zakończeniu. Trwa 30-80 minut, lecz czasem nawet i trzy godziny, nie zauważono jakiegokolwiek sygnału do jej rozpoczęcia. Samiec *Octopus cyanea* natomiast demonstruje intensywny, kontrastowy wzór barwny, choć raczej dla odstraszenia innych samców niż przywabienia samicy. Gdy brak podobnej reakcji z drugiej strony, dochodzi do próby kopulacji – jeżeli wówczas okaże się, że to dwa samce, większy często zjada mniejszego. U gatunków żyjących głębiej, gdzie światło dociera słabo lub go zupełnie brak, do kopulacji pobudzają najprawdopodobniej fotofory. U *Leachia pacifica* jedynie samice mają wielkie narządy świetlne na trzeciej parze ramion, gdy – dojrzałe – zstępują dla rozrodu z przypowierzchniowych warstw do głębokości ponad 1 000 m. U ośmiornic *Eledonella pygmaea* i *Japetella diaphana* wokółgębowe fotofory dojrzałych samic

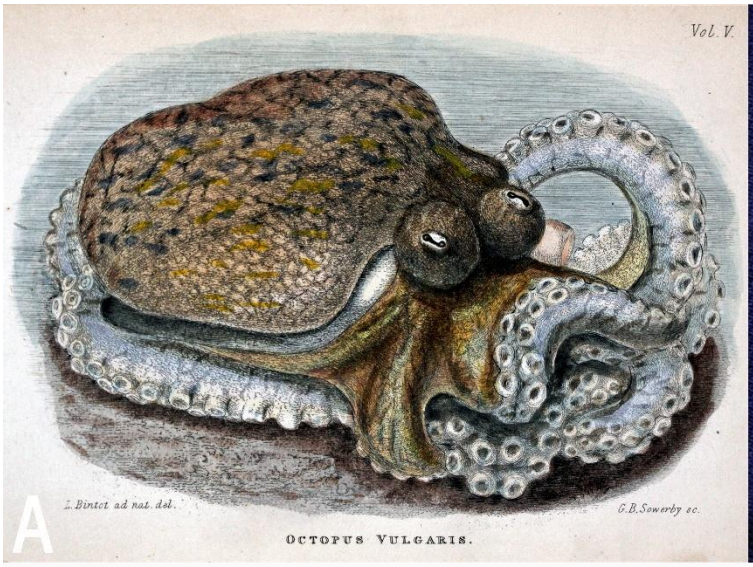
świecą zielono – barwą niewidzialną dla większości zwierząt tej strefy – zapewne więc przywabiają samce, nie wystawiając jednocześnie świecących samic na widok drapieżnikom.

Jaja głowonogów są ogólnie duże i bogate w żółtko, choć ich wielkość jest bardzo zróżnicowana, w zależności od gatunku. Oczywiście im większe jaja, tym mniej ich składa jedna samica, a wylęg młodych następuje później, w bardziej zaawansowanym stadium. Jedne z najmniejszych składa *Argonauta hians* (0,6 x 0,4 mm) i *Thysanoteuthis rhombus*, średniej wielkości *Octopus ornatus* czy *Sepioteuthis sepioidea*, a jedne z największych *Octopus maya* i *O. briareus* (do 14 x 5 mm). Młode *Argonauta hians* wykluwają się po czterech dniach, podczas gdy u *Octopus maya* po 45, a u *O. briareus* po 50-80. Liczba jaj składanych przez jedną samicę waha się od 12 (*Sepia elegans*) po 36 000 (*Octopus burryi* – stanowią one 45% wagi samicy bezpośrednio przed ich składaniem), a nawet 400 000 (*Octopus vulgaris, Loligo vulgaris*). Samice większości głowonogów mają struktury umożliwiające przechowywanie przez nie nasienia, toteż składanie zapłodnionych jaj może mieć miejsce nawet dłuższy czas po kopulacji. Odnotowano takie złożenie przez samicę kalmara *Loligo*, trzymaną w izolacji przez 28 dni. U europejskiej ośmiornicy *Eledone* kopulacja zachodzi do kilku miesięcy przed składaniem jaj. *Octopus briareus* kopuluje niejednokrotnie z kilku samcami – być może ma miejsce konkurencja plemników – a składanie jaj może zachodzić i w 100 dni po kopulacji. Składanie jaj u *O. bimaculoides* następowało w 2-4 miesiące po kopulacji.

Ogólnie, im mniejsze jaja, tym ich więcej w pojedynczej kapsule. Kapsuły mogą osiągać wielkość dziesiątków centymetrów u pelagicznych kalmarów Oegopsida. U przybrzeżnych kalmarów Myopsida (*Sepioteuthis, Doryteuthis, Lolliguncula*) jaja mieszczą się w płacie galarety, tworzącej wewnętrzny walec otoczony innymi luźnymi warstwami galarety, a całość zapakowana jest w raczej cienką, nieco przejrzystą warstwę otaczającą, twardniejącą w kontakcie z morską wodą. U *Sepioteuthis sepioidea* i *S. lessoniana* jedynie 3-4 jaja mieszczą się w pojedynczej galaretowatej osłonce, lecz u *Loligo pealei* każda sznurowata kapsuła zawiera około 170 zarodków, a u *L. vulgaris* średnio 148. Mątwa *Sepia* składa wielkie jaja, o średnicy do 1 cm, pojedynczo, otoczka galaretowata jest na jednym końcu zaostrzona, a na drugim rozdzielona – dwa płaty obejmują wydłużone obiekty, jak koralowce, rośliny czy podstawy innych jaj. Galaretowatych osłonek jaj brak u ośmiornic.

Większość ośmiornic przyczepia jaja do podłoża pojedynczo lub w wielokątnych grupach. Te przyklejane pojedynczo są na ogół większe, lecz i *Octopus macropus,* o jajach średniej wielkości, przykleja je jedno po drugim. U *O. luteus* i *O. vulgaris* samica przysysa się do podłoża i tworzy stożkowatą przestrzeń koło otworu gębowego, do której – przez lejek – składa jaja i galaretowatą masę produkowaną przez dodatkowe gruczoły jajowodu. W kontakcie z wodą morską masa zmienia się w z wolna tężejące lepiszcze. W tym czasie samica układa, manipulując przyssawkami, wielokątną wstęgę jaj, które przyklejają się do podłoża.

Ryc. 52. A – osmiornica *Octopus vulgaris* (Cuvier, 1797), litografia G. B. Sowerby'ego, z Jeffreysa *British Conchology*, vol. V, London 1869; B-E – *Argonauta hians* Lightfoot, 1786, Filipiny; F – Muszle *Tridacna gigas* (Linnaeus, 1758), wystawione na sprzedaż w Navplion, Grecja.


Vol. V.
L. Bintot ad nat. del.
G.B. Sowerby sc.
OCTOPUS VULGARIS.
A


B


C


D


E


OLYMPIA 776BC
GREECE
F

Inne ośmiornice tworzą kilkucentymetrowej długości struny jaj, nieprzyklejanych do podłoża, a dociskanych ramionami do płaszcza i głowy, jak u *Hapalochlaena maculosa.* Samica unoszącej się w toni wodnej *Tremoctopus* przykleja jaja do organicznej błony, wydzielanej przez ramiona i zwisającej między nimi. Parasol utworzony przez ramiona spięte tą błoną jest pigmentowany intensywnie w ciemne plamy, a u niepokojonego głowonoga może być częściowo lub w całości odrzucany, co jest przykładem nieczęstej u mięczaków autotomii. Jeżeli już mowa o mechanizmach obrony przed napastnikiem u *Tremoctopus,* to młodociane osobniki tych ośmiornic "zbroją się" w parzące czułki rurkopława bąbelnicy (*Physalia*), które w późniejszym wieku odrzucają. *Vitreledonella* przetrzymuje rozwijające się zarodki w jamie płaszczowej, a u *Ocythoe* rozwój do wylęgu larwy zachodzi wewnątrz jajowodu.

Litoralne ośmiornice stanowią godny uwagi przykład opieki nad rozwijającymi się zarodkami. Samica *Octopus maorum,* po złożeniu w akwarium 7 000 jaj, pozostawała bez przerwy blisko nich, powolnymi ruchami dwóch lub trzech ramion zapewniając stały przepływ wody, oczyszczający jaja z osadu i ciał obcych oraz poprawiający natlenienie wody wokół nich. Usuwane były także jaja niezapłodnione i martwe. Wyciągnięte ramiona pomagały jej też lokalizować ewentualnych zbliżających się zjadaczy jaj. Gdy ślimak *Scutus breviculus* nadpełzł i zjadł parę jaj, został szybko wykryty i delikatnie odsunięty na bok jednym z ramion głowonoga. Krótko przed wylęgiem ośmiornica zmienia sposób zachowania – zaczyna omywać rozwijające się zarodki silniejszym strumieniem wody wyrzucanym z lejka. Młode *O. maorum* wylęgają się po około 80 dniach. Pomimo podawania pokarmu strzegącej zarodków ośmiornicy nigdy nie obserwowano jej jedzącej, choć niektóre z podawanych krabów w końcu zostawały zjedzone – prawdopodobnie nocą. Wkrótce po wylęgu młodych ośmiornica zakończyła życie).

Taki schemat zachowania, z drobnymi modyfikacjami, wydaje się wspólny wszystkim dennym, przybrzeżnym ośmiornicom. *Octopus briareus* składa jaja w jamie, wcześniej znalezionej lub wykopanej. Oddzielić samicę od zarodków można jedynie siłą, w trakcie tej opieki zwierzę nie poluje, ale kraby – zagarniane ramionami, gdy nieopatrznie blisko podejdą do gniazda – jednak zjada. Embrion w otoczce obraca się dwa razy, czasem wyrzuca nieco zawartości woreczka czernidłowego, Pobudzane przez matkę młode stają się ruchliwsze i wydzielają enzym lityczny, otoczka pęka i ciśnienie płynu wyrzuca z kapsuły, przynajmniej częściowo, wylęgającego się głowonoga. Gdy w warunkach eksperymentalnych po złożeniu jaj matkę zastąpiono inną – także dojrzałą – samicą, podjęła ona opiekę nad jajami i kolejno zmieniane samice robiły tak samo. Samiec natomiast początkowo zachowywał się podobnie, lecz trwało to krótko, po czym przystąpił do zjadania zarodków. Dla odmiany samica *Hapalochlaena fasciata* trzyma w ramionach 100-200 dużych jaj, aż do wyklucia młodych po około 60 dniach. Podobnie postępuje *H. maculosa* i *Octopus defilippi.* U głowonogów batypelagicznych, czyli głębinowych mieszkańców toni wodnej, niektóre gatunki przetrzymują rozwijające się zarodki w przedziale utworzonym przez parasol ramion połączonych błoną. *Japetella diaphana* przetrzymuje zarodki i migruje z nimi w górę, gdzie przebywają osobniki młodociane. Także w obrębie parasola rozwijają się zarodki *Eledonella pygmaea.* Śmierć po wytworzeniu jaj wydaje się cechą wspólną wszystkich otulinowców. I nie wynika ona, jak by to mogło się wydawać, z wycieńczenia opieką nad potomstwem, w

której trakcie samica nie żeruje – po wylęgu młodych samica nadal nie zaczyna polować, poza tym kończą życie również i samce, nieopiekujące się przecież młodymi. Podobnie śmierć po rozmnażaniu następuje u kalmarów czy mątw, nieopiekujących się złożonymi jajami. Osiągnięciu dojrzałości towarzyszą rozległe zmiany degeneracyjne, po złożeniu gamet obejmujące niemal wszystkie narządy. Także ten proces pozostaje pod kontrolą układu nerwowego. Usunięcie gruczołów optycznych, nawet już po złożeniu jaj, zapobiega zarówno pojawieniu się opieki nad potomstwem, jak i degeneracyjnym zmianom, głowonóg zaczyna nawet znów rosnąć. Tempo wzrostu i długość życia u głowonogów zależą silnie od temperatury – przykładowo, kalifornijska ośmiornica *Octopus bimaculoides* przeżywa 15-17 miesięcy w temperaturze 18°C, a zaledwie 12-14 miesięcy w temperaturze 23°C, przecież nie tak wiele wyższej.

Co jednak najbardziej uderzające, to krótkość życia głowonogów. Rosną one szybko, gdyż nie mają szkieletu (koszty energetyczne budowy mięśni i chrzęstnych tworów są niskie – nie sięgają 1% kosztów budowy kości), a przykładowo młode ośmiornice zjadają dziennie pokarm o masie 10-17% masy własnego ciała. Zdecydowana większość głowonogów osiąga dojrzałość, rozmnaża się i ginie w ciągu mniej więcej roku. U ośmiornic długość życia zależy też od wielkości składanych jaj i wynikającego stąd występowania lub nieplanktonicznej larwy. Gatunki o wielkich jajach, których młode wykluwają się już jako w pełni denne głowonogi, w większości przypadków żyją 6-12 miesięcy. Najdłużej spośród ośmiornic o dużych jajach – 12-24 miesiące, zależnie od temperatury – żyje *Eledone moschata* w Morzu Śródziemnym. Gatunki o planktonicznej larwie – czas trwania tej fazy mieści się w zakresie 1–3 miesięcy – żyją dłużej: przeciętnie 12-18 miesięcy. Ocenia się, że gigantyczna północnopacyficzna ośmiornica *Octopus dofleini* może żyć 3-5 lat, a również zimnowodna północnopacyficzna *O. rubescens* – 2-3 lata. Europejska mątwa *Sepia officinalis* żyje od roku do dwóch. Spośród kalmarów, przykładowo, *Loligo gahi* dożywa roku, gdy *Alloteuthis africana* zaledwie pół. I choć wydać się to może szokujące, najprawdopodobniej gigantyczne kalmary również nie osiągają wieku przekraczającego parę lat. Z drugiej strony, formy głębinowe – żyjąc w niskich temperaturach, wysokim ciśnieniu i ograniczonym dostępie do pokarmu – mogą mieć niski poziom metabolizmu, rosnąć wolno i żyć długo. Podobnie mieszkańcy wód polarnych. Skądinąd znamy abysalne małże, które osobniki mierzące zaledwie kilka milimetrów liczą sto lat i więcej. Są to jednakże wyłącznie spekulacje, jako że o głębinowych głowonogach wiemy bardzo niewiele. Niejedno więc nas jeszcze zaskoczy, Niedawno stwierdzono, że polarna głębinowa ośmiornica *Graneledone boreopacifica* składa jaja przez 53 miesiące, co skądinąd jest rekordem w całym świecie zwierząt. W dodatku szacuje się, że życie takiego osobnika powinno trwać 4-5 razy dłużej.

Różnorodność otulinowców

Głowonogi otulinowce dzielą się na dziesięciornice i ośmiornice, odrębny jest osobliwy *Vampyroteuthis*. Wśród dziesięciornic „typowe" mątwy nie pływają najsprawniej i związane są z dnem. W spoczynku leżą na dnie lub sprawnie zakopują się w osadzie, ruchami ramion i strumieniem wody wyrzucanej przez lejek, tak że ponad powierzchnię wystają jedynie oczy. Atakując ofiarę potrafią szybko podpłynąć i chwytają ją parą długich czułków, podobnie jak kalmary. Europejska *Sepia officinalis* (Ryc. 50D) osiągająca długość 30 cm, a także znacznie mniejsza *S. elegans*, są obiektami rybołówstwa, od wschodniej części Morza Śródziemnego po Morze Północne. W samej Francji, głównie nad piaszczystym dnem okolic Olonne i Cherbourga, łowi się rocznie 9 500 ton mątw i kalmarów – te ostatnie głównie na eksport do Japonii. Mątwy stosunkowo łatwo hodować w akwarium, stąd – jak na głowonogi – wiele wiadomo o ich życiu. Znamy ponad 100 gatunków mątw. Za najpierwotniejszą współczesną mątwę uważa się mezopelagiczną *Spirula spirula* (Ryc. 50C). To osobliwe zwierzę, o charakterystycznych płetwach i narządzie świetlnym, ma opisany wcześniej wewnętrzny, spiralnie zwinięty fragmokon (Ryc. 50B)). Po śmierci zwierzęcia wypełniona gazem muszla wypływa i bywa wyrzucana na brzeg, stąd o ile samo zwierzę widziało niewielu, to jego muszle są dość szeroko znane. Młode występują najliczniej koło stoków kontynentalnych i wysp, na głębokościach większych niż 1 000 m, choć trafiają się i na 600 m; być może jaja składane są na dnie, a nieco wyrośnięte młode zaczynają migrować wyżej. Koło Wysp Kanaryjskich wykluwanie się młodych odbywa się głównie w czerwcu i lipcu.

