

ANNALES
UNIVERSITATIS MARIAE CURIE-SKŁODOWSKA
LUBLIN — POLONIA

VOL. II, 13

SECTIO C

30.XII. 1947

Z Zakładu Zoologii Ogólnej i Ewulucjonizmu Wydziału Matematyczno-Przyrodniczego U. M. C. S.
Kierownik: prof. dr Henryk Raabe

Zdzisław RAABE

**Drogi przystosowań morfologicznych
do życia pasożytnego wśród wymoczków**

**Les voies des adaptations morphologiques
à la vie parasitique chez les ciliés**

T R E Ś Ć

	Str.
Wstęp	301
I. Systematyczny przegląd materiału	304
II. Wpływ środowiska na budowę pasożyta	315
1. Pasożyty zewnętrzne	
2. Pasożyty światła organów	
3. Pasożyty jamy ciała, tkanek itp.	
III. Tigmotaktyzm i organoidy czepne	322
1. Rzęskowy aparat tigmotaktyczny	
2. Kolce i haki	
3. Przyssawki	
IV. Przejście do życia osiadłego	336
1. Zanikanie urzęsieuia	
2. Budowa i rola powierzchni przylgowych	
3. Rozmnażanie i koniugacja bezrzęsych form osiadłych	
4. Inne postacie osiadłego życia wymoczków	
5. Stadia pływające — tomity — form osiadłych	
V. Przekształcanie się aparatu gębowego	352
1. Urządzenia osłaniające gębę	
2. Wybiórczy rzęskowy aparat adoralny	
3. Modyfikacje aparatu gębowego i wtórne urządzenia ssące	
4. Zanikanie gęby — astomatyzm	

VI. Inne zmiany w budowie ciała wymoczków pasożytnych	369
1. Zmiany kształtu ciała	
2. Urządzenia wzmacniające	
3. Zmiany w organoidach wewnętrznych	
4. Zmiany aparatu ruchu	
VII. Specyficzność i zmienność wymoczków pasożytnych	385
1. Specyficzność parazytofauny pierwotniaczej	
2. Wpływ środowiska II rzędu na parazytofaunę i budowę jej przedstawicieli	
3. Wpływ wzajemny wymoczków w obrębie parazytocenozy	
Zamknięcie	392
Streszczenie	393
Spis cytowanej literatury	400
RÉSUMÉ	405

W s t ę p.

Przystępując do omawiania tego dość szerokiego zagadnienia należy dokładnie ograniczyć i sprecyzować temat rozważań, zarówno pod względem ich zakresu systematycznego jak i biologicznego.

Przedmiotem rozważań będą wymoczki — *Ciliata*, a przede wszystkim wymoczki równorzęse — *Holotricha*, jako stanowiące grupę badaną przez autora przez szereg lat. Z konieczności, dla zilustrowania poszczególnych zagadnień, nieodzowne będzie zajęcie się nie tylko wymoczkami innych grup, ale nawet poczynienie pewnych dygresji w dziedzinę odleglejszych grup pasożytów.

Przy rozpatrywaniu wszelkich zagadnień związanych z pasożytnym trybem życia konieczne jest jednak ustalenie dokładne tego, co pod pasożytnictwem będzie się rozumieć. Definicja pasożyta nie jest bowiem jasno ustalona i powszchnie przyjęta. Wielokrotnie pokutuje jeszcze w literaturze stare, leuckartowskie określenie, traktujące pasożyta jako organizm znajdujący pożywienie na innym organizmie — określenie zatem mało precyzyjne i nie zupełnie ścisłe.

Trudno by było również przyjąć późniejsze definicje pasożyta jako organizmu żyjącego „na koszt“ innych organizmów i przynoszącego im mniej lub bardziej wyraźną szkodę. W takim ujęciu nie można by było odróżnić pasożyta od drapieżnika, choćby wprowadziło się uzupełnienie, że pasożyt nie zabija ofiary jak drapieżnik — tym bardziej, że wielokrotnie organizm będący drapieżnikiem w stosunku do drobniejszych zwierząt, jest w stosunku do większych organizmów pasożytem.

Możliwe do przyjęcia było by już określenie Dofleina (1916), ujmujące pod nazwą pasożyta wszystkie te zwierzęta, „welche sich zum Zweck der Nahrungsaufnahme an oder in anderen lebenden Organismen aufhalten“.

Najwłaściwsze moim zdaniem jest jednak ujęcie Pawłowskiego (1934) i Dogiela (1941), traktujących pasożytnictwo jako pojęcie ekologiczne. W ujęciu tym pasożyta można określić jako organizm wykorzystujący inne organizmy jako środowisko życia i dostarczycieli pożywienia, organizm zatem, dla którego biotopem jest inny organizm. Parazytologia więc, idąc dalej po linii ujęć Dogiela, bada stosunki i przystosowania, jakie wynikają czy są związane z życiem organizmu w innym lub na innym organizmie. W rozumieniu tym zespół pasożytów

danego organizmu żywicielskiego traktować należy jako „parazytoce-
nozę“, na którą oddziaływa jako biotop: środowisko I-go rzędu — ciało
żywiciela oraz środowisko II-go rzędu — biotop żywiciela.

Definicja Pawłowskiego i Dogiela ma tę wielką za-
letę, że można nią objąć nie tylko pasożyty w ściślejszym rozumieniu
tego słowa, lecz również zbliżone typy biologiczne jak komensale, sy-
noiki, symbionty itp., o ile spełniają one zasadniczy warunek ekologicz-
ny — jeśli mianowicie środowiskiem ich życia jest inny organizm. Pod-
ział, zresztą, organizmów współżyjących z innymi na te typy był
zazwyczaj dość dowolny i sztuczny.

Tym nie mniej w obrębie organizmów, które, przyjmując definicję
Dogiela, będę określał terminem „pasożyt“, można wyróżnić w dal-
szym ciągu wspomniane typy, już raczej jako podtypy biologiczne.

I tak jako synoiki traktować by można organizmy, żyjące na innych
lecz nie przynoszące im ani korzyści, ani szkody. W najprostszym przy-
padku są to organizmy żyjące w środowisku wytworzonym przez inne,
w ich gniazdach, norach itp. W innych przypadkach mielibyśmy do czy-
nienia z epoikią czy endoikią, jeśli organizm żyje na ciele lub wewnątrz
ciała „gospodarza“.

Jeśli organizm żyjący w ten sposób czerpie od gospodarza również
i pokarm w postaci jego ekskrementów i resztek pożywienia, należało by
do niego stosować termin komensala. W pewnych przypadkach mógłby
być użyty termin Minchin'a — foodrobber.

Od komensalizmu organizm dążyć może bądź to w kierunku sym-
biozy — oddawania wzajemnych usług przez obie strony, bądź w kierunku
właściwego parazytyzmu, gdy wykorzystuje on drugi organizm jako
gospodarza i żywiciela i gdy odżywanie odbywa się kosztem organizmu
żywicielskiego.

W rozważaniach mych termin „pasożyt“ stosować więc będę do
przedstawicieli wszystkich wymienionych grup biologicznych. Wyraźnej
linii podziału między nimi nie można zresztą przeprowadzić — prze-
chodzą one stopniowo jeden w drugi tak, że właściwy charakter stosunku
organizmu do gospodarza czy żywiciela nie da się niekiedy określić.
Z punktu widzenia morfologicznego może to nie mieć zresztą istotnego
znaczenia — przystosowania morfologiczne odnoszą się często raczej
do środowiska a nie do źródła pokarmu, tam zaś, gdzie zjawiają się przy-
stosowania do zdobywania pożywienia, wskazują one same na charakter
stosunku organizmów do siebie.

Silniej natomiast zaznaczają się stopnie przystosowania jeśli chodzi
o odróżnienie pasożytów warunkowych (fakultatywnych) od stałych

(obligatoryjnych) w ogóle, a pasożytów żyjących na lub w różnych częściach ciała w szczególności.

Terminu „przystosowanie“ czy „adaptacja“ będę używał na określenie tych zmian, jakie ustalają się w organizmie w związku z przejściem jego ze swobodnego do pasożytnego trybu życia i jakie umożliwiają i ułatwiają mu przebywanie i zdobywanie pokarmu w nowym środowisku. Terminu tego nie stosuję więc do określenia przyporządkowania danego pasożyta do pewnego gatunku żywicielskiego, jak to stosują niektórzy autorzy np. J. G. Baer (L'adaptation des helminthes a leurs hôtes. Bull. Soc. Neuchatel. Sci. Nat, Neuchatel, 58, 1934). Takie, w rozmaitym stopniu ściśle, dostosowanie, przywiązanie pasożyta do żywiciela względnie jego organu ujmować będę terminem „specyficzność“, lub „specyfikacja“.

W rozpatrywaniach swych zajmować się będę zasadniczo jedynie przystosowaniami morfologicznymi, zaszłymi w budowie pasożyta, abstrahując od przystosowań fizjologicznych, jak również tych zmian, jakie zachodzą w rozwoju pasożytów, a więc w pojawianiu się różnego rodzaju form przemiany pokoleń, cyklów rozwojowych itp.

Rozważania swe opieram w znacznym stopniu na własnych, zarówno opublikowanych jak i nie opublikowanych materiałach i obserwacjach, posługując się, rzecz jasna, w jak najszerszej mierze również danymi innych autorów. Zależyć mi będzie nie na wykazaniu różnorodności przystosowań i wyliczaniu ich możliwości, lecz na próbie ogólnego ujęcia zasadniczych kierunków, dających się zaobserwować w dziedzinie przystosowań morfologicznych. W takim ujęciu próba ta stanowić winna, przynajmniej w zakresie *Ciliata*, rozdział „parazytologii ogólnej“, nie zaś opisowej *).

*) Próbny charakter niniejszej publikacji podkreśla jeszcze okoliczność, że również w odnoszącej się do innych grup literaturze światowej, brak na ogół opracowań dotyczących ogólnych zagadnień parazytologicznych. Najnowszym wkładem w tę dziedzinę jest książka W. A. Dogiela pt. „Kurs obszczej parasitologii“ — Leningrad, 1941. Ujmuje ona całkiem ogólnie i, z konieczności, dość pobieżnie, jakkolwiek jasno i treściwie zagadnienia parazytologii ogólnej. Sprawom przystosowań morfologicznych poświęca autor około 34 stron (w tym liczne rysunki), przedstawiając na nich te przystosowania w obrębie wszystkich grup zwierząt pasożytnych. Z dawniejszych publikacji można wymienić zaledwie dwie, a mianowicie: Caullery M. „Le parasitisme et la symbiose“ 1922, a szczególnie Grassé P. „Parasites et Parasitisme“ 1935. Dzieła te traktują jednak sprawy adaptacji morfologicznych bardzo pobieżnie i, rzecz jasna, nie zastanawiają się specjalnie nad kierunkami, charakterystycznymi dla wymoczków.

I. Systematyczny przegląd materiału.

Wymoczki czyli Orzęski — *Ciliata* rozpatrywano zazwyczaj pod względem systematycznym jako gromadę — classis typu *Protozoa*, bądź też jako podtyp tego typu, ujmując je terminem *Cytoidea*, łączącym *Ciliata* i *Suctorina*.

Takie, tradycyjne ujęcie, zdaniem mym nie odpowiada obecnemu stanowi wiadomości. *Protozoa* jako podkrólestwo — subregnum świata zwierzęcego należałoby raczej podzielić na szereg typów, podobnie jak szereg typów rozróżnia się wśród *Metazoa*. Wziąć należy bowiem pod uwagę, że różnice morfologiczne, biologiczne i rozwojowe między np. *Rhizopoda*, *Flagellata* i *Ciliata* nie ustępują w swej wadze tym, na jakich opiera się odrębność poszczególnych typów *Metazoa*. Niezależnie od tego, jak sklasyfikujemy pierwotniaki, czy uznamy śladem Dobell'a i O. Konnor'a cztery ich typy (*Mastigophora*, *Sarcodina*, *Sporozoa*, *Infusoria*), czy pięć (dzieląc *Sporozoa* na *Telosporidia* i *Amoebosporidia*), czy wręcz trzy (łącząc *Amoebosporidia* z *Rhizopoda* w typ *Sarcodina* a *Telosporidia* z *Flagellata* w typ *Mastigia* Chatton & Lwoff) — typ *Infusoria* czyli *Ciliata* zarysowuje się zawsze jako grupa całkowicie odrębna i zupełnie zwarta. Charakteryzuje ją dualizm jądrowy, proces płciowy o postaci koniugacji a nie kopulacji, rzęski jako organella ruchu.

Typ *Ciliata* wzorem Kahl'a podzielić należałoby najsluszniej na: *Holotricha*, *Spirotricha*, *Peritricha* i *Chonotricha*, włączając jako piątą grupę — *Suctorina* i podnosząc te rzędy w ujęciu Kahl'a do stopnia gromad, zawarte w nich podrzędy — na ogół do stopnia rzędów. Formy pasożytne występują we wszystkich wymienionych gromadach bądź to w postaci oddzielnych gatunków czy rodzajów należących do rodzin wolnożyjących, bądź też tworząc większe grupy systematyczne — rodziny czy podrzędy i rzędy, zawierające organizmy wyłącznie pasożytne. Rzecz oczywista, przestrzeganie naturalnego systemu takich grup jest sprawą nader trudną — łatwo jest o tworzenie grup polifiletycznych na zasadzie konwergencyjnego podobieństwa morfologicznego organizmów, pochodzących z różnych grup wyjściowych.

Pomijając na ogół wspomniane rozproszone w systemie formy, dla ułatwienia dalszych omówień, scharakteryzować należy większe grupy wymoczków pasożytnych na tle ogólnego systemu wymoczków. System ten przyjąć można w następującej formie:

I. Classis *Holotricha* SteinOrdo *Gymnostomata* Bütschli„ *Trichostomata* Bütschli„ *Hymenostomata* Hickson„ *Thigmotricha* Chatton & Lwoff„ *Apostomea* Chatton & Lwoff„ *Astomata* CépèdeII. Classis *Spirotricha* BütschliOrdo *Heterotricha* Stein„ *Oligotricha* Bütschli„ *Ctenostomata* Lauterborn„ *Entodiniomorpha* Reichenow„ *Hypotricha* SteinIII. Classis *Peritricha* SteinOrdo *Illoricata*„ *Loricata* } *Sessilia* Kahl„ *Mobilia* KahlIV. Classis *Chonotricha* WallengreenV. Classis *Suctorina* Claparède & LachmannOrdo *Acineta* sensu Lameere„ *Dendrosomina* sensu Lameere

System ten oparty w zasadzie na podziale Kahl'a z pewnymi zmianami, wymaga niewątpliwie znacznych korektur, przede wszystkim w zakresie właśnie grup pasożytnych.

Gromada *Holotricha* Stein.

W ujęciu systemu Kahl'a gromada ta zawiera wymoczki o urzęsieniu na ogół równomiernym, wśród którego różnicować się mogą szeregi rzęsek adoralnych, tworzących niekiedy błony falujące (*pseudomembranellae*). W gromadzie tej wydzielić można sześć rzędów:

1. Ordo *Gymnostomata* Bütschli. Gęba leży na powierzchni ciała i nie jest zaopatrzona peristomem. Typowymi przedstawicielami tego rzędu są: *Holophryu* Ehrbg, *Dysteria* Huxley, *Loxodes* Ehrbg. Ze względu na formy pasożytne na uwagę zasługuje rodzina *Chlamydodontidae* Claus z pasożytnymi gatunkami rodzaju *Chilodonella* Strand i tu z pewnością dającymi się umieścić gatunkami rodzaju *Allosphaerium* Kidder & Summers. Z drugiej strony od *Gymnostomata* wywieść można pasożyty przewodu pokarmowego roślin.

nożernych ssaków z rodzajów *Isotricha* Stein (Rys. XXVII, 5) i *Dasytricha* Stein; tu też umieścić należy osobliwego pasożyta skóry ryb *Ichthyophthirus multifiliis* Fouqué jak i pasożytny gatunki rodzaju *Ophryoglena* (Rossolimo 1926).

2. Ordo *Trichostomata* Bütschli. Do gęby prowadzi peristom zaopatrzony w rzęski. Należą tu: *Paramaecium* Hill, *Colpoda* O. F. Müll., *Plagiopyla* Stein itp. Do rzędu tego należy dość liczna grupa pasożytów przeważnie przewodu pokarmowego *Echinodermata* z rodzinami: *Plagiopylidae* Schewiakoff, *Entorhipidiidae* Madsen, rodzajami *Anophrys* Cohn i *Madsenia* Kahl.

3. Ordo *Hymenostomata* Hicks. Peristom zaopatrzony w pseudomembranellę; np. *Frontonia* Ehrbg, *Glaucoma* Ehrbg itp. Do rzędu tego zalicza Kahl pasożytną rodzinę *Frontoniidae* Kahl z różnych zwierząt morskich, a poza nią rodzaj *Cryptochilidium* Schaudeden z jelita *Echinodermata*.

Ponieważ dwa ostatnie rzędy różnią się obecnością w peristomie szeregów rzęsek bądź membranell powstałych również ze sklejonnych, blisko siebie umieszczonych rzęsek, przeprowadzenie przedziału między nimi nastęca znaczne trudności. W tym większym stopniu odnosi się to do form pasożytnych, u których pojawiają się często zróżnicowania w budowie adoralnego aparatu rzęskowego. Tak np. rodzaj *Cryptochilidium* włączył Kahl 1934 do rodziny *Frontoniidae*, co zdaniem mym jest nie słuszne, gdyż „membranella“ jego peristomu jest w istocie jedynie płotem gęsto umieszczonych rzęsek, innymi zaś cechami *Cryptochilidium* wyraźnie przypomina *Trichostomata* z rodzajów *Biggaria* Kahl czy *Entodiscus* Madsen. Wszystkie te rodzaje łączone były zresztą przez szereg autorów w jeden rodzaj *Cryptochilum* Maupas (który n. b. winien nosić nazwę *Cryptochilidium* Schaudeden, na skutek preokupacji).

4. Ordo *Thigmatricha* Chatton & Lwoff. Rząd ten zawiera wyłącznie organizmy w różnym stopniu pasożytny. Cechuje je silnie wyrażony tigmatyzm, stopniowa redukcja urzęsienia i przechodzenie do osiadłego trybu życia. Do rzędu tego włączyć można narazie następujące rodziny:

Thigmophryidae Ch. Lw. o równomiernie urzęsionym ciele bez zróżnicowań peristomalnych. *Thigmophrya* Ch. Lw., *Myxophyllum* Z. Raabe (Rys. II, 1 i XVII, 6).

Conchophthiridae Kahl o urzęsieniu mniej więcej równomiernym i adoralnych pseudomembranellach na terenie nagiego pola peristomalnego. *Conchophthirus* Stein, *Kidderia* Z. Raabe (Rys. XVII, 1, 7).

Hysterocinetidae Diesing o gębie przesuniętej na tylny biegun spłaszczonego ciała i powierzchni czepnej tworzącej przyssawkę. *Hyste-*

rocinetu Diesing, *Ptychostomum* Stein i inne (Rys. V, 1, 2, 5, 6; VI; XXVIII, 5, 6).

Ancistrumidae Issel o urzęsieniu ulegającym pewnej redukcji z wyjątkiem powierzchni tigmotaktycznej. Nagie pole peristomale obrzeżone jest szeregami silniejszych rzęsek adoralnych, wykazujących tendencję do skracania się na tylnym biegunie ciała. Rodzina ta zawiera 3 podrodziny: *Ancistruminae* Kahl o ciele elipsoidalnym i szeregach adoralnych biegnących wzdłuż niego (np. *Ancistruma* Strand Rys. II, 4; VII, 1); *Boveriinae* Pickard z szeregami adoralnymi skrzyconymi na tylnym biegunie ciała (np. *Boveria* Stevens, Rys. XIV, 2) i *Hemispeirinae* König o ciele niemal kulistym i bardzo silnym rozwoju spirali szeregu adoralnych na tylnym, a powierzchnią tigmotaktyczną przesuniętą na przedni biegun ciała (*Hemispeira* — Rys. XV).

Ancistrocomidae Ch. Lw. o urzęsieniu uległym silnej redukcji — zachowało się urzęsienie powierzchni tigmotaktycznej i, niekiedy, szeregów adoralnych. Zamiast zanikłej gęby wytwarza się rurka ssąca na przednim biegunie ciała. Należą tu: *Hypocomides* Ch. Lw., *Hypocomella* Ch. Lw., *Ancistrocoma* Ch. Lw., *Hypocomatidium* Jar. i Raabe i długi szereg innych. (Rys. VII, 2; XII, XXI, 5 XXVIII, 9).

Przedstawiciele rodziny *Ancistrocomidae*, stworzonej przez Chatton i Lwoff'a w 1939 roku, byli uprzednio łączeni z rodzajem *Hypocoma* Gruber (Rys. XVI, 1, 3) w rodzinę *Hypocomidae* Bütschli. Rozdzielenie tych dwu grup jest ze wszechmiar słuszne; wydaje się, że rodzaj *Hypocoma*, a więc i, tylko go obejmująca, rodzina *Hypocomidae*, nie ma nic wspólnego z innymi rodzinami rzędu *Thigmatricha* (choć nie uznali tego na razie Chatton i Lwoff).

Sphaenophryidae Ch. Lw. o całkowitym zaniku urzęsienia i gęby u osobników troficznych, prowadzących życie osiadłe na skrzelach mięczaków. Rozmnażanie następuje przez produkcję pączków o budowie *Ancistrocomidae*. Należą tu: *Sphaenophrya* Ch. Lw., *Gurgarius* Ch. Lw.

Na zasadzie szeregu badań (Chatton & Lwoff 1921, 1922, 1923, 1924, 1931, itd., Z. Raabe 1936, 1938, 1939/47) powinowactwo rodzin podrzędu *Thigmatricha* wydaje się rzeczą pewną. Poza rodziną *Hystero-cinetidae*, stanowiącą „boczną gałąź“, tworzą one wspaniały przykład szeregu rozwojowego form pasożytnych.

5. Ordo *Apostomea* Chatton & Lwoff. Rząd ten zawiera również wyłącznie organizmy pasożytne o skomplikowanym zazwyczaj cyklu rozwojowym. Na cykl ten w typowym jego przebiegu składają się (wg Chatton'a & Lwoff'a 1935) 4 następujące stadia, między którymi, rzecz jasna, występują jeszcze stadia przejściowe.

Trofont — stadium wegetatywne, troficzne, stadium intensywnego odżywiania. Układ rzęskowy spiralnie skręcony; występują adoralne szeregi rzęsek. Gęba w postaci „rosacé“.

Tomont — stadium intensywnego dzielenia się (zwykle w cyście) na drobne indywidua.

Tomit — stadium drobnego, swobodnie żyjącego indywiduum o urzęsieniu południkowym. Stadium to, wykazujące równoległość i podobieństwo u wszystkich *Apostomea*, wydaje się stadium pierwotnym, wyjściowym. Gęba w postaci „rosacé“.

Phoront — stadium przekształcania się w cyście w trofonta i wytwarzania adoralnych szeregów rzęsek.

Terminów „trofont“ i „tomit“ używać można, z czego będę korzystał, na określenie wegetatywnego, troficznego stadium oraz swobodnie pływającego „pączka“ niektórych osiadłych wymoczków pasożytowych.

Rozwój *Apostomea* połączony jest zazwyczaj ze zmianą żywiciela czy środowiska życia. I tak np. u *Foettingeria actiniarum* (Claparède) trofont żyje w układzie gastrowaskularnym *Actinia*, rosnąc w nim w ciągu około 20 dni do wielkości 1 mm. Wyrzucony z resztkami pożywienia z ciała ukwiału, incystuje się w wodzie jako tomont i dzieli na liczne tomity. Te incystują się znów na ciele skorupiaków i tworzą foronty, wnikaące z kolei w ukwiały (Rys. XVI, 4, 6; XXV, 3, 4).

Tak stosunki te przedstawiają się z pewnymi odchyleniami u przedstawicieli rodziny *Foettingeriidae* Chatton, do której należy np. *Gymnodinioides* Minkiewicz i *Spirophrya* Ch. Lw. Rodzina *Opalinopsidae* Hartog posiada natomiast rozwój prosty; przedstawiciele jej, jak *Opalinopsis* Foett. i *Chromidina* Gonder żyją w wątrobie lub nerkach głowonogów (Rys. XXIV, 2; XXVII, 2).

6. „Ordo“ *Astomata* Cépède stanowi właściwie grupę polifiletyczną, oczekującą dokładniejszego opracowania i ewentualnego rozbitcia. Należą tu wymoczki o zanikłym aparacie gębowym, o ciele w większości wydłużonym, żyjące przeważnie w jelćce różnych organizmów, przede wszystkim *Oligochaeta*.

Według dotychczasowych systemów (Cépède 1910, Cheissin 1930, Heidenreich 1935) grupa *Astomata* rozpada się na szereg następujących rodzin:

Anoplophryidae Cépède — Cheissin — Heidenreich o ciele na ogół wydłużonym, bez szkieletu; o jądrze podłużnym i licznych wodniczках tętniących. Autorzy wyróżniają tu parę podrodzin jak: *Protanoplophryinae* Cheissin ze śladami gęby (*Protanoplophrya* Miyashita — Rys. XXII, 1, 2); *Anoplophryinae* Cépède (*Anoplophrya* Stein, *Rhizocaryum* Caull. Mesn., *Metaphrya* Ikeda,

wg niektórych autorów również *Perseia* Rossolimo i *Herpetophrya* Siedlecki). Zaliczane przez pewnych autorów do rodziny tej podrodziny *Orchitophryinae* Cépède. *Kofoidellinae* Cépède, *Copedellinae* Cépède, *Perezellinae* Cépède zostały nie bez słuszności wyłączone z niej przez Heidenreich'a i pozostawione na razie bez miejsca w systemie.

Bütschliellidae (Cépède) — Heidenreich o podobnej budowie ciała lecz o zwężonym „ryjku“ w przedniej jego części, np. *Bütschliella* Awer. (Rys. XXII, 10).

Intoshellinidae Cépède o swoistym aparacie czepnym w postaci pierścienia z hakami — zbliżone do poprzedniej rodziny, np. *Intoshellina* Cépède (Rys. III, 3).

Maupasellidae Cépède o prymitywnym kolcu czepnym, wzmocnionym promieniami, np. *Maupasella* (Rys. III, 1).

Hoplitophryidae Cheissin o szkielecie w postaci aparatu wzmocniającego, aparatu czepnego lub obu urządzeń razem. W rodzinie tej wyróżnić można również parę podrodziny jak: *Hoplitophryinae* Cépède o aparacie czepnym w postaci haka, *Radiophryinae* Rossolimo o haku wzmocnionym promieniami plazmatycznymi i *Mesnilellinae* Cépède o szkielecie z promieni plazmatycznych bez haka (Rys. III, 4, 5, 6; XXII, 3, 5, 6).

Haptophryidae Cépède o aparacie czepnym w formie przyssawki, ciele wydłużonym, jądrze owalnym i aparacie pulsującym w postaci kanału, np. *Haptophrya* Stein, *Discophrya* Sieb. (Rys. V, 8, 9; XXII, 9).

Gromada *Spirotricha* Bütschli.

Gromada ta zawiera wymoczki o rozmaicie wykształconym urzęsieniu wśród którego wyróżnia się spirala poprzecznych pseudomembranell, dążąca, zazwyczaj prawoskrętnie, do gęby. Gromada ta dzieli się na następujące rzędy:

1. Ordo *Heterotricha* Stein. Urzęsienie ciała na ogół całkowite — należą tu *Stentor* Oken, *Spirostomum* Ehrbg itd., z bardziej znanych pasożytów *Balantidium* Cl. Lachm., *Nyctotherus* Stein (Rys. XXVII, 4) i szereg innych form pasożytnych, rozproszonych pojedynczo w systemie. Do rzędu tego zaliczył Kidder 1937 ciekawą grupą pasożytów termitów z rodzaju *Panesthia*, należących do rodzajów *Clevelandia* Kidder i *Paraclevelandia* Kidder i tworzących odrębną rodzinę *Clevelandiidae* Kidder (Rys. XXVII, 3)*).

*) W 1939 r. ukazała się praca Yamasaki, opisująca część tych gatunków jako przedstawicieli nowego rodzaju *Emmaninius*. Nazwy Yamasaki są oczywiście synonimami terminów Kidder'a.

Do *Heterotricha* najprawdopodobniej zaliczyć będzie należało interesujące pasożyty żołądka liliowców z rodzaju *Andreula* Kahl, jakkolwiek Kahl rodzaj ten, na podstawie niedokładnego opisu André, odnoszącego się do jedyne go podówczas gatunku, a mianowicie *A. (Conchophthirus) antedonis* (André), włącza do rodziny *Entorhipidiidae* Madsen z *Holotricha - Trichostomata*. Stwierdzone u dalszych gatunków tego rodzaju z Morza Śródziemnego (Z. Raabe 1938) występowanie pasma poprzecznych membranell dążącego do peristomu, wskazuje na przynależność rodzaju *Andreula* do rzędu *Heterotricha* (Rys. XVII, 2). Do rzędu tego włączona została przez Kahl'a rodzina *Licnophoridae* Stevens, której miejsce systematyczne w tej grupie jest nieco wątpliwe. Wymoczki te mimo odrębnego kierunku skręcenia spirali adoralnej — zbliżone są wyraźnie do *Peritricha-Mobilia* (Rys. V, 10).

2. Ordo *Oligotricha* Bütschli. Urzęsienie zanikające, zachowane zazwyczaj jedynie w postaci wieńców pseudomembranell. Należą tu wolno żyjące *Strombidium* Clap. Lachm. i inne, oraz silnie rozwinięta planktonowa grupa *Tintinnidae* Clap. Lachm.

3. Ordo *Ctenostomata* Lauterborn. Przedstawiciele tego rzędu charakteryzuje przede wszystkim gęba w kształcie pasa szczelin, ciało okryte pancerzem i rzadkie urzęsienie ułożone w pęczki. Są to wymoczki saprofilne np. *Saprodinium* Lauterborn.

4. Ordo *Entodiniomorpha* Reichenow. Rząd ten łączony przez wielu autorów z *Oligotricha*, stanowi w istocie bardzo specyficzną i zwartą grupę pasożytów przewodu pokarmowego ssaków roślinożernych, przede wszystkim kopytnych. Urzęsienie *Entodiniomorpha* zredukowane jest do jednego lub kilku wieńców pędzelkowanych pseudomembranell lub kępek rzęsek. Jest to grupa bardzo wysoko uorganizowana pod względem morfologicznym, osiągająca, zda się, najwyższy obecnie stopień zróżnicowania komórki-ciała pierwotniaka. Wśród *Entodiniomorpha* wyraźnie zarysowują się dwie rodziny: *Ophryoscolecidae* Claus, głównie z żołądków przeżuwaczy (Rys. XXIX, 1, 3, 4) i *Cycloposthiidae* Fiorent. przede wszystkim z jelita nieparzystokopytnych (Rys. XXIX, 2, 6).

5. Ordo *Hypotricha* Stein. Rząd ten charakteryzuje urzęsienie silnie zredukowane, występujące na brzusznej stronie ciała w postaci nielicznych, sztywnych szczecinek — *cirri*, jak np. *Euplotes* Ehrbg, *Stylonychia* Ehrbg. Występują tu bardzo nieliczne formy pasożytne jak *Euplotaspis* Chatton & Seguela 1936.

Gromada *Peritricha* Stein.

Przedstawiciele tej gromady cechuje silna redukcja urzęsienia, z którego zachowała się silna, na ogół prawoskrętna spirala adoralna i, w wielu

przypadkach, wieniec rzęsek dookoła bieguna aboralnego. Ciało cylindryczne lub banieczkowate. Gromadę tę podzielić można wzorem Kahl'a na dwie podgromady: *Sessilia* Kahl, obejmującą dwa rzędy i *Mobilis* Kahl z dwiema rodzinami.

1. Ordo *Illoricata* sensu Kahl. Wymoczki osiadłe bezpośrednio lub na sztywnej czy kurczliwej nóżce, np. *Vorticella* Ehrbg, *Zoothamnium* Ehrbg. Wiele form epizoicznych. Ścisłe związane z epizoicznym trybem życia są przedstawiciele rodziny *Scyphidiidae* Kahl jak *Scyphidia* Dujardin z różnych organizmów bezkręgowych, *Glosatella* Bütschli itp. (Rys. XIII, 3).

2. Ordo *Loricata* sensu Kahl. Wymoczki osiadłe o ciele otoczonym luźnym domkiem. Bardziej związane z epizoicznym trybem życia są tu: *Platycola* Kent, *Lagenophrys* Stein.

3. Ordo *Mobilis* Kahl. Rząd ten zawiera rodzinę *Urceolariidae* Stein (*Trichodina* Ehrbg, *Cyclochaeta* Jackson, *Urceolaria* Stein (Rys. V, 7, 11) o charakterystycznej dla *Peritricha* prawoskrętnej spirali gębowej oraz wg dawniejszych autorów rodzinę *Licnophoridae* Stevens o spirali lewoskrętnej (*Licnophora* Clap. (Rys. V, 10). Ze względu na odrębny kierunek skrętności *Licnophoridae* zostały zaliczone przez Kahl'a do *Heterotricha*, czego w związku z szeregiem innych cech, łączących je z *Urceolariidae*, cech nie mniej ważkich i umotywowanych filogenetycznie, nie uważam za zupełnie umotywowane. Ważkość kierunku skrętności spirali adoralnej jako argumentu systematycznego wydaje mi się w rozważaniach Kahl'a i w innych miejscach mocno przesadzona, szczególnie wobec szeregu odstępstw od tego rodzaju zasady, spotykanych w różnych grupach wymoczków jak np. *Thigmotricha* z rodzin *Conchophthiridae* i *Ancistrumidae* (Z. Raabe 1946/7).

Obie wymienione rodziny zawierają wyłącznie organizmy pasożytne o silnej aboralnej przyssawce, odpowiadającej aboralnemu wieńcowi rzęsek *Sessilia*.

Gromada *Chonotricha* Wallengreen.

Gromada ta, łączona do niedawna z *Peritricha*, stanowi raczej oddzielną grupę, zdaniem Kahl'a równie starą jak *Amphipoda* na których żyje. Są to wymoczki osiadłe, cylindrycznego kształtu ciała, o swoście zbudowanej podwójnej spirali adoralnej jak np. *Spirochona* Stein i parę innych rodzajów (Rys. XIV, 4).

Gromada *Suctoris* Claparède & Lachmann.

Gromada ta przeciwstawiana była zwykle dotąd wszystkim pozostałym wymoczkom jako odrębna grupa. W świetle nowszych badań nad

osiadłymi, pozbawionymi urzęsienia wymoczkami, rozmnażającymi się na drodze produkcji urzęsionych pączków — tomitów (jak *Sphaenophryidae* Ch. Lw. czy *Pilisuctoridae* Ch. Lw.) przeciwstawianie *Suctorio* wszystkim innym *Ciliata* wydaje się nie słuszne. *Suctorio* należy moim zdaniem uważać za gromadę odrębną, ale równorzędną innym gromadom wymoczków. Cechami *Suctorio* są: brak urzęsienia w stadium troficznym i pobieranie pokarmu z pomocą rurek ssących.