Mątwa *Euprymna scolopes* również za dnia zakopuje się w dnie, a gęsty, intensywnie wydzielany śluz na jej stronie grzbietowej powoduje przyklejanie się cząstek podłoża, całkowicie ją maskując. Nocą mątwa spłukuje ten osad i nie osiada na dnie aż do świtu, żerując głównie na wieloszczetach. W dzień natomiast sklejone śluzem cząsteczki stanowią dobry kamuflaż i mątwa, jeżeli podnosi się z dna dla schwytania choćby krewetki, manewruje wolniej i w sposób bardziej skomplikowany, tak by tej warstwy nie spłukać. Najprawdopodobniej pierwotną funkcją śluzu było sklejanie podnoszonej z dna zawiesiny, tak by nie zanieczyszczała jamy płaszczowej przy oddychaniu w trakcie leżenia na dnie, a wykorzystanie osadu jako osłony pojawiło się później. Zupełnie niezwykła jest *Metasepia pfefferi* – niewielka mątwa o płaszczu długości 8 cm, a cała nieprzekraczająca 16 cm, zamieszkująca dno piaszczyste lub gliniaste do głębokości 50 m w tropikalnych wodach Australii (morze Arafura, Queensland, Australia Zachodnia). W naturalnym siedlisku wyglądem przypomina wszystko z wyjątkiem mątwy – dzięki plamistemu ubarwieniu, licznym wielkim brodawkom i guzom oraz osobliwemu ustawieniu ciała. Unikatowy jest u niej sposób lokomocji – pływa bardzo niechętnie. Na tylnym końcu płaszcza od strony brzusznej po bokach leży para masywnych wyrostków, na których wspiera się odpoczywające zwierzę, natomiast poruszając się *M. pfefferi* wykorzystuje do kroczenia te wyrostki oraz brzuszną mocniej rozwiniętą parę ramion. Kroczenie odbywa się na sposób czworonoga – do przodu wędrują prawa macka i lewy

wyrostek, następnie lewa macka i prawy wyrostek. Zwierzę może się w ten sposób poruszać także w tył lub w bok, zawsze powoli, ostrożnie i nieco niezdarnie – zapewne wystarcza to jednak do dotarcia do wielu dennych zwierząt stanowiących jej pokarm, tym bardziej że chwytanie zdobyczy odbywa się przecież wieńcem ruchliwych ramion i parą długich macek. Płaty służące u M. *pfefferi* lokomocji, słabiej rozwinięte u szeregu gatunków mątw, służą wraz z rozszerzonymi brzusznymi ramionami do przytwierdzania się, przysysając, do pionowych powierzchni skalnych, zwłaszcza w rejonach wystawionych na silne falowanie. *Sepia papuensis* także odpoczywa w pozycji trójnoga – wsparta o dno tyłem płaszcza i parą macek – a nocą bywa unoszona bezwładnie tuż nad dnem. Zdarza się też, że kotwiczy równolegle do dna, wykorzystując parę ramion.

Kalmary (Ryc. 51A-D) to najsprawniejsi nektoniczni pływacy wśród wszystkich bezkręgowców. Należy tu około 450 gatunków. Trudno je obserwować, wiemy więc o nich niewiele. Płytkowodne formy są obiektem przemysłowego rybołówstwa na dużą skalę, lecz – poza danymi o poziomym i pionowym rozmieszczeniu poszczególnych gatunków – niewiele zwiększa to zasób wiedzy o nich. A, jak dotąd, nie udało się hodować jakiegokolwiek przedstawiciela oceanicznych kalmarów, nie mówiąc już o głębinowych. Szereg gatunków osiąga spore, a nawet wielkie rozmiary. Długa koewolucja ryb i kalmarów zaostrzyła pomiędzy nimi konkurencję, wytworzyła też równolegle podobne rozwiązania tych samych problemów. Głowonogi nie mając twardych szkieletowych struktur rosną szybciej, a łowienie ofiary poza ciałem – wieńcem macek – umożliwia żerowanie na większych zwierzętach. Ryby natomiast mogą pływać na dłuższych odcinkach z większą prędkością i tworzą ławice o bardziej złożonej strukturze socjalnej. W sumie jednak żadna z tych grup nie ma zdecydowanej przewagi. Same kalmary są też pokarmem nurkujących ptaków i szeregu waleni. Finwale i sejwale oraz humbak zjadają kalmary, a także widłonogi i eufauzje, jedzone również przez kalmary. Mniejsze zębowce towarzyszą skupieniom kalmarów. Szacuje się, że wielkie kaszaloty zjadają rocznie 110 milionów ton kalmarów, i to tych większych. Ponieważ już średniej wielkości kalmary łowione są przez człowieka bardzo rzadko, stanowi to dobrą ilustrację, jak ograniczona jest nasza wiedza o tych mięczakach.

Większość kalmarów, lecz nie wszystkie, ma jak mątwy parę czułków (macek). Ramion u *Chiroteuthis* jest zaledwie sześć, natomiast parzyste czułki mają długość przekraczającą dziesięciokrotnie długość reszty ciała tego kalmara. Same przyssawki najczęściej leżą u kalmarów na stylikach, niejednokrotnie ich brzegi opatrzone są chitynowymi ząbkami, ułatwiającymi przytwierdzanie przyssawki do śliskiej, pokrytej śluzem powierzchni ciała ryby, a na czułkach obok przyssawek mogą występować haki. Niekiedy też, jak u *Galiteuthis armata*, na czułkach znajdują się pazury. Nektoniczne kalmary często płyną całymi formacjami – jak Ommastrephidae – tuż przy powierzchni. Mogą błyskawicznie atakować większą zdobycz, po czym powracać do szyku. *Illex*, płynąc tyłem do przodu, powoduje powstawanie turbulencji w śladzie torowym, dzięki czemu niejako zasysa drobne organizmy, które następnie zjada. Część pelagicznych kalmarów wchodzi w skład makroplanktonu, niemal biernie unosząc się w toni wodnej. Batypelagiczne – głębinowe – galaretowate kalmary nie były dotąd obserwowane w trakcie jedzenia. Ich zróżnicowana morfologia sugeruje

różnorodne metody zdobywania pożywienia, wszystkie natomiast są stosunkowo mało ruchliwe i pływają niekoniecznie w pozycji poziomej.

Największe liczebności kalmarów – podobnie jak i większości organizmów morskich – obserwuje się w wodach chłodniejszych, lecz największe bogactwo gatunkowe cechuje tropiki. Kalmary zamieszkują szeroki zakres morskich i oceanicznych siedlisk. Zarazem często larwy i osobniki młodociane występują na innych głębokościach niż osobniki starsze tych samych gatunków. Formy przybrzeżne, żyjące w pelagialu (toni wodnej) ponad szelfem kontynentalnym, są stosunkowo najlepiej zbadane, lecz nie ma ich zbyt wiele. Euryhaliczna (czyli znosząca także obniżone zasolenie wody) *Lolliguncula brevis* w estuariach osiąga większe rozmiary, co sugeruje migrację dorastających osobników ku brzegowi i w głąb wód wysłodzonych. Ommastrephidae – jak *Illex, Nototodarus* czy *Todarodes* –występują na lub w pobliżu szelfu i stoku kontynentalnego. Oceaniczne kalmary – czyli zamieszkujące poza szelfem i stokiem kontynentalnym – dzielimy na epi-, mezo- i batypelagiczne, w zależności od głębokości występowania osobników starszych. Epipelagiczne pozostają w przy-powierzchniowej warstwie 200 m, przykładem północnoatlantycki *Onychoteuthis banksi*, którego najmłodsze larwy pozostają przy powierzchni, a starsze migrują nocami coraz głębiej, aż w mezopelagial. *Thysanoteuthis rhombus* to przykład kalmara składającego jaja na powierzchni morza – także przy samej powierzchni pozostają jego młode w Atlantyku, gdy koło Japonii schodzą na głębokość 20-50 m.

Bogactwo kalmarów cechuje mezopelagial – spośród 23 rodzin Oegopsida co najmniej 14 tu jest reprezentowane. Większość głowonogów tej strefy – choć nie wszystkie – dokonuje dobowych migracji pionowych, najczęściej nocą podchodząc ku żyźniejszym – lecz w dzień mniej bezpiecznym – wyższym warstwom wody, choć niektóre gatunki mają odwrotny kierunek dobowych migracji. Młodociane *Gonatopsis boreali* migrują w pionie 200-300 m dziennie. *Histioteuthis dofleini* i *Pyroteuthis addolux* migrują w pionie już mając płaszcz o długości zaledwie jednego centymetra. Młode osobniki kalmarów batypelagicznych (głębinowych) należą do najczęstszych głowonogów płytkiego epipelagialu, czyli wód ponad szelfem kontynentalnym. Wprawdzie w epipelagialu zagrożenie przez drapieżniki jest największe, ale zarazem największa jest obfitość pokarmu, więc szybki wzrost, niemożliwy przy braku dostatecznej ilości pokarmu w głębinach, zachodzi właśnie tutaj. Z drugiej strony, w wyniku przystosowań do zupełnie odmiennych warunków życia, larwy głowonogów batypelagicznych najbardziej się różnią od osobników starszych swojego gatunku, toteż ogromnie często nie potrafimy określić, jakiemu głębinowemu gatunkowi odpowiada określona larwa. Pozostaje zagadką, w jaki sposób larwy osiągają powierzchnię oceanu, bowiem choć niektóre gatunki mogą składać jaja płytko, to na ogół raczej tak nie jest. Być może zapłodnione i złożone jaja mają pływalność dodatnią, jak to jest u niektórych głębinowych ryb, może też wyklute larwy są lżejsze od otaczającej je wody, albo – korzystając jeszcze z żółtka – są w stanie wypłynąć aktywnie w górę, choć to nie wydaje się prawdopodobne, bowiem większość już wyklutych kalmarów przez parę dni nie potrafi pływać. Zarazem najkrytyczniejszym momentem w ich rozwoju jest czas wyczerpania się żółtka, w parę dni po wykluciu – wówczas młode musiałyby już znaleźć się w żyznych wodach powierzchniowych, by mieć dostateczną ilość pokarmu. Świeżo wyklute Oegopsida mierzą

średnio 1,1 mm. Przy tak małych rozmiarach lepkość wody powoduje, że nie są w stanie choćby rozprostowywać skurczonych czułków, muszą więc dopływać do zdobyczy, zamiast chwytać ją mackami, a aktywne pływanie też jest dla nich bardzo problematyczne.

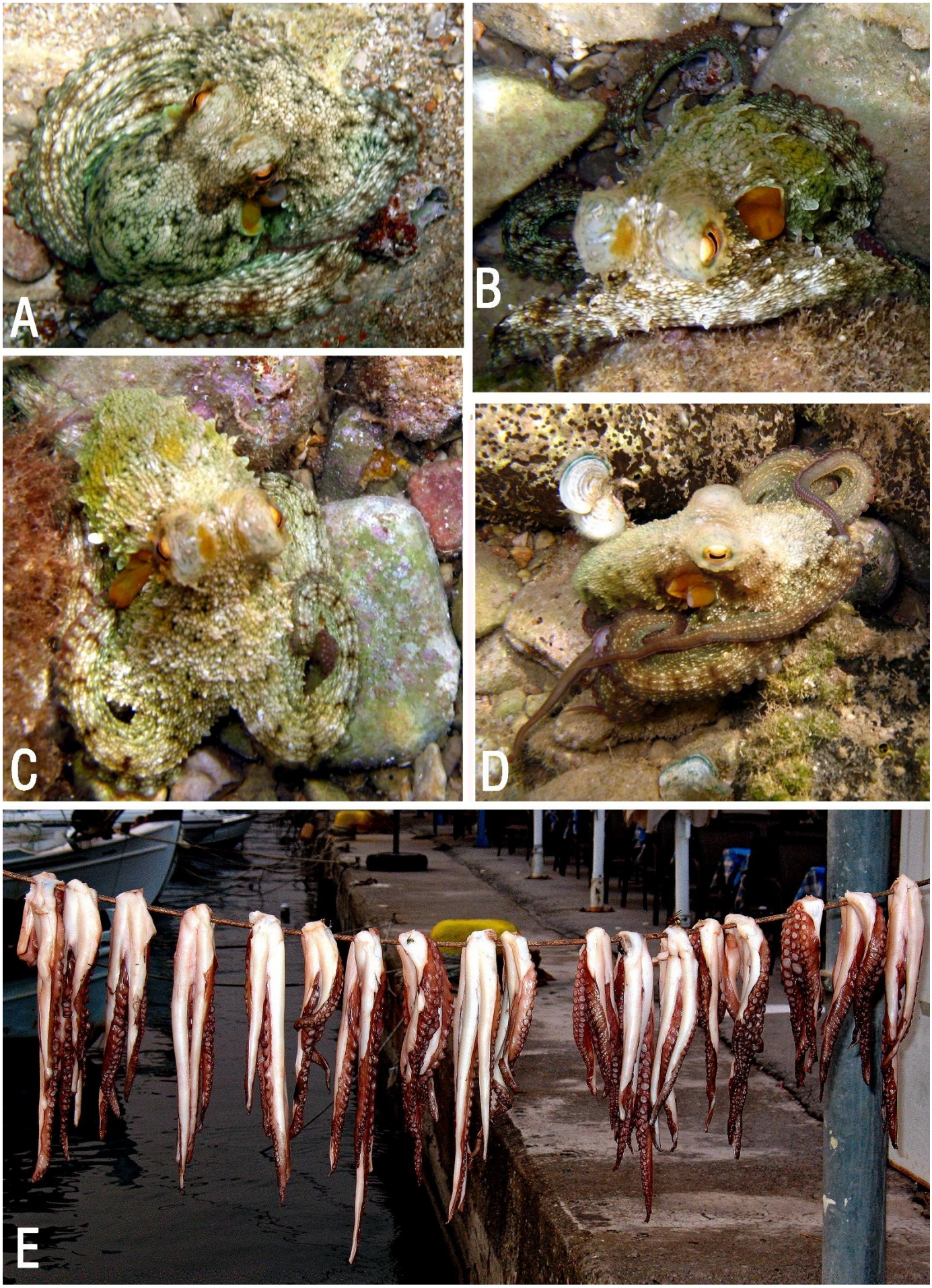
Cranchiidae (Ryc. 51C) obejmują kalmary od małych po gigantyczne, stanowiąc jedną z najszerzej rozmieszczonych i najliczniej reprezentowanych rodzin kalmarów. Występują od powierzchni po głębokości przekraczające 2 000 m, zamieszkując wszystkie oceany poza Arktyką. Jaja, dryfujące w postaci złogów o średnicy nawet kilkunastu metrów, na powierzchni lub głębiej, składają w otwartym oceanie. Wczesne stadia utrzymują się na małych głębokościach, starsze schodzą niżej. Wędrówki pionowe mają, zależnie od gatunku, zróżnicowany zakres, natomiast migracje poziome nie są tu znane. Z 13 rodzajów 10 występuje wokółświatowo, w wodach tropikalnych lub subtropikalnych, jeden również w wodach umiarkowanych, inny w umiarkowanych i subpolarnych, a jeszcze inny w umiarkowanych, subpolarnych i antarktycznych. Szeroko rozmieszczone Histoteuthidae to kalmary od małych po duże, zamieszkują Wszechocean od Subarktyki po Subantarktykę, od powierzchni po prawdopodobnie 2000 m. Jaja składają w otwartym oceanie albo na stokach kontynentalnych, stokach wysp, a być może też podmorskich gór. Również migrują dobowo w pionie, a ich migracje poziome są raczej ograniczone. Gonatidae to kalmary od średniej wielkości po duże, występują bipolarnie, czyli w wysokich szerokościach obu półkul, od powierzchni po 1200 m, migrują zarówno dobowo w pionie, jak i na większych dystansach poziomo. Wyłącznie batypelagiczne, czyli głębinowe kalmary to rodziny Bathyteuthidae i Promachoteuthidae. Bathyteuthidae to zaledwie trzy gatunki, zamieszkujące na głębokościach 500-4200 m. Dwa z nich są znane jedynie lokalnie, trzeci występuje w Antarktyce, a także tu i ówdzie w Atlantyku, Pacyfiku, może i Oceanie Indyjskim, jak to często bywa w przypadku form batypelagicznych, tam, gdzie warstwy powierzchniowe mają wyższą produktywność. Promachoteuthidae to kalmary drobne i średnie, znane ze stanowisk rozsianych po Pacyfiku oraz północnym i południowym Atlantyku, z głębokości 1400-3500 m. Znamienne, że rodzina ta znana jest z zaledwie dziewięciu okazów, od młodocianych po dorosłe samce.