Wśród *Suctorio* występuje pewna ilość form pasożytnych jak żyjąca na innych *Suctorio* — *Pseudogemma* Collin czy w ciele wymoczków innych gromad *Endosphaera* Englmn, *Potsia* Ch. Lw. Niektóre *Suctorio* są pasożytami kręgowców jak *Allantosoma intestinalis* osiadające na cząstkach pokarmowych jak i na pancerzykach *Entodiniomorpha* w jelicie koni (Strelkow 1931).

Do wymoczków włączano zazwyczaj poza wymienionymi grupami również *Opalinata*, traktując je bądź jako grupę należącą do *Holotricha*, bądź też przeciwstawianą w obrębie *Infusoria* dwu innym grupom: *Ciliata* i *Suctorio*, pod nazwą *Protociliata* Metkalf (Rys. XXVII, 2).

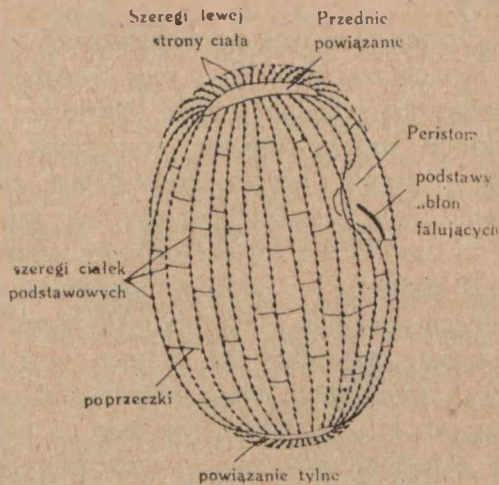
Ze względu na brak dualizmu jądrowego oraz występowanie kopulacji gametów a nie koniugacji, uważać należy *Opalinata* za szeregim badaczy (Chatton & Lwoff, Claus) za grupę, należącą do *Flagellata* i zbliżoną do *Polymastigina* i *Hypermastigina*.

W trakcie rozpatrywania dróg przystosowań do życia pasożytnego, trzeba będzie niejednokrotnie powoływać się na szereg zmian, jakie zachodzą w strukturze aparatu rzęskowego wymoczków.

Dla uniknięcia powtarzania się i wielokrotnych omówień należy tu wprowadzić ogólne pojęcia, odnoszące się do budowy tego aparatu, zwanego często aparatem srebrochłonny w związku z reagowaniem jego elementów z $AgNO_3$ wg metody B. Klein'a. Chatton & Lwoff, którzy przeprowadzali badania zmodyfikowaną nieco metodą kleinowską, zastosowaną przede wszystkim do organizmów morskich, wyróżniają oddzielnie „infraciliature“, stanowiącą ciała podstawowe i łączące je fibrille o charakterze przewodzącym, oraz „argyrom“ złożony z dodatkowych fibrilli wzmacniających itp. Ze względu na nie komplikowanie sprawy, cały podstawowy aparat rzęskowy i towarzyszące mu elementy reagujące z $AgNO_3$, określać będę jako układ srebrochłonny (Silberliniensystem -- B. Klein, Silverlinesystem -- autorów anglosaskich).

Układ srebrochłonny otacza zazwyczaj całe ciało wymocзка. W swej najpospolitszej i najbardziej typowej formie składa się on z szeregu

fibrilli, dążących południkowo po ciele wymocзка i wiążących szeregi ciałek podstawowych rzęsek na podobieństwo sznura paciorków. Na przednim i tylnym biegunie ciała linie te połączone są bądź w jednym punkcie z sobą, bądź dobiegają do prostopadłych do nich, łączących je fibrilli, bądź też łączą się z przestrzenią pokrytą siatką podobnych fibrilli. Te wiążące szeregi ciałek bazalnych utwory noszą nazwę powiązań tylnego i przedniego (Vordere und hintere Verknüpfungen — Z. R a a b e, anterior and posterior suture fibers — K i d d e r). Poza tymi zasadniczymi powiązaniem szeregi ciałek podstawowych połączone są często poprzecznymi szczebelkami lub siatką. W przypadkach równomiernego, „pierwotnego“ urzęsienia, ciała podstawowe są rozmieszczone jednostajnie w swych szeregach, wkraczających również do lejka peristomalnego, co warunkuje jego urzęsienie (Rys. I).



Rys. I. Schemat układu srebrochlónnego wymoczków.

Zmiany aparatu rzęskowego polegają przede wszystkim na różnicowaniu się rzęsek. W pewnych okolicach ciała, ciała podstawowe mogą zanikać, jak np. na terenie powiązań, na terenie peristomu czy znacznie-szego niekiedy pola adoralnego, na terenie przyssawek itp. W innych miejscach rzęski mogą zyskiwać znacznie-sze rozmiary (co zaznacza się również w wielkości ciałek podstawowych) bądź też, zcieśniając się, tworzyć pędzelki lub błony falujące (*pseudomembranellae*). Specjalnie silnie różnicują się rzęski zazwyczaj w okolicy peristomu, tworząc płoty i frędzle rzęsek adoralnych (frange péristomienne ou adorale — C h a t t o n & L w ö f f, peristomal rows of cilia — K i d d e r, adorale Reihen — Z. R a a b e itd.).

Na terenach pozbawionych urzęsienia, gdzie nie przebiegają również szeregi ciałek bazalnych, wytwarza się zwykle siatka fibrilli, zbudowana mniej lub bardziej regularnie. W przypadkach daleko posuniętej redukcji urzęsienia, siatka taka zajmuje całą powierzchnię ciała — wplecione są w nią jedynie dłuższe lub krótsze fragmenty szeregów ciałek podstawowych.

Układ srebrochłonny odzwierciadla dokładnie wszystkie zewnętrzne struktury wymoczka jak przyssawki, kompleksy haków, przyłgi, gębę i jej budowę. Srebrzenie jego wielokrotnie posłużyło do odkrycia szczegółów morfologicznych trudnych do zauważenia zarówno *in vivo* jak i na preparatach przygotowywanych innymi metodami. Układ ten jest niezwykle stały w obrębie danego gatunku, wykazuje natomiast i podkreśla różnice nawet między bardzo zbliżonymi gatunkami, z tego też względu odgrywa wybitną rolę zarówno w badaniach morfologicznych jak filogenetycznych.

Dla przeprowadzanie rozważań porównawczych konieczne jest właściwe i jednolite zorientowanie ciała i wprowadzenie pewnej ogólnej nomenklatury. Powiązanie przednie i tylne odgraniczają zwykle wyraźnie dwie części układu srebrochłonnego, pierwotnie podobne do siebie i odpowiednie sobie — prawą i lewą, odpowiadające, również pierwotnie, prawej i lewej stronie ciała. Terminy: prawa i lewa strona ciała ustalone są przy przyjęciu za przód ciała tej części którą wymoczek posuwa się naprzód, za krawędź brzuszna tej, na której pierwotnie znajduje się gęba. U gatunków, u których nastąpiło skręcenie ciała, przesunięcie gęby i innych organelli, można zazwyczaj na drodze porównania i analizy stadiów rozwojowych wyodrębnić części układu srebrochłonnego i przeprowadzić właściwą orientację ciała. Orientacja ta pozwoli w dalszym ciągu na dokładne określenie położenia poszczególnych utworów, przeprowadzenie dalszych porównań i wyciągnięcie możliwie precyzyjnych wniosków filogenetycznych (np. Z. R a a b e 1939).

Badanie układu srebrochłonnego przyczynia się więc w ten sposób również do powstawania naturalnego systemu wymoczków.

II. Wpływ środowiska na budowę pasożyta.

Doszukiwanie się powszechnych zasad adaptacji organizmów do życia pasożytnego w ogóle byłoby, rzecz jasna, usiłowaniem zupełnie hybionym. Organizm żywicielski, jeśli nawet abstrahujemy od różnorodności takich organizmów, nie stanowi jednolitego środowiska życia. Zupełnie odrębne warunki napotyka pasożyt na powierzchni ciała żywiciela czy w jego organach oddechowych, niż w jego jelicie czy jamie ciała.

Środowiska te nie tylko w różnych kierunkach selegują adaptacje morfologiczne, ale z góry już, w historycznym rozwoju, wymagały innych cech i zadatków od organizmów wolnożyjących, przechodzących do pasożytnego trybu życia. Rzecz bowiem jasna, że inaczej musiał być zbudowany organizm, któremu „udało się“ osiedlić na skórze czy skrzelach innego zwierzęcia od tego, który dostał się tą czy inną drogą (*per os* czy *per anus*) do jego jelita i mógł dostosować się do panujących tam warunków. Dalsza selekcja pogłębiła jedynie te cechy pierwotne, dalsza ewolucja doprowadziła je do różnego rozwoju, podkreślając tym wyraźniej różnice między organizmami żyjącymi w różnych ekologicznie środowiskach.

Błędne byłoby traktowanie pasożytów zewnętrznych (ektopasożytów), jak się to niekiedy spotyka, jako form mniej zaawansowanych w życiu pasożytnym od wewnętrznych (endopasożytów), jako za tym form „pierwotniejszych“, bliższych postaciom wyjściowym. Jakkolwiek znane są przypadki przechodzenia pasożytów zewnętrznych do życia wewnątrz ciała żywiciela, to na ogół drogi do ekto- i endo-pasożytnictwa są zupełnie niezależne. Intensywność przystosowawczych zmian morfologicznych u ektopasożytów, bardziej narażonych na oderwanie się od podłoża, może być często bardziej jaskrawa niż u endopasożytów. Jeśli więc dla celów usystematyzowania materiału zostanie tu zastosowana pewno kolejność rozpatrywania pasożytów różnych środowisk, to nie oznacza ona w żadnym stopniu jakiegokolwiek gradacji czy jakiegokolwiek porządku naturalnego.

Jako środowiska wymagające odrębnych przystosowań morfologicznych należy wyróżnić:

- 1) Środowisko zewnętrzne: powierzchnia ciała, powierzchnie oddechowe i ich jamy.
- 2) Światło jelita i innych organów drożnych.
- 3) Jamy ciała, organy mniej więcej zamknięte, tkanki.

1. Pasożyty środowiska zewnętrznego — zewnętrzniaki czyli ektopasożyty.

Z punktu widzenia przystosowań morfologicznych pasożyta, jako środowisko zewnętrzne traktować należy zarówno zewnętrzną powierzchnię ciała (pow. skóry) jak i powierzchnie oddechowe, a więc skrzela zewnętrzne czy wewnętrzne, jamy skrzelowe, jamy płucne — w każdym razie więc środowiska stykające się z substancją otaczającą, przede wszystkim zatem z wodą, w której żyje dany żywiciel. Przebywanie w tym środowisku wymaga od pasożyta w pierwszym rzędzie takich przystosowań, które zabezpieczą go od splukania z ciała żywiciela prądem wody.

Pewnym, choć niezbyt wyraźnym zmianom ulega ogólny kształt ciała — w większości przypadków zaznacza się mianowicie jego spłaszczenie. Obserwujemy je bardzo wyraźnie u takich pasożytów zewnętrznych jak *Trematoda - Monogenea*, *Branchiura*, *Acarina* itp. Spłaszczenie to może być różnego pochodzenia w różnych grupach — w wielu przypadkach jest to cecha pierwotna, występująca również u wolnożyjących zbliżonych form (np. *Trematoda* i płaskie *Turbellaria*), cecha, która w ogóle umożliwiła przejście do ektopasożytnego trybu życia. Wśród wymoczków niewątpliwie pierwotne spłaszczenie, wykorzystane i podkreślone w życiu pasożytnym, wykazują gatunki rodzaju *Chilodonella*, wśród których, obok szeregu płaskich form wolnożyjących, występują fakultatywne i wreszcie obligatoryjne ektopasożyty jak np. *Chilodonella cyprini* ze skóry ryb, czy gatunki tegoż rodzaju opisane przez K i d d e r' a i S u m m e r s' a 1935 z *Amphipoda*.

Tendencja do spłaszczania ciała występuje wśród wymoczków ektopasożytnych bardzo wyraźnie, jeśli zestawimy przedstawicieli różnych grup systematycznych jak *Conchophthiridae* i *Thigmophridae* spośród *Holotricha*, *Urceolariidae* spośród *Peritricha*, *Kerona* E h r b g, *Euplotaspis* C h a t t. S e g. i inne *Hypotricha* itp.

Drugą powszechną właściwością ogólnej budowy ciała ektopasożytów jest tendencja do jego skracania. Tendencja ta widoczna jest zarówno wśród pasożytnych *Isopoda* czy *Copepoda*, wśród pochodzących od *Polychaeta* — *Mysostomidae*, wśród ektopasożytnych *Trematoda - Monogenea* jak i wśród wymoczków. Ciało większości ektopasożytnych wymoczków jest stosunkowo krótkie, niekiedy o zarysie owalnym lub nawet kołowym (*Conchophthiridae*, *Myxophyllum*, pączki szeregu osiadłych form). Niewątpliwie taka budowa ciała daje mniej sposobności do oderwania pasożyta od ciała żywiciela.

Niezwykle charakterystyczną cechą pasożytów zewnętrznych jest rozwijanie lub wytwarzanie urządzeń czepnych. W najprostszym mor-

fologicznie przypadku jest to rozwinięcie występującej i u wielu organizmów wolnożyjących tigmotaksji: zachowanie i wykształcenie szerokiej płaszczyzny przylegania i, w przypadku wymoczków, tigmotaktycznych właściwości urzęsienia. Tigmotaksja, występująca np. u *Paramaecium*, jest u wymoczków pasożytnych doprowadzona do wielkiej siły i znaczenia (*Conchophthiridae*, *Ancistrumidae*); niekiedy występuje daleko posunięte zróżnicowanie rzęsek powierzchni czepnej, zachowujących się często u tych form, u których urzęsienie ogólne znajduje się w stanie redukcji (*Ancistrumidae*, *Ancistrocomidae*). Poza tigmotaktycznym działaniem rzęsek pojawiają się urządzenia dodatkowe jak obrzeżenia otaczające wypukłym walcem powierzchnię czepną, zakłęsanie jej, wyodrębnianie od reszty ciała itp. (*Urceolariidae*, *Conchophthirus discophorus* (M e r m)).

Nową zdobyczą pasożytów z zakresu urządzeń czepnych są przyssawki i układy haczyków. Klasycznym przykładem kombinacji ich jest aboralna tarcza czepno-ślizgowa *Urceolariidae*. Urządzenie to w bardzo wyraźny sposób przypomina przyssawki wielu reobiontów (np. larwy *Liponeura*, *Dipt.*) jak również pasożytów z innych grup zwierzęcych. Podobnie zbudowane i działające przyssawki spotyka się u ektopasożytów zarówno wśród *Trematoda-Monogenea* jak *Branchiobdellidae*, *Branchiura* i in.

U pewnych form ektopasożytnych pojawia się dodatkowy, poza powierzchnią tigmotaktyczną, utwór czepny, a mianowicie guzek czepny (bouton adhesif — Chatton & L w o f f). Takim utworem jest zaostrzony przedni koniec ciała *Ancistrumidae*, któremu odpowiada zaostrzony koniec cysty tych wymoczków, przytwierdzający je do skrzeli gospodarza. Ciekawym zjawiskiem jest, że przy przechodzeniu tych komensali do istotnie pasożytnego trybu życia w rozwoju filogenetycznym, „bouton adhesif” daje początek rurce ssąco-czepnej. Występuje to u *Ancistrocomidae*, gdzie natomiast zanika gęba, przesunięta na przeciwny biegun ciała.

Urządzenia czepne ektopasożytów, a szczególnie form żyjących na skrzelach czy w jamach skrzelowych zwierząt wodnych, są wyraźnymi przystosowaniami do życia w prądzie, zgodnymi z takimiż przystosowaniami wolnożyjących reobiontów. W dziedzinie tej można spotkać się wśród wymoczków również z innymi właściwościami. Łatwo zauważalna przy obserwacji tych wymoczków cechą jest nieraz bardzo silna reotaksja ujemna, zjawisko, które w połączeniu z tigmotaktyzmem niezwykle utrudnia np. schwytywanie wymoczką pipetą. Inną, związaną z tym cechą jest występowanie utworów, które uznać trzeba za organella zmysłu równowagi i prądu, a mianowicie wodniczek zawierających konkretne

i odgrywających rolę statocystów. Wśród ektopasożytów urządzenia takie posiadają niektóre *Ancistrocomidae* (Z. Raabe 1938).

Wszystkie wspomniane urządzenia i właściwości charakteryzują środowisko życia ektopasożytów jako środowisko prądu i stanowią przystosowania do mechanicznych warunków otoczenia. Środowisko powierzchni ciała czy aparatu oddechowego zwierząt wodnych jak i wielu lądowych, charakteryzuje jeszcze inna cecha, wymagająca również pewnych przystosowań. Cechą tą jest pokrycie tych powierzchni śluzem. Ta konsystencja środowiska wywiera przede wszystkim wpływ na budowę aparatu gębowego wymoczków. Wśród epoików czy komensali zmiany w stosunku do żyjących w wodzie organizmów, zaznaczają się w kierunku wytwarzania pewnego rodzaju „okapu” osłaniającego peristom od przodu (*Conchophthiridae*) i wytwarzania specjalnych, silnych rzęsek adoralnych, działających przy wybieraniu i napędzaniu do gęby pokarmu (*Conchophthiridae*, *Ancistrumidae*, *Cochliophilus* Kozloff). Wreszcie spotyka się często skierowanie czy nawet przesunięcie się gęby ku tyłowi (*Conchophthiridae*, *Thigmophryidae*, *Ancistrumidae*, *Cochliophilus*). Przesunięciu gęby towarzyszy wytwarzanie powierzchni czepnej na aboralnym (topograficznie, nie zawsze filogenetycznie) końcu ciała (wymienione wyżej rodziny oraz *Urceolariidae*, *Licnophoridae* i szereg innych). Urządzenia te niewątpliwie chronią gębę przed zapychaniem śluzem i pozwalają na wybiorcze chwytanie pokarmu w postaci bakterii, produktów odpadkowych nabłonka żywiciela itp.

Przechodzenie epizoicznych wymoczków do ściśle pasożytnego trybu życia pociąga za sobą dalego idące zmiany zarówno w budowie aparatu gębowego jak i całego ciała. Ektopasożyty s. str. bądź wytwarzają wspomnianą już rurkę czepno-ssącą, z pomocą której czerpią pożywienie z komórek nabłonka żywiciela, bądź też wytwarzają rozleglejsze powierzchnie chłonne, działające zamiast utraconej gęby. Zmianom tym towarzyszy zwykle redukcja urzęsienia bądź częściowa jak u *Hypocomidae* i *Ancistrocomidae*, bądź całkowita jak u stadiów troficznych *Sphaenophryidae*, posiadających jedynie urzęsione pączki-tomity.

Całkowicie specyficzną grupę wymoczków ektopasożytnych stanowią opisane przez Chatton'a i Lwoff'a (1934, 1936) — *Pili-suctoridae*, osiadające na końcach włosków ekskrecyjnych skorupiaków wodnych i odżywiające się ich ekskretami. Podobnie jak u *Sphaenophryidae* urzęsione są tu jedynie tomity, przenoszące się na inne miejsce i na innym włosku przekształcające się w postać troficzną.

Cechami charakterystycznymi wymoczków ektopasożytnych są zatem: spłaszczenie ciała, tigmotaksja i wytwarzanie aparatu czepnego,

osłanianie gęby, tendencja do osiadłego trybu życia połączona z zanikiem gęby i pobieraniem pokarmu z ciała żywiciela (np. drogą osmozy).

2. Pasożyty światła organów.

Światło organów, a więc przewodu pokarmowego i jego obszerniejszych wypustek (układ gastrowaskularny, wątroba) przewodów płciowych itp. przedstawia dla pasożytów biotop o całkowicie swoistych cechach. Pomiąć tu należy na ogół właściwości chemiczno-fizjologiczne tych ośrodków, ponieważ adaptacje fizjologiczne nie wchodzą w zakres tej pracy, o ile nie posiadają aspektów morfologicznych, i zwrócić uwagę głównie na cechy fizyczne charakteryzujące środowisko.

Podobnie jak to miało miejsce w biotopie powierzchni ciała a szczególnie powierzchni oddechowych, światła organów, poza pewnymi ślepyimi uchyłkami i rozgałęzieniami, charakteryzuje przepływ substancji odżywczej czy wydalanej, a więc są to również środowiska prądowe. W związku z tym znajdują zastosowanie liczne i różnorodne urządzenia czepne, z których w pierwszym rzędzie wymienić należy haki i przyssawki. Z utworami tymi spotykamy się wśród wszystkich niemal grup zwierząt pasożytnych: występują one u *Trematoda*, *Cestoda*, wielu *Nematoda*, *Acanthocephala*, szeregu endopasożytnych *Arthropoda* i niemal w identycznych postaciach wśród *Protozoa* jak *Gregarinida*, szeregu *Flagellata* i *Ciliata*.

Haki wśród wymoczków pojawiają się w najrozmaitszej postaci przede wszystkim u przedstawicieli zbiorowej, polifiletycznej grupy *Astomata* przy czym daje się zauważyć występowanie ich raczej u form żyjących w jelicie niż u tych, które zamieszkują bardziej spokojne miejsca w jego kieszeniach i zatokach (np. kieszenie jelita pijawek). Przyssawki, zazwyczaj zaopatrzone w silne myofibrille, pojawiają się zarówno u różnych *Astomata*, jak i wśród przedstawicieli rodziny *Hysteroecinetidae* (Z. Raabe 1939, 1939/47), gdzie reprezentują całą skalę coraz to doskonalszych przystosowań.

Uderzającą cechą wymoczków jelitowych jest tendencja do niepomiernego nieraz wydłużania ciała, co znów znajduje odpowiednik w podobnym wydłużaniu ciała zarówno *Gregarinida* jak i wielu robaków jelitowych. Podobnie jak w tamtych grupach pojawia się i wśród wymoczków zjawisko rozczłonkowania organizmu na skutek kolejnych pączkowań (wiele *Astomata*, *Foettingeria* spośród *Apostomea*). Jest znów rzeczą charakterystyczną, że gatunki żyjące w „spokojniejszych” zatokach i uchyłkach odznaczają się mniej silnym wydłużeniem ciała.

W związku z istnieniem aparatu czepnego i wielką długością ciała z jednej, a silnym działaniem przepływających przez światło organów

substancji z drugiej strony, stoi pojawienie się swoistego aparatu wzmacniającego w postaci wydłużonych włókien szkieletowych, przebiegających bądź to w pellikuli, bądź w głębszych warstwach plazmy i nadających ciału pewną sztywność i odporność. Utwory te przypominają w pewnym stopniu axostyle pasożytnych wiciowców (*Polymastigina*), które odgrywają najprawdopodobniej podobną rolę. Pellikula wymoczków jest na ogół miękka i cienka, przynajmniej jeśli chodzi o *Holotricha* — wśród *Spirotricha* specyficzną grupę stanowią wymoczki z rzędu *Entodiniomorpha* o twardej pellikuli, tworzącej silny pancerzyk i o urzęsieniu zredukowanym do paru wieńców czy pędzelków silnych rzęsek. Poza tą swoistą grupą, pasożyty organów nie wykazują na ogół tendencji do redukcji czy różnicowania urzęsienia.

Wpływ konsystencji środowiska, a więc gęstości czy mazistości treści organów przejawia się, podobnie jak to miało miejsce u pasożytów żyjących w śluzie, w przesuwaniu gęby ku tyłowi (*Hysterocinetidae*), osłanianiu jej „okapem“ od przodu (*Andreula* Kahl) oraz wytwarzaniu zróżnicowanych kompleksów rzęsek adoralnych (*Hysterocinetidae*, *Clevelandiidae* i inne).

Ściślejsze przystosowanie się fizjologiczne do środowiska i wykorzystywania jego swoistych zasobów w postaci przetrawionych substancji, charakteryzuje się zanikiem gęby — astomatyzmem. Ze zjawiskiem tym spotykamy się znowu wśród bardzo wielu grup zwierząt pasożytnych: *Gregarinida* i inne „Sporozoa“, wiele *Flagellata* wraz z *Opalinata*, *Cestoda*, *Acanthocephala* itp. Wśród wymoczków tendencja do astomatyizmu i pobierania pokarmu drogą osmozy jest bardzo powszechna. Wykazują ją liczne *Apostomea*, niektóre *Ophryoglena* Ehrbg (?) i szereg form pochodzących z różnych grup, a na zasadzie tej cechy łączonych w grupę *Astomata*.

Jest rzeczą niezmiernie charakterystyczną dla wymoczków, że adaptacji do życia pasożytnego, ani nawet utracie gęby i przejściu do odżywiania drogą osmozy, nie towarzyszy zanik wodniczek tętniących. Przeciwnie nawet, u wielu form wodniczki występują w zwiększonej ilości (długie *Astomata*), rozwijają się w postaci kanału tętniącego (*Steinella* Cépède, *Discophrya* Siebold) lub zyskują złożoną budowę (*Entodiniomorpha*).

Wśród wymoczków jelitowych znajdujemy szereg form ściśle spokrewnionych z pasożytami zewnętrznymi, a przede wszystkim skrzelowymi, przy czym różnice morfologiczne między formami z obu biotopów nie są bynajmniej wybitne. Świadczyłyby to o pewnym powinowactwie środowiska jamy skrzelowej do jelita, co jest o tyle zrozumiałe, że chodzi tu zazwyczaj o pasożyty tylnego odcinka jelita *Oligochaeta* czy *Mollusca*,

nieczynnego pod względem trawienno-fizjologicznym. Wymoczki te to pewne gatunki z rodziny *Ancistrocomidae* (J a r o c k i 1935) i przedstawiciele rodziny *Hysteroconinetidae* żyjący w jelicie, a spokrewnieni ze skrzelowymi *Thigmophryidae* i *Conchophthiridae* (Z. R a a b e 1939).

Cechami charakterystycznymi wymoczków pasożytujących w świetle organów innych zwierząt są więc: wydłużenie ciała, wytwarzanie aparatu czepnego w postaci haków i przyssawek, zmiany aparatu gębowego ułatwiające wybiórcze jego działanie, tendencja do astomatyzmu związanego z chłonięciem pokarmu z treści organu drogą osmozy.

3. Pasożyty jamy ciała, tkanek itp.

Wymoczki pasożytne wchodzi przede wszystkim w skład parazytofauny powierzchni ciała i światła organów. Nieliczne jedynie żyją w jamie ciała, w ślepych zaukach organów, w wylinkach skorupiaków (pewnie *Apostomea*); cechuje je raczej tendencja do zaokrąglania ciała jak również pewna skłonność do astomatyzmu.

Podobnie rzadkie są wśród wymoczków pasożyty tkanek — są to raczej mieszkańcy powierzchni ciała czy światła organów, wciskający się w pewnych warunkach między komórki nabłonka jak np. *Amphileptus branchiarum* W e n r i c h ze skrzeli kijanek. Charakteryzuje je również, przynajmniej w okresie życia w tkance, tendencja do zaokrąglania ciała i do zaniku gęby.

Pewną swoistą cechą pasożytów omawianych biotopów jest tendencja do zanikania aparatu pulsującego, zupełnie tylko wyjątkowo spotykana u innych wymoczków pasożytnych.

III. Tigmotaktyzm i organoidy czepne.

1. Rzęskowy aparat tigmotaktyczny.

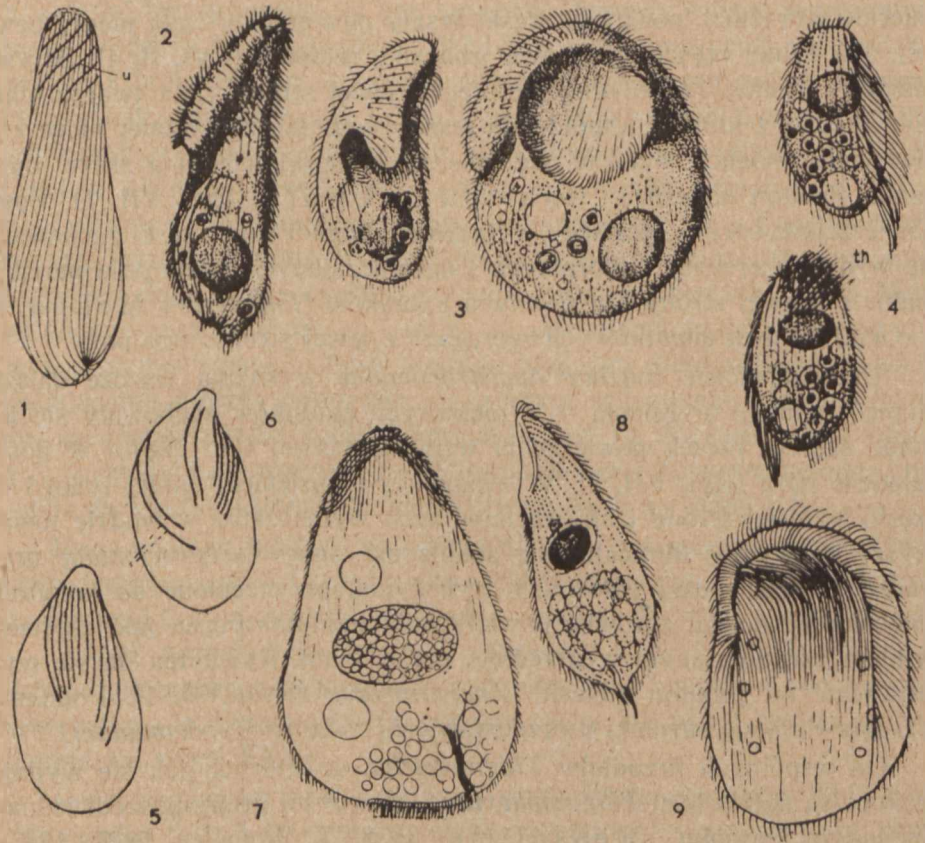
Właściwości tigmotaktyczne pewnych części układu rzęskowego wymoczków są zjawiskiem spotykanym dość często i to nawet wśród wymoczków wolnożyjących. Powszechnie znany jest tigmotaktyzm rzęsek przedniej części ciała *Paramaecium caudatum* Ehrbg, których swoisty ruch powoduje przywieranie tą częścią ciała do podłoża.

Wśród wymoczków pasożytnych tigmotaktyzm rzęskowy charakteryzuje wybitnie przedstawiciele szeregu rodzin rzędu *Thigmotricha* Ch. Lw., a mianowicie: *Thigmophryidae* Ch. Lw., *Conchophthiridae* Kahl, *Ancistrumidae* Issel, *Ancistrocomidae* Ch. Lw. i *Hypocomidae* Bütschli. Rodziny zaliczone do tego rzędu składają się na bardzo interesujący, zwarty i dobrze umotywowany szereg rozwojowy od form mało wyspecjalizowanych do ściśle przystosowanych do życia pasożytnego form osiadłych. Szereg ten daje doskonały przykład kolejnych stadiów rozwoju wielu przystosowań jak zanikanie gęby, różnicowanie i zanikanie urzęsienia, przejście do osiadłego trybu życia. Między innymi cechami przedstawiciele wymienionych pięciu rodzin tego podrzędu wykazują różne stadia rozwoju powierzchni tigmotaktycznej, prowadzące zresztą w różnych kierunkach.

Za najmniej pod tym względem wyspecjalizowaną grupę należy uważać rodzinę *Thigmophryidae* z dwoma rodzajami: *Thigmophrya* Ch. Lw. i *Myxophyllum* Z. Raabe (Rys. II, 1). U wymoczków tych powierzchnia tigmotaktyczna wyodrębnia się jedynie odmiennym nieco działaniem jej rzęsek, przechodząc poza tym stopniowo w powierzchnię reszty ciała. Typowy przedstawiciel rodziny — *Thigmophrya*, np. *T. macomae* Ch. Lw. (Z. Raabe 1936) budową swą jak i umieszczeniem powierzchni tigmotaktycznej wyraźnie przypomina *Paramaecium caudatum* Ehrbg, z tą różnicą, że powierzchnia ta jest nieco bardziej spłaszczona. Wyraźniej zaznacza się powierzchnia czepna u przedstawicielei rodziny *Conchophthiridae*, gdzie stanowi ją przednia część lewej strony silnie spłaszczonego ciała. Rzęski, poruszające się normalnie falami dążącymi wzdłuż ciała, na terenie powierzchni tigmotaktycznej w chwili przywierania wymocзка do podłoża poruszają się w sposób odmienny. Ruch ich składa się na fale obiegające wokół powierzchnię tigmotaktycz-

ną, co wraz z jej płaskością czy nawet wklęsłością, współdziała w silnym przyczepianiu się wymocзка (Rys. II, 2).

Najsilniej progresywny rozwój powierzchni tigmataktycznej występuje u gatunku *Conchophthirus discophorus* (M e r m o d) — (Z. R a a b e 1934), gdzie zajmuje ona kolistą wklęsłą przestrzeń o uniesionych krańdziach. Stanowi ona u gatunku tego właściwie już pewnego rodzaju przyssawkę — okrężny ruch rzęsek na jej obwodzie wypędza z niej wodę i pozwala zwierzęciu przywierać mocno do podłoża. Jest rzeczą charak-



Rys. II. Przystosowania czepne — powierzchnia tigmataktyczna.

1. *Thigmophrya macomae* Ch. Lw. — Z. Raabe
2. *Conchophthirus anodontae* Stein — *C. raabei* Kahl — Z. Raabe
3. *Conchophthirus discophorus* Mermod — Z. Raabe
4. *Ancistruma tellinae* Issel — Z. Raabe
5. *Heterocineta anodontae* Mawr. — Jarocki i Raabe
6. *Hypocomatidium sphaerii* Jar. Raabe — Jarocki i Raabe
7. *Protoptychostomum simplex* (André) — Heidenreich
8. *Ptychostomum saenuridis* Stein — Z. Raabe
9. *Metaradiophrya sulcifera* Stein — oryg.

terystyczną, że mimo swoistego działania rząsek powierzchni tigmotaktycznej i jej ukształtowania, układ ciałek podstawowych rząsek nie jest zupełnie zróżnicowany. Szeregi ciałek podstawowych przechodzą równomiernie poprzez powierzchnię czepną od powiązania przedniego, leżącego na przedniej krawędzi ciała i stanowiącego przednią krawędź przyssawki, aż do powiązania tylnego, leżącego wzdłuż tylnej krawędzi ciała (Rys. II, 3).

Podobną do opisanej budowę ma powierzchnia tigmotaktyczna przedstawicieli rodziny *Ancistrumidae*. Budowa ta wybija się jednak niepomniernie wyraźniej, ponieważ rząski reszty powierzchni ciała uległy pewnej, a w tylnej części ciała nawet znacznej redukcji (Rys. II, 4). Sztynniejsze i gęstsze rząski przedniej części lewej strony ciała tworzą silne pole czepne, z którym współdziała jeszcze przedni, zaostroszony nieco koniec ciała, mogący wciskać się między komórki nabłonka skrzeli mięczaka (bouton adhesif — Chatton & Lwoff (Rys. VII, 1)). Poza powierzchnią czepną, gęstsze i wyjątkowo długie i silne rząski zachowały się w dwu szeregach „adoralnych“, ograniczających nagie pole peristomalne z prawej strony i, u pewnych gatunków (*Eupoterion* McLen & Conn.) w dwu dodatkowych szeregach z lewej strony tego pola.

Przedstawiciele rodziny *Ancistrocomidae* wykazują jeszcze dalszy stopień redukcji urzęsienia — u niektórych gatunków zachowały się jedynie szeregi rząsek powierzchni tigmotaktycznej i to często w ilości zaledwie paru (Rys. VII, 2). W związku z urzęsieniem jednej tylko i to często wklęsłej strony ciała, ruchowi tych wymoczków w wodzie towarzyszy zazwyczaj obracanie się dookoła osi ciała. *Ancistrocomidae* prowadzą zresztą raczej półosiadły tryb życia, przyczepione do komórek nabłonka żywiciela, zarówno powierzchnią tigmotaktyczną jak, częściej, rykiem czepno-ssącym w przedniej części ciała. Ryjek ten da się wyprowadzić od „bouton adhesif“ *Ancistrumidae* (Rys. VII, 1). Podobnie przedstawiają się stosunki u przedstawicieli rodziny *Hypocomidae*.

Od wspólnych przodków *Thigmotricha*, do których jak się wydaje zbliżone są najbardziej *Thigmophryidae*. rozwój tej grupy poszedł jednak i w innym kierunku (Rossolimo 1928, Z. Raabe 1939, 1947). Kierunek ten reprezentuje rodzina *Hysterozinetidae*, charakteryzująca się przede wszystkim wybitnym i swoistym wykształceniem powierzchni czepnej. W obrębie rodziny tej prześledzić możemy szereg stadiów rozwojowych omawianego przystosowania.

Najsłabiej wykształcony aparat *Protoptychostomum* Z. Raabe 1947 z gatunkiem *Pr. simplex* (André), przedstawia się jako rzeskowa powierzchnia tigmotaktyczna w przedniej części lewej strony ciała, ograniczona od przodu nieznacznym walczykiem zaopatrzonym w myofibrille.

Reprezentuje więc ona już pewne zaczątkowe stadium przyssawki, która u innych gatunków rodziny *Hysterocinetidae* zaznacza się coraz wyraźniej i przybiera coraz bardziej charakterystyczne kształty, nie wykluczając zresztą tigmataktycznego działania zawartych w jej obrębie rzęsek (p. str. 330, Rys. V, 1, 2, 3, 5, 6).

Właściwości tigmataktyczne pól rzęskowych występują również wśród wymoczków z polifiletycznej grupy *Astomata*. Powierzchnia czepna umieszczona jest u nich również w przodzie ciała, bądź na jednej nieco zakłębionej z płaskich stron ciała u gatunków spłaszczonych, bądź też na wklęsłej tarczy leżącej na linii symetrii. Pierwszą postać reprezentują gatunki rodzaju *Metaradiophrya* Heid. o niesymetrycznej powierzchni czepnej, której przednia krawędź zaopatrzona jest w również niesymetryczny hak. Od krawędzi tej dążą ku tyłowi subpellikularne fibrille, wzmacniające strukturę powierzchni i umocowanie haka (Rys. II, 9; III, 5). Przednia krawędź powierzchni czepnej odpowiada przedniemu powiązaniu układu srebrochłonnego, biegnącemu, podobnie jak u *Conchophthiriidae* czy *Hysterocinetidae*, równoległe do przedniej krawędzi silnie spłaszczonego ciała. Przez analogię do tych rodzin, spłaszczenie ciała *Metaradiophrya* uznać możemy za boczne — taka orientacja doskonale zgadza się z niesymetryczną budową aparatu czepnego *Metaradiophrya*, odpowiadającemu zresztą położeniem i ogólnym schematem budowy aparatu czepnemu przedstawicieli tamtych rodzin. Ta zbieżność może świadczyć o pewnym pokrewieństwie *Metaradiophrya* i *Hysterocinetidae* i pozwolić na wprowadzenie ich od wspólnych form wyjściowych.

Nieco podobną budowę ciała mają niektóre spłaszczone *Anoplophrya*, nie posiadające jednak czepnych utworów szkieletowych — ich powierzchnia tigmataktyczna zajmuje całą jedną, wklęsłą zazwyczaj, stronę ciała.

Wśród pozostałych *Astomata* dominują dwa schematy budowy: bocznie spłaszczonego wymoczką o symetrycznej budowie i podobnie symetrycznego lecz obłego (bądź spłaszczonego, jak uznać można, grzbietobrzusznie (Rys. XXII).

Pierwsza postać, reprezentowana przez *Protanoplophrya* Miya sh. i *Mesnillella* Cépède, posiada słabo zaznaczony tigmataktyzm; druga reprezentowana przez szereg rodzajów i gatunków, przedstawia znaczne bogactwo kształtów i prawdopodobnie, w dalszym ciągu, polifiletyczne pochodzenie. Wielu reprezentantów tej ostatniej grupy posiada silniej lub słabiej zaznaczoną powierzchnię tigmataktyczną, leżącą symetrycznie w przedniej części ciała w postaci płaskiej lub nawet wklęsłej tarczy. Podobnie jak u *Metaradiophrya*, powierzchnia ta wzmocniona jest zwykle subpellikularnymi promieniami, rozchodzącymi się bądź z jednego punktu w przodzie ciała, bądź odchodzącymi od przedniej krawędzi powierzchni

czepnej, odpowiadającej powiązaniu przedniemu układu rzęskowego (Rys. V, 4). W centralnym punkcie tej krawędzi zaznacza się często wzgórek, przypominający „bouton adhesif“ *Ancistrumidae* — (*Desmophrya* Raabe), lub umieszczony jest symetryczny, niejednokrotnie pięknie wykształcony hak (*Radiophrya* Ross.).

Tigmotaktyzm aparatu rzęskowego objawiać się może i w nieco innej formie, współdziałając mianowicie z dobrze wykształconą przyssawką, jak ma to miejsce np. u *Peritricha-Mobilia*, a więc u *Urceolariidae* i *Licnophoridae*. Tarcza czepna tych wymoczków, działająca jako silna przyssawka w momencie przywierania wymocзка i podczas jego spoczywania na podłożu, rozplaszcza się podczas jego ruchu i stanowi powierzchnię ślizgową. Przy współdziałaniu okalających ją rzęsek, tarcza ta przylega ściśle do podłoża, i, zabezpieczając wymocзка od splukania, pozwala jednak na wykonywanie swobodnych ruchów wirowo-progresywnych i ślizganie się po skórze czy skrzelach żywiciela (Rys. V, 7, 11).

Właściwości tigmotaktyczne rzęsek przyssawki *Peritricha-Mobilia* wywieść można od, w pewnym stopniu czepnych, właściwości, jakie posiada aboralny wieniec domniemanych ich przodków *Peritricha-Sessilia*. U mikrokonjugantów i osobników wędrujących tych wymoczków wytwarza się mianowicie drugi, poza oralnym, wieniec rzęsek — aboralny, służący jedynie w czasie swobodnego przenoszenia się z miejsca na miejsce, a zanikający po ustabilizowaniu się wymocзка.

U *Peritricha* chwytne działanie wieńców aboralnych polega najwyraźniej na wirowym ruchu rzęsek, podobnie jak to można zaobserwować u *Conchophthirus discophorus* Mermod, wymocзка o równoległym układzie szeregów rzęsek. Wytwarzaniu powierzchni tigmotaktyczno-ślizgowych towarzyszy jednak najwyraźniej nieco ogólniejsza tendencja do wytwarzania koncentrycznego układu szeregów rzęsek. Tendencja ta przejawia się np. wyraźnie u przedstawicieli rodzaju *Hypocoma* Gruber wg Chatterton'a 1936. Autor ten zresztą tendencję tę zauważył w różnych grupach wymoczków, przypisując jej m. in. rolę w wytwarzaniu zamkniętych układów rzęskowych w ogóle. Nie rozstrzygając tego szerokiego i wykraczającego poza ramy niniejszych rozważań zagadnienia, wspomnieć jednak należy, że w istocie — zarówno u *Ancistrocomidae*, *Hypocomidae* i tomitów *Sphaenophryidae* jak i u *Pilisuctoridae* tendencja ta jest zupełnie wyraźnie zauważalna i wszędzie łączy się ona z tigmotaktyczno-ślizgowym działaniem rzęsek (por. str. 351).

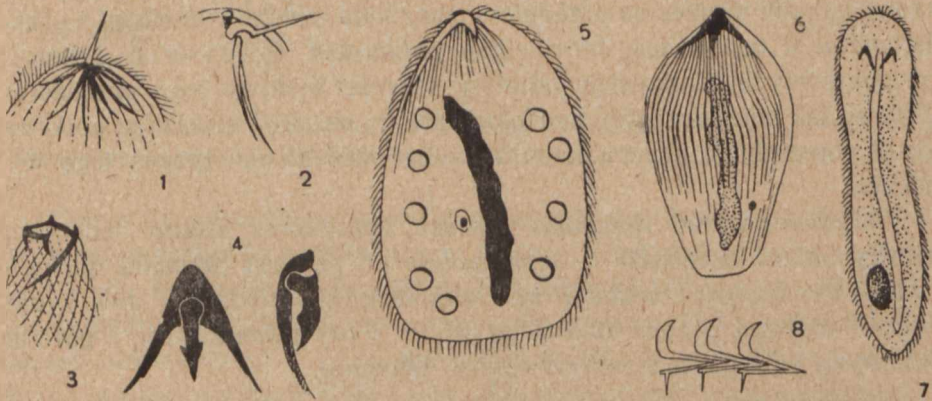
2. Kolce i haki.

Kolce i haki są utworami często spotykanymi w świecie pasożytów. Posiada je wiele *Gregarinida*, *Cestoda*, *Trematoda*, *Acanthocephala*, sze-

reg pasożytnych *Arthropoda* itd. Najprostszy typ tego rodzaju urządzeń czepnych przedstawiają proste kolce, jakimi są obdarzone bezgębne wymoczki *Cepedella hepatica* Poyark. (Cépede & Poyarkoff 1909). Kolce te znajdują zastosowanie przy wbijaniu się w komórki narządów żywiciela i przypominają nieco swą budową i wyglądem wystające zakończenia axostyli pewnych wiciowców pasożytnych jak np. *Oxymonas*. Bardziej skomplikowaną budowę kolców posiadają również bezgębne wymoczki *Maupasella criodrili* Heid. i *Buchneriella criodrili* Heid. (Heidenreich 1935) (Rys. III, 1, 2).

Haki czepne są w pierwszym rzędzie właściwością pasożytów jelita i światła organów — występują one przede wszystkim u wielu *Astomata*. Charakter haków reprezentowanych w tej grupie, ich budowa i sposób osadzenia świadczy raz jeszcze o jej polifiletyczności. Mimo nawet pozornego, powierzchownego podobieństwa tych utworów czepnych u *Astomata*, da się wyraźnie prześledzić parę odrębnych schematów ich budowy.

U *Astomata* o symetrycznej budowie obłego na ogół ciała i symetrycznie umieszczonej powierzchni tigmotaktycznej, występuje w centrum przedniej jej części uwypuklenie o charakterze guzka czepnego (p. str. 326), uzupełnione u szeregu form pojedynczym hakiem. Hak ten osadzony jest na podstawie, ułożonej poprzecznie na przednim powiązaniu układu rzęskowego. Osadzenie haka jest bądź nie ruchome, bądź



Rys. III. Przystosowania czepne — kolce i haki.

1. *Maupasella criodrili* Heid. — Heidenreich
2. *Buchneriella criodrili* Heid. — Heidenreich
3. *Intoshellina polianskyi* Cheis. — Cheissin
4. *Radiophrya lumbriculi* Cheis. — Cheissin
5. *Metaradiophrya lumbrici* (Duj.) — oryg.
6. *Radiophrya hoplites* Ross. — Cheissin
7. *Steinella uncinata* (Schultze) — oryg.
8. *Trichodinu pediculus* Ehrbg. — z Kahl'a

też jest on stawowo połączony z podstawą tak, że może przylegać do ciała lub odchyłać się i wbijać w komórki nabłonka jelita żywiciela (*Hoplitophrya* Cépède, *Radiophrya* Ross.) — bardzo piękne, rozmaicie rozwinięte haki występują u szeregu gatunków rodzaju *Radiophrya* z mięczaków i robaków jeziora Bajkał — Cheissin 1930 (Rys. III, 4, 6).

Drugim typem haków *Astomata* są utwory te u wymoczków o niesymetrycznej budowie powierzchni tigmotaktycznej — wspomnianych już *Metaradiophrya* Heid. Cheissin (1930), a za nim Heidenreich wyprowadzają te niesymetryczne utwory od symetrycznych urządzeń czepnych *Radiophrya* Ross. i podobnych. U *Metaradiophrya* jedno ramię podstawy miało wg tych autorów zaniknąć a hak skierować się nieco w lewą stronę, powodując niesymetryczność całego aparatu. W ślad za tym uważają oni spłaszczenie ciała *Metaradiophrya* za grzbieotbrzuszne, co według mnie nie jest słuszne (Rys. III, 5).

Uważam raczej za wskazane uznać pokrewieństwo *Metaradiophrya* z mniej wyspecjalizowanymi przedstawicielami rodziny *Hysteroacinetidae*, jak np. wspomniany już *Protoptychostomum simplex* (André) (p. str. 324). Sprawa pochodzenia *Metaradiophrya* i innych *Astomata* poruszona będzie jeszcze przy omawianiu zagadnienia astomatyizmu — w tym miejscu chodzi jedynie o podkreślenie rozbieżności budowy aparatu czepnego tych wymoczków.

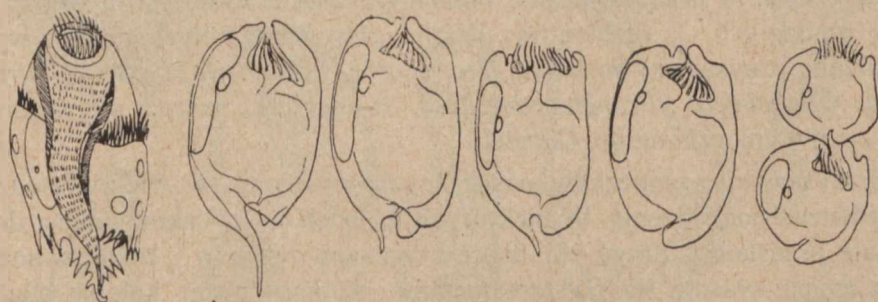
Zupełnie odrębny typ budowy takiego aparatu przedstawia zaopatrzone hakami wieniec na przednim końcu ciała innego wymoczka z grupy *Astomata*, a mianowicie *Intoshellina poljanskyi* Cheissin i innych mu pokrewnych. Całkowicie odrębny schemat budowy tego urządzenia, zarówno jak inne szczegóły morfologiczne (p. str. 368) wskazują, podobnie jak w poprzednich przypadkach, na odrębność filogenetyczną tego wymoczka.

Wreszcie, wśród *Astomata* również, spotykamy jeszcze jeden typ budowy haków czepnych — reprezentuje go gatunek *Steinella uncinata* Schulze (pasożyt wirka *Procerodes ulvae*), posiadający dwa symetrycznie ułożone, zagięte haki (Rys. III, 7). I ten gatunek wraz z paroma zbliżonymi odbiega znacznie od reszty *Astomata*.

Przegląd grupy *Astomata* wskazuje na znaczne bogactwo możliwości rozwiązania budowy aparatu czepnego w postaci haków, a z drugiej strony, jeśli zgodzić się na polifiletyczność tej grupy, na szerokie rozprzestrzenienie tendencji do wytwarzania tego rodzaju utworów wśród wymoczków pasożytnych. Podobnie jak różne drogi wiodły z różnych kierunków do astomatyizmu (p. str. 364) tak i w różnych grupach *Astomata* mógł zjawić się aparat czepny w postaci haków nie zależnie od siebie. Podobne warunki ekologiczne wyselegowały w biegu filogenezy

w podobny sposób, niezależnie od siebie powstałe, cechy. Jasną jest więc rzeczą, że opieranie systematyki w obrębie *Astomata* na braku lub istnieniu haków, jak to czyni większość autorów (podział na „bezkolcowe“: *Anoplophryidae* i zaopatrzone w kolce *Radiophryidae* czy *Hoplitophryidae*), nie znajduje, w moim zdaniu, żadnych podstaw.

W innych grupach wymoczków haki czy kolce są rzadko spotykane i posiadają odrębną budowę i nieco inne znaczenie, zjawiają się jako wyraz nieco odmiennych przystosowań. Ciekawym uzupełnieniem aparatu czepnego *Urceolariidae* jest wieniec złożony z drobnych ogniwek szkieletowych. Ogniwa te, zazębiające się z sobą wzajem, są bądź gładkie jak u *Urceolaria* Stein i jak się zdaje niektórych *Trichodina* Ehrbg, gdy u innych *Trichodina* i *Cyclochaeta* Jackson posiadają skierowane dośrodkowo i odśrodkowo ostre kolce. Kolce te niewątpliwie biorą udział w przyczepianiu się wymoczków do podłoża. Z innych grup zwierzęcych podobną kombinację przyssawki z hakami posiadają niektóre *Trematoda* i *Cestoda* (Rys. III, 8).



kys. IV. Kolce *Entodiniomorpha*: *Ophryoscolex caudatus* — Dogiel. (na lewo) i *Entodinium caudatum* — osobniki jednego klonu — Polianski i Stielkow.

Całkowicie swoistymi wreszcie utworami, dającymi się jedynie bardzo odległe zestawień z omawianymi kolcami i hakami są ostre wyrostki ciała wielu *Ophryoscolecidae* (Rys. IV). Utwory te spełniają być może rolę zadziórów utrudniających wyplukanie wymoczków z pomiędzy części pokarmowych — być może jednak główną ich rolą jest obrona. Można bowiem przypuścić, że kolce takie chronią drobniejsze *Ophryoscolecidae* od połknięcia przez większe, drapieżne formy jak np. *Anoplodinium* Dog. lub *Entodinium vorax* Dogiel.

Charakterystyczną cechą kolców *Ophryoscolecidae* jest ich olbrzymia zmienność w obrębie gatunku, wykryta przede wszystkim przez badania Polianskiego i Stielkova 1934 i 1938, Dogiela 1934 i Kil 1935. Opierając się na budowie kolców pancerza, szereg autorów, przede wszystkim ze szkoły Kofoida wraz z samym Ko-

oid'em opisało olbrzymią ilość gatunków i rodzajów z tej rodziny. Badania Polianskiego i Strielkowa, którzy w klonach pewnego „gatunku“ otrzymanywiali przedstawiciele nie tylko różnych „gatunków“ ale i odrębnych „rodzajów“, wykazały bezpodstawność tego ujmowania i całkowitą nieprzydatność budowy kolców jako cechy taksonomicznej. Jeszcze raz należy tu podkreślić zupełną odrębność charakteru, znaczenia i pochodzenia kolców *Ophryoscolecidae* od poprzednio omawianych urządzeń czepnych.

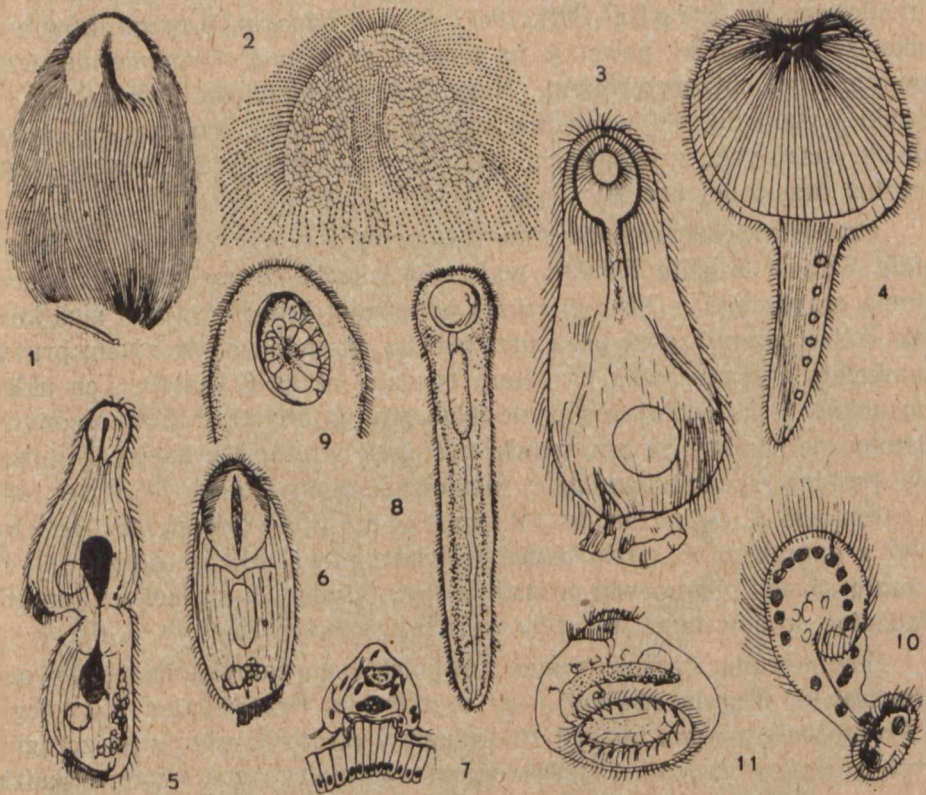
3. Przyssawki.

Najbardziej swoistymi i, rzec można, doskonałymi urządzeniami czepnymi, zarówno wśród wymoczków jak i przedstawiciele innych grup pasożytnych, są przyssawki. Stanowią one wybitnie skuteczne urządzenie zabezpieczające pasożyta przede wszystkim od splukania z powierzchni ciała czy światła jelita przez przepływającą wodę lub substancje pokarmowe. Jako takie urządzenia przyssawki pasożytów znajdują odpowiednik w czepnych urządzeniach o podobnym charakterze wśród organizmów prądowych — reobiontów. Wśród grup pasożytnych dobrze wykształcone przyssawki posiadają *Turbellaria*, *Trematoda*, *Cestoda*, *Hirudinea*, *Oligochaeta* (*Branchiobdellidae*), *Branchiura*; wśród pierwotniaków poza wymoczkami np. *Giardia*.

Przyssawki wymoczków pasożytnych występują w wielu formach i są różnego pochodzenia. W niektórych grupach wymoczków można doskonale prześledzić drogę ich filogenetycznego rozwoju i różnicowania. Taką grupą właśnie są *Hysterozinetidae* demonstrujące kolejne etapy stopniowego przekształcania się rzęskowej powierzchni tigmotaktycznej w przyssawkę o mniej lub bardziej skomplikowanej budowie (Z. Raabe 1939, 1947). Za pierwsze stadium tego szeregu rozwojowego uważać należy wspomnianego już parokrotnie wymoczek *Protoptychostomum simplex* (André) z jelita *Eiseniella*. Wymoczek ten przyczepia się do ścianek jelita żywiciela powierzchnią tigmotaktyczną w przedniej części ciała, podobną do tej, jaką posiadają *Conchophthiridae* czy *Thigmophryidae*. Powierzchnia ta jest jednak ograniczona w przedniej części wzdłuż przedniej krawędzi ciała, słabo wypukłym wałkiem, zaopatrzonym w podłużne myofibrille, mogące ściągać ku sobie jego końce. Powstaje w ten sposób silne, podkowiaste ograniczenie powierzchni czepnej, wzmacniające jej działanie. Cała powierzchnia tigmotaktyczna wraz z wałkiem pokryta jest, jak sądzić należy z opisów André czy Heidenreich'a, równomiernie rzęskami (Rys. II, 7).

Dalsze stadium różnicowania się aparatu czepnego reprezentują przedstawiciele rodzaju *Hysterozinetu* Diesing z jelita *Prosobranchia*

jak *H. paludinarum* Diesing, *H. cheissini* Raabe 1947 i *H. benedictiae* (Cheissin). Przyssawka ich stanowi podkowiasty utwór o ramionach skierowanych ku tyłowi. Między ramionami tymi znajduje się szeroka, urzęsiona bruzda. Powierzchnia ramion przyssawki pozbawiona jest urzęsienia i stanowi płaską przylgę przywierającą do podłoża, podczas gdy rzęski bruzdy wypychają ruchem swym wodę z pomiędzy ramion. W momencie przyczepienia, ramiona przyssawki schodzą się niemal zupełnie w tylnych swych częściach, zamykając bruzdę i warunkując tym silniejsze przylgnięcie zwierzęcia (Rys. V, 1, 2, 5).



Rys. V. Przystosowania czepne — przyssawki.

1. *Hysterozineta paludinarum* Dies. układ srebrochlony — Z. Raabe
2. *Hysterozineta paludinarum* Dies. układ srebrochlony przyssawki — Z. Raabe
3. *Cotylotigma rhynchelmis* (Held.) — Heidenreich
4. *Mrazekiella costata* Kij. — Kijenski
5. *Hysterozineta cheissini* Raabe — Z. Raabe
6. *Kysthothigma bacteriophila* (Miy.) — Miyashita
7. *Trichodinopsis paradoxa* (Cep. W.) — Kahi
8. *Haptophrya michiganensis* Wood. — Bush
9. *Haptophrya michiganensis* Wood. przyssawka — Bush
10. *Licnophora auerbachii* (Cohn) — oryg.
11. *Trichodina baltica* (Quen.) — oryg.

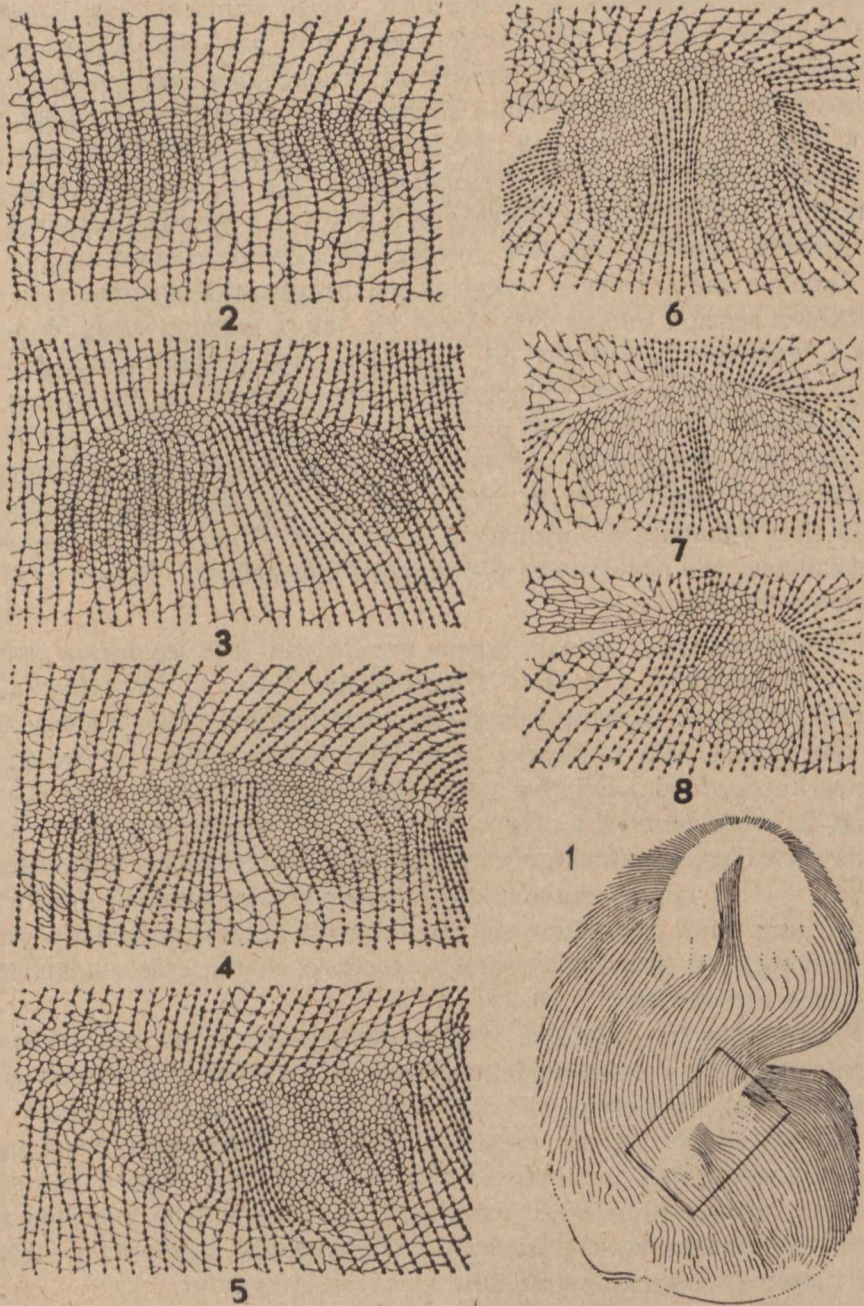
Lepszy wgląd w budowę przyssawki *Hysterozineta* dają preparaty srebrzone, wyodrebniające dokładnie strukturę układu rzęskowego. Na preparatach tego rodzaju odcina się wyraźnie powierzchnia podkowiastego wału przyssawki, pokryta jedynie gęstą siecią fibrilli, podobnie jak nieurzesione części ciała innych wymoczków. Między ramiona przyssawki wkracza od tyłu kilka do kilkunastu (zależnie od gatunku) szeregów ciałek podstawowych, dających urzęsienie jej bruzdy (Rys. V, 2). O powstawaniu tych struktur w rozwoju filogenetycznym dawać pojęcie może powstanie ich u tylnego osobnika potomnego w czasie podziału, u którego przyssawka powstaje de novo, gdy macierzysta przypada w udziale osobnikowi przedniemu (Z. Raabe 1939, 1947). Z serii odnośnych preparatów wynika, że przyssawka powstaje na terenie pierwotnie równomiernie urzęsionym i nie zróżnicowanym. Naga jej powierzchnia wyodrębnia się dzięki wycofaniu się, względnie wypchnięciu przez narastającą siatkę, ciałek bazalnych, z wyjątkiem tych, które biegną w środkowej części wzdłuż urzęsionej bruzdy (Rys. VI).

Przedstawiciele rodzaju *Ptychostomum* Stein, jak np. *P. saenuridis* Stein z jelita *Tubifex*, wykazują jeszcze dalszy stopień różnicowania przyssawki — szeregi rzęsek urzęsionej bruzdy tracą u nich kontakt z szeregami rzęsek poza przyssawką. Bruzda jest tu zatem prawie zamknięta a przyssawka przybiera bardziej okrągły kształt. Ten układ stosunków jest również doskonale widoczny na preparatach srebrzonych. Ostateczne zamknięcie przyssawki następuje wreszcie u dalszych rodzajów rodziny *Hysterozinetidae*, a mianowicie *Kystothigma* Raabe 1947 z gatunkiem *K. bacteriophila* (Miyashita) i *Cotylothigma* Raabe 1947 z gatunkiem *C. rhynchelmis* (Heidenreich). U rodzajów tych zresztą rozwój przyssawki poszedł w dwu odrębnych kierunkach, doprowadzając do powstania utworów wyraźnie różnych (Rys. V, 3, 6).

Stopniowemu zróżnicowaniu, równoległe do zamykania się obwodu przyssawki, ulegają również i jej myofibrille. Przebiegając równoległe u *Protoptychostomum*, niemal równoległe u *Hysterozineta*, u poszczególnych gatunków rodzaju *Ptychostomum* wykazują one w swym układzie znaczne urozmaicenie, wielokierunkowość przebiegu i, odpowiednio do tego, intensywniejsze działanie. U pewnych gatunków (*Hysterozineta benedictiae* Cheissin) poza myofibrillami samej przyssawki występują jeszcze retraktory — fibrille mięśniowe dążące od przyssawki w głąb ciała wymocзка i odgrywające niewątpliwie znaczną rolę przy nastawianiu przyssawki i przyczepianiu się jej do podłoża.

Podobne przykłady stopniowego różnicowania i „udoskonalania się” przyssawki zaobserwować można i wśród szeregu wymoczków z grupy *Astomata*, choć nie tworzą one tak wyraźnego, jak u *Hysterozinetidae*,

szeregu rozwojowego. Pierwotna, wklęsła nieco, powierzchnia tigmotaktyczna, jaka stanowi niemal cała jedna strona ciała np. *Anoplophrya con-*



Rys. VI. Rozwój powierzchni przyssawki w czasie podziału: 1—6. *Hysterozineta paludinarum* Dies., 7, 8. *Ptychostomum saenuridis* Stejn. Kopia z Z. Raabe 1939.

vexa Cép. lub *Rhizocaryum concavum* C a u l. M e s n., bądź jaką spotykamy w przedniej części ciała wielu gatunków z rodzaju *Radiophrya* R o s s., czy u *Desmophrya* Z. R a a b e, może wzmacniać się i rozszerzać wybitnie, tworząc silną tarczę czepną u *Mrazekiella* K i j e n s k i j. Powierzchnia czepna jest tu zazwyczaj wzmocniona promieniami pellikularnymi lub subpellikularnymi i zaopatrzona niekiedy w przedniej części w guzek czepny czy hak. Podobnie stosunki te przedstawiają się u wymienianego już rodzaju *Metaradiophrya* H e i d., gdzie wklęsła powierzchnia tigmataktyczna, obrzeżona z boków i z przodu i wzmocniona promieniami, stanowi właściwie pewnego rodzaju przyssawkę.

Zupełnie już wyraźnie wykształcona przyssawka występuje u wymoczków z rodzaju *Haptophrya* W o o d h. jak *H. michiganensis* W o o d h e a d, zaliczanego również do *Astomata*, choć pochodzącego z pewnością z odrębnych grup wymoczków wolnożyjących niż ich większość. Wg opisów M. B u s h (1933) przyssawka ta wzmocniona jest wieńcowo i promieniście przebiegającymi fibrillami o charakterze wzmacniającym, mięśniowym i przewodzącym. Może ona być zaciskana jak i wciągana wgłąb ciała z pomocą promienistych myonemów (Rys. V, 8, 9). Podobnie wykształcona jest przyssawka *Sieboldellina planariarum* (S i e b o l d) — B i s h o p 1926.

Najwspanialszym jednak typem przyssawki jest jej forma spotykana u wymoczków z rodziny *Urceolariidae* S t e i n. Przyssawka ta, a raczej jej aparat rzęskowy, da się zestawić zupełnie ściśle z aboralnym wieńcem rżesek, jaki wytwarza się u mikrokoniugantów i pływających stadiów *Vorticella* (L.) E h r b g czy u makrozoitów *Zoothamnium* B o r y jak np. *Z. arbusculum* E h r b g — (F u r s e n k o), czy wreszcie u swobodnie pływających gatunków wśród *Sessilia* jak *Opisthnecta henneguyi* F a u r é — F r é m., nie stanowi więc utworu obcego ogółowi *Peritricha*. Jest to zatem znów przykład wybitnego rozwoju i przekształcenia w przyssawkę swoistego aparatu tigmataktycznego o charakterze zamkniętego pierścienia rżesek (Rys. V, 10, 11).

Przyssawka *Urceolariidae* stanowi dużą stosunkowo, miseczkowatą tarczę, zajmującą szeroką podstawę walcowatego lub półkulistego ciała i otoczona jest wypukłym wałkiem. Wokół przyssawki przebiegają kolisto szeregi silnych rżesek, poruszających się rytmicznie i tworzących obiegające wokół fale. Poza rżeskami u rodzaju *Cylochaeta* J a c k s o n występuje wieńiec silnych szczecinek. Niezależnie od swej znacznej siły przyssawka opatrzona jest wieńcem szkieletowym, złożonym z ogniów, które u szeregu gatunków posiadają kolczaste przydatki.