Vampyromorpha raz zalicza się do ośmiornic, raz do kalmarów, zdają się stanowić odrębną, archaiczną grupę, choć dane molekularne grupują je jednak blisko ośmiornic. Reprezentowane są przez jeden gatunek – *Vampyroteuthis infernalis* (Ryc. 51E), którego łacińską nazwę przetłumaczyć można jako „wampirokalmar piekielny”. Zamieszkuje toń wodną ciepłych oceanów (brak go np. w Morzu Śródziemnym). To dwudziestocentymetrowe, jedno z najbardziej fascynujących zwierząt na Ziemi, opisane zostało w roku 1903 przez niemieckiego teutologa Carla Chuna, na podstawie okazu wydobytego z głębin Atlantyku przez statek badawczy „Valdivia”. Później złowiono więcej okazów w wodach tropikalnych i subtropikalnych całego świata, z głębokości nigdy nie mniejszych niż 900 m. Silnie rozwinięty parasol złożony jest z błony pływnej, sięgającej niemal do końców ośmiu ramion, niosących – jak u prymitywnych głębinowych ośmiornic – obok przyssawek także *cirri,* czyli liczne cienkie i wydłużone wyrostki, zapewne o funkcji czuciowej. Są też dwa dłuższe, włóknowate, kurczliwe czułki wciągane w pochewki leżące na zewnątrz parasola ramion, lecz ich funkcja jest niejasna. *Vampyroteuthis* nie ma woreczka czernidłowego, u samców brak hektokotyla. Zwierzę jest purpurowoczarne, szczęki mają barwę kości słoniowej, a charakterystyczne

parzyste płetwy, sterczące na podobieństwo uszu, jak też narządy świetlne uzupełniają prezencję tego niezwykłego głowonoga. Osobniki bardzo młode mają jedną parę płetw, starsze dwie, a dorosłe znów jedną. Płetwy te są kurczliwe. *Vampyroteuthis* ma zestaw narządów świetlnych na powierzchni całego ciała, z wyjątkiem wewnętrznej powierzchnią parasola. Te położone grzbietowo z tyłu ciała są bardziej złożonej budowy, a parzyste narządy położone za podstawami płetw mają rodzaj powiek, których zamykanie wyłącza świecenie. Oczy *Vampyroteuthis* są, proporcjonalnie do rozmiarów całego ciała, prawdopodobnie największe ze spotykanych u zwierząt: osobnik o długości 15 cm ma oczy średnicy 2,5 cm, co stanowi 1/6 całego ciała.

W ostatnich latach, dzięki batyskafom badawczym i bezzałogowym głębinowym robotom, poczyniono obserwacje *V. infernalis* w ich naturalnym siedlisku. Okazuje się, że głowonóg jest pospolitym mieszkańcem strefy najuboższej w tlen. Porusza się wolno i – co charakterystyczne – często zastyga w bezruchu, całkowicie okryty parasolem wynicowanym środkiem na zewnątrz. Zapewne w ten sposób maskuje, gdy potrzeba, świecenie swych narządów świetlnych, wystawiając na zewnątrz pozbawioną ich powierzchnię wewnętrzną parasola. Zjada drobne skorupiaki, a może i inne organiczne cząstki znajdujące się w pobliżu. Larwa *V. infernalis* bardziej niż u jakiegokolwiek innego głowonoga zasługuje na miano larwy, zdecydowanie się różniąc od osobników starszych. Uważano do niedawna, że larwy te mają szerszy zasięg pionowy niż stadia późniejsze, jednak nie potwierdza się to – najprawdopodobniej są one jeszcze bardziej wybiórcze w stosunku do gęstości wody (określonej kombinacją temperatury i zasolenia) niż osobniki starsze i przebywają jedynie w bardzo wąskiej strefie, bliskiej dolnej granicy pionowego zasięgu gatunku. Później podnoszą się, a dojrzałe głowonogi znów opadają. Nie potwierdzają się też ani dobowe wędrówki, ani sezonowość rozrodu *V. infernalis*. Pomimo słabego umięśnienia galaretowatego ciała głowonóg ten ma gigantyczne włókna nerwowe, choć nie wiemy, jaką mogą pełnić funkcję u tak powolnego – przynajmniej tak się niemal do dziś wydawało – pływaka. Włókna takie znaleziono zresztą również u głębinowej ośmiornicy *Cirrothauma*, podobnie mało ruchliwej. Właśnie na przykładzie *Vampyroteuthis* znów przekonaliśmy się, jak niewiele wiemy o głębinowych głowonogach, a także jak zwodnicze bywa wnioskowanie o trybie życia i funkcjach organizmu na podstawie samych przesłanek morfologicznych. Jakież było zdumienie zespołu badaczy kierowanego przez M. Vecchione, gdy po opuszczeniu kamery telewizyjnej w głębiny ujrzeli na ekranie monitora, jak ten głowonóg z prędkością strzały wpłynął w pole widzenia, zatoczył koło i śmignął dalej, gdy wielokrotnie podkreślano jego słabe umięśnienie, wskazujące na bardzo powolne przemieszczanie się, wręcz bierne dryfowanie w głębinach...

Pozostaje nam zająć się niewątpliwie najszerzej znanymi spośród głowonogów – ośmiornicami. Nie mają nigdy czułków, a jedynie osiem dość długich ramion, pozbawionych haków i o przyssawkach bez ząbków, leżących płasko na ramieniu, nie na stylikach. Jak u wszystkich otulinowców, przyssawki przytwierdzają się do obiektu poprzez wytwarzanie podciśnienia – płasko doń przylegają, po czym brzegi pozostają przywarte, a środek unosi się. W ten sposób przyssawka przytwierdza się do ofiary bądź też choćby do skały. U ośmiornic



Ryc. 53. Ośmiornice *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797: A-D – młode osobniki, Itea, Grecja, czerwiec 2008; kruszejące ramiona złowionych ośmiornic, Githion, Grecja, wrzesień 2009

wykazano malenie średnicy przyssawek z głębokością, na jakiej zamieszkuje głowonóg. Jest to zrozumiałe – siła przyczepu przyssawki jest iloczynem jej powierzchni i różnicy ciśnień pod/nad przyssawką na jednostkę powierzchni. Jeżeli mięśnie obsługujące przyssawkę są dostatecznie silne, to dolną granicę ciśnienia pod przyssawką stanowi ciśnienie kawitacji wody, niezależne od ciśnienia zewnętrznego. A więc rosnące ze wzrostem głębokości ciśnienie hydrostatyczne otaczającej przyssawkę wody pociąga za sobą także wzrost różnicy ciśnień na jednostkę powierzchni, stąd dla zapewnienia takiej samej siły przyczepu wystarcza mniejsza przyssawka. Przyssawki u ośmiornic są szczególnie liczne, przykładowo u dorosłego osobnika australijskiego *Octopus ornatus* na jednym ramieniu mieści się ich ponad 300.

Ośmiornice kojarzą się zwykle z dennymi litoralnymi, czyli płytkowodnymi formami, często hodowanymi w akwariach, a także łowionymi i zjadanymi, także i w wielu krajach Europy. Rzeczywiście większość ośmiornic to płytkowodne zwierzęta, jednak obok nich znane są także i głębinowe, związane z dnem lub batypelagiczne, czyli zawieszone w toni wodnej głębin. Nie mówiąc już o opisanym wcześniej żeglarku *Argonauta,* unoszącym się na powierzchni morza. W warstwie wód bliskiej powierzchni zamieszkują *Tremoctopus* i *Ocythoe*. Zróżnicowanie morfologii ośmiornic jest ogromne – większe niż dziesięciornic. Ośmiornice mają także największy pionowy zasięg – litoralne liczne są tuż pod powierzchnią wody, a głębinowe łapano nawet na głębokościach przekraczających 7 000 m. Ośmiornice dzielą się na pierwotniejsze i wyłącznie głębinowe Cirrata (u których na ramionach poza przyssawkami występują *cirri*, czyli liczne cienkie i wydłużone wyrostki, podobnie jak u opisanego już *Vampyroteuthis*) oraz Incirrata (pozbawione *cirri*), w większości płytkowodne, lecz są wśród nich także formy głębinowe, zarówno denne jak i batypelagiczne.

Delikatne Cirrata, reprezentowane przez 45 gatunków, często ulegają uszkodzeniu trałem, nawet w stopniu uniemożliwiającym identyfikację gatunku, zaś utrwalenie silnie je deformuje, a dłuższe przechowywanie w utrwalaczu również postępująco zniekształca, toteż nawet ich morfologia i systematyka są mocno niepewne. Także obserwacji żywych, przeprowadzanych przy wykorzystaniu kamer telewizyjnych spuszczanych w głębiny lub batyskafów, jest bardzo niewiele. Są to zwierzęta bentopelagiczne – czyli występujące w toni wodnej, lecz zawsze blisko dna, zwykle głębiej niż 1 000 m. Jako drapieżniki nie mogą osiągać wyższych liczebności w ubogich w pokarm głębinach – i nie osiągają. Przykładowo, w próbach trałowanych na 38 stanowiskach w pobliżu Bermudów Cirrata były obecne w 8, łącznie w liczbie 22 osobników, maksymalnie 8 w jednej próbie. Razem w tej samej próbie występowało 4-5 gatunków. Część złowionych osobników miała przewody pokarmowe puste, u pozostałych w przewodach były zwykle nieliczne szczątki skorupiaków, z których zidentyfikować udało się jedynie pozostałości wielkich widłonogów, zapewne także bentopelagicznych. Głowonogi te unoszą się tuż nad dnem – głównie dryfują.

Cirrothauma murrayi (Ryc. 51F-G) to głębinowy gatunek ośmiornicy o zasięgu niemal światowym. Łapano ją w pobliżu Europy, północno–zachodniej Afryki, Ameryki Północnej (od okolic Nowego Jorku po wyspy Bahama), Ameryki Południowej (Brazylia, Falklandy), w Pacyfiku koło Ameryki Południowej i Japonii, natomiast doniesienia z Oceanu Indyjskiego są niepewne. Normalny pionowy zasięg obejmuje 1 500-3 000 m, lecz jeden okaz złowiono w

lodowej dziurze w Arktyce, przy samej powierzchni. Zwykle uważa się *C. murrayi* za ślepą, lecz nie jest to prawdą – rzeczywiście oczy ma silnie zredukowane i uproszczone, pozbawione soczewek, także płaty optyczne są niewielkie, lecz głowonóg ten niewątpliwie nadal jest w stanie rejestrować jakieś bodźce wzrokowe. Rodzaj *Grimpoteuthis*, znany z Atlantyku, Pacyfiku i Antarktyki, ma najszerszy zasięg pionowy: od zaledwie 200 do poniżej 7 000 m. Z szeregu należących tu 12 gatunków, a może ich być znacznie więcej, złowiono jak dotąd pojedyncze okazy. Żaden z nich nie jest szerzej rozmieszczony. Rodzaj *Opisthoteuthis* zamieszkuje głównie umiarkowane głębokości, 100-1 000 m, w tropikach i strefie umiarkowanej (od 50º szerokości geograficznej północnej po 45º szerokości geograficznej południowej). Jedynie trzy gatunki złowiono poniżej 1 000 m, najgłębiej z 2 250 m. *O. agassizi* występuje we wschodnim Atlantyku od Irlandii po Hiszpanię, w zachodnim Morzu Śródziemnym, Zatoce Gwinejskiej, koło południowo–zachodniej Afryki, a także w Atlantyku Zachodnim, lecz jedynie od Bahamów po Zatokę Meksykańską i północno-zachodnią Brazylię, ma więc zasięg dość szeroki. Podobnie *O. californiana* był łowiony od Kalifornii i stanu Waszyngton po Japonię. Z drugiej strony szereg gatunków znane jest z niewielkich zasięgów, jak okolice Sumatry, Zanzibaru, Indii czy Australii.

Wśród Incirrata, liczących około 300 gatunków, mamy także formy batypelagiczne, choć nieliczne. Niektóre z nich wytwarzają galaretowate osłonki okrywające część ciała, oczy bywają teleskopowe, leżąc na końcach wyrostków, parasol dobrze rozwinięty, częste są narządy świetlne. Te ośmiornice trybem życia przypominają kalmary, choć nie mając czułków muszą blisko podpłynąć do atakowanego zwierzęcia. Poza tym niektóre Incirrata są związane z dnem poniżej szelfu kontynentalnego, czyli głębiej niż 300 m. Te obejmują 48 gatunków. Ogólnie zamieszkują płycej niż Cirrata, od około 200 m po niemal 4 000, lecz wiele z nich schodzi i do 5 000 m. Bathypolypodinae mają po dwa rzędy przyssawek na ramionach i są pozbawione woreczka czernidłowego. *Bathypolypus arcticus* zamieszkuje od Cieśnin Florydzkich po Ziemię Baffina, Cieśniny Duńskie, Islandię, północną część Wysp Brytyjskich, Morze Północne po Szpicbergen i Morze Lodowate wzdłuż europejskiej Rosji. Jest więc szeroko rozmieszczony. Pomimo że przemieszcza się wyłącznie pełznąc po dnie, jego obszar występowania nie jest przez to mniejszy niż u pływających Cirrata. Znajduje się go na głębokościach sięgających 1 543 m. *B. sponsalis* zamieszkuje na głębokościach 400-930 m, w zachodniej części Morza Śródziemnego oraz od Hiszpanii po Senegal i Wyspy Zielonego Przylądka, a *Teretoctopus indicus* od ławic perłowych Cejlonu po Morze Arabskie, do głębokości 1 000 m, zaś *T. alcocki* od Morza Andamańskiego po Morze Arabskie, na głębokościach 500-1 281 m.15 gatunków rodzaju *Benthoctopus* ma ograniczone zasięgi i zasiedla głębokości od 200 do ponad 3 000 m. Pospolita śródziemnomorska *Eledone moschata* nie schodzi poniżej 300 m, choć także śródziemnomorska *E. cirrosa* osiąga aż 800 m. *Pareledone* zamieszkują rejon Antarktyki, spotykane od pływowych stawków na Morzu Rossa po głębokość poniżej 2 000 m. Podrodzina Graneledoninae liczy trzy rodzaje permanentnych mieszkańców głębin 1 000-3 500 m. *Graneledone* ma rozmieszczenie bipolarne, z dwoma gatunkami w Arktyce i trzema koło Antarktydy. *Thaumeledone* reprezentują dwa gatunki antarktyczne, a *Bentheledone* również dwa antarktyczne, spotykane na głębokościach 3000-3596 m, nigdy płycej. Z 77 gatunków głębinowych ośmiornic 25% występuje w Antarktyce,

22% w Atlantyku i Pacyfiku subarktycznie, 10% zamieszkuje średnio głębokie ciepłe wody Wszechoceanu, a pozostałe 43% przebywa na dużych głębokościach strefy umiarkowanej ciepłej i tropików Wszechoceanu, przebywając w zimnych wodach pochodzących z Arktyki lub Antarktyki. Daje się też obserwować wyraźna korelacja bogactwa gatunków z produktywnością wód powierzchniowych danego rejonu.

Płytkowodne denne ośmiornice to chyba najszerzej znane i najlepiej poznane głowonogi. Jest ich ponad 200 gatunków i wiele informacji o nich jest godne uwagi. Choć Pliniusz Starszy w swej "Naturalis Historia" uznał ośmiornicę za najniebezpieczniejsze ze zwierząt zamieszkujących morze – dla rozbitka czy nurka – to w rzeczywistości stanowi ona śmiertelne zagrożenie dla skorupiaków i mięczaków, lecz wobec człowieka jest zazwyczaj bezbronna. Pomimo że największa znana bezspornie ośmiornica, północnopacyficzna *Octopus dofleini*, osiąga rozpiętość ramion 9,75 m (a długość ciała wraz z ramionami 6 m), to i ona jest atakowana przez foki, lwy morskie i inne drapieżniki. Trzeba jednak wspomnieć, że akurat w przypadku tego gatunku istnieją w pełni potwierdzone relacje o atakowaniu nurków. Oczywiście atakami drapieżników są bardziej zagrożone mniejsze ośmiornice, niekiedy mierzące zaledwie parę centymetrów. W słonowodnym jeziorze na wyspach Bahama, pozbawionym drapieżnych ryb, *Octopus briareus* jest kilkakrotnie liczniejszy niż w morzu obok, gdzie drapieżnych ryb nie brakuje. Te sprawne i agresywne drapieżniki same mogą dość łatwo stawać się ofiarami, stąd bardzo ważne są dla nich kryjówki, z których mogą z zaskoczenia atakować zdobycz. Tendencja do ukrycia się jest u ośmiornic tak silna, że wykorzystują ją śródziemnomorscy rybacy: w miejscach zamieszkiwanych przez te zwierzęta spuszczają na dno zestaw powiązanych z sobą dzbanów. Gdy je po jakimś czasie wyciągają, w wielu tkwią ośmiornice, jak się wydaje niezdolne do niewykorzystania tak odpowiednich kryjówek. W przypadku monstrualnego *O. dofleini* stwierdzono, że liczba odpowiednich kryjówek może być czynnikiem ograniczającym liczebność tego gatunku na danym terenie, a wielkość dostępnych kryjówek – limitować maksymalne rozmiary osiągane w danym siedlisku przez tego głowonoga.

U szeregu gatunków ośmiornic zaobserwowano zachowania dominujące. Ten typ zachowań – w uproszczeniu: groźba zamiast jej wykonania – jest częsty u zwierząt stadnych, czyli żyjących w grupach o mniej czy bardziej złożonej strukturze socjalnej. Zamiast walki, w której nawet zwycięzca może odnieść rany, następuje wzajemne straszenie się czy też imponowanie, aż któraś ze stron uzna swą podległość, niższość w stosunku do drugiej, nadal wykazującej zachowania dominujące, i przyjmie postawę czy sposób zachowania dowodzący podporządkowania, uległości. Taka metoda rozwiązywania sytuacji konfliktowych musiała być premiowana przez dobór naturalny, stąd jest częsta w świecie zwierząt. Niezwykłe natomiast mogłoby się wydawać występowanie rytualnych zachowań dominujących u samotnych terytorialistów, jakimi są ośmiornice. Tego typu zachowania są jednakże znane i u innych morskich bezkręgowców żyjących samotnie i mają wówczas związek z walką o lepszą kryjówkę. Szczególny przypadek to dominujące postawy raków pustelników, konkurujących o najlepsze puste muszle ślimaków, w których chronią swoje pozbawione pancerza odwłoki. U ośmiornic obserwowano tego typu zachowania choćby u *Octopus bimaculoides*. Gatunek ten może osiągać dość duże liczebności, o ile liczba kryjówek jest dostateczna. Głowonóg

może wprawdzie – gdy brak gotowych – wykopać odpowiednie schronienie, rozluźniając podłoże strumieniem wody wyrzucanej z lejka i wynosząc materiał w parasolu ramion, lecz czyni to bardzo niechętnie. Kopanie jest energetycznie kosztowne, ponadto kopiący głowonóg pozostaje eksponowany na powierzchni dna, w dodatku wzniecana chmura osadu z daleka może przyciągać uwagę drapieżników. Stąd też woli gotowe schronienia, o które walczy, gdy inaczej się nie da. Walki te mogą prowadzić do mniej lub bardziej poważnych ran. Prawdopodobnie głowonóg potrafi oceniać rozmiary przeciwnika i unika walki, gdy ten jest za duży.