Zupełnie podobnie zbudowaną przyssawkę posiadają przedstawiciele rodziny *Licnophoridae*, zawierającej kilka gatunków jedyne go rodzaju

Licnophora Claparède. Zbieżność budowy przyssawek *Urceolariidae* i *Licnophoridae* jest tak wielka, że trudno wprost przyjąć, by utwory tak podobne mogły wytworzyć się jedynie drogą konwergencji u zupełnie odrębnych grup, za jakie uważa Kahl omawiane rodziny (por. str. 65). Przy rozpatrywaniu tego zagadnienia trzeba wziąć pod uwagę i inne cechy jak charakter aparatu jądrowego, budowa gęby i inne cechy istotne z punktu widzenia filogenii.

Przyssawki *Urceolariidae* i *Licnophoridae* stanowią bardzo silny i sprawnie działający aparat zarówno czepny, jak również aparat śligo-wego poruszania się po podłożu, któremu towarzyszy zwykle ruch obrotowy.

Przyssawki *Urceolariidae* w zadziwiający sposób przypominają przyssawki reofilnej larwy *Liponeura* (*Diptera*), stanowiące zdaniem Thienemann'a najbardziej doskonały typ budowy tego rodzaju utworu (Thienemann — Binnen-Gewässer Mitteleuropas, Stuttgart, 1925). Fakt ten podkreśla możliwość wytwarzania się drogą konwergencji zupełnie zbliżonych do siebie utworów w grupach bardzo odległych i mających do dyspozycji zupełnie odrębne tworzywo morfologiczne.

IV. Przejście do życia osiadłego.

1. Zanikanie urzęsienia.

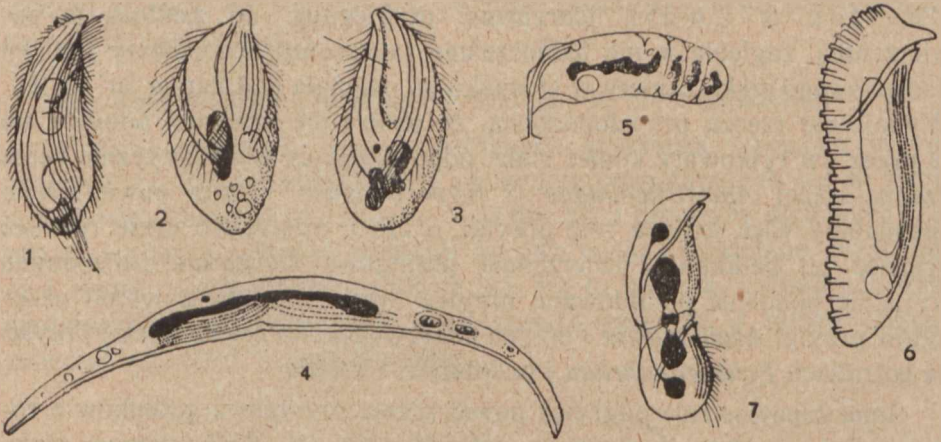
Przegląd szeregu rozwojowego, jaki tworzą poszczególne rodziny podrzędu *Thigmotricha*, wskazuje również na jedną z dróg prowadzących do osiadłego trybu życia, jaki wiedzie szereg grup wymoczków pasożytnych. Pewną stabilizację na ciele żywiciela osiągają już *Ancistrocomidae*, tkwiące swą rurką czepno-ssącą w komórkach skrzel, zdolne jednak do oderwania się od nich i przenoszenia z miejsca na miejsce. Pozwala im na to, bardzo silnie wprawdzie u wielu gatunków zredukowany, ale pozostający przecie przynajmniej na terenie powierzchni tigmataktycznej, aparat rzęskowy (Rys. VII, 2).

Całkowicie osiadłymi formami są natomiast gatunki zaliczane do rodziny *Sphaenophryidae* jak *Gargarius gargarius* Ch. Lw. (*Rhynchophrya cristallina* Z. Raabe), *Pelecypophrya tapetis* Ch. Lw., *Sphaenophrya dosinia* Ch. Lw. (= *Sph. myae* Miassnikowa - wg Z. Raabe 1938) i *Sph. sphaerii* Miassnikowa. Mimo znacznej rozbieżności w kształcie ciała osobników troficzných, gatunki te wykazują bliskie powinowactwo ze względu na zupełnie podobny rozwój, odbywający się na drodze produkowania urzęsionych pączków — tomitów. Całkowita zbieżność budowy pączków *Sphaenophryidae* z przedstawicielami rodziny *Ancistrocomidae*, świadczy o powinowactwie tych rodzin i pozwala wyprowadzić *Sphaenophryidae* od *Ancistrocomidae* (Chaston & Lwoff 1922, Z. Raabe 1938).

Najbliższy schematowi budowy *Ancistrocomidae* jest spośród omawianej rodziny *Gargarius gargarius* Ch. Lw. Jest to wymoczek o ciele w stadium troficznym bananowatego kształtu, uczepiony do skrzel żywiciela ostrym ryjkiem w przedniej części. Ciało jego pokryte jest grubą, lśniąca pellikulą i pozbawione zupełnie urzęsienia — co ciekawe jednak: przez cały okres troficzny zachowują się na jego ciele ślady zanikłego układu rzęskowego. Występują one w postaci szeregów ciałek podstawowych, dążących wzdłuż ciała w ilości 4 na prawej, a 6 na lewej stronie. Podczas podziału *Gargarius*, które już raczej nazwać należy pączkowaniem osobnika potomnego z tylnej części ciała macierzystego, przypadające w udziale pączkowi fragmenty tych szeregów odzyskują rzęski (Rys. VII, 7).

Daleko silniej zmodyfikowane jest ciało *Pelecypophrya*, a szczególnie *Sphaenophrya*. U przedstawicieli ostatniego rodzaju ma ono kształt odwróconego kajaka, przylegającego „pokładem” do skrzel żywiciela. Podobnie jak u *Gargarius* zachowują się tu ślady urzęsienia — dwa zespoły szeregów ciałek podstawowych, stykające się w części środkowej jednej ze stron ciała wymocзка i rozchodzące się ku jego końcom (Rys. VII, 4).

Nieco inną drogą podobny efekt życia osiadłego, choć w odmiennych warunkach osiągnęły interesujące wymocзки z rodziny *Pilisuctoridae* jak np. *Conidophrys pilisuctor* Ch. L. w., żyjący na włoskach ekskret-



Rys. VII. Przejście do życia osiadłego.

1. *Ancistruma mytili* Quen. widok od brzusznej krawędzi dla ukazania „bouton adhesif” — Z. Raabe
2. *Hypocomatidium sphaerii* Jar. Raabe - Jarocki i Raabe
3. *Sphaenophrya dosinia* Ch. Lw. tomit — Z. Raabe
4. *Sphaenophrya dosinia* Ch. Lw. osobnik troficzny — Z. Raabe
5. *Conidophrys pilisuctor* Ch. Lw. — Chatton et Lwoff
6. *Gargarius gargarius* Ch. Lw. — Z. Raabe
7. *Gargarius gargarius* Ch. Lw. w stadium „pączkowania” — Z. Raabe

cyjnych *Corophium* (Rys. VII, 5). Wymoczek ten w stadium troficznym ma kształt wydłużonego woreczka o tęgiej pellikuli i pozbawiony jest całkowicie rzęsek. Odżywianie jego następuje przez chłonicie substancji wydalanych przez włoski; rozmnażanie odbywa się na drodze wielokrotnego odpączkowania drobnych, urzęsionych tomitów, zachowujących się podobnie jak pączki *Sphaenophryidae*. Mimo znacznych podobieństw w ogólnym przebiegu rozwoju, tomity *Pilisuctoridae* posiadają

budowę zupełnie różną od tomitów *Sphaenophryidae*, co podkreśla, poza morfologią osobników troficznych, całkowitą odrębność obu grup *).

2. Budowa i rola powierzchni przylgowych.

Wymoczki z rodziny *Sphaenophryidae* przytwierdzone są do podłoża, a więc do komórek nabłonka skrzeli żywiciela, pewną zróżnicowaną częścią powierzchni swego ciała, którą określić można jako powierzchnię przylgową.

U *Gargarius gargarius* Ch. Lw. powierzchnia ta, zajmująca mniej więcej grzbietową stronę ciała, ma postać poprzecznie pofałdowanego pasma. Przy obserwacji wymoczka widać raczej krawędzie tej powierzchni jako zazębiony grzebień i tak też budowę tego urządzenia określili Chatton & Lwoff. *Gargarius*, przylegając do podłoża tą powierzchnią, zagłębia w nie jednocześnie zaostrowany, dziobowaty przedni koniec swego ciała, zagięty w stosunku do osi ciała pod kątem 30° do 90°. Wydaje się rzeczą prawdopodobną, że pobieranie pokarmu odbywa się tu przez ów ryjkowaty koniec ciała, odpowiadający filogenetycznie rurce czepno-ssącej *Ancistroconidae* (i *Hypocomidae*). Falista powierzchnia spełniałaby więc jedynie rolę przyłgi, o czym świadczyć może również grubość jej pelikuli. Powierzchnia przylgowa *Gargarius* przypomina wyraźnie podobnie pofałdowaną przylgę ryby *Echeneis*, a wśród pasożytów przyłgi *Aspidogaster* i innych pokrewnych *Trematoda*, jak i przyłgi na botrydiach *Echeneibothrium* i podobnych *Cestoda*.

Inną zapewne rolę odgrywa powierzchnia przylgowa gatunków z rodzaju *Sphaenophrya*, zajmująca całą długość ich łódkowatego ciała. Jest ona w przeciwieństwie do *Gargarius* gładka, obrzeżona krawędzią grubszej pelikuli, kształtem i wygięciem dostosowana do podłoża. Wymoczki osiadłe np. na krawędzi beleczek skrzelowych małża, obejmują krawędź swą powierzchnią przylgową, wyginając się wówczas w kształcie litery U. Wydaje się rzeczą zupełnie jasną, że pozbawione gęby *Sphaenophrya* pobierają pożywienie drogą osmozy i że osmoza ta z komórek żywiciela odbywać się może jedynie poprzez powierzchnię przylgową. Może zjawić się jedynie kwestia, czy rolę chłonną spełnia cała ta po-

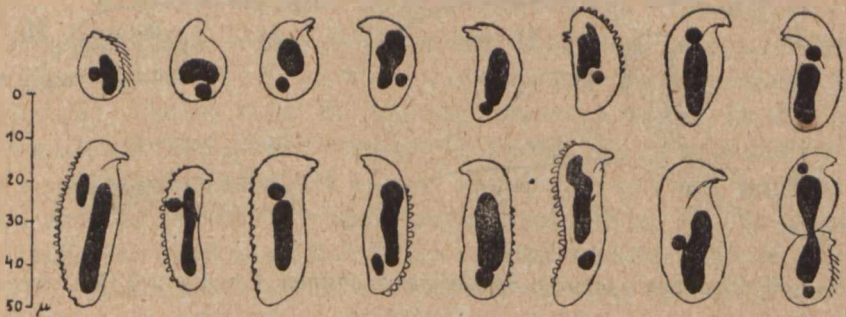
*) Wydaje się, że poza dwoma gatunkami rodzaju *Conidophrys* Ch. Lw. do rodziny *Pilisuctoridae* włączyć należy osobliwe, bezgębne organizmy, opisywane przez autorów jako *Kentrochonopsis* Doilein, a pewnie również i *Chilodochonu* Wallen-green i zaliczane przez Kahl'a (1935) prowizorycznie do *Chonotricha*. Zaszeregowanie to wydaje mi się zupełnie nie słuszne, a za motyw jego było przyjęte jedynie pewne, oddalone zresztą, podobieństwo tych wymoczków do również osiadłych i, w pewnych przypadkach, również zdradzających tendencję do redukcji urzęsienia — *Chonotricha*.

wierzchnia, czy też jedynie pewna jej część. Zagadnienia tego nie udało się na razie rozwiązać dokładnie żadnemu z autorów, pracujących nad tymi gatunkami (C h a t t o n & L w o f f, M i a s s n i k o w a, Z. R a a b e). Mniej więcej równomierne rozmieszczenie wodniczek odżywczych w całej długości ciała, świadczy raczej o występowaniu pierwszej ewentualności, mimo pewnych przeciwnych sugestii M i a s s n i k o w e j.

Zupełnie inaczej, rzecz jasna, traktować należy powierzchnię przylgową osiadłych wymoczków o typie synoików jak *Peritricha-Sessilia* czy *Chonotricha*. U form tych spełniają one jedynie rolę podstawy ciała, funkcje odżywcze pozostawiając dobrze wykształconemu aparatowi gębowemu. Pod tym względem epizoiczne *Peritricha-Sessilia* nie różnią się niczym na ogół od pokrewnych im form osiadających na przedmiotach martwych czy roślinach.

3. Rozmnażanie i koniugacja bezrzęsych form osiadłych.

Rozwój osiadłych form pasożytnych przebiega wyraźnie innymi drogami niż rozwój wymoczków swobodnie poruszających się w swym środowisku. Dotyczy to zarówno podziału jak i procesów płciowych. Zamiast zwykłego, równego podziału na dwa osobniki potomne, występuje tu z reguły pączkowanie, podobnie jak ma to miejsce u osiadłych form nie-pasożytnych np. *Suctorio* i jak zresztą zachodzi u całego szeregu zwierząt osiadłych z innych typów.

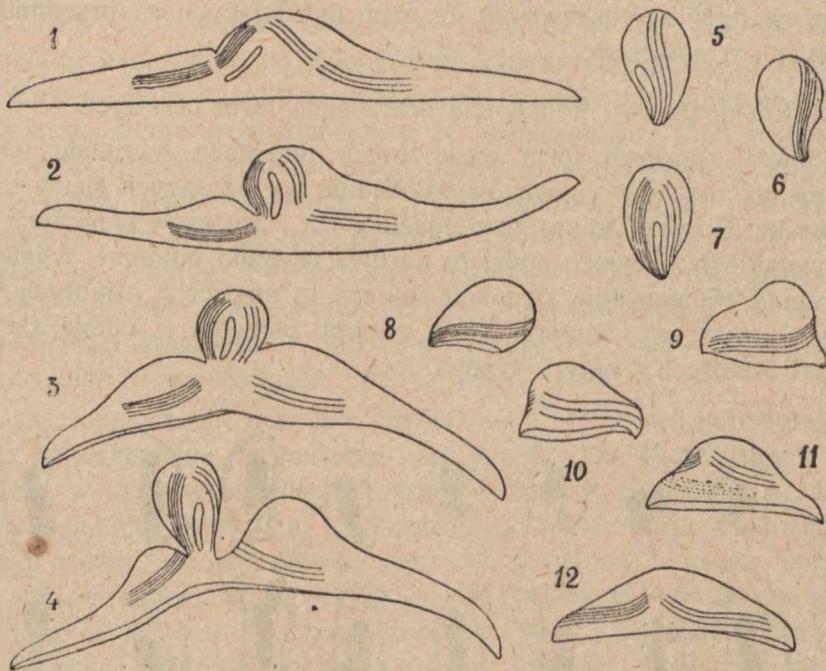


Rys. VIII. Rozmaite formy i stadia rozwoju *Gargarius gargarius* Ch. L w.— Z. R a a b e, 1938.

U formy o ciele stosunkowo mało zmienionym jak *Gargarius gargarius* Ch. L w., pączkowanie to ma charakter bardzo zbliżony do podziału równego. W pewnym okresie osiadły osobnik macierzysty przechodzi podział aparatu jądrowego i przewężenie ciała. Przedni, przyczępiony ryjkiem do skrzel osobnik pozostaje bez zmian, natomiast na

przekazanych tylnemu osobnikowi fragmentach szeregów ciałek podstawowych, pojawiają się rzęski, osobnik ten wytwarza własny ryjek i oddziela się od przedniego. Powstały w ten sposób pływający tomit przypomina, jak już podkreślono, nadzwyczaj ściśle przedstawicieli rodziny *Ancistrocomidae*, zarówno układem aparatu rzęskowego jak budową, nieczynnego najpewniej, aparatu gębowego. Po krótkim okresie swobodnego życia, pączek osiada na skrzelach żywiciela, traci rzęski, zyskuje stopniowo falistą powierzchnię przylgową i przekształca się w formę troficzną (Rys. VIII).

Bardziej charakterystyczny jest przebieg pączkowania u pozostałych rodzajów rodziny *Sphaenophryidae* jak *Pelecyophrya* Ch. L. w. a przede



Rys. IX. Kolejne schematy rozwoju *Sphaenophrya dosiniue* Ch. L. w.—Z. Raabe, 1938.

wszystkim *Sphaenophrya* Ch. L. w. U przedstawicieli rodzaju *Sphaenophrya* pączek powstaje w połowie długości ciała organizmu troficznego, zrazu jako uwypuklenie „grzbietowej” jego części. Przyśrodkowe fragmenty rozchodzących się ku obu końcom ciała zespołów szeregów ciałek podstawowych, przypadające w udziale pączkowi — uzyskują rzęski. Jednocześnie następuje przesunięcie na ciało tworzącego się tomita, swoistego utworu w postaci wydłużonej płytki (*baguette tubulaire* Ch. L. w.) (Rys. IX). Utwór ten umieszczony pomiędzy oboma zespołami sze-

regów rzęsek na brzusznej stronie pączka, jest dobrze widoczny zarówno na okazach żywych jak i na preparatach barwionych. Po oderwaniu się od ciała organizmu macierzystego pączek, przypominający również całkowicie *Ancistrocomidae*, pływa krótki czas swobodnie. Przyczepiwszy się wreszcie swym ryjkiem do skrzel małża, opada na nie brzuszna strona ciała, przylegając płytką do podłoża. W następnym okresie następuje zanik rzęsek, rozsuniecie się szeregów ciałek podstawowych ku końcom wydłużającego się ciała. Z płytki tomita wytwarza się jednocześnie powierzchnia przylgowa, wydłużająca się coraz bardziej w miarę rozrastania się ciała wymoczka.

Godnym podkreślenia jest fakt, że przekształcenie zupełnie zbliżonych form rozwojowych — tomitów, w zupełnie podobne do siebie, osiadłe formy troficzne, przebiega u obu znanych gatunków rodzaju *Sphaenophrya*, jak się wydaje, zupełnie innymi drogami. Pączki — tomity obu gatunków posiadają ciało owoidalne czy gruszkowate, z jednej strony nieco spłaszczone, podobnie jak przedstawiciele rodziny *Ancistrocomidae*. Szeregi rzęsek ograniczone są prawie wyłącznie do owej spłaszczonej strony ciała, gdzie tworzą powierzchnię tigmotaktyczną. Szeregi te przebiegają łukami, zbiegającymi się w przedniej i tylnej części powierzchni. U *Sph. dosiniae* Ch. L w. ilość szeregów wynosi 5 z lewej i 3 z prawej strony, u *Sph. sphaerii* Miassn. zaś 5 z lewej i 2 serie po 2 szeregi z prawej strony płytki czepnej. Poza tym budowa tomitów obu gatunków zupełnie sobie odpowiada. Trofonty omawianych gatunków zbudowane są również niemal identycznie, poza taką samą jak u tomitów różnicą w ilości i rozkładzie szeregów ciałek podstawowych (Rys. VII, 4).

Przekształcenie tomita *Sph. sphaerii* Miassn. w postać dojrzałą przebiega wg Miassnikowej w sposób następujący: osiadły tomit, przylegający okolicą ryjka do podłoża, rozszerza się tak, że obie części (prawa i lewa) jego układu rzęskowego kierują się ku przeciwnym końcom wydłużającego się ciała swymi adoralnymi końcami, podczas gdy końce aboralne pozostają w sąsiedztwie z sobą (Rys. X). Na podstawie własnych obserwacji mogą jedynie potwierdzić spostrzeżenia Miassnikowej, jakkolwiek przypisywanie przez nią tego rodzaju przeobrażeń również *Sph. dosiniae* Ch. L w. = *Sph. myae* Miassn. (nota bene bez podania argumentów i jak się zdaje wyłącznie na drodze zestawienia ze *Sph. sphaerii*) jest zupełnie niesłuszne.

Rekonstrukcja tomita w trofont u *Sph. dosiniae* Ch. L w. przebiega bowiem zupełnie inaczej (Chatton & Lwoif 1931, Z. Raabe 1938). Osiadający pączek kładzie się na podłożu płaską powierzchnią swego ciała w środku której, między łukami szeregów rzęsek znajduje się płytka czepna, stanowiąca początek powierzchni przylgowej. Wraz

z wydłużaniem ciała następują przesunięcia układu ciałek podstawowych. Obie części układu pozostają w styczności w miejscu odpowiadającym aboralnemu ich zetknięciu. Podczas gdy jednak grupa trzech szeregów pozostaje na stronie ciała na której leżała, grupa pięciu szeregów, w miarę wzrostu trofonta, obiega pierwotnie aboralny koniec ciała i przesuwa się na przeciwną swemu pierwotnemu położeniu stronę, na tę samą zatem, na której pozostał system trzech szeregów. W efekcie nastąpiła tu nie tylko zmiana w ułożeniu szeregów ciałek podstawowych, ale przekreślenie

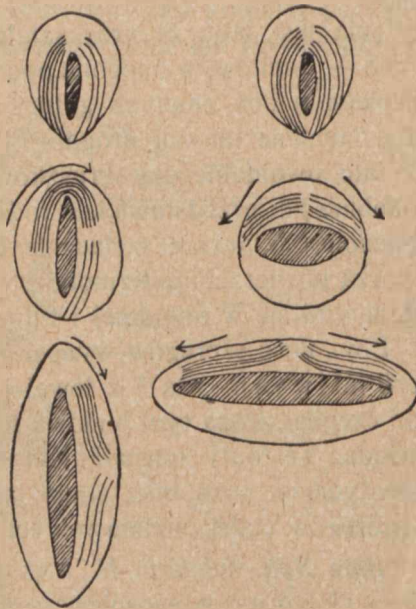


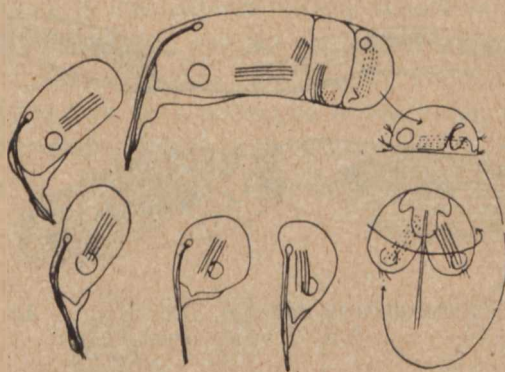
Fig. X. Przekształcenie tomity w trofont u dwu przedstawicieli rodzaju *Sphaenophrya* Ch. Lw.: *Sph. dosinia* Ch. Lw. na lewo i *Sph. sphaerii* Miassn. na prawo. Widok od strony „stopy“ (zakreskowana). Schematy oryginalne.

osi trofonta w stosunku do osi tomity — osi oczywiście traktowanych w oparciu o analizę układu rzęskowego. Adoralny koniec stał się przy tym jednym z końców organizmu troficznego, aboralny pozostał w jego środku. U *Sph. sphaerii* Miassn. do podobnych efektów doprowadziło zwyczajne rozsuniecie się adoralnych końców szeregów, przy czym aboralny koniec tomity pozostał w środku jednej strony ciała trofonta, adoralny — w środku drugiej strony. Końce ciała trofonty nie pokrywają się z żadnym z końców ciała tomity.

Jeśli dalsze badania nie skorygują tej rozbieżności (a na podstawie własnych obserwacji wydaje mi się, że sprawy w istocie tak się mają

jak podano) przykład ten będzie dość odosobnionym przypadkiem, gdy od podobnych form rozwojowych do form definitywnych o zupełnie zbliżonym charakterze, dwa gatunki dochodzą drogą zupełnie odrębnej mechaniki rozwojowej.

Drugą wspomnianą grupą osiadłych wymoczków pasożytnych są *Pilisuctoridae* Ch. L. w. (1934, 1936), z poznanym dokładniej gatunkiem *Conidophrys pilisuctor* Ch. L. w. W stadium troficznym wymoczek ten ma kształt ogórka, którego łożyskę stanowi włoszek ekskrecyjny skorupiaka (*Corophium*), i otoczony jest przejrzystą lecz silną pellikulą tworzącą cystę. Ślady urzęsienia przedstawiają się, podobnie jak u *Gargarius* Ch. L. w., jako dwa systemy szeregów ciałek podstawowych bez rzęsek,



Rys. XI. Cykl rozwojowy *Conidophrys pilisuctor* Ch. L. w. — Chatton et Lwoff.

ułożone po obu bokach wzdłuż ciała trofonta: 6 po jednej, 4 po drugiej stronie. W stadium dojrzałym do rozrodu, na wolnym końcu ciała następują podziały jądra i plazmy i oddzielają się kolejne młode, płaskie tomity, ułożone jeden za drugim jak np. w strobili *Scyphozou* (Rys. XI).

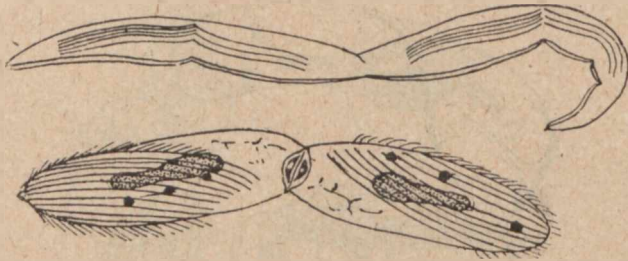
Na pączki te przechodzą fragmenty ciałek podstawowych, rozrastają się, otaczają wokół ciała nie zamykającymi się łukami i otrzymują rzęski. Równocześnie na płaskiej, skierowanej ku organizmowi macierzystemu, stronie ciała wytwarza się głęboka gęba. Tomity po całkowitym ukształtowaniu się rozrywają cystę i wypływają kolejno nazewnątrz. Po krótkim czasie swobodnego życia, gdy tomit może zrećźnie posuwać się po podłożu płaską stroną ciała lub pływać swobodnie w wodzie. „nadziewa się“ on gębą na nie-zajęty włoszek ekskrecyjny *Corophium*, umacnia na nim wirowymi ruchami, przyrasta doń i przekształca się w trofonta.

Rodzina *Pilisuctoridae*, sądząc po odrębnej budowie pączków, zajmuje odrębne stanowisko systematyczne niż, wywodzące się od *Ancistru-*

midae i *Ancistrocomidae*, omówione uprzednio *Sphaenophryidae*. Najprawdopodobniej można by wyprowadzić *Pilisuctoridae* od form zbliżonych do *Trichostomata* o gębie umieszczonej u spodu płaskiego ciała jak *Chlamydodontidae* Claus (*Chilodonella* Strand i inne) lub podobnych.

Poza zastąpieniem u form osiadłych podziału przez swoiste pączkowanie (różne od pączkowania wydłużonych form endopasożytnych jak *Astomata*) specyficznych zmian należałoby oczekiwać i od innego zjawiska rozrodczego, a mianowicie koniugacji.

U *Ancistrocomidae* koniugacja odbywa się przy połączeniu wymoczków tylnymi częściami ciała, częściami zatem, które odpowiadają okolicy gębowej u *Ancistrumidae*, choć gęba zanikła tu, ustępując miejsce wtórnej rurce czepno-ssącej na przednim końcu ciała (Rys. XII).



Rys. XII. Koniugacja *Sphaenophrya dosinia* Ch. Lw. i *Ancistrocoma pelseneeri* Ch. Lw. — oryg.

Dane o koniugacji *Sphaenophryidae* pochodzą z jednej tylko publikacji (Z. Raabe 1938); danych o koniugacji innych, poza *Sph. dosinia* Ch. Lw. gatunków — brak. W materiale gatunku badanego można wielokrotnie zauważyć pary osobników połączonych ze sobą ściśle końcami ciała. Przypuszczenie, że mamy tu do czynienia z przypadkowym połączeniem osobników, które osiadły jako pączki koło siebie i rozrastały się ku sobie, osłabia okoliczność, że u obu połączonych okazów aparat jądrowy znajduje się stale w identycznym stadium podziału. W połączeniach tych dopatrywać się zatem należy właśnie koniugacji, która następuje, gdy zetkną się dwa sąsiednie osobniki (Rys. XII).

Jest rzeczą zastanawiającą, że we wszystkich spotkanych przypadkach partnerzy połączeni byli z sobą nie tymi samymi, lecz przeciwnymi końcami ciała, co można było stwierdzić dokładnie na okazach z wyodrębnionym układem ciałek podstawowych. Fakt ten można wyjaśnić tym, że, o ile zdołano stwierdzić (Z. Raabe) poszczególne osobniki *Sphaenophrya* przyjmują zazwyczaj na beleczkach skrzel żywiciela podobne położenie, to znaczy zwrócone są danym końcem ciała w tym samym kierunku, (np. końcem, ku któremu skierowany jest system z trzech szere-

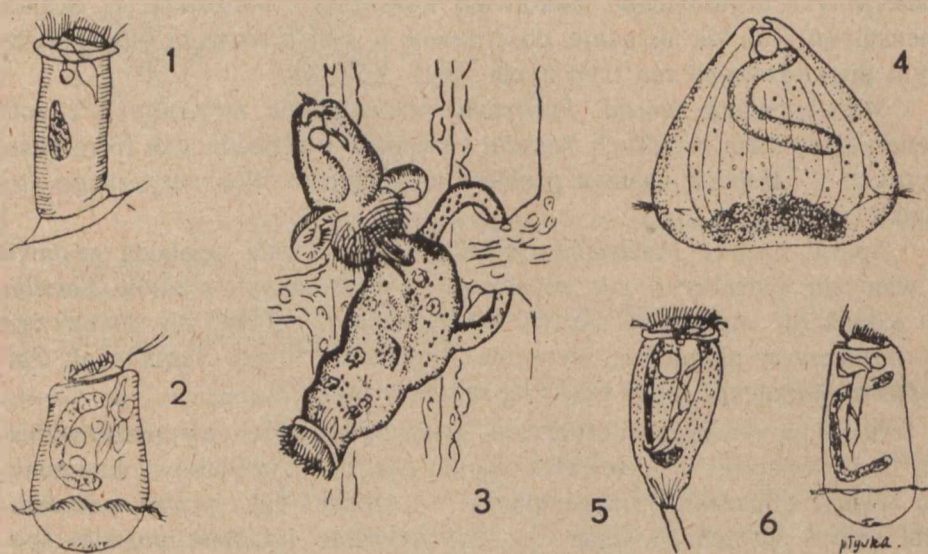
gów — ku krawędzi skrzeli). W związku z tym zetknięcie się osiadłych obok siebie na jednej belecze osobników może nastąpić jedynie przeciwnymi końcami.

Wyjaśnieniem tego jednokierunkowego ułożenia może być tylko przypuszczenie, że osiadanie pączków na skrzelach i przyleganie ich do podłoża jest w pewnym stopniu „spolaryzowane”. Skrzela są mianowicie omiywane dość silnym zwykle prądem wody, który sprawia, że osiadający tomit przyczepiwszy się ryjkiem do nabłonka, upada na podłoże z reguły w stronę, określoną zarówno kierunkiem prądu jak kształtem jego ciała.

4. Inne postacie osiadłego życia wymoczków.

Poza opisanymi formami osiadłego życia wymoczków pasożytnych w węższym tego słowa znaczeniu, istnieje szereg postaci epizoicznego osiadania wymoczków o charakterze raczej synoików czy symbiontów. W przypadkach tych organizm osiadły nie jest związany z gospodarzem powierzchnią przylgowo - chłonna, ani innym podobnym urządzeniem o charakterze odżywczym, lecz podstawą o znaczeniu jedynie czepnym.

Do takich organizmów należą przede wszystkim przedstawiciele dwu gromad wymoczków: *Peritricha* i *Chonotricha*.



Rys. XIII. *Peritricha Sessilia*.

1. *Scyphidia physarum* F. Fr.
2. *Opisthonecta henneguyi* F. Fr.
3. *Ellobiophrya donacis* Ch. Iw. — Chatton
4. *Zoothamnium arbuscula* makrozoid — Fursenko
5. *Epistylis fluitans* F. Fr.
6. *E. fluitans* F. Fr. pływka — Kahl

Peritricha-Sessilia przedstawiają grupę, której reprezentanci z natury swego osiadłego trybu życia, wiążą się często z większymi organizmami jako po prostu z podłożem lub co najwyżej z transporterem. Niemal wszystkie one osiadać mogą na domkach, skorupkach, pancerzach, muszlach czy kończynach różnych organizmów wodnych. Może przy tym nie ujawniać się żadna specyfikacja, może jednak istnieć pewne, mniej lub bardziej ściśle przywiązanie danego gatunku wymocзка do gatunku czy innej jednostki systematycznej transportera, względnie do określonej części jego ciała.

Pewnym wyjątkiem wśród *Peritricha-Sessilia*, w morfologii którego zaznacza się wyraźna adaptacja do życia w specyficznym środowisku, jest *Ellobiophrya donacis* Ch. L. w. z rodziny *Scyphidiidae*. Wymoczek ten ochwytuje beleccki skrzela małż specjalnymi dwoma wyrostkami tylnej części ciała, zamykającymi się dokoła beleccki jak ramię kłódki dokoła skobla. Z przystosowaniem tym idzie w parze, jak się zdaje, ściśła specyfikacja gatunkowa tego wymocзка (Rys. XIII, 3).

Podobne do ogółu *Peritricha-Sessilia* przystosowania do osiadłego trybu życia wykazuje odrębna, choć powierzchownie zbliżona grupa *Chonotricha*. I tu również brak wyraźnych przystosowań do życia na ciele innych organizmów, jakkolwiek wszystkie *Chonotricha* są ektokomensalami, i to, jak się zdaje, dość dawno w swym rozwoju filogenetycznym prowadzącymi ten tryb życia (Rys. XIV, 4).

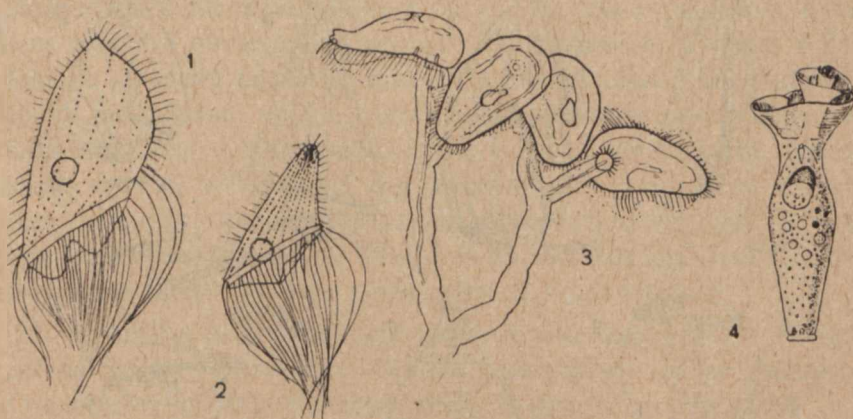
Występowanie wśród *Peritricha* niewątpliwie związanych z sobą genetycznie form osiadłych *Sessilia* i swobodnie pływających form pasożytnych — *Mobilis*, nasuwa problem wzajemnego filogenetycznego stosunku tych grup.