Litoralne ośmiornice różnią się między sobą porą aktywności, trybem życia, sposobem polowania czy zjadanymi zwierzętami. Przy tym, jeżeli w danym miejscu zamieszkuje jeden gatunek, to najczęściej zjada zróżnicowany pokarm, żeruje długo, poluje różnymi metodami. Obecność kilku gatunków razem powoduje natomiast większą stenobiotyczność, czyli specjalizację u każdego z nich. Poszczególne gatunki starają się „nie wchodzić sobie w drogę", co w bardziej formalny sposób określa się jako rozmijanie się nisz, dla uniknięcia lub przynajmniej osłabienia międzygatunkowej konkurencji. Wówczas jeden gatunek żeruje wyłącznie nocą, drugi rano, trzeci wieczorem; jeden zjada mięczaki, gdy inny skorupiaki; jeden krótkimi ramionami łowi zwierzęta z powierzchni skał, gdy inny – długimi – wyciąga je ze szczelin; jedne gatunki są osiadłe i łowią zdobycz wyrzutem macek tuż koło kryjówki lub wręcz jej nie opuszczając, inne są koczownicze i z kryjówek korzystają jedynie doraźnie; jedne żerują na niewielkim terytorium, inne wędrują pokonując w pogoni za zdobyczą większe odległości.

Wydzielina tylnej pary gruczołów ślinowych otulinowców zawiera jady, których skład i działanie nieco lepiej poznano właśnie u litoralnych ośmiornic. Już w roku 1897 J. Hyde zaobserwowała, że *Octopus macropus* wpuszcza ślinę w ranę zadaną szczękami. Nieco później P. Vigier w roku 1905, M. Henze także w 1905 i E. de Rouville w 1917 zbadali działanie ekstraktów z gruczołów ślinowych głowonogów na zwierzęta doświadczalne i wykazali ich znaczną toksyczność. Mniej lub bardziej toksycznych związków jest tam kilkadziesiąt. Jad *Octopus vulgaris* przypomina działaniem adrenalinę. U *Hapalochlaena maculosa* w wydzielinie ślinianek stwierdzono makulotoksynę, będącą neurotoksyną nieróżniącą się działaniem od znanej tetrodotoksyny, kilkakrotnie silniej toksycznej niż cyjanek potasu. Makulotoksyna blokuje kanały sodowe w nerwach ruchowych kręgowców. Jedynie u tego gatunku w pełni zbadano skład i działanie jadu. Wszystkie ośmiornice są jadowite, choć oczywiście toksyczność ich jadów jest zróżnicowana. Gdy niewielki *Octopus joubini* ugryzł kilkuletniego chłopca, objawów ogólnych właściwie nie było, jedynie silny ból miejscowy, natomiast gojenie się ranki trwało ponad dwa miesiące, a blizna widoczna była jeszcze po roku.

Niestety zupełnie inaczej wyglądają objawy po ukąszeniu przez australijskie ośmiornice z rodzaju *Hapalochlaena*. Te niewielkie ośmiorniczki, których płaszcz rzadko osiąga 4 cm, całe zwierzę 11 cm przy wadze 50 g, są przepięknie, kontrastowo, jaskrawo ubarwione. Jest to barwa ostrzegawcza. Ich ukąszenia mogą być przyczyną ciężkich dolegliwości, a nawet śmierci ukąszonych przez nie ludzi. Przypadki porażenia jadem ludzi opisano wielokrotnie, pierwsi opublikowali je J. H. Lee w roku 1875, E. G. Berry w roku 1912 i G. Bartsch w 1917. Objawy miejscowe to krwawienie z ranki o uniesionych brzegach, ból, gorąco, zaczerwie-

nienie, opuchlizna, w lekkich przypadkach zanikające w ciągu 3-4 tygodni. Objawy ogólne związane są z porażeniem peryferycznego i niektórych części centralnego układu nerwowego. Następuje porażenie synaps nerw-mięsień, co szczególnie wyraźnie i niebezpiecznie zaznacza się w mięśniach oddechowych. Pojawiają się zaburzenia oddychania, zmiana barwy głosu (w wyniku porażenia mięśni krtani), ból głowy, duszności, rwa mięśniowa. W lżejszych przypadkach objawy w końcu same ustępują, w cięższych dochodzi do śmierci w ciągu paru godzin, jedynym ratunkiem jest umieszczenie osoby porażonej pod respiratorem. W roku 1954 nurek Kirke Dyson-Holland złowił małą ośmiorniczkę koło Darwin i pozwolił jej pełzać po rękach i barkach. Został ugryziony w kark, po czym wystąpił u niego płytki oddech, utrata kontroli nad mięśniami i wymioty. Pomimo pomocy medycznej w szpitalu zmarł w dwie godziny od ukąszenia. Później miał miejsce następny wypadek śmiertelny i sześć ciężkich zachorowań po ukąszeniu. W roku 1971 Thomas Roach został ugryziony podczas spaceru w strefie oprysku w Shoalhaven Heads koło Sydney i zmarł po pięciu minutach. Wydaje się, że za te wszystkie przypadki odpowiada *Hapalochlaena.*

H. maculosa, nieprzekraczająca 8 cm, zamieszkuje wody koło Australii (od Australii Południowej po Queensland i Wiktorię) i Tasmanii, od płycizn przy rafach po głębokość 25 m w tropikach, a w strefie umiarkowanej płytko wśród skał, kamieni, w stawkach napełnianych wodą podczas przypływu, ukryta w muszlach mięczaków, a nawet pustych butelkach czy bańkach, na dnie piaszczystym lub gliniastym, wśród kawałków koralowca i roślin. Silnie jadowita, odstrasza prześladowców intensywnymi barwami ostrzegawczymi, może więc być aktywna w dzień, a nocą pozostaje w ukryciu. Nieco większa *H. fasciata,* spotykana jedynie koło Nowej Południowej Walii, zamieszkuje osłonięte przybrzeżne wody od strefy pływów do głębokości 30 m, chroni się pod skałami, wśród trawy morskiej i pustych muszli małży oraz w podwodnych jaskiniach, zjada kraby i małże. Oba gatunki nie mają w cyklu życiowym planktonicznej larwy. Krótkotrwała faza planktoniczna cechuje *H. lunulata,* toteż zasięg tego gatunku jest znacznie szerszy: od Australii po Nową Gwineę, Filipiny, Sri Lankę, wyspy Vanuatu, Salomona, Misal i Andamańskie. Żeruje na krabach i małżach.

Większą ośmiornicą i zapewne nie tak silnie jadowitą jest *Octopus cyanea,* występująca od Hawajów po Australię, wschodnią Afrykę i Morze Czerwone, osiągająca całkowitą długość 1,2 m i wagę ponad 5 kg. Zamieszkuje wśród skał i raf koralowych, z racji rozmiarów i pospolitości jest łowiona komercyjnie. Poszukując pokarmu lub niepokojona przemieszcza się z jednej kryjówki do drugiej, choć w tej samej może pozostawać miesiąc i dłużej. Aktywna wieczorem i rano, w dzień i nocą przebywa w kryjówce. Najchętniej zjada trzy gatunki ślimaków porcelanek, których muszle przewierca szczękami. Wiercenie muszli jest u ośmiornic częste, lecz nigdy nie zaobserwowano go u gatunków głębinowych. Przebywając w kryjówce, *O. cyanea* przyjmuje postawę umożliwiającą wzrokową kontrolę obszaru przylegającego i chwytanie ramionami wszystkiego, co się tam pojawi; wówczas skóra ośmiornicy jest bogato urzeźbiona, zapewne dla kamuflażu. Głowonóg przemieszczając się używa napędu odrzutowego, wtedy też dla zmniejszenia oporów tarcia skórę ma gładką. *Octopus ornatus* to spora ośmiornica o szczególnie długich ramionach: gdy płaszcz nie przekracza 12 cm, cały głowonóg osiąga długość 1 m, przy wadze zaledwie pół kilograma. Jaskrawy wzór barwny zachowuje się także u okazów utrwalonych. Zasiedla rafy od strefy

pływów po głębokość 15 m, od Hawajów i Japonii po wschodnią Afrykę i Australię – tak duży zasięg pozostawać musi w związku z obecnością planktonicznej larwy. Aktywna jest wyłącznie nocą, w trakcie dnia nigdy nie spotyka się jej poza kryjówką. Zamieszkuje głębokie nory, wykopane w rumoszu koralowym, a wejście do nory często blokuje – na kilku poziomach – większymi kawałkami koralowca. Nocą przy odpływie może trafiać się bardzo płytko, nawet na głębokości kilkunastu centymetrów. Nie wiadomo, czy nory są stałe czy tylko chwilowo użytkowane. Zjada również mniejsze ośmiornice, a w niewoli kraby i krewetki.

Inną dużą ośmiornicą jest *Octopus magnificus* z południowo-wschodniego Atlantyku. Zamieszkuje głębsze wody: 80-550 m, a jej zagęszczenia są niewielkie: 81-108 osobników na km^2. Choć stosunkowo głębokowodna, podobnie jak przybrzeżne ośmiornice najchętniej zjada kraby. Gdy krabów brak, poluje na inne skorupiaki dziesięcionogie, a także wieloszczety, stułbiopławy, ślimaki, kalmary, inne ośmiornice, minogi i ryby, czyli wykazuje oportunistyczne drapieżnictwo. *Octopus burryi* to gatunek płytkowodny, spotykany na głębokościach 10-183 m, przy tym rzadki, choć szeroko amfiatlantycko rozmieszczony – jego zasięg rozciąga się od Północnej Karoliny po Brazylię i od Wysp Zielonego Przylądka po Senegal i Angolę. Niewielki, chętnie ukrywa się w pustych muszlach ślimaka *Strombus gigas.* Najchętniej zamieszkuje dno piaszczyste, w którym potrafi się całkowicie zakopać w ciągu trzech sekund. Nie opuszcza kryjówki, natomiast gdy krab zbliży się dostatecznie, ośmiornica chwyta go ramionami, przyciąga i zjada. Podobnie, pozostając w kryjówce, chwyta zdobycz florydzki *O. joubini,* zaś *O. vulgaris, O. briareus* i *O. cyanea* atakują, wyskakując z ukrycia.

U *Octopus briareus* brak fazy planktonicznej. Młode od chwili wyklucia mogą pełzać po dnie, pływać odrzutowo, wyrzucać czernidło, zmieniać barwę i żerować, choć przez 10 dni wykorzystują jeszcze żółtko. Najchętniej zjadają kraby, ale polują także na inne skorupiaki, mięczaki, wieloszczety i ryby. Natychmiast atakują ofiary o wielkości 1/3-2 długości swojego płaszcza. Wielkie ślimaki *Fasciolaria tulipa* i *Strombus gigas* były w akwarium wielokrotnie atakowane, lecz zawsze uwalniane w ciągu minuty. Zaatakowane kraby ulegały sparaliżowaniu w ciągu trzech minut. Raki pustelniki były dociskane ujściem zamieszkiwanej przez skorupiaka muszli do otworu gębowego głowonoga i, po 5-10 minutach, wyciągane z muszli jednym z ramion ośmiornicy. Skrzypłocz został sparaliżowany dopiero po około pół godzinie, po czym drugie tyle czasu ośmiornica próbowała rozczłonkować jego pancerz, zresztą bez rezultatu. U *O. briareus* nierzadko też obserwuje się kanibalizm. Zależnie od sytuacji, ośmiornica ta przeprowadza atak spadochronowy – spada z góry okrywając ofiarę parasolem ramion połączonych błoną pływną – albo pincetowy – parą ramion. *O. briareus* może schwytać w parasol więcej krabów i zjadać je kolejno. Raz zaobserwowano, jak jeden osobnik złapał 50 krabów z rodzaju *Uca,* o pancerzach szerokości 15 mm każdy, i całkowicie zjadł 40 z nich, 9 częściowo, a jeden zdołał mu uciec. Prawdopodobnie toksyna z tylnych gruczołów ślinowych zostaje wypluta do wody i poraża kraba po jej wchłonięciu przez skrzela. Wykazano też, że ośmiornice mogą zewnętrznie trawić błony, łączące elementy zewnętrznego szkieletu krabów, a także przyczepy mięśni do szkieletu, samego szkieletu nie naruszając.

Octopus dofleini – największa współczesna ośmiornica – zamieszkuje od okolic Półwyspu Koreańskiego, północnej części Morza Żółtego i rejonu wysp Hokkaido, Honsiu i Shikoku, poprzez rejon Kamczatki, Morza Ochockiego i Cieśniny Beringa, po południową Kalifornię.

Wszędzie jest łowiony przez rybaków. Największy złowiony okaz odnotowany w „Gerald Wood's Guinness Book of Animal Facts and Feats", złowiony w roku 1982 w sieci rybackie koło Monterey, Kalifornia, ważył 50 kg i miał rozpiętość 6 m, a okazy 20-kilogramowe są częste. W połowach komercyjnych koło północno-wschodniej Hokkaido typowe są 30-kilogramowe ośmiornice o długości 2,33 m, gdy koło stanu Waszyngton – 18-25 kg. Istnieje jednak szereg nieźle udokumentowanych danych o osobnikach większych, choć oczywiście nie spotykanych zbyt często. W Puget Sound złowiono 7-metrowego, w wodach Alaski okaz o rozpiętości ramion 9,75 m, nurkowie zawodowi donosili o okazach ponad 15-metrowych w wodach japońskich. Bernard Heuvelmans omawia okazy niemal 10-metrowe, wspominając o osiągających podobno rozpiętość 11,6 m. W artykule w "National Geographic" (marzec 1991) pisze: "Nikt nie wie, jak duża może być gigantyczna ośmiornica. Dojrzałe samce osiągają około 23 kg, samice 15 kg. Rozpiętość ramion sięga 2,5 m. Jedna ośmiornica znaleziona koło zachodniej Kanady w roku 1957 została oceniona na 272 kg i miała rozpiętość ramion 9,6 m, ustanawiając szeroko przyjmowany rekord dla pacyficznego giganta". *O. dofleini* zamieszkuje wody od strefy pływów po 200 m i więcej, na zimę schodzi głębiej, podczas migracji przepełzając 4 km dziennie. Co interesujące, *O. dofleini apolyon* koło Cieśniny Beringa jest karłowaty, nie przekracza wagi 5,3 kg, występuje natomiast głębiej – nawet na głębokości 750 m.

Największe współczesne bezkręgowce – gigantyczne kalmary

Jak pisaliśmy, u kalmarów z muszli pozostał jedynie organiczny, piórowaty *gladius* (Ryc. 50G), jednak ten piórowaty twór może mierzyć 1,2 metra u gigantycznego kalmara z rodzaju *Architeuthis*, co skądinąd jest – obok małża *Tridacna gigas* – rekordem wymiaru muszli, inna sprawa, że poza tym wąskiej i delikatnej.

„Na chwilę zapomniawszy niemal zupełnie o Moby Dicku patrzyliśmy teraz na najbardziej zdumiewające zjawisko, jakie dotychczas objawiły ludziom tajemnice morza. Ogromna, mięsista masa, na całe sążnie długa i szeroka, połyskliwego kremowego koloru, unosiła się na powierzchni wody, a niezliczone, długie ramiona, rozchodzące się promieniście od środka, zwijały się i kłębiły niby gniazdo żmij, jakby na oślep usiłując pochwycić każdy nieszczęsny przedmiot, który by się znalazł w ich zasięgu. Nie miała żadnego widocznego oblicza czy głowy, żadnego w ogóle znaku czucia czy instynktu; kłębiła się tylko na falach niby nieziemska, bezkształtna, przypadkowa zjawa życia.

Kiedy z cichym bulgotem znowu powoli zniknęła, Starbuck jeszcze się wpatrując w wody zbełtane na miejscu, gdzie się zanurzyła, wykrzyknął dziko:

– Już bym raczej wolał ujrzeć Moby Dicka i walczyć z nim, niż zobaczyć ciebie, biały upiorze!

– Co to było? - zapytał Flask.

– Wielka, żywa mątwa, o której powiadają, że mało jest takich statków wielorybniczych, co ujrzawszy ją powracają później do portu, by o niej opowiedzieć.”[1]

Wielorybnicy z Nowej Anglii, polujący na kaszaloty, obserwowali wymiotowanie kawałkami ramion kalmara, mającymi monstrualne rozmiary, przez ranione czy umierające wieloryby. Gdy istnienie tak wielkich głowonogów pozostawało dla uczonych w sferze mglistych domniemań, wielorybnicy od dawna nie wątpili w jego realność. Frank Bullen w książce „Denizens of the Deep” pisał wręcz, że „każdy oficer, nie mówiąc już o marynarzach, musi wiedzieć o bardzo realnym istnieniu wielkiego Kalmara, gdyż rzadko kaszalot może być zabity bez wyrzucania wpierw z żołądka wielkich fragmentów tego uważanego przez marynarzy za największe z wszystkich boskich stworzeń”. Inna rzecz, że uznawali pokarm kaszalota za „potworny gatunek mątwy” (choć określany mianem *squid,* czyli kalmar) i przypisywali mu zupełnie monstrualne rozmiary – to było, ich zdaniem, największe zwierzę Wszechoceanu. Miało przekraczać rozmiarami największe wieloryby, a nawet kadłuby dużych statków i stanowić wielką, bezkształtną, galaretowatą masę barwy brudnożółtej, z ramionami długimi i wybiegającymi z wszystkich stron ciała. W sumie jednak nikt właściwie samego zwierzęcia nie widział, prawdopodobnie większość przytaczanych obserwacji dokonanych na powierzchni morza ma charakter apokryficzny.

Wśród opowieści o morskich potworach, od niepamiętnych czasów powtarzanych i wciąż na nowo przetwarzanych, co najmniej od dwóch tysiącleci pojawia się motyw gigantycznej

[1] Herman Melville, *Moby Dick czyli biały wieloryb*

ośmiornicy lub innego rodzaju głowonoga, napadającego na ludzi i nawet zatapiającego całe, sporej wielkości okręty. Najprawdopodobniej występująca w „Odysei" Homera Scylla to właśnie głowonóg, i to dziesięciornica. Arystoteles odróżniał *teuthos* – gigantycznego kalmara – od *teuthis* – kalmara mniejszych, „normalnych" rozmiarów. Pliniusz w „Naturalis Historia" opisuje „polipa", który w Carteia (obecnie Rocadillo w Hiszpanii) kradł ryby ze stawów – ogromny, osobliwej barwy i zapachu, mający obok ramion typowe dla dziesięciornic czułki, został w końcu zabity harpunami. Jego „głowa" miała mieć objętość 340 litrów, ramiona długość ponad 9 metrów, a ważył około 320 kilogramów. Skądinąd jest to jedyna informacja o takim ziemnowodnym występowaniu wielkiej dziesięciornicy.

Z późniejszego długiego okresu brak nam relacji, aż w XVI wieku szereg wielkich, martwych potworów morze wyrzuciło na brzeg Norwegii i uznano je wówczas za syreny płci męskiej. Potwór morski, zwany krakenem, od pradawnych czasów pojawia się w opowieściach, zwłaszcza w Skandynawii i opisywany jest najczęściej jako monstrualnych rozmiarów głowonóg. W roku 1680 w jednym z norweskich fiordów uwięznąć miał pomiędzy skałami taki kraken i nie mogąc się uwolnić zdechł, po czym odór jego rozkładającego się ciała zatruwał przez wiele miesięcy powietrze w okolicy. Olaus Magnus, w opublikowanej w roku 1555 „Historia de Gentibus Septentrionalibus" zawarł pierwszy zapewne w historii opis gigantycznego kalmara, wspominając np. o oczach niemal półmetrowej średnicy. Dwa wieki później biskup Bergen Eryk Pontoppidan opisuje znów potwora jako „największe i najbardziej zaskakujące z morskich stworzeń", znane jako *Kraken, Kraxen* lub *Krabben.* Jego zdaniem zwierzę, poza okazami młodymi, nigdy nie bywa widoczne w całości, jego tylna lub górna część mierzy półtorej mili angielskiej w obwodzie („niektórzy mówią, że więcej, lecz podaję jedynie tyle dla większej pewności"), całe zwierzę przypomina archipelag małych wysp, a ramiona wyciągają się niekiedy w górę, osiągając długość masztów średniej wielkości okrętu.

Nie należy jednakże mniemać, że motyw ośmiornicy czy innego głowonoga monstrualnych rozmiarów, napadającego na jednostki pływające, jest specjalnością europejską. XIX-wieczna japońska grawiura pokazuje człowieka w łodzi, napadniętego przez wielkiego głowonoga – pokrojem zwierzę przypomina ośmiornicę, choć rozmiarami i pozycją ciała odpowiada raczej kalmarowi. Jedna z nowszych i mniej fantastycznych opowieści, odnotowana przez francuskiego przyrodnika Pierre'a Denysa de Montforta na początku XIX wieku, to relacja kapitana Jeana-Magnusa Densa, pochodząca z końca XVIII wieku. Duński żaglowiec został unieruchomiony przez ciszę morską u wybrzeży Afryki Zachodniej. Kapitan zdecydował wykorzystać postój do oskrobania burt. Nagle spod wody wyłoniła się ogromna ośmiornica, która swymi ramionami owinęła trzech spośród wiszących na zewnątrz statku, skrobiących burty marynarzy. Dwóch natychmiast wciągnęła pod wodę i wszelki ślad po nich zaginął, a trzeciego zdołano uwolnić, odrąbując oplatające go potworne ramię. Marynarz ten jednak zmarł tej samej nocy, pogrążony w delirium i wśród spazmów szalonego lęku. Odrąbana część ramienia była z jednej strony szeroka, z drugiej bardzo wąska, miała około siedmiu i pół metra długości i cała pokryta była przyssawkami. Kapitan Dens ocenił całkowitą długość ramienia na 9-12 metrów. Opis ten Montfort zamieścił w swojej „Historii naturalnej mięczaków", opublikowanej w roku 1802, jednakże nikt ze współczesnych mu nie uwierzył. Montfort nadal szukał informacji o gigantycznych ośmiornicach i natrafił na obraz w kaplicy św. Tomasza w Saint Malo. O obrazie tym, obecnie znanym jedynie z kopii, wspomina też Jules Verne:

„– Ja osobiście, we własnej osobie - odezwał się Conseil najpoważniejszym w świecie tonem – przypominam sobie, że widziałem wielki statek wciągany pod fale przez ramiona takiego głowonoga.

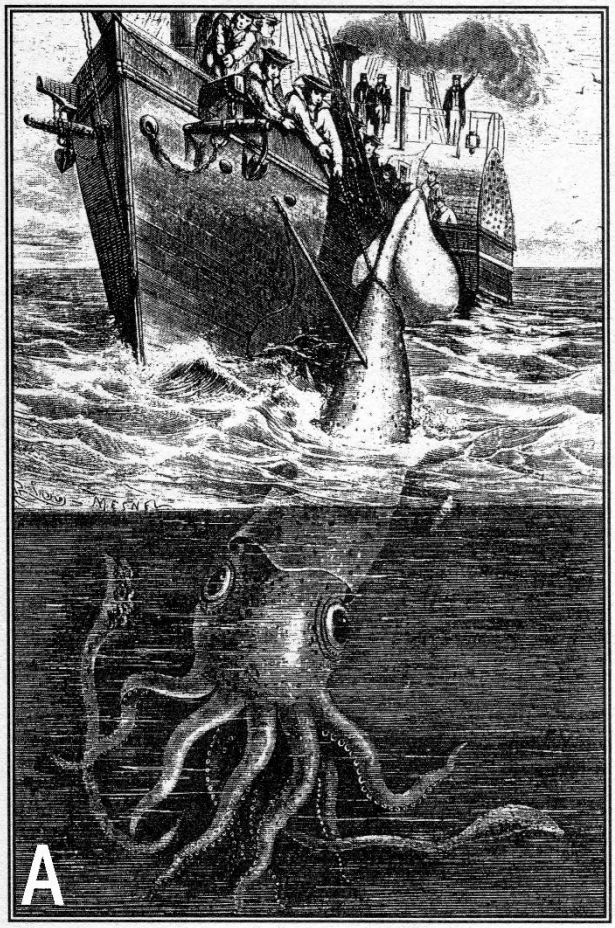
– Widziałeś to na pewno? – spytał Kanadyjczyk.
– Tak, Nedzie.
– Na własne oczy?
– Na własne oczy.
– A może powiesz nam, gdzie to było, jeśliś łaskaw?
– W Saint-Malo – odparł Conseil bez śladu zakłopotania.
– W samym porcie? – zapytał Ned z ironią.
– Nie, w kościele – rzekł Conseil.
– W kościele?! – wykrzyknął zdumiony Kanadyjczyk.
– Tak, kochany Nedzie. To był obraz przedstawiający właśnie taką kałamarnicę."[2]

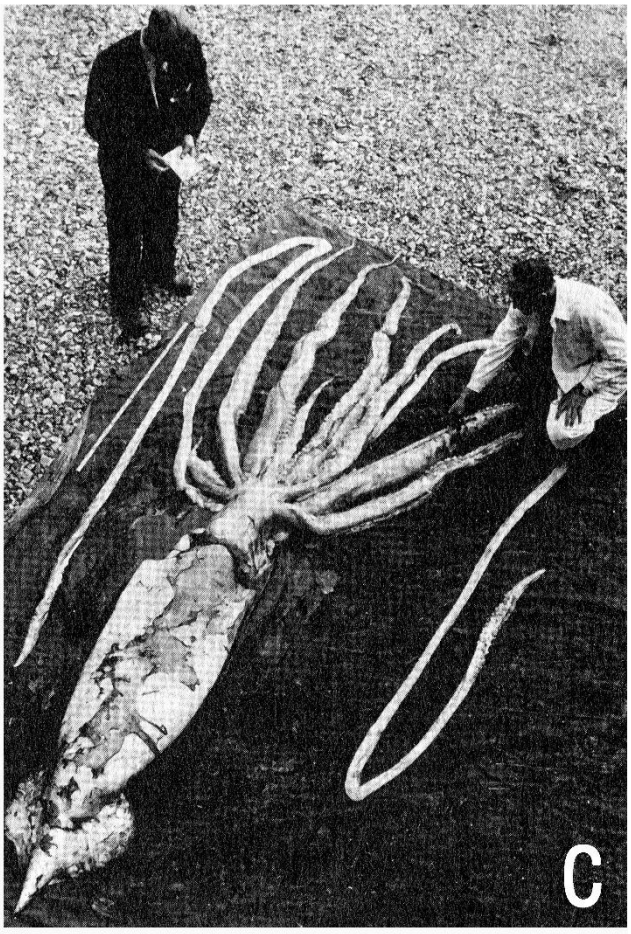
Zgodnie z relacją Montforta, geneza tego wotywnego obrazu, nawiązującego do dramatycznych wydarzeń – rzecz znamienna, znów koło wybrzeży Afryki Zachodniej – była następująca: „Na okręt załadowano niewolników, kość słoniową i złoty piasek. Właśnie podnoszono kotwicę, gdy nagle z wody wyłoniła się gigantyczna mątwa, która oplotła ramionami maszty. Ciężar potwora sprawił, iż statkowi, który położył się na burcie, groziło zatonięcie. Marynarze chwycili noże i topory usiłując obciąć ramiona stworzenia, były one jednak tak grube, że rychło stracili wszelką nadzieję. Nie wiedząc, co począć, rzucili się na kolana i zaczęli się modlić do swego patrona, św. Tomasza. Święty napełnił serca wiernej załogi nadzieją i marynarze podjęli jeszcze jedną próbę, tym razem uwieńczoną powodzeniem. Zwierzę zanurzyło się w odmęty i okręt wrócił do normalnej pozycji. Powróciwszy do St. Malo, marynarze udali się prosto do kaplicy, gdzie padli na kolana przed ołtarzem. Następnie zamówili obraz przedstawiający swoje zmagania z mątwą i zawiesili go w kościele".

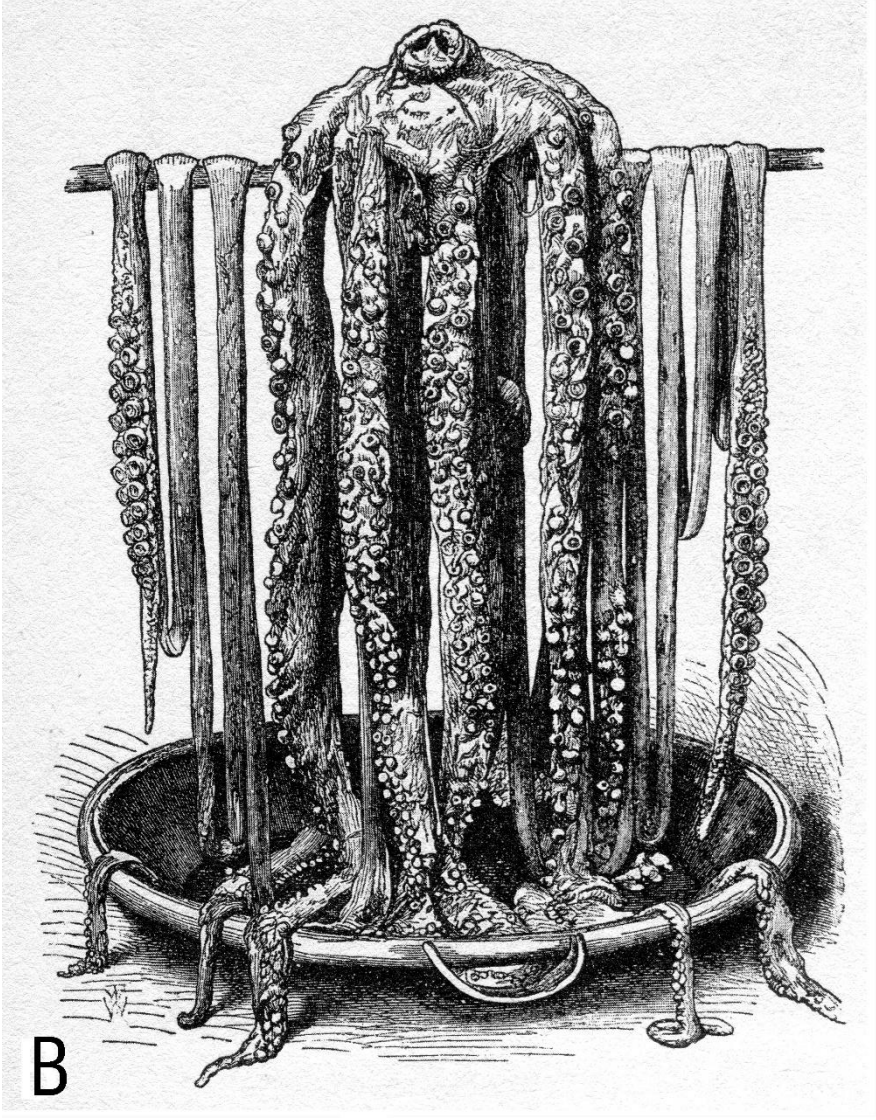
Oczywiście znów nie uwierzono Montfortowi – być może zresztą świadomie, dla sensacji bądź swoistego żartu, wyolbrzymiającego głowonoga – w każdym razie uczony, skądinąd zasłużony dla badań nad mięczakami (choćby do dziś są ważne jego opisy niektórych pospolitych europejskich gatunków ślimaków), w końcu zmarł w więzieniu. Mityczny kraken nie ukazał się nigdy, lecz istnienie gigantycznego głowonoga – konkretnie kalmara – z wolna znajdowało coraz mocniejsze naukowe potwierdzenie. Fantastyczny potwór stawał się rzeczywistością. Martwy okaz, wyrzucony na brzeg w Thingore Sand na Islandii w roku 1639 – z którego pozostały jedynie chitynowe szczęki – stał się podstawą dla profesora Japetusa Steenstrupa – wykładowcy geologii, botaniki i zoologii na uniwersytecie kopenhaskim – do opisania w roku 1849 zwierzęcia jako kalmara, dla którego utworzył nowy rodzaj: *Architeuthis*. Ta łacińska nazwa znaczy arcykalmar. Okaz mierzył 7,5-9,4 m długości. W roku 1673 inny okaz, o długości 5,8 m, znaleziony został na plaży Dingle Bay, County Kerry, w Irlandii. Wystawiony został następnie na pokaz w Dublinie, wydano też drukiem jego krótki opis. Znamienne, że morfologię zwierzęcia rozumiano wtedy na tyle słabo, by uznać typowy dla głowonogów lejek za drugą, mniejszą głowę.