Aparat czepny *Peritricha - Mobilis* da się z całą swobodą zestawić z wieńcem aboralnym, jaki występuje u wędrujących stadiów *Sessilia*, co jednak nie rozstrzyga sprawy pochodzenia. Podobnie nie dostarczają tu argumentów pływające, wyraźnie przejściowe formy *Sessilia* jak *Opistonecta henneguyi* Faure - Frém. (Rys. XIII, 2).

W rozpatrywanych dotychczas grupach osiadłych wymoczków formą pierwotniejszą, bardziej zbliżoną do odległych przodków okazywały się zawsze obdarzone ruchem pączki — tomity. Tak sprawy przedstawiały się u *Sphaenophryidae* czy *Pilisuctoridae*, podobne stosunki spotykamy u *Apostomea*, podobnie rzecz ma się w dociekaniach na temat pochodzenia *Suctorina*. Wszędzie swobodnie pływające stadia wskazywały na pochodzenie wtórnie osiadłej grupy i pozwalały zrekonstruować jej filogenezę. Niewątpliwie tą samą drogą możnaby pójść w rozpatrywaniu rodowych związków *Peritricha*, stwierdzając, że wywodzić się one muszą od swobodnie pływających przodków i że o budowie tych przod-

ków świadczyć mogą ruchome stadia rozwojowe współczesnych form osiadłych (Rys. XIII, 4, 6).

Odnośnie stosunku *Peritricha-Mobilia* do *Sessilia* pozostałaby kwestia otwarta, czy są to dwie gałęzie, które odszczepiły się od wspólnych przodków, gdy te osiągnęły już w swym rozwoju wspólne tym dwóm podgromadom cechy, czy też jedna z tych grup pochodzi od drugiej. Pewną odpowiedź na to pytanie dać może charakterystyczny kształt ciała *Peritricha*, a mianowicie jego symetria osiowa przynajmniej jeśli chodzi o budowę zewnętrzną. Taka symetria — osiowa lub promienista — jest, jak się przyjmuje, charakterystyczna dla organizmów osiadłych i reprezentowana wśród wymoczków przez *Stentoridae* Carus i *Suctorina* — pewne jej zadatki pojawiają się wśród form osiadających, choć nie osia-



Rys. XIV. Formy osiadające i osiadłe wymoczków.

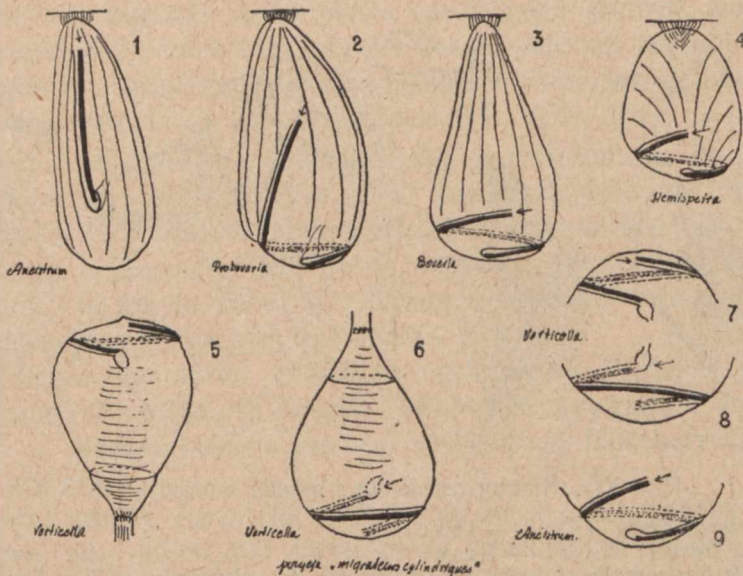
1. *Plagiospira crinita* Issel — Issel
2. *Boveria stevensi* Issel — Issel
3. *Epistyllis horizontalis* Chatton, tworzenie się „pływek” — Chatton
4. *Spirochona gemmipara* (*Chonotricha*)

dłych jak *Boveriinae* Pick. i *Hemispeirinae* König z *Thigmatricha*. Podkreślić należy, że ogólna symetria osiowa wszystkich wymienionych grup jest niewątpliwie wtórna, o czym świadczy niesymetryczny rozwój poszczególnych organoidów (np. aparatu gębowego, jądrowego itp.) w przeciwieństwie do, raczej pierwotnej, symetrii osiowej wymoczków zaliczanych do podrzędu *Prostomata* Kahl z rzędu *Gymnostomata*.

Reprezentowanie tego typu budowy przez *Peritricha-Mobilia* można więc pochylić za argument za pochodzeniem ich do form osiadłych — zatem od *Sessilia*. *Peritricha-Mobilia* byłyby więc grupą, która wtórnie odzyskała, utraconą przez przodków o budowie *Sessilia*, ruchliwość.

Przyjęcie takiej koncepcji nasuwa wniosek, że zbliżone do *Mobilis* stadia pływające *Sessilia* (mikrokoniuganty itp.) nie mogą świadczyć niezbicie o wyglądzie przodków *Peritricha*; osiowa symetria i cylindryczna budowa bowiem tych pączków świadczyłaby o przebytych już przystosowaniu do życia osiadłego. Stadia rozwojowe *Sessilia* powtarzają zatem stan dosyć już wyspecjalizowany.

Taki stan rzeczy dał asumpt Fauré - Frémiet (1905) do postawienia hipotezy wyprowadzającej *Peritricha* od przystosowujących się do osiadania i przechodzących do osiowej symetrii ciała *Holotricha* a mianowicie *Hemispeirinae* König. W istocie istnieje tu powierzchowne podobieństwo, a przede wszystkim istnienie adoralnej spirali na jednym,



Rys. XV. Schemat Chatton'a przedstawiający wytwarzanie się spirali *Hemispeiridae* z szeregów adoralnych *Ancistrumidae* i zestawienie jej ze spiralą *Peritricha* — Chatton, 1936.

a wytwarzanie utworów czepnych na odwrotnym biegunie ciała. Utwory czepne *Hemispeirinae* mają jednak inny charakter — jest to wyspecjalizowana powierzchnia tigmotaktyczna o równoległych szeregach rzęsek, od której trudno wyprowadzić wieniec aboralny *Peritricha*. Podobnie inny charakter posiada spirala odoralna obu grup. Gdy u *Peritricha* rozkręca się ona dążąc do peristomu — jest zatem ewolutywna, to u *Hemispeirinae* jest wyraźnie inwolutywna, co potwierdza zresztą jej rozwój od *Ancistruminae* poprzez *Boverinae* (Chatton 1936 — Rys. XV).

Powstać może jednak jeszcze inna hipoteza pochodzenia *Peritricha*, oparta na znalezieniu przez Chatton'a 1936 form pływających *Epi-stylis horizontalis* Chatton i paru innych *Vorticellidae*, o zupełnie odrębnym charakterze niż cylindryczne, dotychczas znane formy (Rys. XIV, 3).

Wędrujące stadium *E. horizontalis* Ch. jest mianowicie „spolaryzowane horyzontalnie“, spłaszczone, o kształcie przypominającym wybitnie *Chlamyodontidae*. Chatton wysuwa przypuszczenie, że tego rodzaju wymoczki mogły być przodkami *Peritricha-Sessilia*, a symetria osiowa została osiągnięta dopiero w związku z osiadłym trybem życia i przekazana zarówno pączkom jak i *Mobilis*.

W związku jednak z tym, że *E. horizontalis* Ch. jest gatunkiem, jak się zdaje, dość silnie związanym z życiem wewnątrz skorupki *Balanus* (miałem możliwość obserwować gatunek ten również w *Balanus* z Zatoki Gdańskiej), możnaby postawić zarzut, że kształt ciała jego stadiów wędrujących jest właśnie wtórnym przystosowaniem do pasożytnego trybu życia. Niewątpliwie — płaski, zaopatrzony silną tigmataktyczną „frendzlą“ wymoczek łatwiej utrzymywać się może na ciele skorupiaka niż cylindryczny pozbawiony tigmataktyzmu osobnik wędrujący innych *Peritricha*. Wydaje się, że pojawiająca się tendencja do spłaszczania ciała mogła być wykorzystana filogenetycznie przez selekcję środowiska.

Jak wynika z przytoczonych opinii sprawę pochodzenia *Peritricha* uważać należy za nie rozstrzygniętą — niewątpliwie dalsze badania stadiów rozwojowych mogą wyjaśnić wiele kwestii w tej dziedzinie.

5. Stadia pływające (tomity) form osiadłych.

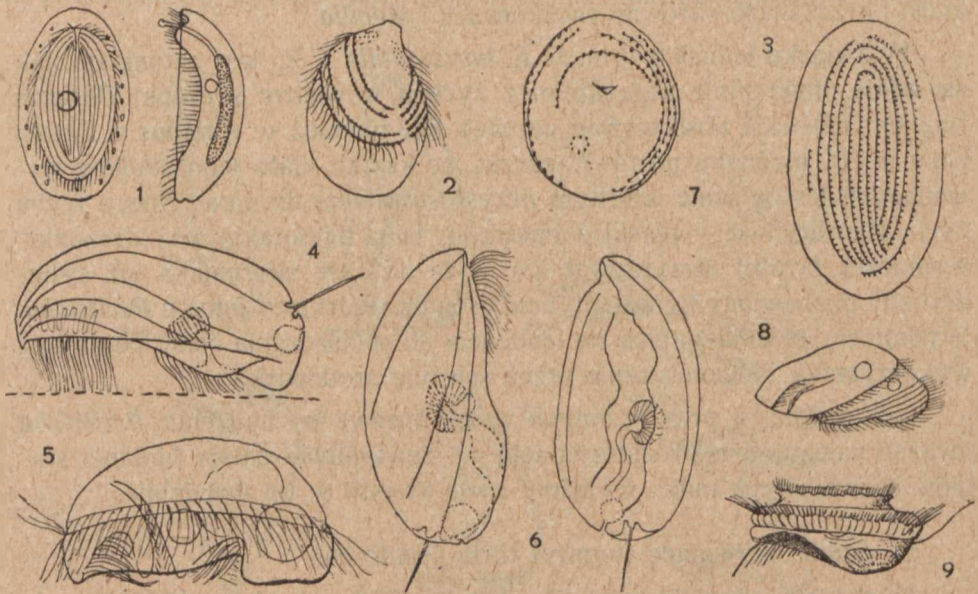
Swobodnie pływające stadia osiadłych wymoczków pasożytnych, mimo znacznej niekiedy odległości systematycznej grup do których należą, wykazują silną zbieżność morfologiczną. Bez wątpienia może ona niekiedy mieć umotywowanie w tym, że stadia te przypominają przodków bądź co bądź wywodzących się kiedyś od jakiegoś wspólnego pnia: raczej jednak i częściej pochodzi z konwergencyjnej adaptacji ich do życia w środowisku tak specyficznym jak ciało innego zwierzęcia.

Większość pączków — tomitów, jako epoiki posuwające się po powierzchni ciała gospodarza, posiada kształt spłaszczony, pozwalający na łatwiejsze przyleganie, chroniący przed splukaniem i z drugiej strony, zapewniający znaczną ruchliwość. W dziedzinie budowy układu rzęskowego bardzo charakterystycznymi cechami tych tomitów są:

- 1) wykształcenie silnych rzęsek przede wszystkim na jednej, płaszczej stronie ciała,

- 2) ustawienie tych rzęsek w szeregach układających się wokół tej powierzchni, i
- 3) tigmotaktyczne działanie rzęsek.

Tigmotaktyzm tomitów wykorzystywany jest jednak nie tyle do przywierania czy przyczepiania się pączków do podłoża, ile do ślizgania się ich po nim, podobnie jak ma to miejsce u np. *Urceolariidae*. Ślizganie to odbywa się jednak na ogół bez ruchu obrotowego, który *Urceolariidae* umożliwia osiowa symetria ciała, podczas gdy omawiane tomity są zazwyczaj wyraźnie bilateralne (Rys. XVI).



Rys. XVI. Zestawienie stadiów pływających form osiadłych i gatunków zbliżonych.

1. *Hypocoma parasitica* Gruber — Plate
2. *Sphaenophrya sphaerii* Miassn., tomit — oryg.
3. *Hypocoma parasitica* Gruber, przebieg szeregów rzęsek wg Chatton'a
4. *Foettingeria actiniarum* Clap., tomit — Chatton et Lwoff
5. *Conidophrys pilisuctor* Ch. Lw., tomit — Chatton et Lwoff
6. *Foettingeria actiniarum* Clap., tomity z góry i z dołu — Chatton et Lwoff
7. *Conidophrys pilisuctor* Ch. Lw., tomit od strony brzusznej — Chatton et Lwoff
8. Pływka *Ectoprocta: Alcyonidium mytili*

Splaszczone ciało i łukowato wygięte szeregi rzęsek na brzusznej jego stronie posiadają zarówno pączki *Sphaenophryidae*, jak *Pilisuctoriidae*, jak „horyzontalnie spolaryzowane“ pływki niektórych *Peritricha-Sessilia*. Wszystkie te tomity wykazują tendencję do okrężnego układania się szeregów rzęsek strony przylgowej — występuje ona zupełnie wy-

rażnie u pączków *Sphaenophryidae*, gdzie dwa systemy szeregów łukami obiegają płaską powierzchnię tigmotaktyczną, zbliżając się do siebie w obu końcach ciała. Tendencja ta widoczna jest u ich domniemanych form wyjściowych — *Ancistrocomidae* (Rys. VII, 2), a przede wszystkim u drobnych, spłaszczonych nieco ich przedstawicieli jak *Hypocomella cardii* Ch. L. w. czy form słodkowodnych (Jarocki & Z. Raabe 1933, Jarocki 1935). Silnie zaznaczona jest ta tendencja natomiast u *Hypocomidae* (s. str.) jak *Hypocoma parasitica* Gruber, pasożyta powierzchni ciała *Vorticellidae*, gdzie pierwotnie równoległe szeregi rzęsek zawijają się wyraźnie, tworząc pozornie koncentryczne elipsy (Chatton 1936) (Rys. XVI, 1, 3). *).

Podobnie przedstawiają się stosunki u *Pilisuctoridae*, gdzie równo wzdłuż ciała trofontów dające szeregi ciałek podstawowych, układają się u tomitów wokół brzusznej strony ciała, tworząc zarówno okalającą je „frendzlę“ jak i łuki szeregów adoralnych (Rys. XVI, 5, 7).

U pływających stadiów *Epistylis horizontalis* Chatt. aboralny wieniec rzęsek tworzy silną kryzę ślizgową dokoła zupełnie płaskiej podstawy ciała (Rys. XIV, 3).

Podobnie koncentryczne, i to w istocie koncentryczne, ułożenie szeregów rzęsek posiadają pączki *Suctoria*, o różnym zresztą, zarówno spłaszczonym, jak u *Acineta tuberosa* Ehrbg i *Ephelota gemmipara* R. H., jak i cylindrycznym kształcie ciała (Rys. XVI, 8).

Jest rzeczą interesującą, że zupełnie podobne, z punktu widzenia promorfologii jedynie, są stadia pływające innych osiadłych organizmów jak przede wszystkim *Ectoprocta*. Larwy np. *Alcyonidium mytili*, żyjącego na małżach i innych zwierzętach morskich wykazują tak zdumiewającą zbieżność kształtów z opisanymi tomitami, że mogą wprowadzić na pierwszy rzut oka w błąd obserwatora (Rys. XVI, 9).

*) Wydaje mi się zresztą, że rodzaj *Hypocoma* Gruber i rodzina *Hypocomidae* w nowym ujęciu Chatton'a i Lwoff'a (po utworzeniu rodziny *Ancistrocomidae*), nie mają nic wspólnego pod względem filogenetycznym z przedstawicielami rodziny *Ancistrocomidae* ani też z innymi rodzinami *Thigmotricha*. Pewnych wyjaśnień w tym względzie można by było spodziewać się w dalszych pracach francuskich autorów, a szczególnie w od lat zapowiadanej monografii *Thigmotricha*. Ponieważ nie udało mi się zbadać żadnego przedstawiciela rodzaju *Hypocoma*, sprawy tej nie chce obecnie rozstrzygać.

V. Przekształcanie się aparatu gębowego.

1. Urządzenia osłaniające gębę.

Dość powszechnie spotykaną cechą wymoczków pasożytnych, zachowujących swój aparat gębowy, jest tendencja do zabezpieczenia go przed nadmiernym napływem ciał obcych. Tendencja ta realizuje się zarówno na drodze skierowywania czy przesuwania gęby ku tyłowi jak osłaniania jej od strony, w którą wymoczek się posuwa.

O ile bowiem wymoczki wolnożyjące posiadają gębę umieszczoną na dnie zazwyczaj zupełnie płytkiego peristomu, to u form pasożytnych peristom jest często głębszy i ukształtowany w sposób utrudniający zapychanie go napotykanymi przez wymoczka ciałami, zlepionymi częstokroć śluzem pokrywającym organy żywiciela, czy też treścią jego przewodu pokarmowego.

U poszczególnych gatunków rodzaju *Conchophthirus* Stein przed peristomem i nad nim zwisa występ ciała, który możnaby określić mianem okapu. Rozsuwa on napotkanie przez wymoczka ciała, nie pozwala na bezpośrednie dostawanie się ich do peristomu i ułatwia w ten sposób rolę wybiornemu aparatowi rżęskowemu gęby (Rys. XVII, 1). Najwybitniej okap ten jest zarysowany u *Conchophthirus anodontae* Ehrbg—Stein (sensu Z. Raabe 1933/34 = *C. raabei* Kahl) i *C. acuminatus* (Clap. & Lachm.).

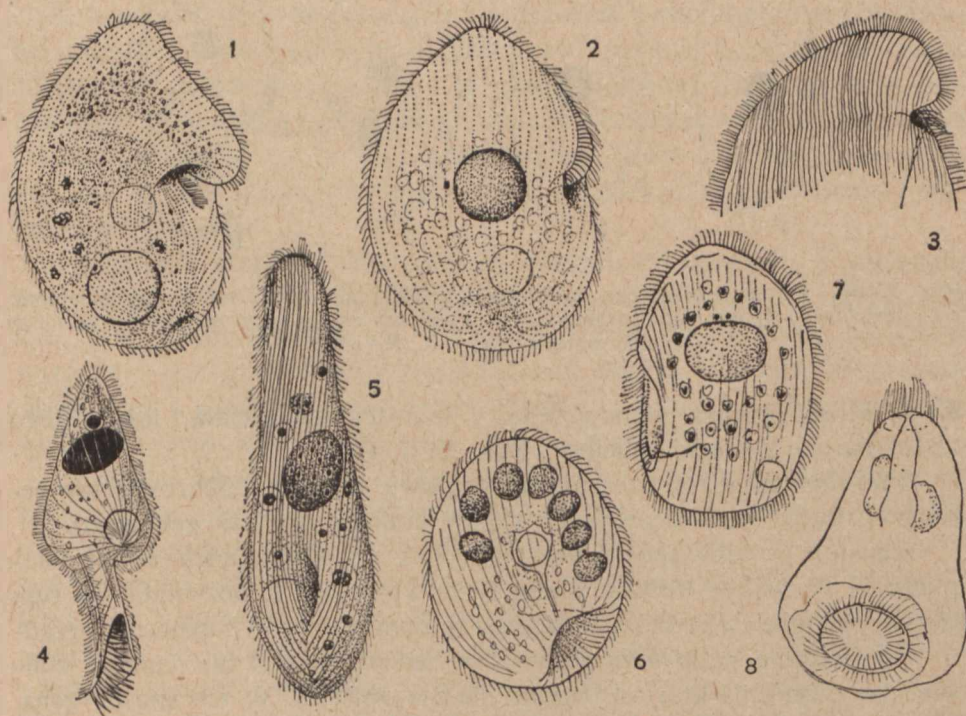
W zdumiewająco podobny sposób ukształtowała się osłona peristomu u zupełnie odrębnej i daleko systematycznie stojącej grupy wymoczków, a mianowicie przedstawicieli rodzaju *Andreula* Kahl z jelita liliowców, a przede wszystkim u *A. conchophthiroides* Z. Raabe 1938, towarzysząc zresztą u tego gatunku nadzwyczajnej zbieżności kształtu ciała z *Conchophthirus*. Osłonny okap nad peristomem jest tu zresztą zrealizowany na odrębnych zasadach (bierze w jego budowie udział spirala poprzecznych membranell), co tym bardziej podkreśla silną konwergencję w budowie tego urządzenia (Rys. XVII, 2).

Podobnie osłoniętą gębę posiada zresztą szereg wymoczków z innych grup, choćby np. przedstawiciele rodzaju *Entorhipidium* Lynch 1929 z jelita jeżowców (Rys. XVII, 3).

Drugim zjawiskiem o podobnym bez wątpienia znaczeniu jest przesuwanie aparatu gębowego ku tyłowi. Tendencję tę realizują w pierwszym rzędzie przedstawiciele rzędu *Thigmatricha* z rodzin: *Thigmophryi-*

dae (np. *Myxophyllum* Z. Raabe), *Conchophthiridae* (*Kidderia* Z. Raabe), *Ancistrumidae* i *Hystero-cinetidae*.

Pośród *Ancistrumidae* spotykamy się z szeregiem faz tego przesuwania. Obok gatunków o gębie umieszczonej mniej więcej w połowie długości ciała (*Ancistrina* Cheissin, *Ancistruma* Strand — Rys. II, 4; VII, 1) występują podobnie zbudowane o gębie przesuniętej dalej ku tyłowi, wreszcie *Proboveria* Ch. Lw., *Tiarella* Cheis., *Boveria* Stev. wykazują coraz to wyraźniej biegunowe ułożenie aparatu gębowego (Rys. XIX, 9). Podobnie sprawy przedstawiają się wśród *Hystero-cinetidae*, gdzie u rodzajów *Hystero-cineta* Dies., *Kysthothigma* Z. Raabe gęba posiada jeszcze nieco boczne ułożenia (Rys. V), gdy u *Ptychostomum* Stein położona jest wyraźnie terminalnie (Rys. II, 8). O pierwotnym, bocznym położeniu gęby świadczą w pewnych przypadkach

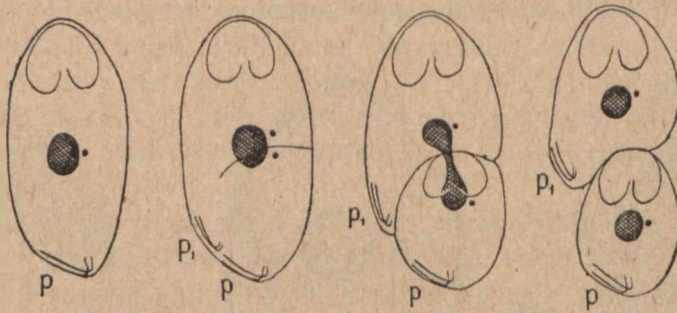


XVII. Oslona i przesuwanie się aparatu gębowego.

1. *Conchophthirus anodontae* Stein = *C. raabei* Kahl — Z. Raabe
2. *Andreula conchophthiroides* Raabe — Z. Raabe
3. *Entorhipidium echini* Lynch. przód ciała — Lynch
4. *Clevelandia hostula* Kidder — Kidder
5. *Thigmophrya macomae* Ch. Lw. — Z. Raabe
6. *Myxophyllum steenstrupi* (Stein) — Z. Raabe
7. *Kidderia mytili* (De Morgan) — oryg.
8. *Trichodinopsis paradoxa* (Cl. Lachm.), szkic przyżyciowy, oryg.

stadia podziałowe, wskazujące na wtórne przesuwanie się jej na tylny biegun ciała (*Hysteroconetidae* — Z. Raabe 1939, 1947, — Rys. XVIII).

Tendencja do przesuwania gęby ku tyłowi znajduje również swój pełny wyraz u pasożytów termitów (*Panesthia*) z rodzajów *Clevelandia* Kidder i *Paraclevelandia* Kidder, należących do *Spirotricha Heterotricha*. Gęba *Clevelandiidae* umieszczona jest całkowicie terminalnie na końcu silnie (szczególnie u *Clevelandia*) wydłużonego „kominka“ (funnel) w jaki zwęża się ciało wymocзка. Od zewnętrznego otworu peristomu prowadzi w głąb ciała długi przewód peristomalny, zwany przez Kidder'a „cytopharynx“, którego ścianki pokryte są silnymi rżęskami. Najbardziej jaskrawo ukształtowany aparat gębowy posiada *Cl. hastula*



Rys. XVIII. Schemat przebiegu podziału przedstawicieli rodziny *Hysteroconetidae*: p — peristom osobnika macierzystego, pl — tworzący się de novo peristom przedniego osobnika potomnego. — Z. Raabe 1939.

Kidder, której „komin“ stanowi połowę długości całego ciała i jest od jego reszty bardzo wyraźnie odcięty (Rys. XVII, 4).

Clevelandiidae reprezentują niewątpliwie jeden z najbardziej wyspecjalizowanych i zróżnicowanych typów budowy aparatu gębowego.

Zupełnie w inny sposób efekt podobny do poprzednich został osiągnięty u *Peritricha-Mobilia*. Gęba tych wymoczków pozostała na tym samym biegunie ciała, który u *Sessilia* skłonni byśmy byli uznać za przedni — poruszanie się *Mobilia* odbywa się jednak bokiem lub naprzód końcem aboralnym, na którym rozwija się przyssawka. W ten sposób gęba, nie zmieniając swego położenia, znalazła się na funkcjonalnie tylnym biegunie ciała. Zjawisko to występuje zarówno u *Urceolariidae* jak i *Licnophoridae*. Szczególnie rzucający się w oczy charakter ma ułożenie gęby u typowego endopasożyta wśród ektopasożytnych na ogół *Urceolariidae*, jakim jest *Trichodinopsis paradoxa* Clap. & Lachm. żyjący w jelicie lądowych *Prosobranchia* — *Cyclostoma elegans*. Gęba jego, umieszczona u szczytu stożkowatego ciała, którego podstawę stanowi silna

przyssawka, jest wyjątkowo, jak na przedstawiciela tej rodziny silnie rozwinięta i prowadzi do szerokiego kanału przelykowego, dążącego w głąb ciała (Rys. XVII, 8).

Umieszczenie gęby na tylnym w stosunku do kierunku ruchu biegunie ciała charakteryzuje wreszcie *Isotricha prostoma* Stein z żołądków bydła. U pokrewnych gatunków np. rodzaju *Dasytricha* Schuberger gęba umieszczone jest nieco hocznie. Trudno zdecydować czy nastąpiło tu przesunięcie gęby na tylny koniec ciała, jak to ma miejsce np. u *Hystero-rocinetidae*, czy też zmiana kierunku ruchu wymoczka o 180°. W każdym razie powstałe położenie gęby na tylnym funkcjonalnie biegunie ciała podkreśla w sposób wyraźny omawianą tu tendencję.

2. Wybioreczy rzęskowy aparat adoralny.

Zarówno osłanianiu gęby od przodu jak przesuwanii jej ku tyłowi ciała towarzyszy bardzo często u wymoczków pasożytnych zróżnicowanie aparatu rzęskowego w jej okolicy i wytwarzanie kompleksów rzęsek adoralnych. Rzecz jasna zmiany te można najlepiej rozpatrywać u wymoczków tych grup, których wolnożyjący przedstawiciele nie posiadają takiego zróżnicowania, a więc u *Holotricha*. Znow najlepszych przykładów pod tym względem dostarczają wymoczki zaliczane do rzędu *Thigmotricha* Ch. Lw.

Najniższy stopień zróżnicowania aparatu rzęskowego, a właściwie brak tego zróżnicowania, wykazują *Thigmophryidae* (*Thigmophrya* Ch. Lw., *Myxophyllum* Z. Raabe), gdzie do wnętrza peristomu wkraczają szeregi ogólnego urzęsienia ciała, tworzą wewnątrz niego urzęsiony lejek i wychodzą nazewnątrz, łącząc się z przebiegającymi po powierzchni szeregami (Z. Raabe 1936 — Rys. XIX, 2, 3).

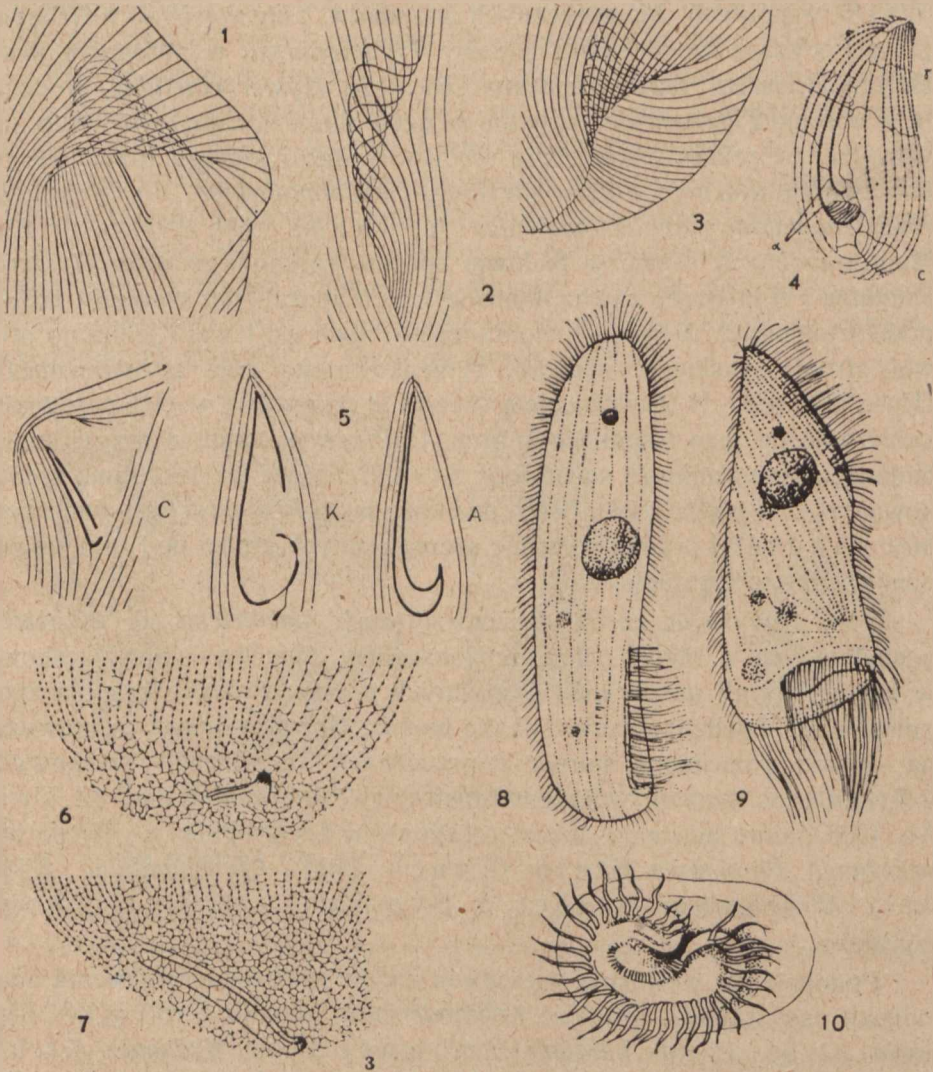
Podobne wkraczanie szeregów rzęsek do peristomu i tworzenie urzęsionego lejka ma miejsce i u *Conchophthirus* Stein — tu jednak towarzyszą temu znaczne modyfikacje. W związku z rozsunięciem się szeregów lewej i prawej części układu rzęskowego, powstaje na terenie peristomu trójkątne, nieurzęsione pole peristomalne, wkraczające również w głąb peristomu. Na terenie tego nagiego pola wytwarza się z fragmentów dwu szeregów rzęsek podwójna pseudomembranella, zbudowana z rzęsek blisko siebie osadzonych i zlepionych razem. Membranella ta we współdziałaniu z nagą płaszczyzną i urzęsionym lejkiem stanowi wybioreczy rzęskowy aparat peristomu, dostarczający do gęby odpowiednie cząstki pokarmowe (Rys. XIX, 1).

U dalszych przedstawicieli *Thigmotricha* — *Ancistrumidae* następuje zanik urzęsienia lejka peristomalnego, silny natomiast rozwój nagiego jego pola i zróżnicowanych adoralnych szeregów rzęsek. Nagie pole pe-

ristomalne zajmuje brzuszną krawędź ciała, rozszerzając się ku tyłowi, gdzie stopniowo przesuwa się peristom. Pole peristomalne ograniczają z prawej strony dwa adoralne szeregi rzęsek, osiagających niezwykłą długość i siłę i kierujących pokarm do umieszczonego w ich pętli peristomu. Urzęsienie całego ciała ulega pewnej redukcji szczególnie w tylnej części ciała — nie osłabione pozostaje jedynie urzęsienie powierzchni tigmotaktycznej, a u niektórych gatunków (rodzaju *Eupoterion* Mc Lenn. & Conn.) dwa szeregi po lewej stronie pola peristomalnego. Poza szeregami adoralnymi, na terenie ich pętli koło peristomu wytwarzać się mogą poprzeczne pasma srebrochłonne, stanowiące wg niektórych autorów (Cheissin 1931) podstawę słabszych pseudomembranelli.

Tak stosunki budowy adoralnego aparatu rzęskowego przedstawiają się u przedstawicieli podrodziny *Ancistruminae* jak *Ancistruma* Str. i *Ancistrina* Cheis. (np. *Ancistrina limnica* Z. Raabe 1937 Rys. XIX, 4). U *Ancistrella choanomphali* Cheissin z tej podrodziny następuje pewna zmiana — szeregi adoralne zaczynają wycofywać się z przedniej części ciała (Rys. XIX, 3). Podobną sytuację znajdujemy w podrodzinie *Boveriinae* — szeregi adoralne coraz wyraźniej wycofują się tu z przedniej części ciała, coraz silniej skręcają się natomiast wokół tylnego jego bieguna, na który przesuwa się gęba wymoczka. Poprzez stadia odpowiadające rodzajom *Plagiospira* Issel, *Proboveria* Ch. Lw. *Tiarella* Cheissin (Rys. XIX, 9), doprowadza ten proces wreszcie do osiągnięcia stanu reprezentowanego przez przedstawicieli rodzaju *Boveria* Stevens, gdzie szeregi adoralne tworzą spiralę na tylnym, rozszerzonym i apikalnie spłaszczonym biegunie maczugowatego ciała. Spirala ta jest u *Boveria* prostopadła do szeregów ogólnego urzęsienia; stanowi ona swoisty aparat czepny wymoczka, niezależnie od powierzchni tigmotaktycznej zachowanej w przedniej części ciała (Rys. XIV, 2).

Jako ostateczne ogniwo w tym łańcuchu rozwoju rzęskowych urządzeń adoralnych występują wg szeregu autorów wymoczki z rodzajów *Hemispeira* Fabr. - Dom. i *Hemispeiropsis* König, zaliczane do podrodziny *Hemispeirinae*. Wymoczki te wytworzyły już zdecydowaną, w jednej płaszczyźnie skręconą spiralę szeregów adoralnych, ciało ich uległo skróceniu i osiągnęło przekrój kolisty, powierzchnia tigmotaktyczna przesunęła się na przeciwległy gębie biegun ciała — wtórnie aboralny. Pod względem rozwoju adoralnego aparatu rzęskowego rodziny *Thigmophryidae*, *Conchophthiridae*, i podrodziny *Ancistruminae*, *Boveriinae* i *Hemispeirinae* stanowią zatem jasny i niemal ciągły szereg, odzwierciedlający ich prawdopodobny rozwój rodowy.