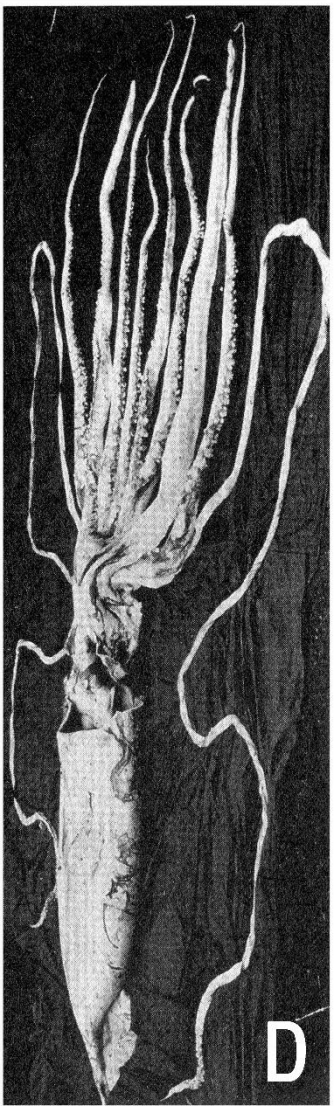
Zwłoki w różnych stadiach rozkładu znajdowano od czasu do czasu na plażach całego świata, toteż Linneusz już w roku 1735 gotów był włączyć opis zwierzęcia, pod nazwą *Sepia microcosmos,* do pierwszego wydania swojego „Systema naturae", do dziś podstawy systematyki

[2] Juliusz Verne, *20 000 mil podmorskiej żeglugi*


A


C


B


D

zwierząt i roślin. Prawdopodobnie jednak nie całkiem wierzył w istnienie tego głowonoga, bał się kompromitacji w środowisku naukowym, toteż w końcu nie zamieścił opisu w kolejnych wydaniach swego dzieła, włącznie z ostatnim – dziesiątym. W roku 1771, powracając z pierwszej wyprawy Jamesa Cooka, naturaliści ekspedycji – doktorzy Banks i Solander – obserwowali zwłoki gigantycznej *Sepia*, unoszące się na powierzchni morza koło Przylądka Dobrej Nadziei i otoczone chmarą ptactwa. Wspomniany już Steenstrup odnalazł też inne doniesienie z Islandii, z zimy roku 1790, dotyczące wyrzuconego na brzeg Arnaraesvik niemal 12–metrowego okazu.

W grudniu 1853 kolejny gigant został wyrzucony na plażę Raabjerg w Jutlandii (Dania) i pocięty przez rybaków na przynętę dla ryb, zachowano jedynie szczęki mierzące 5 na 10 cm. Na ich podstawie Steenstrup opisał w roku 1857 nowy gatunek: *Architeuthis monachus.* Trzy lata później ten sam badacz opisał kolejny – *A. dux,* na podstawie szczątków innych zwłok, przywiezionych z Bahamów do Danii przez kapitana Hygoma. W tym samym roku inny okaz wyrzucony został na brzeg Szkocji, pomiędzy Hillswick a Scalloway. Mierzył on 7 m, w tym 2,1 m płaszcz wraz z głową. 30 listopada 1861 roku u brzegów Teneryfy, Wyspy Kanaryjskie, francuskie awizo – niewielki okręt wojenny – spotkało tuż pod powierzchnią wody kałamarnicę, o długości szacowanej na 7,3 m, w tym ciało 5,5 m, a ramiona ponad półtora metra. Dowodzący awizem porucznik Bouyer podjął walkę z głowonogiem, lecz pociski i harpuny przechodziły przez galaretowate ciało. W końcu jednak zwierzę zabito i zaczęto wciągać na pokład (Ryc. 54A) – wówczas lina przecięła galaretowaty płaszcz i głowonóg zatonął, a łowcom pozostał jedynie końcowy fragment płaszcza wraz z płetwami. Porucznik Bouyer złożył na Teneryfie raport, przesłany konsulowi francuskiemu Sabin Berthelot, który przedstawił oparty na tym raporcie referat na grudniowym posiedzeniu Francuskiej Akademii Nauk.

Trudno powiedzieć jak długo jeszcze, pomimo przytoczonych powyżej obserwacji, istnienie *Architeuthis* pozostawałoby nadal obiektem powątpiewania, gdyby w ciągu dekady 1871-1881 zwierzęta te nie ukazały się w liczbie ponad 80 osobników, martwe lub dogorywające, wyrzucone na brzeg lub unoszące się na powierzchni morza, na lub w pobliżu Nowej Fundlandii. Wiadomo o około 50-60 złowionych lub zebranych przez rybaków i użytych następnie na przynęty do połowu dorsza, inne 23 były obiektem bezpośrednich badań Adisona Emery'ego Verrilla, profesora zoologii Yale University. Richard Ellis w swej fascynującej książce o potworach morskich zestawił wszystkie obserwacje *Architeuthis* (oczywiście te pewniejsze, a nie szacunki liczby zwierząt zużytych na przynęty), poczynione w okresie 1639-1993. Jest ich łącznie 137 (w tym 2 z XVII w, 3 z XVIII, 46 z XIX i 86 z XX w), niemal wszystkie dotyczą zwierząt wyrzuconych lub bliskich wyrzucenia na brzeg, i nimi się jeszcze zajmiemy. Wpierw wrócić trzeba do opowieści o atakowaniu przez gigantyczne głowonogi statków i ludzi.

Ryc. 54. *Architeuthis*: A – francuskie awizo „Alecton" koło Wysp Kanaryjskich, z upolowanym *Architeuthis,* listopad 1861, na pokład udało się wciągnąć jedynie płetwy, dopiero 12 lat później zbadano kompletny okaz, z Henry Lee, *Sea Monsters Unmasked,* Londyn 1884; B – pierwszy okaz *Architeuthis* w całości dostępny do zbadania, rozpięty nad wanną kąpielową wielebnego Mosesa Harveya, Nowa Fundlandia, 1873, na podstawie fotografii Harveya, z Henry Lee, *Sea Monsters Unmasked,* Londyn 1884; C – okaz mierzący 9 m (od końców czułków po tylny koniec płaszcza) wyrzucony na brzeg w roku 1954 w Ranheim, Norwegia, fotografia Zoological Department, Museum University of Trondheim; D – okaz mierzący 9,75 m wyrzucony na brzeg w roku 1896 w Hevne, koło Trondheimfjord w Norwegii, fotografia Zoological Department, Museum University of Trondheim

I tutaj, gdy pominiemy mity, legendy, relacje zupełnie niewiarygodne i dość obszerny materiał z literatury pięknej, to okazuje się, że pozostało bardzo niewiele – najczęściej, wręcz niemal zawsze, w spotkaniach *Architeuthis* – człowiek bestią okazuje się ten ostatni. To on atakuje i zabija głowonoga, który co najwyżej się broni. Londyński „Times" z 4 lipca 1874 roku wydrukował relację kapitana parowca „Strathowen", płynącego z wyspy Mauritius do Rangunu. Dostrzegł on szkuner, zidentyfikowany później jako „Pearl", obok którego zauważono coś przypominającego barwą i kształtem ławicę wodorostów – domniemana ławica, będąca w rzeczywistości gigantycznym kalmarem, podniosła się i wciągnęła szkuner pod wodę – przewróciwszy go w czasie, gdy dla przewietrzenia miał otwarte ładownie. Niemal całą załogę uratował „Strathowen". Relacja budzi jednak wątpliwości, bowiem weryfikującym ją badaczom nie udało się odnaleźć statku „Strathowen" ani w Lloyd's Register z tego roku, ani w National Maritime Museum, General Register of Shipping and Seamen, archiwach linii żeglugowych czy jakichkolwiek innych źródłach. Arne Gronningsaeter, kapitan 15 000-tonowego frachtowca „Brunswick", doniósł o gigantycznym kalmarze spotkanym w roku 1946, na Pacyfiku pomiędzy Hawajami a Samoa, który płynął wzdłuż statku z prędkością 20-25 węzłów (czyli 37-46 km/godzinę). Mięczak próbował się przytwierdzić do kadłuba, 4-5 m pod powierzchnią wody, lecz nie udało mu się to i wpadł w śrubę napędową, która go pocięła.

Być może jedyna pewna relacja o ataku na jednostkę pływającą, choć dla odmiany danych jest na tyle mało, że nie mamy pewności, czy to rzeczywiście *Architeuthis* (ale cóż by to innego mogło być?) pochodzi od Leonida Teligi, polskiego żeglarza, który jako pierwszy Polak samotnie okrążył świat na żaglowym jachcie „Opty" w latach 1967-69. Atak zdarzył się u wybrzeży Afryki zachodniej, na południe od równika, w listopadzie 1968 i miał przebieg następujący:

„Zbudziłem się pod wrażeniem, że obok drwale zwalają jakieś drzewo. Coś gwałtownie stukało w lewą burtę, a jednocześnie na rufie rozległ się niesamowity hałas. Jakieś mlaskanie, tłuczenie się po pokładzie.

Jakaś diabelska ryba wpadła na pokład – pomyślałem i, nie spiesząc się, z latarką w dłoni wyjrzałem z kabiny.

Przejął mnie zimny dreszcz. Za kosz rufowy trzymały mocno wężowe sploty, obok po rumplu steru, na miejscu, gdzie zwykle siedziałem, jak cepem waliła druga potężna łapa. Wynurzała się z morza pod sztormrelingiem lewej burty i sięgała prawej. Zwijało się potężne ramię, prostowało, na ślepo tłukło wokół, jakby czegoś szukając lub broniąc się przed niewidzialnym wrogiem.

Potwór z niezwykłą zajadłością miotał się przy burcie. Zdałem sobie sprawę, że to potężny głowonóg. Zapewne najechałem na śpiące zwierzę – przemknęła mi myśl. Uświadomiłem sobie z przerażeniem, że gdybym w tej chwili siedział przy sterze... Nawet lepiej o tym nie myśleć!

[...] Podczas gdy wyciągałem maczetę, wiatr stężał. Uderzał nieco z boku. Zanim żagle i samoster ustawiły „Opty" równolegle do jego kierunku, jacht przez chwilę szedł pochylony, nabierając szybkości. Uzbrojony wyskoczyłem na pokład. Głowonóg puścił już kosz rufowy, czepiał się jeszcze jedną łapą burty i nagle znikł w coraz głośniej szumiącym morzu.

[...] To jednak naprawdę byłoby niemiłe znaleźć się w objęciach takiego potwora – pomyślałem. Ramiona bestii miały zapewne po kilka metrów długości. [...] Po ustawieniu steru poszedłem spać, wycierając przedtem dłonie z lepkiej mazi, jaką zwierzę obdarowało pokład.

Dopiero znacznie później, w Dakarze, przeczytałem historię o głowonogach atakujących statki."[3]

Jeżeli nie liczyć mało wiarygodnych opowieści z ubiegłych stuleci, właściwie nie dysponujemy doniesieniami o atakowaniu przez *Architeuthis* ludzi. Może z jednym wyjątkiem. Frank Lane, w swej książce „Kingdom of the Octopus", pisze o transportowcu wojska „Britannia", który został zatopiony na Atlantyku przez niemieckiego rajdera w roku 1941. 12 członków załogi, w tym porucznik R. E. G. Cox, unosiło się w wodzie, trzymając niewielkiej tratwy ratunkowej. Cox opowiedział Lane'owi, że jeden marynarz został oderwany od tratwy i znikł pod wodą, zaatakowany przez wielkiego kalmara. Później, tej samej nocy, sam Cox stał się obiektem ataku – czułek owinął się wokół jego nogi, lecz niemal natychmiast ją uwolnił. Relacja Coxa może z powodzeniem być prawdziwa, lecz nie da się na jej podstawie zidentyfikować atakującego kalmara – o ile zresztą rzeczywiście był to kalmar. We wszystkich innych przypadkach walki z *Architeuthis* to człowiek atakował pierwszy. Oczywiście pamiętać musimy, że nie były to zdrowe osobniki *Architeuthis,* będące w pełni sił i znajdujące się w swoim naturalnym siedlisku, którym ponad wszelką wątpliwość nie jest powierzchnia morza. Widzimy jedynie – i to rzadko – osobniki martwe lub dogorywające, i nawet nie wiemy, dlaczego kończą one właśnie życie – na powierzchni morza czy wyrzucone na brzeg.

Znamienne, że ten jedyny z legendarnych potworów morskich, którego istnienie zostało w pełni potwierdzone, skutecznie uchodzi obserwatorom. Najpierw nie udało się go ujrzeć żywego Frederickowi Aldrichowi, który zorganizował specjalną „tropiącą" go ekspedycję, niedawno to samo spotkało Clyde'a Ropera, od lat zafascynowanego tym monstrualnym głowonogiem. Dwie kolejne wyprawy badawcze do podmorskiego kanionu Kaikoura przy Nowej Zelandii – miejsca skądinąd obfitującego w te zwierzęta – zakończyły się fiaskiem. Nie dały wyniku obserwacje za pomocą kamer, przyczepianych polującym na te głowonogi kaszalotom. Również użycie badawczej łodzi podwodnej nie pozwoliło ujrzeć *Architeuthis* żywego w jego naturalnym siedlisku. W ostatnich latach pojawiło się parę filmów, uzyskanych przy wykorzystaniu głęboko zanurzonych kamer, jeden z nich najprawdopodobniej rzeczywiście przedstawia niezbyt dużego osobnika *Architeuthis*, choć niewiele na nim widać. Najczęściej błędnie identyfikuje się inne większe kalmary, jak *Moroteuthis*. W roku 2012 udało się jednak po raz pierwszy sfilmować *Architeuthis dux* w dobrej kondycji i tam, gdzie normalnie zamieszkuje. Dokonano tego w pobliżu japońskiej wyspy Chichi Jima, nieodległej od Iwo Jima znanej z jednych z najbardziej krwawych walk drugiej wojny światowej. Głowonoga sfilmowano na głębokości 630 m, z pokładu niewielkiej badawczej łodzi podwodnej. Warto zauważyć, że udało się to po stu zanurzeniach i czterystu godzinach filmowania, co dobrze odzwierciedla skalę trudności. Warto też wspomnieć, że zgodnie z przewidywaniami Aldricha *Architeuthis* poruszał się sprawnie i szybko, atakując przynętę.

Wiemy o ponad stu osobnikach wyrzuconych lub bliskich wyrzucenia na brzeg. Właściwie obserwacje pochodzą z całego świata, lecz rozmieszczone są nierównomiernie, stosunkowo najmniej w tropikach. Najwięcej, bo aż 36 osobników widziano na brzegach lub w przybrzeżnych wodach Nowej Fundlandii. 16 w Norwegii, 14 w pobliżu południowej Afryki, 11 w Nowej Zelandii, 10 w Szkocji. Z wymienionych lokalizacji pochodzi więc w sumie ponad połowa wszystkich doniesień. Łącznie z Norwegii, Szkocji, Irlandii, Islandii, Danii i innych rejonów północnej Europy pochodzi 30% doniesień, a z całego Atlantyku na północ

[3] Leonid Teliga, *Samotny rejs „Opty"*

od równika – aż 66%. Dodając do tego 11% dla Nowej Zelandii i Australii z Tasmanią oraz 10% dla południowej Afryki, otrzymujemy razem 87%: Zaledwie dwa razy obserwowano *Architeuthis* na Oceanie Indyjskim na północ od południowej Afryki.

„Pod Coomb's Cove [Nowa Fundlandia] podpłynął do brzegu gigantyczny głowonóg, który mierzył 3 m długości, a w obwodzie był gruby jak spora beczka. Jedno jego ramię dochodziło do 12,5 m długości przypominając grubością przegub ludzkiej ręki. Pozostałe ramiona miały tylko po 1,8 m długości, natomiast aż po 20 cm średnicy i były bardzo mocne. Płaszcz wraz ze skórą, czerwonawy z wierzchu i wewnątrz, miał 6 cm grubości. Przyssawki skupione przy zakończeniu długiego ramienia były otoczone zębatymi brzegami, dość podobnymi do zębów ręcznej piły."[4]

26 października 1873 roku dwóch rybaków: Daniel Squires i Theophilus Piccot, łowili śledzia w Portugal Cove (Nowa Fundlandia). Gdy ujrzeli w wodzie coś, co uznali za wrak, podpłynęli bliżej, lecz kiedy próbowali przyciągnąć to kotwicą, obiekt okazał się gigantycznym kalmarem – wynurzył się, ugryzł kadłub niewielkiej łodzi, pochwycił ją mackami i zaczął wciągać pod wodę Conception Bay. Wówczas towarzyszący mężczyznom dwunastoletni chłopiec – Tommy Piccot – pochwyciwszy siekierę odrąbał macki, zapewne ratując tym życie całej trójce. Pozbawiony czułków głowonóg znikł w głębinie, a macki zabrano na brzeg. Jedną dano do zjedzenia psom, drugą Tommy Piccot zaniósł do St. John's do wielebnego Mosesa Harveya, naturalisty amatora i zbieracza osobliwości. Ten mierzący 5,8 m czułek był pierwszym namacalnym dowodem istnienia *Architeuthis* – bowiem wcześniejszy opis Steenstrupa z roku 1857 opierał się jedynie na chitynowych szczękach. W zamieszczonym w roku 1899 w „Wide World Magazine" artykule wielebny Harvey napisał, wspominając reakcję, jaką wywołał w nim ów czułek: „Byłem wówczas właścicielem jednej z najrzadszych osobliwości w całym królestwie zwierząt – czułka dotąd mitycznej diabelskiej ryby, o której istnieniu naturaliści dyskutowali od stuleci. Wiedziałem, że trzymam w ręku klucz do wielkiej tajemnicy, i że nowy rozdział będzie dodany do historii naturalnej".