Rys. XIX. Wybiórczy aparat gębowy.

1. *Conchophthirus anodontae* Stein = *C. raabei* Kaahl — Z. Raabe
2. *Thigmophrya macomae* Ch. Lw. — Z. Raabe
3. *Myxophyllum steenstrupi* (Stein) — Z. Raabe
4. *Ancistrina limnica* Raabe — Z. Raabe
5. Schematy przebiegu szeregów adoralnych u: C — *Conchophthirus*, K — *Kidderia*,
A — *Ancistruma* — Z. Raabe, 1936
6. Aparat gębowy *Ptychostomum saenuridis* Stein — Z. Raabe
7. Aparat gębowy *Hysteroacinetia paludinarum* Diesing — Z. Raabe
8. *Ancistrella choanomphali* Cheissin — Cheissin
9. *Tiarella baicalensis* Cheissin — Cheissin
10. *Tripalmaria dogieli* Stielkov — Stielkov

Od wspólnych, hipotetycznych przodków *Thigmotricha*, zbliżonych jak się wydaje do schematu budowy *Thigmophrya*, w odrębnym nieco kierunku poszedł rozwój aparatu gębowego *Hystero-cinetidae*. Rodzina ta w obrębie *Thigmotricha* zajmuje w ogóle nieco boczne stanowisko, nie wchodząc w zakres tego dobrze umotywowanego szeregu rozwojowego, jaki tworzą rodziny: *Thigmophryidae*, *Conchophthridae*, *Ancistrumidae*, *Ancistrocomidae* i *Sphaenophryidae* (Z. Raabe 1939, 1947) p. str. 324. Mimo znacznych różnic w budowie aparatu rżęskowego gęby *Hystero-cinetidae* i tu dostrzec można istnienie trzech adoralnych szeregów rżęsek przekształconych w pseudomembranellę — dwie po lewej i jedna po prawej stronie wąskiego, nagłego, rynienkowatego pola peristomalnego. (Rys. XIX, 6, 7). U *Hystero-cineta* szeregi te wkraczają w głąb peristomu, zataczając na jego ściankach spiralę. U *Ptychostomum*, a przynajmniej badanego przez mnie *P. saenuridis* Stein, aparat ten jest silnie zredukowany (Z. Raabe 1939, 1947), podobnie jak u *Protoptychostomum simplex* (André) i prawdopodobnie szeregu innych, mniej pod tym względem zbadanych, gatunków.

Poza *Holotricha*, zarówno u pasożytnych *Spirotricha* jak *Peritricha* posiadających z reguły silnie zróżnicowany adoralny układ rżęskowy w postaci spirali membranell czy silnych rżęsek, żadnych zasadniczych zmian w tej dziedzinie zauważyć nie można. Można wskazać co najwyżej na dobrze rozwiniętą spiralę poprzecznych membranell rżęskowych u *Nyctotherus*, silny rozwój membranell tych u *Andreula* Kahl (Z. Raabe 1938), silny adoralny aparat rżęskowy u *Lechriopyla* Lynch, pasożytnych *Plagiopyla* Stein (Lynch 1930), *Clevelandiidae* Kidder, *Allosphaerium* Kidder & Summers i szeregu innych wymoczków.

Podobnie nie wykazują większych zmian w budowie urzęsienia adoralnego pasożytnące w jelicie *Echinodermata* gatunki z rodzajów: *Biggaria* Kahl, *Cryptochilidium* Schouteden, *Madsenia* Kahl, *Entodiscus* Madsen oraz, bardzo mało w ogóle wyspecjalizowane gatunki, należące do wolnożyjących na ogół rodzajów: *Anophrys* Cohn, *Uronema* Duj., *Colpidium* Stein z tego samego środowiska (Kahl 1934).

Całkowicie samodzielne stanowisko zajmują pod względem budowy rżęskowego aparatu gęby, jak i pod wielu innymi względami, pasożyty przewodu pokarmowego ssaków trawożernych — *Entodiniomorpha*. Charakterystyczną ich cechą jest nadzwyczajnie silny rozwój adoralnego wieńca pędzelków rżęskowych. Wieniec ten otacza gębę zaopatrzoną w silny i skomplikowany aparat zamykający ją i przeprowadzający pokarm do szerokiej przestrzeni trawiennej. Całkowita swoistość budowy

Entodiniomorpha, jak i ich aparatu rzęskowego nie pozwala na wyrowadzanie jakichkolwiek wniosków filogenetycznych (Rys. XIX, 10).

Równie swoiście zbudowany lecz całkowicie różny aparat przygębowy posiadają przedstawiciele nielicznej gromady *Chonotricha*, jako przykład której można wymienić *Spirochona gemmipara* Stein. Ten osiadły na skrzelach *Gammurus* wymoczek ma wydłużone, dzbankowate ciało, którego szczyt zaopatrzony jest w zawiły sposób spiralnie skręconą błonę urzęsioną, prowadzącą pokarm do peristomu (Rys. XIV, 4). Jak wspomniano, gromada *Chonotricha* stanowi zupełnie specyficzną grupę, której przedstawiciele żyją wyłącznie na *Amphipoda* i której powinowactwo do innych grup nie da się w tej chwili określić.



Rys. XX. Kierunek skrętności aparatu gębowego.

1. *Lignophora aurbachi* (Cohn) — oryg.
2. *Trichodina pediculus* Ehrbg
3. *Urceolaria mitra* (Siebold).
4. *Conchoscutum inversum* Raabe — Z. Raabe
5. *Conchoscutum inversum* Raabe, schemat przebiegu szeregów rzęsek wewnątrz lejka peristomalnego — Z. Raabe
6. *Conchophthirus anodontae* Stein — oryg.

Poza wszystkimi *Spirotricha* i *Chonotricha* i pewnymi grupami spośród *Holotricha* silnie rozwinięty wybiórczy aparat rzęskowy posiadają *Peritricha* — zarówno wolnożyjące jak i pasożytnicze, zarówno osiadłe jak i swobodnie pływające. Posiadanie adoralnej spirali rzęsek jest więc w obrębie *Peritricha* cechą ogólną, a nie związaną z trybem życia, nie wymaga więc tu dokładniejszych omówień.

Zasadnicze, podkreślane przez autorów różnice pomiędzy *Spirotricha* a *Peritricha* to: budowa spirali adoralnej *Spirotricha* z poprzecznych równoległych pseudomembranell i jej prawoskrętność, podczas gdy spirala *Peritricha* jest lewoskrętna i rzęski jej nie tworzą poprzecznych pędzelków. Dawniejsi autorzy za Bütschli'm 1888 wyróżniali jednak wśród *Peritricha* dwie grupy: lewoskrętnych, obejmujących wszystkie

Peritricha w ujęciu Kahl'a oraz prawoskrętnych, zawierających jedną tylko rodzinę — *Licnophoridae* z jedynym rodzajem *Licnophora* Clap. Kahl, uważając kierunek skrętności spirali za cechę bardzo istotną z punktu widzenia filogenetycznego, a zatem ważką systematycznie, kategorycznie i „definitywnie” wyłączył *Licnophoridae* z gromady *Peritricha* i zaliczył do *Spirotricha* (Rys. XX, 1, 2).

W ujęciu takim wszystkie zbieżne cechy łączące *Urceolariidae* z *Licnophoridae* jak: podobna budowa spirali adoralnej (poza kierunkiem skrętności), identyczna niemal budowa przyssawki (i to nietylko w szczegółach homologicznych lecz i analogicznych), podobny charakter aparatu jądrowego, podobny układ fibrilli wzmacniających (Rys. XXVI, 5) — stanowiłyby wynik wtórnej konwergencji, a jedyną istotną cechą byłby tylko kierunek skrętności spirali. Skrętność tych spirali wykazuje w istocie znaczne różnice. U *Licnophora* spirala jest prawoskrętna i inwolutywna, u *Urceolariidae* — lewoskrętna i ewolutywna.

Takie ujęcie zdaniem mym nie jest zupełnie usprawiedliwione. Kierunek skrętności spirali adoralnych jest wielokrotnie zmienny w obrębie nawet wąskiej grupy wymoczków. Tak np. *Conchoscutum inversum* Z. Raabe 1947 reprezentuje inwersję całego aparatu gębowego i jego umieszczenia w stosunku do przedstawicieli rodzaju *Conchophthirus* Stein, podczas gdy inne cechy wskazują na bardzo bliskie ich powinowactwo (oba rodzaje n. b. żyją na skrzelałach *Unionidae*, Rys. XX, 4, 5, 6). Podobnie „*Ancistruma*” *japonica* Uyemura posiada odwrotnie skręconą spiralę w stosunku do innych przedstawicieli zarówno rodzaju *Ancistruma* Strand jak i rodziny *Ancistrumidae* (Z. Raabe 1947). Niemożliwe jest według mnie opieranie wniosków filogenetycznych i systematycznych tylko na kierunku skrętności z pominięciem szeregu równie istotnych cech morfologicznych i z uznaniem ich zbieżności jedynie za przejaw konwergencji. Kahl robi co prawda zastrzeżenie, odnoszące się do budowy spirali adoralnej *Licnophora*, suponując jedynie budowę jej z poprzecznych pędzelków rzęsek podobnie jak u *Spirotricha*, czego jednak nie potwierdza żadne z dotychczasowych badań. Sprawa ta wymagałaby dokładniejszego zbadania w przyszłości.

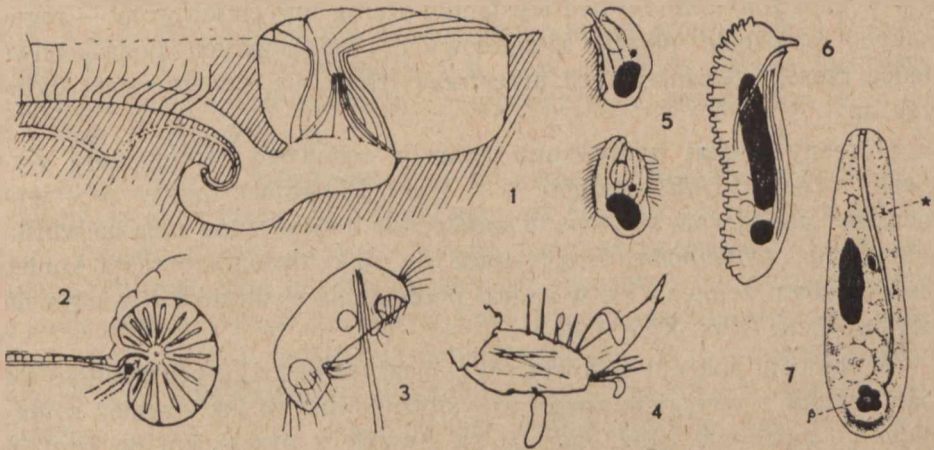
O powinowactwie obu rodzin świadczyć mogą poza tym obserwacje Wallengreen'a nad podziałem *Licnophora*. Według danych tego autora spirala adoralna powstającego osobnika jest początkowo lewoskrętna jak u *Urceolariidae* i później dopiero przekształca się w definitywną prawoskrętną. Fakt ten, mym zdaniem, wbrew opinii samego Wallengreen'a, obala możliwość odległego ustawienia obu grup wymoczków i wskazuje raz jeszcze na zupełną wtórność kierunku skręcenia spirali adoralnej.

Zagadnienie kierunku skrętności spirali jest zresztą w literaturze również nie protozoologicznej dość szeroko omawiane — przeważa przytem pogląd o niezbyt wielkiej ważkości filogenetycznej i systematycznej tej cechy. Jako przykład mogą służyć np. *Gastropoda*.

3. Modyfikacje aparatu gębowego i wtórne urządzenia ssące.

Poza przemieszczaniem gęby, wytwarzaniem urządzeń ochronnych czy adoralnego aparatu rżęskowego, pewnym modyfikacjom w związku z pasożytnym trybem życia ulegać może również sama gęba wymoczków.

Jednym z najbardziej interesujących i swoistych przeobrażeń aparatu gębowego jest „rosacé“ *Apostomea* Ch. L w. Jest to zakłęśnięcie o nerkowatym, zbliżonym do koła zarysie, podzielone wysokimi, nieco



Rys. XXI. Modyfikacje aparatu gębowego.

1. „Rosacé“ *Foettingeria actiniarum* Clap. w przekroju — Chatton et Lwoff
2. „Rosacé“ *Foettingeria actiniarum* Clap. widok z góry — Chatton et Lwoff
3. *Conidophrys pilisuctor* Ch. L w., osiadający tomit — Chatton et Lwoff
4. Nóżka skorupiaka z osiadłym *Conidophrys pilisuctor* Ch. L w. — Chatton et L w o f f
5. *Hypocomidium fabius* Raabe — Z. Raabe
6. *Gargarius gargarius* Ch. L w. — Z. Raabe
7. *Ancistrocoma pelseeneri* Ch. L w., przekrój optyczny z widocznym kanałem „przelykowym“ i wodniczką z kongrecjami — Z. Raabe.

wystającymi ponad powierzchnię ciała przegródkami — septami — na 8—10 części. Septa te ustawione są podobnie do septów *Anthozoa*. U dołu septów umieszczone są rżęski, osłaniające wejście do cytostomu, a raczej do obszernego atrium. Droga przechodzenia pokarmu jest dosyć niejasna — w głąb plazmy prowadzi bowiem stąd jedynie wąski kanalik (C h a t t o n & L w o f f 1935 — Rys. XXI, 1, 2). Wydaje się rzeczą możliwą

mym zdaniem sprowadzić „rosacé“ *Apostomea* do „Reusenapparat“ *Chlamyodontidae* jak np. *Chilodonella* Str., tym bardziej, że i inne cechy, szczególnie tomitów *Apostomea* mogą wskazywać na powinowactwo tych grup.

Obok częstych przypadków redukcji lub upraszczania budowy aparatu gębowego wymoczków pasożytnych występują wśród nich, odwrotnie, również tendencje do bardzo silnego jego rozwoju i skomplikowania. Przedstawicielami tych tendencji są, i pod innymi względami wysoko uorganizowane *Entodiniomorpha* (Dogiel 1926). Okołogębowy wieniec tych wymoczków może być wciągany w głąb „gardzieli“ przez włókna — retraktory, dążące skośnie od brzegów gęby ku ściankom ciała. Sam otwór gębowy zostaje przy tym zaciśnięty „sfinkterem“, gardziel zwężona odrębnymi, podłużnymi włóknami. Obok tych zresztą mionemów w ciele *Entodiniomorpha* występuje szereg innych ich grup — regulujących położenie płytek szkieletowych, wciągających poza-gębowe wieńce rzęsek, zcieśniających przestrzeń trawienną, zwierających cytopye itp.

Odrębny rodzaj modyfikacji aparatu gębowego reprezentują wymoczki z rodziny *Pilisuctoridae* Ch. L. w. Pływające tomity tych wymoczków „nadziewają się“ swą, u spodu ciała umieszczoną gębą na włoski ekskrecyjne *Amphipoda*. Rozwijające się ciało trofonta obrasta koniec włoska, gęba przemienia się w aparat przenikania ekskretów żywiciela do ciała pasożyta (Rys. XXI, 3, 4).

W rozwoju aparatu gębowego wymoczków pasożytnych spotkać się można zatem z szeregiem zmian przystosowawczych jak również z tendencją do zanikania gęby, łączącą się zwykle z przejściem do istotnie pasożytnego trybu życia i pobieraniem pokarmu na drodze osmozy, z treści organu czy komórek żywiciela.

W pewnych jednak specyficznych przypadkach zanikowi gęby pierwotnej towarzyszy, miast całkowitej z niej rezygnacji, wytwarzanie wtórnego aparatu pobierania pokarmu. Ilustracją tego jest pojawianie się rurki czepno-ssącej *Ancistrocomidae* (sucoir Chatt. L. woff 1922), którą nie bez słuszności Chatton i L. woff wywodzą od guzka czepnego (bouton adhesif) *Ancistrumidae* (p. str. 324 i Rys. VII, 1; 2).

Wśród *Ancistrocomidae* istnieje szereg form (*Ancistrocoma* Ch. L. w., *Hypocomides* Ch. L. w.), które, choć wykazują znaczną redukcję urzęsienia w stosunku do *Ancistrumidae*, zachowały jednak poza urzęsieniem powierzchni tigmotaktycznej również resztki ogólnego urzęsienia ciała (ciliature générale — Ch. L. w.) jak i nawet wyodrębnionych szeregów adoralnych (vestige de la frange adorale — Ch. L. w.). Potwierdza to tym bardziej pochodzenie *Ancistrocomidae* od form posiadających

gębę i to, jak świadczy układ pozostałych szeregów rzęsek, podobnie jak u *Ancistrumidae* przesuniętą ku tyłowi. Zanikowi gęby towarzyszyło przekształcanie guzka czepnego na przednim biegunie ciała w organ nie tylko czepny ale i ssący — w różnie wykształconą rurkę.

Rurka ssąca *Ancistrocomidae* prowadzi bądź wprost do endoplazmy, bądź do pewnego rodzaju rezerwuaru czy „gardzieli“. U *Ancistrocoma pelseneeri* Ch. Lw. od rurki wiedzie przez całe ciało prawie aż do jego tylnego końca przewód, w którym, jak mi się wydaje, odbywają się procesy trawienne. W każdym razie do końca ciała dostają się już jedynie, jak się wydaje, niestrawione resztki, tworzące tam wodniczki wypełnione kongrecjami (Z. Raabe 1936; por. str. 381 i Rys. XXI, 7).

U niektórych gatunków rurka czepno-ssąca jest zaledwie nieznacznie kureczliwa i wystaje z ciała również podczas pływania wymocзка (*Ancistrocomidae* słodkowodne — Jarocki & Z. Raabe, *Hypocomella* Ch. Lw. — Rys. VII, 2), u wielu jest wciągalna do środka ciała (*Ancistrocoma* Ch. Lw., *Hypocomides* Ch. Lw., — Rys. XII), u niektórych wciągana do szerokiej banieczki — rezerwuaru (*Hypocomidium* Z. Raabe 1938 — Rys. XXI, 5).

Z przejściem *Ancistrocomidae* do istotnie pasożytnego trybu życia i wytworzeniem przez nie wtórnej gęby na biegunie przeciwnym do utraczonej, wiąże się fakt, że powierzchnia tigmotaktyczna znalazła się przy końcu oralnym. Jest to umieszczenie jej przeciwne temu, jakie zajmuje u komensali czy synoików, odżywiających się bakteriami itp. z poza ciała żywiciela, a co najwyżej produktami odpadkowymi jego organizmu. U tych wymoczków przylegających do podłoża a szukających pożywienia w środowisku otaczającym, powierzchnie tigmotaktyczne czy przyssawki znajdowały się zazwyczaj na końcu aboralnym lub w jego pobliżu. Jako przykłady służyć mogą: *Ancistrumidae*, *Hysteroclinetidae*, *Urceolariidae*, *Licnophoridae*.

Jeśli, a wszystko na to wskazuje, przyjąć pochodzenie *Sphuenophryidae* od form o budowie *Ancistrocomidae* — to mielibyśmy tu do czynienia z zanikiem, zarówno w rozwoju filogenetycznym jak i ontogenetycznym, również i wtórnej gęby. Pewien wyjątek pod tym względem stanowiłby *Gargarius gargarius* Ch. Lw., którego ryjek stanowi nie tylko morfologiczną kontynuację rurki ssąco-czepnej *Ancistrocomidae* i pączków, lecz odgrywa prawdopodobnie tę samą rolę i jest jak się wydaje, w dalszym ciągu czynny jako organ ssący.

4. Zanikanie gęby — astomatyzm.

Utrata gęby, związana z przejściem do pobierania pożywienia drogą osmozy przez powierzchnię ciała, jest zjawiskiem szeroko rozpowszech-

nionym wśród organizmów pasożytnych. Wśród tkankowców spotykamy się z nią u *Cestoda*, *Acanthocephala*, wielu *Digenea*, częściowo u *Nematoda*, pasożytnych *Gastropoda* i *Rhizocephala* spośród stawonogów. Wśród pierwotniaków utraciły gębę *Gregarinida* i inne *Telosporidia*, liczne *Flagellata* wraz z *Opalinata* i wiele wymoczków — *Ciliata*.

Tendencja do redukcji, przynajmniej częściowej, czy do uwstecznienia aparatu gębowego spotykana jest wśród wielu grup wymoczków pasożytnych. Za wyraz jej może być uważane wytwarzanie „rosacé” *Apostomea*, wykształconej niekiedy w sposób nasuwający wątpliwości co do jej działania, zanikanie pierwotnej gęby u *Ancistrocomidae* i *Hypocomidae*, a tym bardziej zanik wtórnej gęby — rurki ssącej u *Sphaenophryidae*.

Wszystkie te drogi do astomatyzmu związane są z pobieraniem pożywienia drogą osmozy. U ektopasożytów, przeważnie osiadłych, osmoza następuje pewną częścią powierzchni ciała, stykającą się z ciałem żywiciela, a więc powierzchnią czepną — przylgową (p. str. 338). U pasożytów jam ciała itp. jak np. *Apostomea* przypuszczać należy raczej osmozę przez całą powierzchnię ciała, bądź też okolicą zanikającej gęby.

Najbardziej charakterystycznymi wymoczkami bezgębnymi są liczne jelitowe pasożyty *Annelida* a rzadziej *Mollusca* i innych zwierząt przeważnie wodnych, łączone w grupę (rząd) *Astomata*. Są to w zasadzie pasożyty czynnych fizjologicznie dla funkcji trawiennych odcinków przewodu pokarmowego, stanowiących odpowiednie środowisko dla osmotycznego odżywiania. Można również przypuścić, że astomatyzm i osmotyczne odżywianie się, wykluczające dostawanie się porcji treści organu do plazmy, dawać może znaczniejszą odporność na działanie enzymów trawiennych żywiciela, w stosunku od których pellicula może działać wybiórczo.

O lokalizacji *Astomata* w jelicie żywiciela świadczyć może rozmieszczenie w przewodzie pokarmowym wodnych *Oligochaeta* i *Prosobranchia* wymoczków z tej grupy i z rodziny *Hysteroacinetidae*. W tylnych odcinkach jelita tych zwierząt, spełniających bądź funkcje oddechowe (*Oligochaeta*) bądź służących jak się zdaje jedynie formowaniu ekskrementów (*Prosobranchia* — *Ankell*) występują jedynie wymoczki z rodziny *Hysteroacinetidae*, pokrewnej pasożytom zewnętrznych skrzel i powierzchni ciała. W bliższych początkowi, trawiąco-chłonnych odcinkach jelita tychże żywicieli występują natomiast przedstawiciele szeregu gatunków grupy *Astomata* (Z. Raabe 1939, 1947).

Jak już niejednokrotnie wspominałem, grupę *Astomata* uważać należy za grupę sztuczną — do utraty aparatu gębowego prowadziły różne drogi od różnych grup systematycznych. Zwartość morfologiczna *Asto-*

mata, charakteryzujących się poza brakiem gęby na ogół wydłużeniem ciała, posiadaniem licznych wodniczek tętniących, często aparatem chwytym w postaci haków itp., jest tylko powierzchowna i wynika z korelacyjnego rozwoju cech zbieżnych.

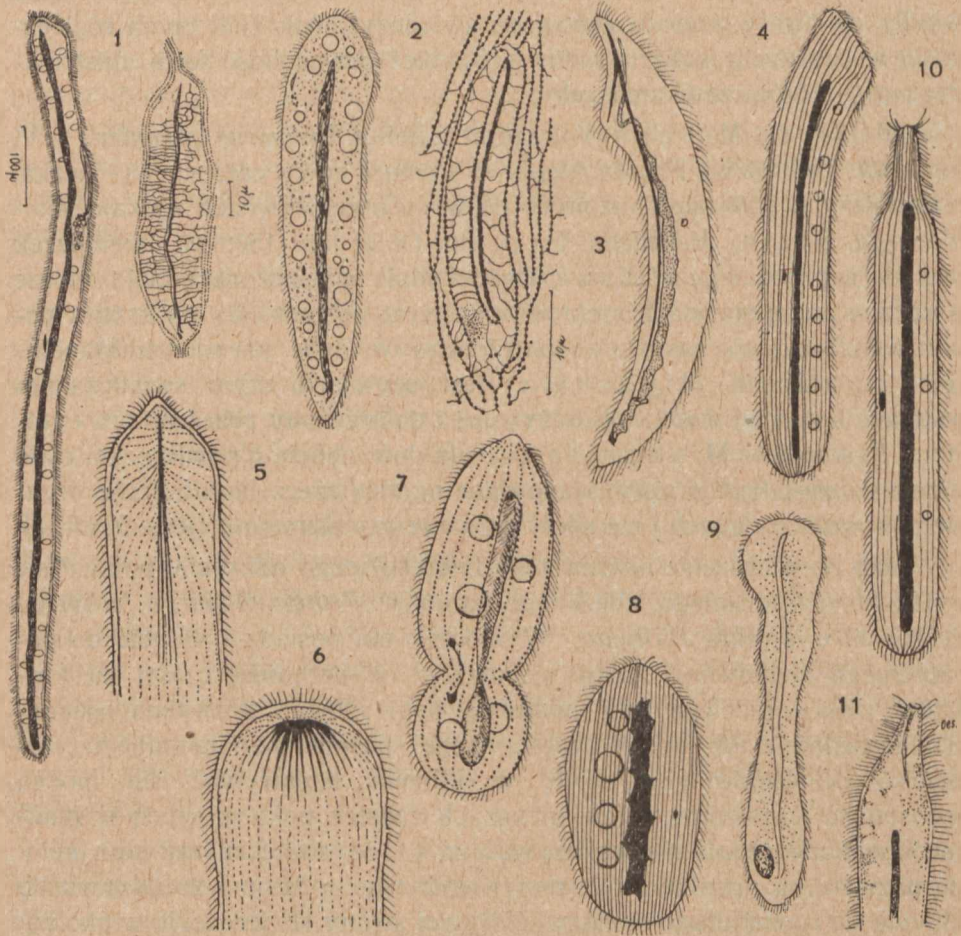
O polifiletycznym pochodzeniu *Astomata* i różnych drogach jakie wiodły do utraty aparatu gębowego świadczy, obok znacznych rozbieżności w istotnych cechach budowy, również pewna ilość form, ilustrujących różne drogi zanikania gęby.

W 1929 r. Miyashita opisał z jelita *Viviparus japonicus* i *V. malleatus* pod nazwą *Protanoplophrya stomata* nowy gatunek wymocзка, o kształtnych wybitnie zbliżonych do wielu przedstawicieli rodzaju *Anoplophrya* Stein, *Mesnilella* Cép. itp. Długi ten (1500 μ) wymoczek posiada w przedniej części, na krawędzi silnie spłaszczonego ciała dobrze widoczny na preparatach srebrowych aparat gębowy. Ma on kształt podłużnego, nagiego pasma, zaopatrzonego w dwie pseudomembranelle. Gęba ta, zdaniem Miyashita, jest czynna, o czym świadczą powstające koło niej wodniczki odżywcze i dostrzeżony przez autora cytostom. *P. stomata* Miyashita posiada dość obficie u powierzchni ciała rozmieszczone trychocysty, stanowiące ogólnie rzecz biorąc cechę organizmów wolnożyjących i nie spotykane u reszty *Astomata* (Rys. XXI, 1).

Jako potwierdzenie analizy tego interesującego odkrycia, pojawił się w 1933 r. opis drugiego, zbliżonego gatunku: *Protanoplophrya bithyniae* Z. Raabe z jelita *Bithynia*. Wymoczek ten posiada podobnie do poprzedniego zbudowany aparat gębowy — w przedniej części na krawędzi ciała przebiega i tu podłużne, nagie pasmo z dwiema pseudomembranellami. W tylnej części tego pasma peristomalnego zaznacza się lekkie zagłębienie, w którym dopatrywać się można pozostałości cytostomu. Brak większych cząstek pokarmowych w plazmie wymocзка zdaje się wskazywać na to, że uwsteczniiony stan gęby nie pozwala na przyjmowanie pożywienia tego rodzaju i że odżywanie odbywa się raczej drogą osmozy. Z drugiej strony stwierdzenie w okolicy peristomu kuleczek tłuszczu, pozwala sądzić, że osmotyczne pobieranie pokarmu następuje tylko lub przeważnie na terenie zanikającego cytostomu, że zatem pellicula w tym miejscu jest zróżnicowana do funkcji odżywczych. W odróżnieniu od *P. stomata* Miy., u gatunku *P. bithyniae* Z. Raabe nie stwierdzono występowania trychoocystów (Rys. XXII, 2).

Dwa te gatunki zatem stanowią bliskie, ale przecie różne stadia adaptacji do życia pasożytnego i drogi do astomatyzmu i wskazują na jedną z dróg na jakiej mogły powstać *Astomata*. Łączyć z nimi można te formy, które charakteryzują się bocznym spłaszczeniem i symetryczną

budową ciała, przy czym płaszczyzna symetrii przechodzi równoległe do płaskich boków ciała przez jego krawędzie. Należą tu niektóre gatunki rodzaju *Anoplophrya* Stein (*A. paradoxa* Rossolimo, *A. vermi-*



Rys. XXII. Zanikanie gęby — astomatyzm.

1. *Protanoplophrya stomata* Miy., cały okaz i gęba — Miyashita
2. *Protanoplophrya bithyniae* Raabe, cały okaz i gęba — Z. Raabe
3. *Mesnilella clavata* (Leidy) — oryg.
4. *Anoplophrya paradoxa* Ross. — Rossolimo
5. *Mesnilella depressa* Ross., powiązanie przednie — Rossolimo
6. *Radiophrya prolifera* Ross., powiązanie przednie — Rossolimo
7. *Acantophrya inermis* Stein — oryg.
8. *Anoplophrya lumbrici* (Schr.) — oryg.
9. *Sieboldellina planariarum* (Siebold) — Kahl
10. *Buetschliella nasuta* Ross. — Rossolimo
11. *Intoshellina poljanskyi* Cheissin, „oesophagus“ — Cheissin

cularis Leidy, *A. filum* Clap.) i przedstawiciele rodzaju *Mesnilella* Cépède — wszystko pasożyty *Oligochaeta* (Rys. XXII, 3, 4, 5).

Inną drogę prowadzącą do *Astomata* odtworzyć można przez zestawienie przedstawicieli rodzaju *Metaradiophrya* Heidenreich. (Rys. II, 9; III, 5), z niektórymi, słabo wyspecjalizowanymi przedstawicielami rodziny *Hysterozinetidae*. *Metaradiophrya*, pasożytująca w jelicie *Lumbricidae*, posiada krótkie, silnie bocznie spłaszczone ciało. Powierzchnia czepna w przedniej części jednej z płaskich stron ciała, zaopatrzona jest w niesymetryczny hak, umieszczony wzdłuż przedniego powiązania układu rzęskowego. Makronukleus wydłużony, wodniczki tętniące w liczbie kilku. Reprezentując inny typ budowy od większości *Astomata*, *Metaradiophrya* już na pierwszy rzut oka przypomina wyraźnie przedstawicieli rodziny *Hysterozinetidae*, jeśli pominiemy swoisty rozwój ich aparatu czepnego i zestawimy *Metaradiophrya* ze słabo wyspecjalizowanym gatunkiem *Protoptychostomum simplex* (André) — (Rys. II, 7).

P. simplex (André) posiada również bocznie spłaszczone ciało, w którego przedniej części po lewej stronie występuje powierzchnia tigmotaktyczna, ograniczona od przodu nieznacznym walcem, zaopatrzonym w myofibrille. Walek ten przebiega wzdłuż powiązania przedniego. Gęba jego, jak można sądzić z opisów i rysunków Heidenreich'a i André (André zaliczył go nawet do rodzaju *Anoplophrya*) znajduje się w stanie pewnego uwstecznienia. Występowanie dwu wodniczek tętniących świadczy o tendencji do powiększania się ich liczby w porównaniu z innymi *Hysterozinetidae*.

Na podstawie tego zestawienia można więc przyjąć, że od jakiejś formy pierwotnej, którą przypomina *P. simplex* André rozwinęły się w jednym kierunku *Hysterozinetidae*, zyskując przyssawkę i zachowując gębę, w drugim zaś *Metaradiophrya* — zyskując hak i tracąc aparat gębowy.

Innych z pewnością dróg rozwojowych i innego pochodzenia szukać należy dla *Astomata* obłych, posiadających symetryczny aparat czepny na spłaszczonej, brzusznej stronie ciała jak: *Radiophrya* Ross., *Desmophrya* Z. Raabe (z jelita *Pisidium* — wyjątek!), *Hoplitophrya* Stein, *Eumonodontophrya* Heid. Tu zaliczyć można by było również niektóre formy nieuzbrojone o podobnym habitusie, jak szereg gatunków rodzajów *Collinia* Stein, *Acanthophrya* Cépède i niektóre — obłe — zaliczane do liczego i różnorodnego rodzaju *Anoplophrya* Stein (Rys. XXII, 6, 7).

Odrębną drogą doszły również najwyraźniej do astomatyizmu wymoczeki o swoistym aparacie czepnym i rozszerzonej zwykle przedniej części ciała, charakterystycznym kanale tętniącym zamiast szeregu wod-

niczek i krótkim makronukleusie. Tu należą *Lachmanella* Cépède, *Haptophrya* Stein, *Steinella* Cépède, *Sieboldellina* Kahl np. *S. (Discophrya) planariarum* (Siebold) — (Rys. XXII, 9).

Odrębnego pochodzenia są wreszcie najprawdopodobniej formy o zwężonym przednim końcu ciała, swoistym wieńcu haków i spiralnie przebiegających szeregach rzęsek jak *Intoshellina* Cépède czy *Bütschliella* Awerinzew. Maupas 1879 (*Intoshellina maupasi* Cép.) i Cheissin 1930 (*I. poljanskyi* Cheis.) opisują ciągnącą się od przedniego końca w głąb plazmy zgranulowaną smugę, która rozpatrywana być może jako zanikły „oesophagus“ jaki spotykamy u wielu wymoczków posiadających gębę — (Bush 1933) (Rys. XXII, 10, 11).

Należy zwrócić uwagę, że rozpatrywanie filogenetyczne *Astomata* nie było dotychczas przez nikogo przeprowadzane i że powyższe rozważania autora traktować należy jedynie jako próbę znalezienia odpowiedzi na te problemy.