Harvey ocenił kałamarnicę Tommy'ego na około 21,5 m długości i 550 kg wagi. Od tego czasu zyskał on w St. John's przydomek „Harvey Ośmiornica". Pamiętał on jednak zawsze o „wspaniałym małym Tomie", który nie tylko uratował życie płynącym z nim dwóm dorosłym mężczyznom, lecz również zorientował się w wartości niecodziennego „trofeum" i wędrował pieszo 10 mil do miasta, by znaleźć kogoś, kto doceni zdobycz. Świadom ograniczeń swojej wiedzy zoologicznej, Harvey porozumiał się ze wspomnianym już profesorem A. E. Verrillem z Yale, który zaczął publikować doniesienia w miarę napływania od Harveya, z Nowej Fundlandii, kolejnych okazów i informacji – w sumie opublikował 29 prac na ten temat. Zaledwie w miesiąc po incydencie w Portugal Cove, w grudniu 1873 roku, również na Nowej Fundlandii czterech rybaków, ciągnąc śledziową sieć, stwierdziło, że zawiera ona coś więcej niż śledzie – był w niej gigantyczny kalmar i rybacy zabili go nożami, po czym dostarczyli Harveyowi, który zapłacił im 10 dolarów za doniesienie „bestii" ostrożnie do jego domu, gdzie 9,8-metrowy głowonóg został rozpięty na drewnianej ramie (Ryc. 54B) i pokazywany licznym gościom; Verrill opisał go, jako *Architeuthis harveyi.*

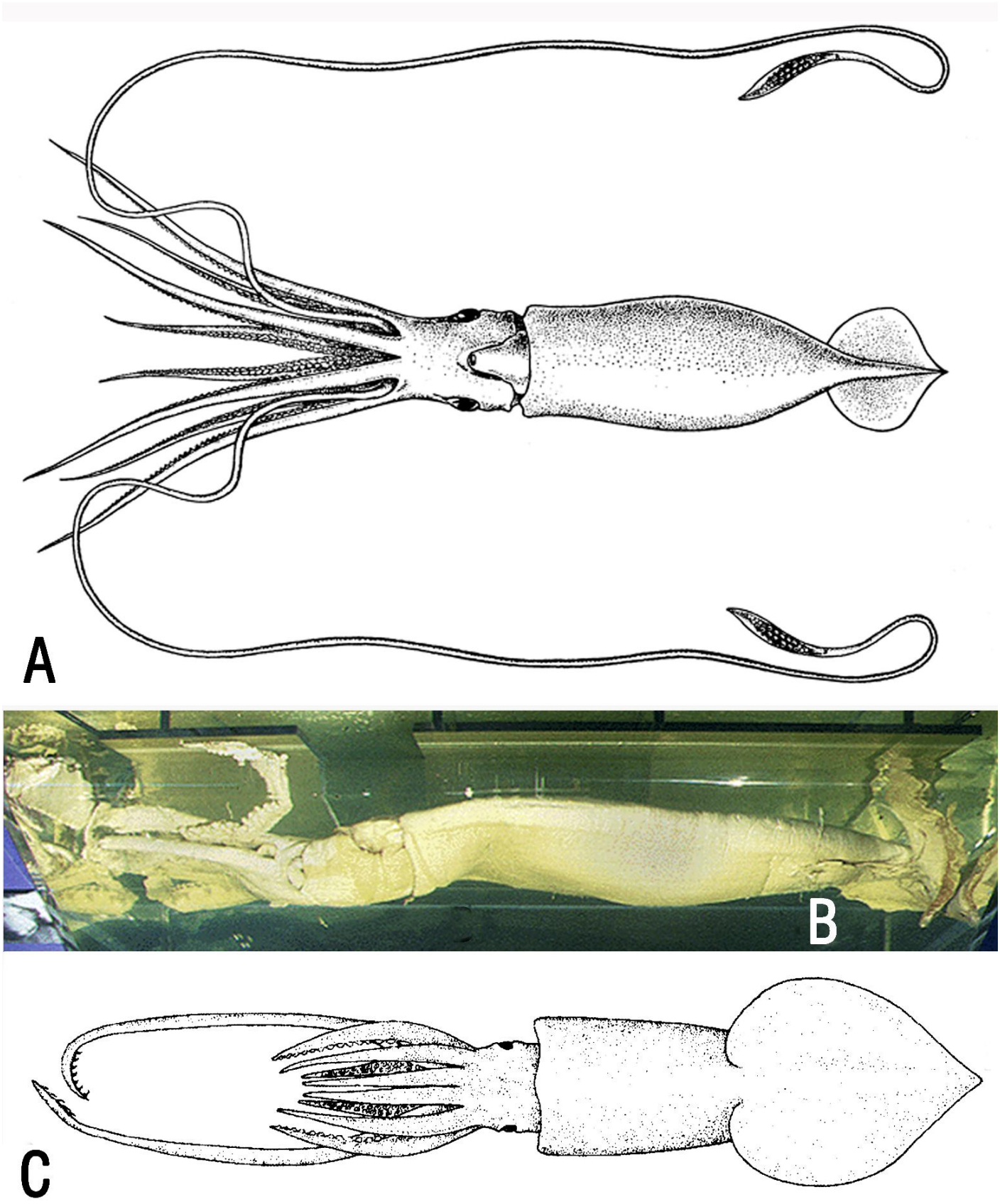
Praktycznie każdy z wyrzuconych okazów stawał się obiektem odrębnej publikacji, o ile docierał do niego kwalifikowany zoolog. Stąd przytaczanie obserwacji można by mnożyć. We

[4] H. T. Benneth, za: T. R. Henry, *Paradoksy natury*

wrześniu 1877 roku „okaz w niemal idealnym stanie" został wyrzucony na brzeg Catalina, Trinity Bay na Nowej Fundlandii podczas silnego sztormu, jeszcze żywy. Wystawiony został na pokaz, przez 2-3 dni, w St. John's, po czym zakonserwowany i wysłany do New York Aquarium. Mierzył 12 m, oczy miały średnicę 20,3 cm, czułki liczyły 9,1 m. Odlew tego okazu znajduje się w ekspozycji nowojorskiego Muzeum Historii Naturalnej. Także w 1877, w Lace Cove, Trinity Bay, około 20 mil od miejsca znalezienia tego osobnika, morze wyrzuciło innego żywego *Architeuthis,* który usiłował wydostać się na głębszą wodę, żłobiąc w brzegu kanał potężnym strumieniem wody wyrzucanej z lejka, lecz bezskutecznie. Inne osobniki wyrzuciło w pobliżu w latach 1878 i 1879. Okaz zebrany przez rybaków z Gloucester na Grand Banks w roku 1871 oceniono na około 910 kg wagi. Inny, wyrzucony na brzeg Coomb's Cove, Fortune Bay (Nowa Fundlandia) jesienią 1872 roku, mierzył 15,9 m.

W kwietniu 1875 roku trzech rybaków koło Boffin Island, przy brzegu Connemara w Irlandii, dostrzegło na powierzchni wielkiego kalmara. Podpłynęli i jedno po drugim poobcinali mu ramiona, uważając, by nie znaleźć się w zasięgu więcej niż jednego z nich, po czym zawlekli okaleczone zwierzę do brzegu. Okaz mierzył 14,3 m, a oczy miały średnicę 38,1 cm – najwięcej z dotąd zmierzonych. Clyde Roper i Kenneth Boss, w pracy z roku 1982, za „największy okaz odnotowany w naukowej literaturze" uznali osobnika mierzącego 16,8 m, wyrzuconego na brzeg Island Bay w Cieśninie Cooka, Nowa Zelandia i opisanego przez T. W. Kirka, jako *A. verrilli*. Tenże Kirk napisał w roku 1887: „I teraz znów mamy innego z tych wysoce interesujących, lecz budzących poważne obiekcje gości", gdy w Lyall Bay na Nowej Zelandii morze wyrzuciło okaz o wyjątkowo długich ramionach, mierzący też 16,8 m i opisany przez Kirka, jako *A. longimanus.*

Norwegia, o bardzo długim i silnie rozwiniętym zachodnim wybrzeżu to inne miejsce, gdzie dokonano szeregu obserwacji żywych i martwych *Architeuthis,* zwanych tu *Kjaempebleblekkspruten* (Ryc. 54C-D). W listopadzie 1915 Joakim Leroen ujrzał na powierzchni fiordu, na północ od Bergen, zwierzę płynące wolno na powierzchni, tyłem do przodu. Podpłynął doń i wbił oścień w ogromne oko – głowonóg, dotąd jasnej barwy, stał się głęboko purpurowy, uwolnił czernidło zabarwiając wodę wokół i wzniósł nad powierzchnię długie czułki, dwukrotnie usiłując pochwycić nimi prześladowcę. Sąsiedni rybak pospieszył jednak z pomocą i wspólnie unieruchomili zwierzę w płytkiej wodzie. W sierpniu 1982 rybak Rune Ystebo zobaczył z okna swego domu w Bergen coś, co uznał za grupę nurków – podpłynął więc swą małą łodzią i ujrzał żywego *Architeuthis,* którego zabił i odholował do brzegu. Głowonóg mierzył 10 m i ważył 220 kg. Dr Ole Brix, dyrektor laboratorium zoologicznego uniwersytetu w Bergen, przeprowadził analizę krwi tego okazu – stwierdził, że jej pojemność tlenowa jest skrajnie ograniczona, co prowadziło do wniosku, że *Architeuthis* jest powolnym pływakiem i, być może, raczej pasywnym, oportunistycznym drapieżnikiem. Ponad 14-metrowy martwy okaz unoszący się na powierzchni morza widziano w roku 1958 koło wysp Bahama. 15 *Architeuthis,* czyli kolejna seria, lecz nie tak liczna jak 90 lat wcześniej, wyrzucone zostało na brzegi Nowej Fundlandii w latach 1964-1982. W lutym 1980 pozbawiony czułków młodociany okaz samicy o długości 3,7 m (estymowana długość całkowita



Ryc. 55. Gigantyczne kalmary: A – *Architeuthis dux* (wg Kondakowa 1948, z Falniowskiego 2001); B – okaz w ekspozycji Smithsonian w Waszyngtonie, wyrzucony na brzeg Plum Island, Massachusetts, w lutym 1980 roku, uznany za częściowo wyrośnięty przy długości 9 metrów; C – *Mesonychoteuthis hamiltoni*.

to 9,1 m) i oczach średnicy 25 cm, wyrzucony został na brzeg Plum Island, Massachusetts, U.S.A. i następnie wystawiony w Smithsonian Museum of Natural History w Waszyngtonie (Ryc. 55B).

Rozmiary *Architeuthis* i siła jego ramion dostatecznie tłumaczą, dlaczego zwierzę uchodzi zwykle włokom zarówno jednostek badawczych, jak i rybackich. Ostatnio, w wyniku stosowania specjalnych, wielkich włoków, ciągniętych przez duże jednostki o silnych maszynach, złowiono pewną liczbę okazów, lecz niemal zawsze były one drobnych rozmiarów. Tak więc osobniki w pełni wyrośnięte znamy z przewodów pokarmowych kaszalotów i z wyrzuceń na brzeg – w obu przypadkach więc nie dostarcza to danych ani o biologii tego mięczaka, ani o jego normalnie zamieszkiwanym siedlisku. Spróbujemy jednak zestawić pokrótce fakty i przypuszczenia. Zważywszy, że każdy znany okaz *Architeuthis* był nieco inny, a wiele opisano jedynie na podstawie szczęk czy kawałka czułka, zazwyczaj też zwłoki były mniej czy bardziej uszkodzone czy wręcz w różnie zaawansowanym stadium rozkładu, nie może dziwić, że opisano 19 gatunków. Obecnie raczej przyjmuje się istnienie trzech: *A. sanctipauli* na południowej półkuli, *A. japonica* w północnym Pacyfiku i *A. dux* w północnym Atlantyku (Ryc. 55A-B). W rzeczywistości jednak może to być wszystko jeden gatunek (*A. dux*) lub też więcej nawet niż 19, wciąż wiemy za mało. Ostatnio jednakże zbadano wybrane odcinki DNA *Architeuthis dux* u 43 okazów, pochodzących z całego świata. Raczej niespodziewanie okazało się, że genetycznie osobniki te były niemal identyczne i zupełnie brakowało jakiegoś zróżnicowania geograficznego. Wskazywałoby to na jedną wielką, „światową" populację tych kosmopolitycznych i ruchliwych zwierząt, choć może być także choć częściowo wynikiem ostrej selekcji.

Nie wiadomo, dlaczego miało miejsce owo liczne pojawienie się *Architeuthis* przy Nowej Fundlandii pod koniec ubiegłego stulecia. Frederick Aldrich przypuszcza, że było to wynikiem występujących co mniej więcej 90 lat fluktuacji Prądu Labradorskiego – gdy jego zimna część, zwana Avalon Branch, osiąga północno-wschodnią Nową Fundlandię, przynosi podążające za chłodnymi wodami *Architeuthis*. Aldrich przewidział ponowne pojawienie się głowonogów w latach sześćdziesiątych naszego stulecia, które skądinąd okazało się niezbyt liczne, a jednocześnie *Architeuthis* ukazał się wówczas w podobnej liczbie osobników przy brzegach Nowej Zelandii. Inna sprawa, że nie wiemy, czemu wówczas zwierzęta te giną. Jedni sądzą, że niska temperatura zniesione za daleko na północ *Architeuthis* najpierw oszałamia je, by następnie zabić. Inni, że wyższa temperatura, uniemożliwiająca wiązanie dostatecznych ilości tlenu przez hemocjaninę, powoduje śmierć głowonoga – czyli odwrotnie. To przykład nieźle ilustrujący, jak niewiele wiemy o tym zwierzęciu.

Nawet rozmiary, jakie osiągać mogą największe osobniki *Architeuthis*, niewątpliwie największego ze współczesnych bezkręgowców, oceniane bywają różnie. Zmierzono 17 m, powszechnie nie kwestionuje się 18, przy wadze około 900 kg. Nieraz jednak podawane jest 22 m i waga nawet do dwóch ton. Zasłużony dla badań nad *Architeuthis* i już wspominany Frederick Aldrich z Memorial University na Nowej Fundlandii – niewątpliwy rekordzista w zakresie liczby badanych szczątków *Architeuthis,* których widział aż 15 wyrzuconych na brzeg – stwierdził w wywiadzie dla telewizji, że jego zdaniem głowonóg ten osiągać może rozmiary aż 46 m, co wydawać się musi wielkością przesadzoną, choć ten wytrawny teutolog zapewne

miał jakieś podstawy do takiego sądu. Skądinąd różnorodność morfologii dotąd opisanych szczątków wskazuje, że raczej bez wątpienia mamy do czynienia z szeregiem gatunków i być może niektóre z nich rzeczywiście bywają dużo większe niż owe 18 m. Znamy zresztą opisy znajdowanych na brzegu morza macek o długości 20 m i więcej, fakt, że niepochodzące od kwalifikowanych zoologów.

Częstokroć za argument, przemawiający za osiąganiem przez *Architeuthis* znacznie większych rozmiarów, uznawana jest średnica blizn na skórze kaszalota, pozostawianych przez otoczone chitynowymi ząbkami przyssawki tego głowonoga. Bywają one dużo większe od zmierzonych u badanych dotąd kalmarów, a więc powinny być świadectwem walki wieloryba z kalmarem o długości znacznie większej niż około 20 m. Wiele opisów jest jednak błędnie interpretowanych lub np. tłumaczonych z holenderskiego przez tłumacza nie najlepiej znającego ten język (przykładem mylenie przyssawki z okiem, skądinąd rzeczywiście ogromnym). Ponadto przyssawki mają podobną średnicę u *Architeuthis* różnych rozmiarów, same blizny zwiększają średnicę u rosnącego kaszalota, a podobne blizny są także następstwem infekcji przez nicienie pasożytujące w skórze wieloryba. Oczy *Architeuthis* to największe oczy znane w świecie zwierząt, mają średnicę do 38 cm. Dla porównania, średnica oczu polującego na *Architeuthis* kaszalota nie przekracza 6 cm, a płetwala błękitnego – największego znanego zwierzęcia wszechczasów – 18 cm. Jeżeli rozmiary oczu *Architeuthis* skojarzymy z ich perfekcyjną budową, nie może ulegać wątpliwości, że zwierzę to jest wzrokowcem. Potężne statocysty zorientowane są skośnie do osi długiej ciała, więc zapewne naturalna pozycja głowonoga w głębinach też musi być odchylona od poziomu, z głową i ramionami zwisającymi ku dołowi. Brak narządów świetlnych. Osobniki martwe nie dają wyobrażenia o barwie żywego zwierzęcia – najprawdopodobniej, jak inne głowonogi, barwa może się łatwo zmieniać w szerokim zakresie, takie też raptowne zmiany barwy obserwowali rybacy na Nowej Fundlandii i w Norwegii. Normalna barwa, u nieniepokojonego zwierzęcia, wydaje się ciemno purpurowoczerwona, nieco jaśniejsza od spodu lub karminowa – u wielu martwych lub umierających zwierząt widoczne były przynajmniej ślady barwy czerwonawej. Choć głowonóg zamieszkuje najprawdopodobniej strefę słabo oświetloną, zachował woreczek czernidłowy. Inna rzecz, że niewielki i czernidła jest mało, zwierzę nie może więc uwalniać chmury tworzącej rodzaj zasłony dymnej, jak u wielu głowonogów. Zasłona taka jednak nie jest potrzebna, bowiem przed niewieloma napastnikami musi się chronić tak duży głowonóg, a polujący nań kaszalot i tak posługuje się echolokacją.

Gigantyczne rozmiary *Architeuthis* budzić muszą grozę i sugerują, że to niezmiernie groźny, agresywny i sprawny drapieżnik. Jak wiemy, nikt go dotąd w jego środowisku nie widział, a przewody pokarmowe znajdowanych martwych lub kończących życie osobników są niemal zawsze puste – nie wiadomo więc, co jest jego zdobyczą. W sumie znów pozostają jedynie przypuszczenia. Oczywiście tak wielkie zwierzę musi być potencjalnie groźne i dla większych z potencjalnych ofiar, także człowieka, jednakże być może głowonóg ten jest stosunkowo słabym pływakiem i nie jest tak sprawnym drapieżnikiem, jak np. *Dosydicus gigas*. Opinie badaczy są podzielone. J. Z. Young, badając okaz wyrzucony na brzeg w Scarborough, Yorkshire, Wielka Brytania, w roku 1933, nie znalazł u niego gigantycznych włókien nerwowych, co wraz z neutralną pływalnością oraz wysokim stężeniem jonów

amonowych w płaszczu i ramionach wskazuje na niespecjalnie szybkie pływanie. G. C. Robson, opisując ten sam okaz, uznał głowonoga za raczej powolne zwierzę – na co wskazują niewielkie rozmiary płetw – żyjące koło górnych granic stoku kontynentalnego, w zimnych wodach na głębokości 180-360 m, a budowa jego przyssawek wskazuje na łowienie raczej niezbyt dużych zwierząt – może wręcz dennych bezkręgowców i padliny. G. Voss w roku 1959 zwrócił uwagę na słaby rozwój chrząstek zamykających płaszcz (w postaci zaledwie płytkich bruzd i niewysokich grzbietów) i podobny niedorozwój zastawek lejka. Niektórzy teutolodzy sądzą, że *Architeuthis* jest pasywnym drapieżnikiem, kompensującym niewielką ruchliwość długością czułków i ramion, którymi łowi zaskoczone ofiary.

Z drugiej strony, na ramionach głowonoga mieści się wiele setek przyssawek o średnicy do 3 cm, potężne mięśnie zwierają szczęki, krótkie i grube, dające wielki nacisk, a ściana płaszcza jest gruba. W sumie więc napęd *Architeuthis* ma dostateczną moc– głowonóg nie rozwija zapewne prędkości maksymalnych jak dla kalmarów takiej wielkości, lecz i tak zdecydowanie powolny być nie może. Wspominany już Aldrich uważał, że słaby rozwój aparatu zamykającego płaszcz ograniczać musi manewrowność zwierzęcia, zwłaszcza odwracanie kierunku płynięcia, lecz nie samą prędkość, niezbędną choćby dla umknięcia kaszalotowi. Wieloryb ten osiąga maksymalnie 18-22 km/godzinę, gdy dla *Architeuthis* oblicza się prędkość 37-46 km/godzinę, wartości te potwierdza też parę obserwacji, w tym przytoczona wcześniej relacja kapitana Gronningsaetera. Faktycznie trudno uznać za słabe zwierzę zdolne do wyrycia w piasku i żwirze głębokiego kanału strumieniem wyrzucanej z lejka wody.

Aldrich przypuszczał, że pokarmem głowonoga są głównie rekiny i płaszczki. Wiemy, że częsty jest też u nich kanibalizm. O rozmnażaniu, cyklu życiowym i siedlisku autentycznie zamieszkiwanym wiemy niewiele. W roku 1984 w Cove Bay, na południe od Aberdeen w Szkocji, morze wyrzuciło na brzeg samicę pozbawioną czułków, długości 4,2 m (płaszcz 1,8 m), w której ciele znaleziono około 3 000 jaj, zgodnie z szacunkami jedna samica może składać ich do 40 000. Stosunkowo niewielki nowozelandzki *A. kirki,* o płaszczu nieprzekraczającym długości 2,14 m, w latach 1983-1988 złowiony był 24-krotnie, z głębokości 296-1 100 m, najczęściej około 500 m. Osobniki najmłodsze są skrajnie rzadkie, więc zapewne wzrost jest szybki, a długość życia *A. kirki* szacuje się na około trzech lat. To jednak są spekulacje, niektóre szacunki mówią o sześciu latach i więcej. Młodociane innych gatunków *Architeuthis* również łowiono bardzo rzadko. W roku 1982 australijski statek badawczy, trałując na 2 000-metrowej głębinie koło Sydney, wydobył młodocianą samicę o długości płaszcza 42 cm. W zbiorach Uniwersytetu w Miami na Florydzie znajdują się dwa młodociane okazy *Architeuthis,* wydobyte z przewodów pokarmowych ryb *Alepisaurus,* polujących w górnych 300 m otwartego Wszechoceanu w tropikach i ciepłej części strefy umiarkowanej. 18 młodych *Architeuthis* o długości płaszcza zaledwie 60 cm złowiono w Pacyfiku, 250 mil na zachód od Los Angeles, z głębokości około 5000 m, więc nie przy stoku kontynentalnym. Rzadziej udawało się złowić osobniki większe. W 1980 złowiono koło Oregonu *Architeuthis* o płaszczu 1,6 m, a Koło Zairu i Namibii łowiono osobniki o całkowitej długości 4,4 m. Nowozelandzcy rybacy, przy użyciu specjalistycznego sprzętu do połowu głębinowych ryb, raz po raz wyciągają niemałe okazy *Architeuthis,* zwłaszcza z rejonu

wspomnianego już podmorskiego kanionu Kaikoura. Być może głowonogi te rozmnażają się i spędzają młodość w ciepłych, subtropikalnych wodach, na głębokości 100-300 m, a starsze zamieszkują i toń wodną, i w pobliżu dna, na głębokościach 100-200, ale i 600 m. Później, w poszukiwaniu pokarmu, *Architeuthis* migruje do żyźniejszych wód chłodnych – w każdym razie największe osobniki, na ogół będące samicami, spotyka się wyłącznie na krańcach zasięgu, którymi byłyby okolice Nowej Fundlandii, Norwegii czy Nowej Zelandii.

Trudno nie zająć się, choćby najkrócej, walkami staczanymi przez kaszaloty – największe drapieżniki wśród kręgowców, z *Architeuthis* – największym drapieżnym bezkręgowcem. Walki te teoretycznie mogą się przenosić na powierzchnię morza i być przez człowieka obserwowane:

„[...widziałem] bardzo wielkiego kaszalota zwartego w śmiertelnym uścisku z kałamarnicą prawie tak wielką jak on sam, której niekończące się ramiona zdawały się oplatać całe jego ciało. Głowa kaszalota robiła wrażenie prawdziwego kłębowiska wijących się ramion. Okazało się, że trzymał w swych szczękach tylną część głowonoga i w solidny, metodyczny sposób przepiłowywał go. Z boku czarnej, nieforemnej głowy walenia wyłaniała się głowa kałamarnicy – podobnie potworny obraz można by wyobrazić sobie tylko w malignie.”[5]

Ten barwny opis, pomimo niewątpliwych walorów literackich, wydaje się niczym więcej niż właśnie literaturą piękną – wiele szczegółów nie zgadza się z tym, co wiemy, zapewne całość została po prostu wymyślona. Rzeczywistych obserwacji niemal zupełnie brak – choć istnieje wiele pięknych obrazów i rysunków przedstawiających takie zmagania – a te relacje, które są, zawierają niewiele danych. Tuż przed wybuchem II wojny światowej J. W. Wray żeglował koło wysp Kermadec, na północ od Nowej Zelandii. Zauważywszy skotłowaną wodę podpłynął bliżej – z wody wyłonił się czułek o długości niemal ośmiu metrów, zafalował w powietrzu i znikł w wodzie, a później z wody wyłonił się przód wielkiego wieloryba, którego głowę owijały gigantyczne czułki, po czym pokazały się jeszcze dwa czułki. Choć Wray nie zidentyfikował wieloryba, a głowonoga uznał za gigantyczną ośmiornicę, długość czułków wskazuje na *Architeuthis,* a rejon świata – na kaszalota. Wiele lat wcześniej, 8 lipca 1875 roku, załoga i oficerowie brytyjskiego barku „Pauline” widzieli, około 20 mil od przylądka San Roque w Brazylii, walkę kaszalota z jakimś zwierzęciem. Kapitan George Drevar zamieścił opis wraz z rysunkiem w „Illustrated London News” – czułek *Architeuthis,* uznany przez kapitana za węża, owijał trzykrotnie wieloryba.

Cennym źródłem informacji o gigantycznym kalmarze są osobniki i ich pozostałości – chitynowe szczęki nieulegające strawieniu – wydobywane z przewodów pokarmowych kaszalotów. Inna rzecz, że treść przewodów pokarmowych kaszalotów badana jest od niedawna, tzn. od czasu wprowadzenia wielkich wielorybniczych statków-baz oraz baz lądowych. Wcześniej, gdy oprawiano wieloryby przy burcie statku, zdejmowano z nich jedynie tłuszcz, pozostawiając resztę tuszy wraz z wnętrznościami nienaruszone. Pomysł, by badać treść przewodów pokarmowych kaszalotów, które są zdolne do zjadania mieszkańców głębin zbyt silnych i szybkich, aby łowić je bezpośrednio, a same – często przebywając na powierzchni – stają się obiektem połowów wielorybników, pierwszy wykorzystał pod koniec

[5] Frank T. Bullen, *Podróż kaszalota*

XIX stulecia wielce zasłużony dla badań oceanograficznych Albert I, książę Monako. Inna sprawa, że *Architeuthis* to nie jedyny pokarm kaszalota. Analiza treści przewodów 174 osobników północnopacyficznych kaszalotów wykazała, że zjadane jest także 16 innych gatunków kalmarów, dwa ośmiornic i pięć gatunków ryb. Zarazem samce są większe i nurkują głębiej, toteż skład ich diety jest inny niż u samic. Przewody pokarmowe kaszalotów złowionych koło Durbanu, południowa Afryka, niemal zawsze zawierały szczątki głowonogów, lecz większość ofiar miała około metra długości – bardzo duże głowonogi reprezentowane były jedynie przez szczęki i blizny na skórze. W roku 1952 koło Madery obserwowano wymiotowanie świeżo połkniętym, jeszcze dającym znaki życia *Architeuthis*, mierzącym ponad 10 m. Podobnej wielkości okaz, wagi 184 kg, wydobyto z żołądka w bazie wielorybniczej Porto Pim na wyspie Fayal w archipelagu Azory. Z 552 kaszalotów, złowionych koło Kalifornii w latach 1959-1970, 12 miało w żołądkach szczęki *Architeuthis*, mierzące niekiedy ponad 15 cm.

Szczęki tworzą w żołądku kaszalota swoiste archiwum dokumentujące zjedzone głowonogi, nie ulegają bowiem ani strawieniu, ani wydaleniu, chyba że w bryle otaczającej je ambry. Liczba szczęk w przewodzie jednego kaszalota sięga 7 000, a może nawet 28 000, co daje 3 500 lub, odpowiednio, 14 000 zjedzonych kalmarów, jako że szczęki to twory parzyste. Oczywiście trudno oszacować zarówno łączną liczbę i biomasę kaszalotów we Wszechoceanie, jak i ich zapotrzebowanie pokarmowe. Najprawdopodobniej jednak kaszaloty zjadają rocznie nie mniej niż 100 mln ton kalmarów, czyli więcej niż biomasę globalną rocznych połowów rybackich i prawdopodobnie mniej więcej tyle, co łączna biomasa całej populacji ludzkiej. Daje to pewne wyobrażenie o liczebności dużych kalmarów – choć osobniki dłuższe niż metr łowi się rzadko, w rzeczywistości kalmary to najliczniejsze duże zwierzęta Wszechoceanu.

Architeuthis osiąga taką samą długość jak kaszalot, lecz oczywiście jest bez porównania lżejszy. W starciach z kaszalotem wydaje się jednak nie mieć szans – potężny aparat gębowy może sprawnie gryźć, jednak natrafia zawsze na bardzo grube pokłady tkanki tłuszczowej, gryząc nie czyni więc większej krzywdy wielorybowi. Potężne czułki i ramiona głowonoga służą do chwytania ofiary, natomiast – jak sądzimy – nie potrafią dusić podobnie jak wąż. Sugeruje się więc, że głowonóg zatyka końcem czułka otwór oddechowy kaszalota – co teoretycznie mogłoby doprowadzić do uduszenia walenia, jednak zapewne należy to „między bajki włożyć" – a gdyby nawet rzeczywiście zatykał, to kaszalot wytrzymuje po jednym wdechu do półtorej godziny, w tym czasie więc w końcu jakoś by głowonoga zabił i uwolnił się od jego czułka. Kaszalot ma zęby wyłącznie w dolnej szczęce, służące raczej nie gryzieniu, a jedynie unieruchamianiu ofiary. Zresztą w różnym stopniu nadtrawione kalmary, znajdowane w przewodach pokarmowych walenia, zwykle nie mają mechanicznych uszkodzeń, nie noszą śladów zębów. Ponadto, jak wiemy, nawet niewielki kalmar rozwija prędkość około 40 km/godzinę, bez porównania wyższą niż kaszalot, jest też znacznie zwrotniejszy. Dodać trzeba, że trudno wyobrazić sobie kaszalota uganiającego się za kolejnymi, niewielkimi kalmarami i zaspokajającego w ten sposób zapotrzebowanie pokarmowe, zwłaszcza że, jako u zwierzęcia stałocieplnego, koszty utrzymania są wysokie – mniej więcej 1-2 tony pokarmu dziennie muszą być przez niego zjedzone. Pozostaje więc

zagadką, w jaki sposób kaszalot łowi kalmary. Przypuszcza się, choć to jedynie hipotezy, że kaszalot zabija, a przynajmniej oszałamia kalmary potężną, skoncentrowaną wiązką dźwięku. Być może ten sam system, którego normalnie używa do wytwarzania wiązki ultradźwięków służących echolokacji, wykorzystuje do generowania silnego impulsu, zdolnego do zabicia głowonoga, czy przynajmniej jego oszołomienia – unieruchomienia lub spowolnienia. Możliwe, że generatorem dźwięku jest charakterystyczny, potężny nos kaszalota mieszczący worki, rury i zawory wypełnione olejem (spermacetem). W każdym razie kaszalot nurkuje za głowonogami na głębokość nawet 3 000 m.

Kosmopolityczny, bowiem spotykany w całym Wszechoceanie *Architethis* (Ryc. 55A), czyli kałamarnica olbrzymia, nie wyczerpuje tematu wielkich kalmarów. Wiele obserwacji od dawna wskazywało, że znajdowane szczątki tych głowonogów są daleko bardziej różnorodne niż to możliwe w obrębie jednego rodzaju, niewątpliwie wiele jeszcze pozostaje do odkrycia. Wiemy już jednak o innym kalmarze, zupełnie z *Architeuthis* niespokrewnionym. To *Mesonychoteuthis hamiltoni*, osiągający podobnie jak *Architeuthis* 3 m długości płaszcza, choć całkowitą długość, wraz z proporcjonalnie krótszymi mackami, jedynie około 10 m. Jest za to znacznie masywniejszy i cięższy – gdy masę *Architeuthis* szacuje się ma około 300 kg, to beczkowatego *Mesonychoteuthis* na 495 kg, stąd bywa on nazywany kałamarnicą kolosalną i jest bezkręgowcem o największej masie ciała, ma też oczy większe jakiekolwiek inne zwierzę, osiągające średnicę niemal 30 cm. *M. hamiltoni* występuje jedynie w wodach wokół Antarktydy, czasami trafiając się nieco dalej na północ, niemal po Ziemię Ognistą. O ile *Architeuthis* nie należy do najszybciej pływających kalmarów, to *Mesonychoteuthis* pływa o wiele wolniej. Niewątpliwie jest jednym z drapieżników najwyższego poziomu, jednak raczej dość niezgrabnie poruszającym się oportunistą, zjadającym to, co jakoś da się złapać. Gigantyczne rozmiary *M. hamiltoni* uznać można jako przypadek polarnego gigantyzmu – szereg polarnych zwierząt jest skrajnie duża, co można wiązać z niskim metabolizmem w zimnych wodach, bardziej nasyconych tlenem, a także bogactwem dostępnego pokarmu. W odróżnieniu od *Architeuthis,* na końcowych odcinkach czułków *Mesonychoteuthis* obok drobnych przyssawek znajdują się dość masywne chitynowe haki. Od *Architeuthis* różni go też posiadanie luminoforów – narządów świetlnych – wydłużonych struktur położonych po brzusznych stronach oczu. Osobniki młodociane o płaszczu długości do 4 cm spotyka się głównie przy powierzchni, do głębokości 500 m, to starsze zamieszkują głębiny do 2 000 m.



Lambi, czyli *Strombus gigas*, San Felipe de Puerto Plata, Dominikana



Muszle ostryg upieczonych w piecu, Cabrousse, Senegal



Smażone kalmary, Kuta, Bali, Indonezja



Grilowana ośmiornica, Bunga Mekar, Penida Island, Indonezja