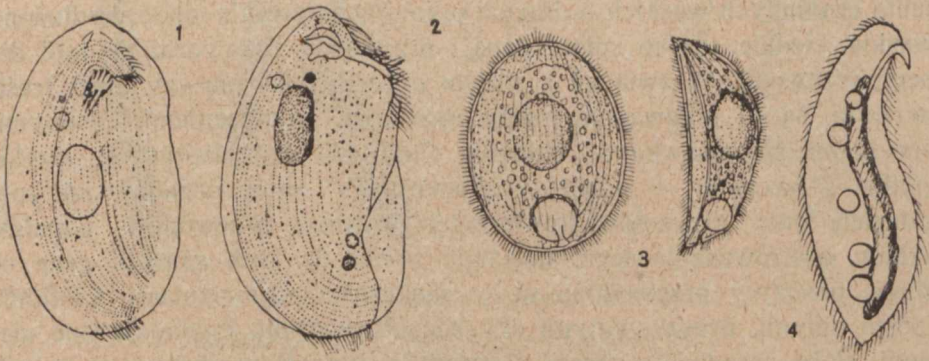
Poza formami zaliczanymi do grupy *Astomata* oraz omówionymi poprzednio *Sphaenophryidae*, całkowitą utratą aparatu gębowego charakteryzuje się jeszcze rodzina *Opalinopsidae* Hartog z rzędu *Apostomea*. Są to pasożyty wątroby *Cephalopoda* i *Heteropoda* jak *Opalinopsis* Foettinger lub nerek *Cephalopoda* jak *Chromidina* Gonder. *Opalinopsidae* stanowią dość swoistą grupę o silnie sfragmentowanym makronukleus, spiralnie ułożonych szeregach rzęsek, rozmnażające się przez pączkowanie tylne. Habitus tych form nadzwyczaj żywo przypomina *Astomata*, dokładniejsze jednak badania Chatton'a i Lwoff'a przesądziły ich stanowisko systematyczne i pozwoliły na usunięcie ich z *Astomata* (gdzie były zaliczane), przede wszystkim na zasadzie podobieństwa stadiów rozwojowych z *Foettingeriidae*. Utrata gęby przez *Opalinopsidae* nie jest zresztą zjawiskiem niespodziewanym w obrębie *Apostomea*, ponieważ i wielu przedstawicieli rodziny *Foettingeriidae* posiada w znacznym stopniu uwstecznioną gębę (p. str. 364).

VI. Inne zmiany w budowie ciała wymoczków pasożytnych.

1. Zmiany kształtu ciała.

Jak to omówiono pokrótce w rozdziale poświęconym wpływowi środowiska na pasożyta, adaptacje do życia pasożytnego dotyczą wybitnie ogólnego kształtu ciała, choć może wśród wymoczków nie są one tak uderzające jak w innych grupach zwierząt.

Wśród ektopasożytów powszechnym i łatwym do zauważenia zjawiskiem jest tendencja do spłaszczania ciała, reprezentowana przez *Thigmophryidae* (szczególnie przez żyjącego w śluzie lądowych *Pulmonata* — *Myxophyllum* Z. Raabe (Rys. XVII, 6) *Conchophthiridae* (Rys. XVII, 4), przez żyjącą na jajach *Littorina* — *Protophrya ovicola* Kofoid (Rys. XXIII, 3) przez *Hypocomidae*, przez płaskie na ogół



XXIII. Spłaszczenie ciała.

1. *Chilodonella hyalina* Kid. Summ. — Kidder and Summers
2. *Allosphaerium palustre* Kidd. Summ. — Kidder and Summers
3. *Protophrya ovicola* Kofoid — Kofoid
4. *Metaradiophrya lumbrici* (Stein) — oryg.

Urceolariidae itd. Jest rzeczą charakterystyczną, że żyjący w jamie płaszczonoj lądowych *Prosobranchia* (*Cyclostoma*) — *Trichodinopsis paradoxa* Clap. Lachm. spośród *Urceolariidae* ma kształt ciała zupełnie odrębny — stożkowaty (Rys. XVII, 8).

Płaskie są również ektopasożytne stadia rozwojowe wymoczków osiadłych jak „pływki” *Peritricha - Sessilia* (*Epistylis horizontalis* Ch. i pokrewne (Rys. XIV, 3), pączki *Sphuenophryidae*, pączki wielu

Acineta. Płaskie są wreszcie osiadłe wymoczkki ektopasożytnicze jak *Sphaenophrya* Ch. Lw., szereg *Peritrichu-Sessilia* np. *Legenophrys ampulla* Stein, podobnie jak i osiadłe na innych zwierzętach *Suctorina* np. *Dendrocometes paradoxa* Stein.

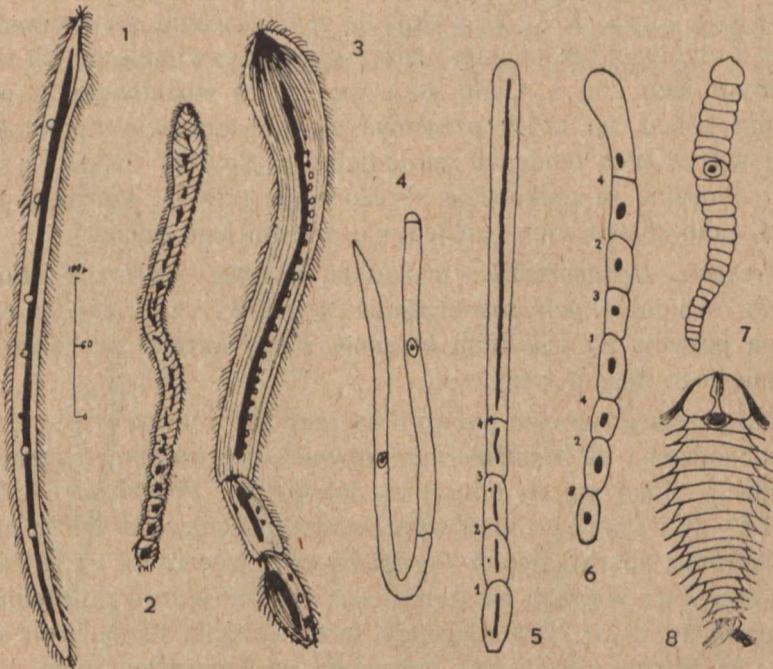
Cechą pasożytów jelitowych i światła organów jest raczej tendencja do wydłużania ciała, częstokroć zresztą również płaskiego. Reprezentują ją przede wszystkim wymoczkki z grupy *Astomota* — jest ona, obok astomatyzmu, jedną z tych właśnie konwergencyjnych cech, które spowodowały stworzenie tego sztucznego „rzędu”. Długość niektórych *Astomata* dochodzi do 1500 μ i więcej, przy szerokości — 30 μ co wyraźnie przypomina stosunki panujące wśród *Cestoda* (Rys. XXIV, 1, 2, 3).

Pamiędzy *Apostomea*, odznaczającymi się na ogół krótkim, zaokrąglonym ciałem, występują również gatunki pasożytujące w świetle organów a mianowicie w nerkach głowonogów jak *Chromidina* Gonder o ciele silnie wydłużonym.

Na ogół można prześledzić pewną zależność między kształtem ciała pasożyta a kształtem narządu w świetle którego żyje jak i warunkami mechanicznymi w nim panującymi. Wymoczkki żyjące w przewodzie jelita czy innych wąskich a długich organów są zwykle silnie wydłużone, wąskie, cienkie, często spłaszczone i przylegają zazwyczaj do fałd danego przewodu. W związku z silnym prądem pokarmu czy innej treści narządu, są to przeważnie formy opatrzone urządzeniami czepnymi: przylgami, przyssawkami, hakami. Ciało ich jest elastyczne, zwykle giętkie. Przeciwnie — pasożyty „spokojnych” zatok organów jak rozgałęzień jelita, gruczołów trawiennych, kieszeni przewodów, kanałów układu gastrowaskularnego, należący nawet do tych samych grup co długie pasożyty przewodów, są w większości organizmami krótkimi, często obłymi, gruszkowatymi czy beczułkowatymi. Posiadają one niekiedy słabe urządzenia czepne (*Cepedella* Poy.), w większości jednak są ich pozbawione. Ciało ich bywa najczęściej jędrne, sztywniejsze i mniej elastyczne od poprzednich. Charakterystyczną tę zależność najlepiej prześledzić na przykładach z grupy *Astomata*; daje się ona jednak zauważyć i wśród wymoczek innych grup.

Związane z wydłużeniem ciała jest występujące u bardzo wielu pasożytów zjawisko jego członowania. Chodzi mi tu jedynie o efekt promorfologiczny, bez wnikania w „istotę” tego członowania, różną u różnych grup — polegającą czy to na metamerii, czy na tworzeniu łańcuchowatych zespołów itp. Reprezentowane w postaci proglotydy *Cestoda*, występuje ono poza nimi u *Acanthocephala* (*Oligacanthorhynchus*), *Gregarinida* (*Taeniocystis*), *Hypermastigina* (*Cyclonympha*), *Peridinea* (*Haplozoon*) — (Rys. XXIV, 7, 8). Wśród wymoczek jelitowych po-

dobne efekty wywołać może kolejno po sobie następujące wytwarzanie pączków przez *Astomota*, gdy produkcja ich wyprzedza proces odrywania się od organizmu macierzystego (schemat „*Radiophrya*” — Cheissin (Rys. XXIV, 5), bądź w podobnych warunkach następujące podziały (schemat „*Haptophrya*” — Cheissin (Rys. XXIV, 6). Powstają wówczas często całe łańcuchy młodych osobników, ciągnięte przez większego



XXIV. Wydłużenie i członowanie ciała.

1. *Mesnillella beani* Cheissin — Cheissin
2. *Chromidina elegans* Foett. — oryg.
3. *Radiophrya hoplites* Cheissin — Cheissin
4. *Porospora gigantea* (Gregarinaria)
5. Pączkowanie wg „typu” *Radiophrya* — Cheissin
6. Pączkowanie wg „typu” *Haptophrya* — Cheissin
7. *Taenocystis mira* (Gregarinaria)
8. *Cyclonympha strobila* (Hypermastigina)

zazwyczaj i silniejszego osobnika macierzystego. Podobne zjawisko spotyka się również u *Chromidina* Gonder (Rys. XXIV, 7).

Zupełnie odrębną, w innym kierunku idącą tendencją rozwojową, spotykaną u różnych grup wymoczków osiadających lub osiadłych, jest skłonność do wytwarzania symetrii osiowej. Tendencję tę zauważyć można wśród przedstawicieli rodziny *Ancistrumidae*, przy czym poszczególne stopnie jej realizacji reprezentują w sposób nadzwyczaj wyraźny

trzy kolejne podrodziny tej rodziny, a mianowicie: *Ancistruminae*, *Boverinae* i *Hemispeirinae*. Ciało *Ancistruminae* jest na ogół nieco spłaszczone, powierzchnia tigmotaktyczna leży w przedniej części po jego lewej stronie. Gęba przesunięta jest ku tyłowi, szeregi adoralne rzęsek dają niemal wzdłuż całego ciała i otaczają ją nieznacznym łukiem. Formy, stanowiące przejście do *Boveriinae* jak *Plagiospira* I s s e l, *Ancistrospira* C h. L w., *Proboveria* C h. L w. (Rys. XIV, 1, 2), a bardziej jeszcze *Tiarella* C h e i s s i n (Rys. XIX, 9) wykazują wycofywanie się szeregów adoralnych z przedniej części ciała i coraz silniejsze zwijanie się ich w spiralę na tylnym jego końcu. Ciało staje się raczej stożkowate, o węższym przednim końcu, na który przesuwa się powierzchnia tigmotaktyczna. Dalszy wyraz tych tendencji znajdujemy u *Boveria* S t e v e n s, gdzie szeregi adoralne są całkowicie skrócone na tylnym, szerokim biegunie ciała, a lekko spłaszczony jest jedynie przedni jego koniec.

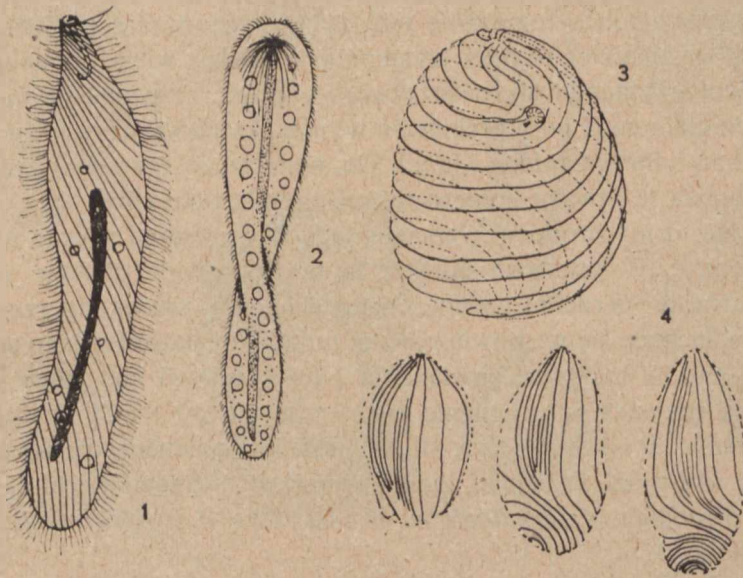
Wreszcie *Hemispeirinae* posiadają budowę wyraźnie stożkową a nawet owoidalną. Ich powierzchnia tigmotaktyczna zajęła wyraźnie apikalną pozycję na przednim biegunie ciała, spirala adoralna opisuje dokładnie jego biegun tylny.

Taki przebieg rozwoju pozwolił szeregu autorom na wysunięcie hipotezy pochodzenia od *Hemispeirinae* również osiowo-symetrycznych wymoczków o silnej spirali adoralnej jakimi są *Peritricha*. Autorzy ci (F a u r é — F r é m i e t i inni) wyprowadzali wieniec *Peritricha* od spirali *Hemispeirinae*, aparat czepny *Peritricha* od powierzchni tigmotaktycznej tamtej grupy. Ze względu na szereg cech (aparat jądrowy, odrębną skrętność spirali itp. p. str. 348) koncepcja ta nie okazała się możliwa do przyjęcia — wskazuje ona jednak wyraźnie na konwergencyjną zbieżność w budowie obu grup.

Osiadłe *Peritricha* mają wyraźnie osiową budowę ciała: stożkową, kulistą, walcową; to samo odnosi się do *Peritricha*—*Mobilis*. Czy cecha ta u *Mobilis* jest śladem pochodzenia ich od *Sessilia*, czy wytworzyła się u wspólnych ich, osiadających lecz jeszcze nie osiadłych przodków, orzec trudno. Pochodzenie *Peritricha* jest w ogóle dość niejasne i zrodziło szereg różnych koncepcji (p. str. 349).

Podobną do omawianych grup osiową symetrię ciała wykazuje zresztą wśród wymoczków szereg form zupełnie nie związanych z pasożytnym czy epizoicznym trybem życia, lecz osiadłych. Zaznacza się ona wyraźnie wśród *Suctoria*, doskonale zrealizowana jest u osiadłych *Stentoridae*, i sporadycznie w systemie rozproszonych form. Poza wymoczkami wyrazem tej ogólnej tendencji jest kształt ciała wielu *Spongiaria*, *Coelenterata*, *Echinodermata* itp.

W ogólnej budowie ciała wymoczków pasożytnych spotyka się jeszcze jedną dość charakterystyczną cechę, a mianowicie spiralizację ciała lub przynajmniej układu rzęskowego. Taka budowa mieć może pewne znaczenie dla organizmów żyjących w gęstym środowisku pozwalając im na łatwiejsze poruszanie się, dzięki „wkręcaniu się” w otaczającą substancję. Skręcenie ciała występuje u wielu *Astomata* (np. *Desmophrya* Z. Raabe (Rys. XXV, 2) i u niektórych *Ancistrocomidae*. Częściej spotykana jest spiralizacja układu rzęskowego, reprezentowana przez szereg *Apostomea* (*Spirophrya* Ch. Lw., *Chromidina* Gonder,



Rys. XXV. Występowanie spirali.

1. *Intoshellina poljanskyi* Cheissin — Cheissin
2. *Desmophrya contorta* Raabe — Z. Raabe
3. *Foettingeria actiniarum* (Clap.), trofont — Chatton et Lwoff
4. Spiralizacja szeregów rzęskowych przy powstawaniu tomita *Foettingeria actiniarum* (Clap.) — Chatton et Lwoff

Foettingeria Caul. Mesn. i inne (Rys. XXV, 3), wiele *Ancistrocomidae* i również cały szereg *Astomata* jak *Intoshellina* Cép. (Rys. XXV, 1), niektóre *Anoplophrya* itd.

Znaczenia zjawiska spiralizacji specjalnie dla organizmów pasożytnych nie można zresztą przeceniać, choćby z uwagi na znaczną ilość spiralnie skręconych wymoczków wolnożyjących.

2. Urządzenia wzmacniające.

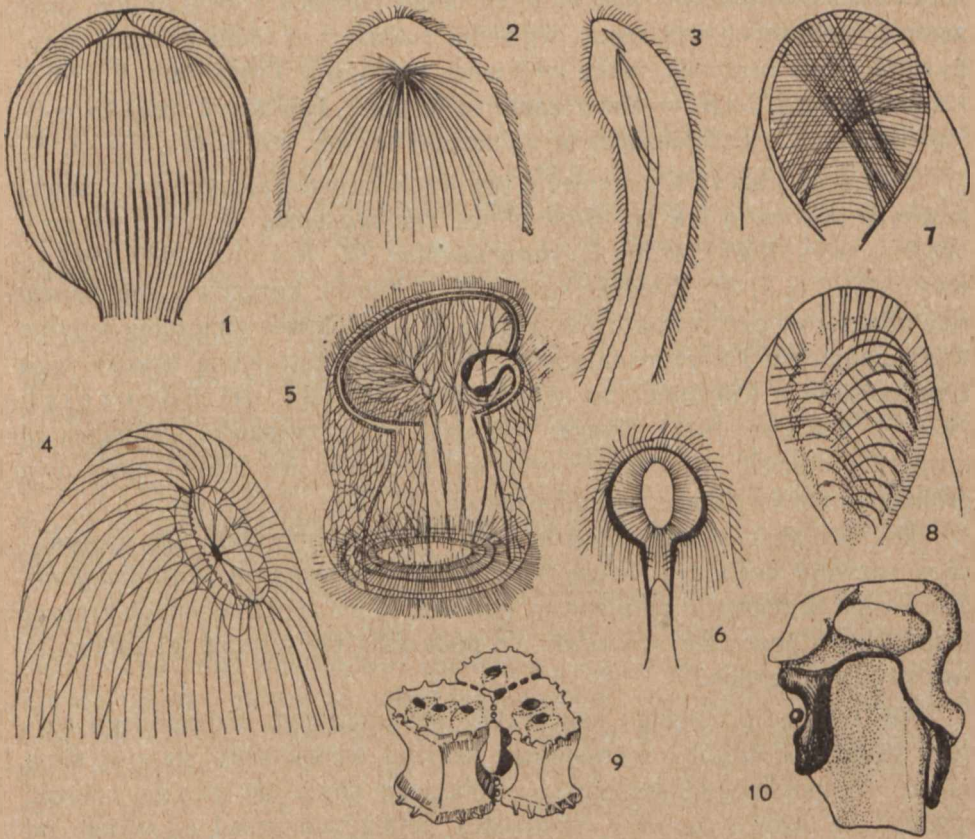
Jest rzeczą zrozumiałą, że wymoczki pasożytne, mimo przebywania w pozornie „spokojnym” środowisku, są bardzo silnie narażone na oderwanie, zgniecenie czy rozerwanie, szczególnie jeśli chodzi o organizmy wydłużone lub silnie przywierające do podłoża. Zabezpieczeniem od tych uszkodzeń są urządzenia wzmacniające różnego typu. Występują one w postaci elastycznych promieni jako wzmocnienia powierzchni czepnych, jako aparat podstawowy haków, bądź jako elementy nadające całemu ciału sztywność i sprężystość. Do aparatów wzmacniających należy zaliczyć należy utwory szkieletowe, występujące u *Entodiniomorpha*.

Najprostszym typem urządzeń wzmacniających są pellikularne żeberka, przebiegające regularnie między szeregami rzęsek. Żeberka takie w stosunkowo nikłej postaci występują u bardzo wielu wymoczków zarówno wolnożyjących jak pasożytnych i są dobrze widoczne np. na krawędziach ciała bądź po wyschnięciu wymoczka na szkiełku przy bocznym oświetleniu (*Ancistrumidae* i inne). Do silniejszego rozwoju i zróżnicowania dochodzą te utwory dopiero jednak u endopasożytów.

Różne formy promieni wzmacniających występują przede wszystkim u *Astomata*. W prostszej postaci są to równoległe ułożone promienie pellikularne powierzchni czepnej, dążące między szeregami rzęsek i, tak jak i one, łączące się w „powiązaniu przednim”. Charakter tego połączenia zależny jest od budowy „powiązania”. Jeśli stanowi ono jeden punkt lub niewielką przestrzeń, promienie rozbiegają się od niego ekscentrycznie (*Radiophrya* Ross. — Rys. III, 6), jeśli jest pasmem, dążącym wzdłuż szerszej krawędzi przedniej ciała, promienie wzmacniające dążą mniej więcej równoległe *Metaradiophrya* Heid. Rys. II, 9; *Mrazekiella* Kij. — Rys. XXVI, 1).

W miarę grubienia promieni wzmacniających, przenoszą się one raczej pod pellikulę, a nawet pod warstwę ektoplazmy, zachowując jednak często regularność swego przebiegu, zgodną z przebiegiem szeregów rzęsek (Rossolimo & Perzewa 1929). Pewien odrębny przykład przebiegu subpellikularnych promieni wzmacniających stanowi układ ich u *Desmophrya contorta* Z. Raabe. Promienie tego wymoczka, wychodząc od przedniego, punktowego powiązania dążą promieniście na boki i ku tyłowi na rozmaitych głębokościach w plazmie, tworząc nieregularną, obfitą wiązkę (Rys. XXVI, 2). Wzmacniające promienie powierzchni czepnej związane są często z urządzeniami chwytynymi w postaci kolców i haków, jak to ma miejsce np. u szeregu gatunków rodzaju *Radiophrya* Ross. czy *Metaradiophrya* Heid. W obu przykładach układ ich podkreśla budowę aparatu czepnego: symetrycznego u *Radiophrya*, niesymetrycznego u *Metaradiophrya* (Rys. II, 9; III, 5).

U wielu form silnie wydłużonych występuje nieco odmienna postać aparatu wzmacniającego, a mianowicie długie zazwyczaj, endoplazmatyczne „spikule”, ciągnące się od przedniej części ciała ku tyłowi. Są to bądź pojedyncze sztywne włókna, bądź też bardziej złożone utwory w postaci dwu połączonych z sobą elementów: krótkiej igły leżącej równoległe do powierzchni przedniej części ciała i połączonego z nią długiego włókna (*Mesnillella* Cép. — Rys. XXII, 3: XXVI, 3). Utwory te,



XXVI. Urządzenia wzmacniające.

1. *Mrazekiella costata* Kij. — Heidenreich
2. *Desmophrya contoria* Raabe — Z Raabe
3. *Mesnillella trispiculata* Kij. — Kijenski
4. *Haptophrya michiganensis* Wood. — Bush
5. *Trichodina pediculus* — Pieszkovskaja
6. *Cotylothigma rhynchelmis* (Heid.) — Heidenreich
7. *Ptychostomum lumbriculi* Heid. — Heidenreich
8. *Ptychostomum chattoni* Heid. — Heidenreich
9. Pryzmy szkieletu *Entodinium* — Stielkov
10. *Tripulmaria dogieli* Str., szkielet i aparat jądrowy — Stielkov

osadzone w okolicy czepnej i sięgające daleko ku tyłowi ciała, spełniają podwójną rolę: usztywniania aparatu czepnego i wzmacniania ciała. Włókna wzmacniające przypominają podobne utwory — axostyle w ciele pasożytnych *Flagellata* — *Polymastigina*.

Niezależnie od opisanych utworów, występuje u wielu wymoczków skomplikowany system włókienek, dążących od nasady rzęsek w głab ciała i stanowiących, wg szeregu autorów, również system wzmacniający i usztywniający. W związku z tym systemem być może stoi występujący u pewnych wymoczków pasożytnych układ cienkich i delikatnych, dość gęsto posplatanych włókienek, wyraźnie nadających ciału znaczną sprężystość. Taką osobiwą siatkę włókienek opisano u *Trichodina* Ehrbg. i *Licnophora* Clap. — znów zatem zbieżność, świadczyć mogąca o filogenetycznej więzi, łączącej te wymoczki (p. str. 360 i Rys. XXVI, 5).

Można tu jeszcze wspomnieć o utworach wzmacniających przyssawki pewnych *Astomata* jak np. *Haptophrya michiganensis* Wodh. (Bush 1933) — (Rys. XXVI, 4) lub *Hysterocinetidae* (Z. Raabe 1939, 1947 — Rys. XXVI, 6, 7, 8). Z jednej strony są to fibrille kurczliwe, spełniające rolę sfinkterów czy retraktorów, z drugiej — włókna o znaczeniu jedynie wzmacniającym i usztywniającym. Pięknie wykształcone utwory tego typu opisano u *Cotylolithigma rhynchelmis* (Heid.) (Heidenreich 1935, Z. Raabe 1947). Dobrze wykształconą przyssawkę wznagania tu otwarty pierścień, od którego przerwy odchodzą ku tyłowi ciała dwa promienie usztywniające przednią jego część (Rys. XXVI, 6).

Do specjalnie silnego, nigdzie poza tym u wymoczków nie spotykanego rozwoju dochodzą wewnętrzne utwory szkieletowe *Entodiniomorpha*. Grupa ta realizuje swój aparat szkieletowy na zupełnie innych zresztą zasadach niż pozostałe wymoczki, co podkreśla raz jeszcze jej całkowitą swoistość i odrębność.

Abstrahując od silnego pancerzyka pellikularnego, uzbrojonego różnego rodzaju kolcami i wyrostkami, szkielet wewnętrzny stanowi silną osłonę organoidów wewnętrznych. Rola jego zdaje się zresztą polegać również na osłonie jądra i wodniczek tętniących przed naciskiem od wnętrza ciała ze strony nagromadzonych w endoplazmatycznym worze trawiennym większych cząstek błonnikowych tkanek roślinnych. Szkielet *Entodiniomorpha* składa się z jednej lub paru płyt, łączących się z sobą lub niezależnych od siebie. Płyty te zbudowane są z drobnych, mozaikowo ułożonych pryzm, połączonych komisurami tak, że między nimi plazma z obu stron szkieletu komunikuje się z sobą. (Strielkow 1929, 1931 — Rys. XXVI, 9). Utwory szkieletowe leżą u *Entodiniomorpha* zazwyczaj na granicy ekto- i endoplazmy — pochodzenie ich jest najwyraźniej ekto-plazmatyczne (Strielkow). Budowę tych ciekawych struktur, za-

równy u *Ophryoscolecidae* jak u *Cycloposthiidae* (*Tripalmaria*, *Cycloposthium*) znakomicie wyjaśniają badania Strielkowa nad utworami szkieletowymi *Entodiniomorpha*.

3. Zmiany w organellach wewnętrznych.

Organella wewnętrzne wymoczków pasożytnych nie wykazują na ogół większych zmian w stosunku do organizmów wolnożyjących. Co ciekawe, podobnie jak w organizacji zewnętrznej nie widać tu ogólnej tendencji do upraszczania budowy, jaką spotyka się wśród pasożytnych zwierząt tkankowych. Raczej przeciwnie — budowa ciała wielokrotnie staje się bardziej złożona.

Aparat jądrowy zachowuje w większości przypadków bez zmian swą budowę. Wydłużanie makronukleusa form o ciele silnie wydłużonym nie jest zjawiskiem ograniczonym do pasożytów, choć u *Astomata* osiąga w istocie swą najtypowszą postać. Nie jest to zresztą cecha stale towarzysząca wydłużeniu ciała, gdyż wiele długich form jak np. *Steinella uncinata* (Sch.), *Haptophrya michiganensis* Woodh. (Rys. III, 7; V, 8; XXII, 9) posiadają makronukleus krótki, owalny. Zwielokrotnienie makronukleusów, spotykane np. u *Myxophyllum* Z. Raabe (Rys. XVII, 6) znajduje również swoje odpowiedniki u wymoczków wolnożyjących jak *Urostyla* Ehrbg, *Dileptus* Ehrbg itd. Dość charakterystycznym zjawiskiem jest fragmentaryzacja makronukleusa — spotykamy się z nią u niektórych *Urceolariidae* (*Trichodina pediculus* Ehrbg), *Licnophoridae*, a w bardzo silnym stopniu u długich *Apostomea* jak *Chronidina* Gonder i *Opalinopsis* Foett. (Rys. XXVII, 1, 2)*.

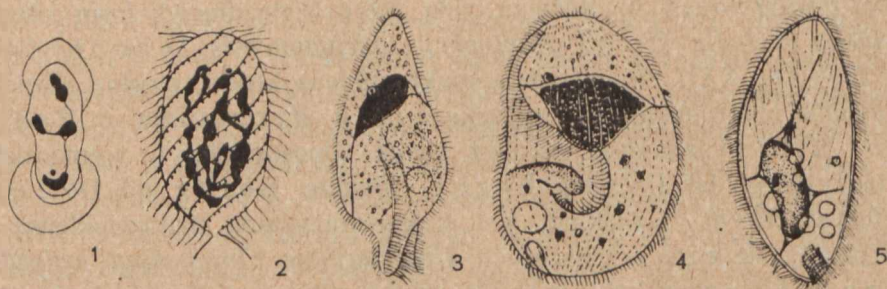
Spośród szczegółów budowy aparatu jądrowego charakterystycznym niewątpliwie dla wymoczków pasożytnych jest aparat podtrzymujący jądro — kariofor (the nuclear suspensory apparatus — K idd er 1937). Zjawia się on u paru grup odległych od siebie z pewnością pod względem filogenetycznym i systematycznym. Kariofor w najbardziej znanej postaci występuje u *Nyctotherus* s. str. Grasse np. u *N. uichoncoi* opisanego przez K idd er'a (1937) z jelita termitów. Występuje on również u przedstawicieli silnie wyspecjalizowanych i żyjących podobnie jak tamten w jelicie termitów — rodzajów *Clevelandia* K idd er i *Paraclevelandia* K idd er, zjawiając się zresztą u poszczególnych gatunków

*) Częstość przez dawnych autorów podkreślany, jako efekt pasożytnego trybu życia, charakter aparatu jądrowego u *Opalinata*, musi być tu pominięty z racji definitywnego, jak sędzę, usunięcia tej grupy spośród *Ciliata* i włączenie jej do *Flagellata*. W takim ujęciu zarówno charakter aparatu jądrowego (brak dualizmu jądrowego), jak i procesy płciowe (kopulacja) nie stanowią cech odbiegających od charakteru typu *Flagellata*.

w różnych postaciach. Jądro otoczone jest mianowicie błonkami, umocowanymi bądź to z obu stron ciała, bądź z jednej, bądź wreszcie w przednim lub nawet w tylnym jego końcu (Rys. XXVII, 3, 4).

Zupełnie podobny utwór występuje w ciele pasożytniczych w żołądkach bydła wymoczków z rodziny *Isotrichidae*, a zatem grupy niewątpliwie odległej od poprzednich. *Isotricha prostoma* Stein posiada jądro powiązane w plazmie około czterema nićmi, rozchodzącymi się w różne strony, *I. intestinalis* Stein — znacznieszą jeszcze ich ilością (Rys. XXVII, 5).

Nie znajdując żadnej wzmianki o podobnych utworach u wymoczków wolnożyjących, skłonny jestem przypuścić, że kariofor pojawia się wyłącznie u wymoczków pasożytniczych, choć znaczenia jego nie potrafię wyjaśnić. Przypuścić można, że ma on znaczenie przy chronieniu jądra od przesuwania się w plazmie i zapobieganiu go przed zgnieceniem.



Rys. XXVII. Zmiany aparatu jądrowego.

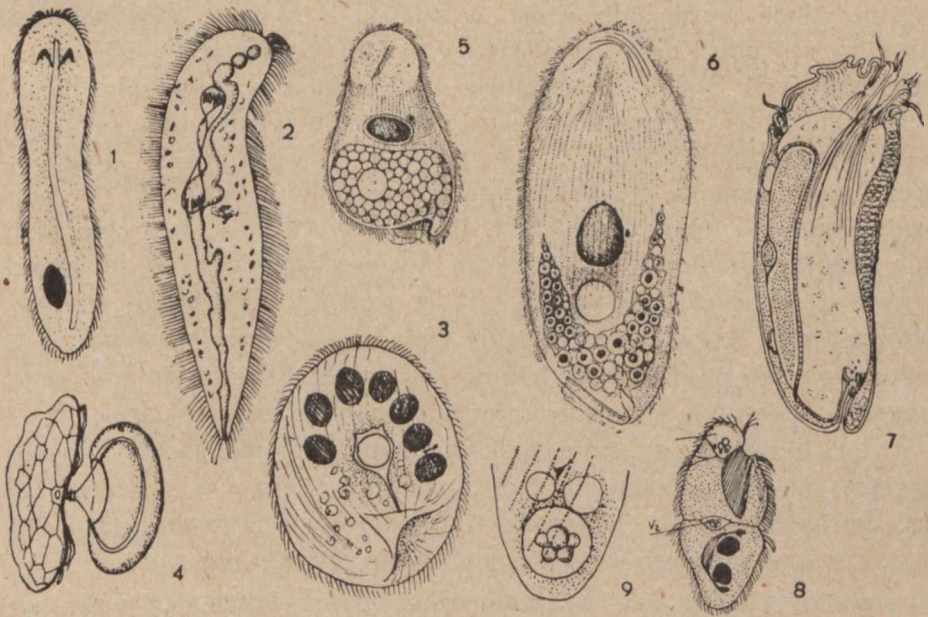
1. *Licnophora conclini* Stev. — Stevens
2. *Chromidina elegans* Foett. — Chatton et Lwoff
3. *Clevelandia punesthiae* Kidder — Kidder
4. *Nyctotherus uichancoi* Kidder — Kidder
5. *Isotricha prostoma* Stein — Chavaria

Bardzo charakterystyczną cechą wymoczków pasożytniczych, różniącą je zasadniczo od pasożytów z innych typów pierwotniaków, jest zachowywanie przez nie na ogół aparatu pulsującego. Podczas gdy u pasożytniczych *Amoebina*, *Flagellata* wraz z *Opalinata* (nie wszystkimi), u wszystkich *Telosporidia* i *Amoebosporidia* brak jest wodniczek tętniących, podobnie jak u form morskich, to pasożytnicze *Ciliata* charakteryzują się niejednokrotnie nawet wzmocnieniem tego aparatu. Być może, pod względem fizjologicznym, można by to zjawisko powiązać z trudniejszymi warunkami oddechowymi w organach żywiciela, odnosiło by się ono zatem jedynie do organizmów aerobiontycznych.

Spośród omawianych grup większość *Astomata* posiada po kilka, kilkanaście a nawet więcej wodniczek; liczba ich stoi w pewnym stosunku

do długości ciała wymocзка. Liczba ta dla poszczególnego gatunku bywa stała (np. *Metaradiophrya lumbrici* (Stein) posiada ich stale 5 z jednej, 4 z drugiej strony jądra) bądź też, szczególnie u gatunków posiadających większą ilość wodniczek, waha się w pewnych granicach. Działanie wodniczek jest zwykle nie zgrane z sobą, raczej powolne i nieregularne (Rys. XXII). Podobnie bardzo znaczną ilość wodniczek posiada żyjący na skórze ryb *Ichthyophthirus multifiliis* Fouque, *Amphileptus branchiarum* Wenrich ze skóry kijanek, podobnie wreszcie *Isotricha* Stein i pokrewne jej gatunki z żołądka bydła (Rys. XXVII, 5).

Ciekawym utworem jest kanał tętniący niektórych wymoczków, zaliczanych również od grupy *Astomata*, przypominający nieco kanały *Stentor* Oken, choć jednolity i ciągnący się prawie przez całą długość ciała. Występuje on u przedstawicieli rodziny *Haptophryidae* jak *Steinella* Cépède, *Haptophrya* Wood. i innych (Rys. V, 8; XXVIII, 1) Z innych pierwotniaków poza wymoczkami podobny kanał posiada *Protopalina* Metkalfi jak np. *P. intestinalis* Metk. (Rys. XXVIII, 2).



XXVIII. Zmiany aparatu tętniącego i odżywczego.

1. *Steinella uncinata* Schultze — oryg.
2. *Protopalina intestinalis* — wg Metkalf'a
3. *Myxophyllum steenstrupi* (Stein) — Z. Raabe
4. *Cycloposthium bipalmatum*, wodniczka tętniąca — Stielkov
5. *Ptychostomum saenuridis* Stein — Z. Raabe
6. *Hysterocincta paludinarum* (Stein) — Z. Raabe
7. *Epidinium caudatum* — wg Sharp'a uproszczone
8. *Paraisotricha* — wg Dogiel'a
9. *Ancistrocoma pelseneri* Ch. Lw., wodniczki „konkrecyjne“, oryg.

W związku z niezanimaniem, a przeciwnie — komplikowaniem budowy aparatu pulsującego, zwrócić należy uwagę na wysoko uorganizowaną strukturę wodniczek tętniących *Entodiniomorpha* jak np. *Cycloposthium* Bundle (Strielkow 1931). Wodniczka tętniąca jest tu otoczona osłonką sekrecyjną, a zawartość jej uchodzi nazewnątrz przez wyraźnie zaznaczony kanalik, przebijający sztywną i grubą pellikulę. Również pewną komplikację budowy i działania aparatu pulsującego wykazuje epioik *Palmonata*, żyjący w śluzie *Succinea* — płaski wymoczek *Myxophyllum steenstrupi* (Stein). Wodniczka tętniąca tego gatunku wylewa swą zawartość do otaczającego ją zbiorniczka o nieregularnym, gwiaździstym nieco kształcie, z którego płyn przez specjalny kanalik wypływa do peristomu (Z. Raabe 1934 — Rys. XVII, 6). Waleru tego urządzenia trudno jest dostrzec, choć niewątpliwie musi ono stać w związku z życiem wymocзка w gestym środowisku, jakim jest śluz, pokrywający ciało ślimaka.

Jako pewien wyjątek wśród wymoczków traktować należy endopasożytnie, silnie wyspecjalizowane wymocзки z rodziny *Opalinopsidae*, pasożyty wątroby i nerek głowonogów, u których nastąpił zanik wodniczek tętniących. Stoi to niewątpliwie w związku z wysoką specyfikacją tych wymoczków i życiem ich wewnątrz organów o całkowicie swoistych stosunkach fizjologicznych (Chatton & Lwoff 1935). Podobnie rzecz przedstawia się i u niektórych wymoczków zaliczanych do *Astomata*: wodniczki tętniące zanikły u *Metaphrya Ikeda*, pasożyta jamy ciała *Sagitta*, *Orchitophrya Cépède* z samczych gruczołów płciowych rozgwiazd, *Cepedella Poyarkoff* z wątroby *Sphaerium*, *Herpetophrya astoma* Siedlecki z jamy ciała pierścienicy *Polymnia*. Są to zatem wszystko pasożyty nie jelitowe, w przeciwieństwie do większości *Astomata*. Wszystkie wymienione rodzaje i gatunki usuwa słusznie Heidenreich (1935) z systemu *Astomata*, a przynajmniej rodziny *Anoplophryidae*, nie wyznaczając im żadnego innego miejsca w systemie. Tak więc charakterystyczna, jelitowa przeważnie, grupa *Astomata* odznaczałaby się zatem zachowaniem i wzmocnieniem aparatu pulsującego.

Aparat odżywczy wymoczków pasożytnych wykazuje również niewielkie zmiany, jeśli pominąć omawiane przekształcenia aparatu gębowego i pulsującego. U niektórych form występuje silniejsze niż gdzieindziej ograniczenie okolicy trawiennej, co zaznacza się przez dość ściśle zarysowanie obszaru zajętego przez wodniczki odżywcze. Charakterystycznym obrazem tego zjawiska są np. stosunki, panujące u *Hystero-rocinetidae*. Wodniczki odżywcze, tworzące się obok peristomu w tylnej części ciała, nie krążą tu po całym organizmie, lecz grupują się w ściśle

i ostro zarysowanej przestrzeni. U przedstawicieli rodzaju *Ptychostomum* Stein przestrzeń ta zajmuje tylną, rozszerzoną część ciała poza jądrem, obejmując w sobie wodniczkę tętniącą (Rys. XXVIII, 5); u przedstawicieli rodzaju *Hysterozineta* Diesing przestrzeń wodniczek odżywczych wydłuża się ku przodowi w postaci jednego (*H. benedictiac* Cheissin *H. cheissini* Z. R a a b e) lub dwu (*H. paludinarum* (S t e i n)), skierowanych ku przodowi ciała rogów, przy czym wodniczka tętniąca pozostaje poza zwakuolizowaną przestrzenią (Rys. XXVIII, 6).

We wszystkich tych przypadkach wodniczki odżywcze nigdy nie wykraczają poza swój teren, a plazma poza nim jest zupełnie równomiernie i drobno zgranulowana.

Jest rzeczą ciekawą, że powstawanie ograniczonego pola wodniczek rozpoczyna się już w stadiach podziałowych. Tak np. przedni osobnik potomny *H. paludinarum* (S t e i n) odziedzicza po osobniku macierzystym końce skierowanych ku przodowi „rogów“, które, po oddzieleniu się osobników, łączą się tylnymi końcami, tworząc charakterystyczne dla gatunku tego pole w kształcie litery V (Z. R a a b e 1939, 1947).

Podobne zjawisko ścisłego ograniczenia przestrzeni trawiennej występuje u *Entodiniomorpha*. Dobrze rozwinięta i zaopatrzona w retraktory i sfinktery gęba tych wymoczków wiedzie do szerokiego worka endoplazmowego — jamy trawiącej, zajmującego środek ciała. Niestrawione resztki usuwane są przez również ściśle ograniczony, dobrze rozwinięty i zaopatrzony w zwieracze kanalik odbytowy (Rys. XXVIII, 7).

Takie ograniczenie przestrzeni trawiennej nie jest zresztą cechą wyłącznie wymoczków pasożytnych — występuje ono w pewnym stopniu u wielu organizmów wolnożyjących np. *Carchesium* E h r b g itp. Nigdzie jednak, jak mogę sądzić z danych literatury i własnych obserwacji, nie jest ono tak ścisłe, jak u wymienionych grup pasożytnych.

Z działaniem aparatu odżywczego związane jest również występowanie wodniczek zawierających konkretje (Konkrementenvakuolen — D o g i e l 1929), które u wielu wymoczków pasożytnych zdają się spełniać zupełnie swoistą rolę. Tworzy te, występujące w ciele *Loxodes* E h r b g zostały przez P é n a r d'a (1917) a w ciele szeregu wymoczków pasożytujących w przewodzie pokarmowym bydła przez D o g i e l'a potraktowane jako statocysty. Tworzy te, są to dość znacznych rozmiarów banieczki, umieszczone zazwyczaj w przedniej części ciała obok gęby i okryte dość mocną membraną. Wewnątrz nich tkwią zawieszane drobne krystaliczne ziarenka. Leżąc pod powierzchnią ciała banieczki te wystają niekiedy ponad nią (np. *Blepharoprosthium* lub *Paraisotricha* (Rys. XXVIII, 8); posiadają również osobliwe centrypetalne włókna, dążące do wnętrza ciała itp.

Podobne utwory stwierdzono w ciele przedstawicieli rodziny *Ancistrocomidae* (Z. Raabe 1938). Najwyraźniej występują one w tylnej części ciała *Ancistrocoma pelseneeri* Ch. Lw. i przedstawiają się jako banieczki płynu z zawieszonymi wewnątrz kryształkami bądź kuleczkami substancji stałej, drżącymi przy poruszaniu się ośrodka lub wymoczka. Owe wodniczki konkrecyjne powstają u *Ancistrocoma* u końca długiego przewodu, prowadzącego od rurki czepno-ssącej ku tyłowi ciała (Rys. XXI, 7; XXVIII, 9). Wydaje się, że procesy trawienne odbywają się w czasie przechodzenia pokarmu przez ten przewód, a do tylnej okolicy ciała dostają się już jedynie niestrawione resztki, otaczające się banieczką substancji płynnej. W czasie podziału wymoczka wodniczki konkrecyjne zjawiają się bardzo wcześnie w ciele przedniego osobnika potomnego, w pierwszym momencie po dokonaniu się przewężenia. Mogłoby to wskazywać raz jeszcze na ich konkretne znaczenie. Stałe występowanie tych utworów w ciele *Ancistrocoma pelseneeri* Ch. Lw. i drgające ruchy zawartych w nich konkrecji pozwalają przypuszczać, że są to również pewne organy równowagi i prądu. Takie przypuszczenie wydaje się zupełnie usprawiedliwione, jeśli chodzi o wymoczki przyłączone do skrzel żywiciela i uzależnione od opłukującego je prądu wody. Szczególne znaczenie może mieć taki aparat jako sygnalizujący o zmniejszeniu siły prądu i wyzwalający oderwanie się wymoczka i przeniesienie się go na inne miejsce.

Poza *Ancistrocoma* podobne utwory stwierdziłem u gatunków słodkowodnych rodziny *Ancistrocomidae* (*Heterocineta unionidarum* Mawrod.— Jarocki & Z. Raabe 1933) oraz u *Hypocomella cardii* Ch. Lw. (Z. Raabe 1933) — nigdzie nie są one jednak tak dobrze ukształtowane jak u *Ancistrocoma*. Być może stoi to w związku ze stosunkowo znaczną długością ciała i powolnością ruchów tego wymoczka.

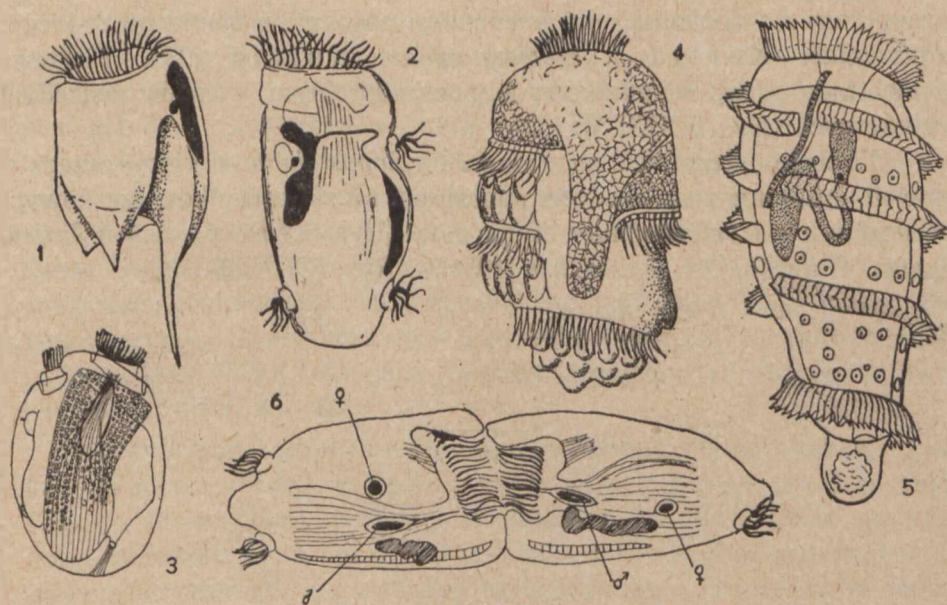
Rola wszystkich tych opisanych utworów jako statocystów nie jest jednak całkowicie wyjaśniona i wymaga dalszych badań.

Pozostałoby jeszcze rozpatrzyć zmiany morfologiczne jakie zachodzą mogą wśród wymoczków pasożytnych w związku z ich procesami płciowymi. Pod tym względem jednak wymoczki nie wykazują, w przeciwieństwie do innych pierwotniaków, żadnych adaptacji do życia pasożytnego. Pewną osobliwością, nie związaną zresztą jak się wydaje bezpośrednio z życiem pasożytnym, jest budowa wymiennych elementów mikronukleusa u *Entodiniomorpha*. U *Cycloposthium* Bundle np. mikronukleus migracyjny otacza się pewną ilością plazmy, tworzącą u jego przedniego końca perforatorium a u tylnego długi „ogonek”. W tym stanie zarówno optycznie jak i istotnie morfologicznie przypomina on plemniki *Metazoa*. Ta budowa stoi niewątpliwie w związku z przechodzeniem przez

mikronukleus migracyjny dążący do mikronukleusa stacjonarnego drugiego partnera, przez znaczną przestrzeń środowiska obcego — wypełnione pożywieniem worki trawjące i przestrzeń między wciągniętymi gębami obu partnerów (Dogiel 1925 — Rys. XXIX, 6). Ten charakterystyczny kształt elementów płciowych podkreśla raz jeszcze daleko posuniętą specjalizację *Entodiniomorpha*.

4. Zmiany aparatu ruchu.

Zmiany aparatu ruchowego wymoczków pasożytnych zachodzą najczęściej w kierunku pewnego jego uwstecznienia, co doprowadzić może do całkowitego nawet zaniku urzesienia jak np. u *Ancistrocomidae* → *Sphaenophryidae*. Zagadnienie to było rozpatrywane w związku z przechodzeniem wymoczków do osiadłego trybu życia — rozdział IV, 1.



Rys. XXIX. *Entodiniomorpha*.

1. *Entodinium caudatum* Stein—Poljanskij i Strielkov
2. *Tripalmaria dogieli* Strielkov—Strielkov
3. *Metadinium rotundatum* Kof. Christ.—Kofoid and Christ.
4. *Troglodytella gorillae* — Reichenov
5. *Elephantophilus zeta* Kofoid — Kofoid
6. Konjugacja *Cycloposthium bipalmatum* — Dogiel

Drugą tendencję, a mianowicie spotykaną u pewnych grup spirali-zację układu rzęskowego, omówiono również poprzednio — rozdział VI, 1. Odrębne zagadnienie w zakresie różnicowania się układu rzęskowego sta-

nowiło wytwarzanie się i rozwijanie adoralnych rzęsek czy pseudomembranell, również rozpatrzone powyżej — rozdział V, 2.

Jako odrębne wreszcie i całkowicie nie powtarzalne zjawisko należy traktować zróżnicowanie aparatu ruchu u *Entodiniomorpha*. Układ rzęskowy tej ze wszechmiar swoistej grupy stanowi twór nie mający odpowiednika w innych grupach wymoczków. Adoralny wieniec zbliża się wprawdzie swą budową nieco do wieńca *Tintinnidae*, lecz pojawienie się wieńców dodatkowych czy pęczków rzęsek jest zjawiskiem właściwym jedynie przedstawicielom tego ciekawego rzędu.

Rodzina *Ophryoscolecidae* charakteryzuje się posiadaniem okrężnych wieńców pędzelków rzęsek w postaci niezamkniętych pierścieni. W najprostszym przypadku — *Entodinium* Stein — istnieje jedynie wieniec adoralny, u innych (*Diplodinium*, *Epidinium*, *Metadinium* itd) pojawia się drugi wieniec nieco ku tyłowi cała (Rys. XXIX). Do największego rozwoju dochodzi ilość wieńców u pasożytów słonia indyjskiego: *Polydinium* Kofoid i *Elephantophilus* Kofoid 1935. Pierwszy z nich ma 5, drugi 6 dodatkowych, poza adoralnym, wieńców pędzelków rzęskowych (Rys. XXIX, 5).

Odrębnie przedstawia się rodzina *Cycloposthiidae*, u której przedstawiciele występują poza wieńcem adoralnym pęczki pędzelków rzęskowych w liczbie 2 u *Cycloposthium* Bundle (Rys. XXIX, 6), a 3 u *Tripalmaria* Gass. (Strielkow 1931. — Rys. XXIX, 2).

VII. Specyficzność i zmienność wymoczków pasożytnych.

1. Specyficzność parazytofauny pierwotniaczej.

Specyficzność pasożyta, stanowiąca w pewnym zakresie wg ujęcia D o g i e l a „normę reakcji na środowisko“, można określić jako większe lub mniejsze, ściślejsze lub bardziej luźne dostosowanie i przyporządkowanie pasożyta do określonego środowiska, a więc do danego organu danego żywiciela.

W tym rozumieniu jako specyficzność ujmować możemy przywiązanie pasożyta do danego organu żywiciela czy żywicieli, co decyduje, czy jest to np. w ogóle ektopasożyt, czy żyje specjalnie na skrzelach, pletwach itp.; czy jest to w ogóle pasożyt jelitowy, czy też przebywa wyłącznie w pewnym odcinku jelita. Tego rodzaju specyficzność — specyficzność organowa — jest wśród wymoczków pasożytnych spotykana bardzo pospolicie i stanowi raczej regułę. Znamy cały szereg pasożytów skrzeli, szereg pasożytów przywiązanych raczej do żagielków skrzelowych *Lamellibranchia*'a. Inną zupełnie parazytofaunę spotyka się środkowej, czynnej trawiennie części jelita mięczaków czy robaków, inną zaś w jego części tylnej, formującej tylko ekskrementy lub służącej sprawom oddychania (por. str. 364).

Specyficzność organowa jest zupełnie zrozumiała ze względu na całkowicie nieraz odrębne warunki życia w danym organie czy jego części. Bardziej interesujące i rozmaicie rozwiązane jest zagadnienie specyficzności systematycznej, to znaczy kwestia przywiązania jednostki systematycznej pasożyta do jednostki systematycznej żywiciela. W najbardziej wyraźnej i precyzyjnej formie mielibyśmy tu do czynienia z przywiązaniem gatunku pasożyta do gatunku zwierzęcia żywicielskiego. Taką formę specyficzności można nazwać specyficznością ścisłą, monoksenową czyli gatunkową *).

*) Specyficzność taka może być niekiedy bardzo daleko posunięta, sięgając daleko poza różnice morfologiczne, cóż dało asumpt G i a r d' o w i do wprowadzenia pojęcia „gatunków fizjologicznych“, odpowiadających mniej więcej „gatunkom biologicznym“ C h o ł o d k o w s k i e g o. Odnosi się to np. do różnych, morfologicznie identycznych szczepów *Trypanosoma*, żyjących w różnych żywicielach, bądź w różnych warunkach

W rozpatrywaniu przystosowań morfologicznych brana być może pod uwagę jedynie specyficzność form morfologicznie różnych, z pominięciem specyficzności fizjologicznej. Taka specyficzność znajduje wśród wymoczków pasożytnych reprezentantów w wielu grupach i występuje w różnych formach.

Jako ogólną zasadę przyjąć można, że gatunki o silniejszej adaptacji wykazują również silniejszą specyficzność. Gatunki, których budowa nieznacznie odbiegła od budowy hypotetycznych, wolnożyjących form wyjściowych, występują często nie tylko na ciele różnych gatunków danego rodzaju, rodziny czy rzędu zwierząt żywicielskich, ale nawet i na zwierzętach, należących do różnych rzędów. Odnosi się to przede wszystkim do ektopasożytów, a szczególnie do ektopasożytów powierzchni ciała, żyjących zatem w środowisku otaczającej wody. Przykładami tego mogą być: luźno związane z gospodarzem gatunki rodzajów *Chilodonella* Strand, *Trichodina* Ehrbg itp. Są to zatem organizmy wybitnie euryksenowe.

Spośród pasożytów skrzel i jam skrzelowych czy płucnych mięczaków i innych zwierząt wodnych, mało specyficzne są gatunki rodziny *Ancistrumidae*, z których niektóre żyją zarówno w *Amphineura*, *Gastropoda* jak i *Lamellibranchiata* (*Ancistruma cyclidioides* Issel), inne zarówno w *Lamellibranchiata* jak *Echinodermata* (*Boveria subcylindrica* Stevens i *B. labialis* Ikeda & Ozaki). Między pasożytami jelitowymi dość słabą specyficzność wykazują gatunki rodzaju *Cryptochilidium* Schout. np. *C. echimi* Cuenot, występujący w jelitach bardzo wielu *Echinodermata*.

Łatwiej częstokroć uchwytne jest specyficzność grupowa np. specyficzność rodzaju czy rodziny wymoczków w stosunku do rodziny czy rzędu żywicieli: Taka specyficzność wykazuje rodzaj *Conchophthirus* Stein w stosunku do słodkowodnych *Lamellibranchiata*, rodzaj *Ancistruma* Str. i rodziny *Ancistrocomidae* i *Sphaenophryidae* w stosunku do *Mollusca*, rodzaj *Andreula* Kahl do *Crinoidea* itd. Pewne grupy pasożytów mogą być przywiązane do dwu odrębnych, daleko od siebie w systemie stojących grup żywicieli. Tak np. wysoce wyspecjalizowana rodzina *Hysterocinetidae* posiada przedstawicieli (*Hysterocineta* Dies.), pasożytujących w jelicie *Gastropoda* i innych (*Ptychostomum* Stein) z jelita *Oligochaeta*. Nie może być tu przytem mowy o pewnej swobodzie

w danym żywicielu. Próby Laveran'a i Mesnil'a immunizowania żywiciela na dany szczep, co nie uodparniało go na szczep inny, wskazują wyraźnie na odrębność fizjologiczną tych form. Pośród *Nematoda* podobnymi gatunkami fizjologicznymi są np. *Ascaris lumbricoides* i *A. suilla*. Zagadnienie to, jako nie mające aspektu morfologicznego nie może wchodzić w zakres niniejszych rozważań.

czy dowolności specyficznej tej rodziny, gdyż poszczególni jej przedstawiciele są ściśle specyficzni dla gatunków zwierząt żywicielskich.

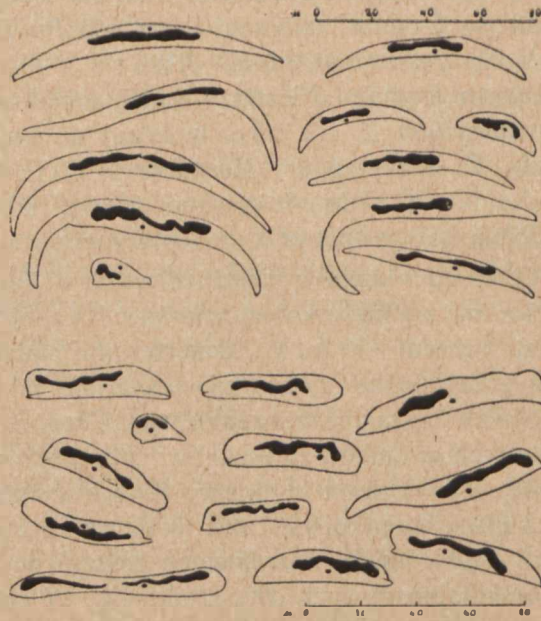
Zdarzają się również niekiedy niespodziewane odskoki w grupach o zupełnie określonej specyficzności. Podobnie jak np. z wielu gatunków rodzaju *Protopalina* Metkalf (*Opalinata*), żyjących w jelicie *Amphibia*, jeden (*P. saturnalis* Lé g. Dub.) żyje w rybie *Box boops*, tak i wśród gatunków *Boveria* Stevens, żyjących na skrzelach mięczaków dwa, a mianowicie *B. subcylindrica* Stev. i *B. labialis* Ikeda & Ozaki żyją w płucach wodnych *Holothurioidea*. W pewnych przypadkach sygnalizowanie takich odskoków opiera się jedynie na błędach w systematycznej ocenie wymoczków. Zaliczane do rodzaju *Conchophthirus* Stein, żyjącego na skrzelach małżów słodkowodnych, gatunki: *C. steenstrupi* Stein ze śluzu lądowych *Pulmonata*, *C. mytili* De Morgan z *Mytilus* i *C. antedonis* André z *Antedon* — okazały się zupełnie odrębnymi formami. Pierwszy z nich został wydzielony w odrębny rodzaj *Myxophyllum* Z. Raabe, należący do innej rodziny, drugi w rodzaj *Kidderia* Z. Raabe (= *Morgania* Kahl), trzeci zaś w rodzaj *Andreula* Kahl, z którego opisano szereg nowych gatunków (Z. Raabe 1938), a którego pozycja systematyczna jest bardzo odległa.

Gatunki należące do rodzajów pasożytujących w danej grupie żywicieli a odskakujące od ogólnej ekologiczno-specyficznej właściwości rodzaju czy rodziny, nazwał Grassé dezenterami, sądząc, że chodzi tu o wtórne, późne przejście do innego żywiciela. Że takie rzeczy mogą następować, świadczy wyraźnie zarażanie się *Chaetogaster* pasożytującego w ciele różnych gatunków mięczaków, charakterystycznymi i specyficznymi dla nich wymoczkami z rodziny *Ancistrocomidae* (Jarocki 1935). Jest rzeczą jasną, że przejście takie, w danym przypadku ze skrzeli mięczaka do jelita pierścienicy, umożliwiające zostało podobnymi warunkami, zbieżnością ekologiczną tych dwu środowisk. W omawianym przypadku właściwiej być może byłoby określić tego rodzaju pasożyty mianem „emigrantów”. Wyraźnym „dezenterem” z tej samej rodziny jest natomiast gatunek *Hypocomina phoronopsidis* Kozloff 1945, żyjący na *Phoronidea*.

Ubikwistyczność wymoczków pasożytnych nie pozostaje bez wpływu na ich cechy morfologiczne, co ilustrują najlepiej różnice wielkości i kształtu, jakie występują między populacjami danego gatunku np. rodzaju *Ancistruma* Strand i pokrewnych, żyjącymi w różnych mięczakach. Dokładne tabele cyfrowe Issel'a (1910) i dane Cheissina (1931) wskazują na znaczną nieraz rozpiętość tych cech, która na pierwszy rzut oka zdaje się wskazywać nawet na odrębność gatunkową populacji. Bliższe badania istotnych cech morfologicznych wskazują jednak

na identyczność gatunkową szczepów, których różnice przypisać należy nieco innym warunkom życia. Niestety — próby przeszczepiania poszczególnych populacji nie były dotychczas prowadzone.

Podobne różnice kształtu i wielkości jak *Ancistrumidae*, wykazują przedstawiciele gatunku *Sphaenophrya dosinia* Ch. Lw., pochodzący z rozmaitych gatunków małżów morskich. I tak Chatton i Lwoff podają jako przeciętną wielkość okazów z *Dosinia exoleta* z Roscoff $120 \times 15-20 \mu$, Miassnikowa z *Mya truncata* z Białego Morza $125 \times 6-11 \mu$, Z. Raabe z *Mya arenaria* z Bałtyku $120 \times 7-12 \mu$, ale z *Cardium edule* z głębszych miejsc $80 \times 7-12 \mu$, z płytszych $120 \times 5-7 \mu$. Bardziej niż różnice wielkościowe rzuca się w oczy



Rys. XXX. *Sphaenophrya dosinia* Ch. Lw. z *Mya arenaria* u góry i z *Cardium edule* u dołu — Z. Raabe

rozbieżność kształtów tych wymoczków, widoczna szczególnie między okazami z *Mya arenaria* i *Cardium* z Bałtyku. Należy podkreślić, że przynależność tych form do jednego gatunku nie może, moim zdaniem, ulegać wątpliwości (Z. Raabe 1938) — Rys. XXX.

2. Wpływ środowiska II-go rzędu na parazytofaunę i budowę jej przedstawicieli.

Za środowisko drugiego rzędu uważać należy zewnętrzne środowisko, w którym żyje organizm żywicielski. Jest to więc biotop żywiciela, mogący niewątpliwie wywierać bezpośredni i pośredni wpływ i na pa-

sożyta. Wpływ ten zaznaczać się może w wielu kierunkach: bądź to zmienia on skład parazytofauny danego zwierzęcia, bądź też wywołuje pewne zmiany w budowie i procesach fizjologicznych pasożytów.

Jakie czynniki odgrywają rolę w działaniu środowiska drugiego rzędu na skład parazytofauny — trudno jest zazwyczaj ustalić. Mogą to być czynniki ściśle ekologiczne, a więc własności fizyko-chemiczne wody, skład jej biocenozy i szereg innych, które wpływ swój specjalnie silnie wywierają na synoiki i komensale. Znaczną rolę mogą odgrywać i czynniki ściślej już zoogeograficzne i historyczno-zoogeograficzne, trudno zresztą uchwytne jeśli chodzi o pasożyty. W większości przypadków stwierdzić można tylko odrębny skład parazytofauny nie wyjaśniając sobie dokładnie jego przyczyn.

Stwierdzić należy co prawda, że na ogół wszystkie te wpływy są nieznaczące i parazytofauna danego gatunku żywicielskiego jest niemal identyczna na całej przestrzeni jego występowania. Świadczą o tym w sposób dobitny identyczne niemal wyniki badań protozoologów Europy, Ameryki i Azji nad parazytofauną jelita jeźowców, skrzel mięczaków itp.

Tak np. badania szeregu autorów jak Lynch, Powers z U. S. A. czy Uyemura, Yogi u Japonii wykazują zupełnie identyczną faunę wymoczków pasożytnych w jelicie *Echinoidea* u brzegów japońskich jak u atlantyckich czy pacyficznych brzegów Ameryki. Podobnie sprawa przedstawia się ze skrzelowymi pasożytami szeregu mięczaków np. *Mytilus edulis*. Te same gatunki spotykają u tego mięczaka: Z. Raabe u brzegów Bałtyku, Kahl w Morzu Północnym, De Morgan u brzegów Anglii, Chatton & Lwoff u północnych wybrzeży Francji, Kidder i Kozloff u brzegów Ameryki. Tymi ubikwistycznymi gatunkami, ograniczonymi jedynie zasięgiem występowania gatunku żywicielskiego są: *Kidderia mytili* (De Morgan), *Ancistrum mytili* Quen., *Crebricoma* (= *Hypocomina*) *carinata* (Z. Raabe), *Gargarius gargarius* Ch. Lw., *Hypocomides mytili* Ch. Lw.*).

Z danych powyższych wynika, że warunki ekologiczne żywiciela bądź nie wpływają na zasięg pasożyta, bądź w ten sam sposób regulują

*) Niekiedy zasięg pasożyta jest większy od zasięgu żywiciela — wówczas pojawia się on w innym żywicielu, spokrewnionym zwykle z tym, w jakim występował w innym terenie. Tak np. *Conchophthirus curtus* Englm., występujący w Europie w *Unio* i *Anodonta cygnea* (Z. Raabe 1934), pojawia się w Indiach w *Lamellidens* (Ghosh), w U. S. A. w *Anodonta implicata*, *A. marginata*, *A. cataracta*, *Lampsilis* i *Alasmidonta* (Kidder 1934), w Japonii w *A. lauta* (Uyemura); podobnie *C. anodontae* (Ehrbg) Stein z *A. cygnea* i *Unio* europejskich, w U. S. A. występuje w *Elliptio complanatus* (Kidder).

go, co i zasięg organizmu żywicielskiego. Zasięg geograficzny pasożyta pokrywałby się zatem na ogół z zasięgiem żywiciela.

Ciekawym przykładem silniejszego ograniczenia zasięgu pasożyta w sensie zresztą ekologicznym nie geograficznym, jest przypadek zamiany pasożyta przez tego samego żywiciela w różnych warunkach. W jelicie *Bithynia tentaculata* i *B. leachi* w wielu zbiornikach-Europcy występuje gatunek *Hysterozineta paludinarum* Diesing (Diesing 1866, Stein 1860, Nikolajewa 1929, Z. Raabe 1939 i inni). W pewnych jednak zbiornikach w Polsce stwierdzono w jelicie obu gatunków nięczaków brak tego wymocзка, który został zastąpiony przez odrębny, choć pokrewny gatunek *Hysterozineta cheissini* Z. Raabe 1947. Jednym ze zbiorników, gdzie stwierdzono *H. cheissini* był drobny, łąkowy rów koło Warszawy; w oddalonym od niego o parę metrów większym rowie i wszędzie w okolicy występowała *H. paludinarum*. Drugim zbiornikiem była rzeczka Płutnica na Pomorzu (koło Pucka), podczas gdy *Bithyniae* z rzeki Piaśnicy i innych zbiorników w okolicy zarażone były *H. paludinarum*.

Fakt ten niewątpliwie dałby się wyjaśnić jakimiś odrębnymi czynnikami ekologicznymi w obu grupach zbiorników, które, nie ograniczając zasięgu żywiciela, wpłynęły jednak na zasięg jego pasożytów. Odnosne badania hydrologiczne nie zostały jednak przeprowadzone.

Podobnie silniejszy wpływ czynników zewnętrznych na pasożyta niż na żywiciela wykazuje występowanie gatunku *Sphaenophrya sphaerii* Miassn. na skrzelach *Sphaerium corneum*. Wymoczek ten opisany został z ujścia Newy i to z terenu, gdzie dają się zauważyć pewne, minimalne zresztą, wpływy słonowodne. Poszukiwany następnie w wielu terenach słodkowodnych w Europie, a szczególnie w Polsce, został wreszcie znaleziony w jeziorze Żarnowieckim na Pomorzu (Z. Raabe), a więc znów w środowisku, które, jakkolwiek słodkowodne, zdaje się wykazywać pewne wpływy morskie (relikty?) np. we florze glonów (informacja ustna A. Bursy — U. Jag. — Kraków 1938 r.).

Podane dwa przykłady ilustrują dostatecznie możliwość silniejszego ograniczenia przez czynniki ekologiczne występowania pasożyta niż jego żywiciela — działanie zatem wpływów środowiska drugiego rzędu poprzez środowisko bezpośrednie.

Prawdopodobnie również zmianą czynników zewnętrznych da się tłumaczyć wymiana parazytofauny wielu zwierząt domestykowanych, aklimatyzowanych czy przenoszonych, co szczególnie wyraźnie występuje w postaci zmian pasożytów antylop, wielbłądów itp. (Dogiel 1934). Zwierzęta te tracą często właściwą sobie faunę *Entodiniomorpha* i innych wymoczków żołądkowych, nabywając natomiast gatunki charaktery-

styczne dla bydła domowego, z którym stykają się bezpośrednio lub przez paszę.

Wszystkie omawiane przykłady odnoszą się jednak do składu parazytofauny, nie dotycząc zmian morfologicznych jej przedstawicieli. Zmiany takie, uzależnione od środowiska drugiego rzędu występują jednak niejednokrotnie, choć często są słabo uchwytnie i odnoszą się raczej do stosunków wielkościowych, podobnie jak to miało miejsce wśród wymoczków danego gatunku pasożytujących w różnych żywicielach. Nieco wyraźniejszy charakter ma odrębność populacji *Sphaenophrya dosinia* Ch. Lw. z danego żywiciela (por. str. 388) z miejsc o różnych warunkach ekologicznych (% NaCl) — Z. Raabe 1938. *Sph. dosinia* ze skrzel *Cardium edule* z okolic portu w Helu posiadają zupełnie odrębny kształt ciała, niż okazy z *Cardium* złowionych w płytkich, wysłodzonych miejscach zatoki Puckiej koło ujścia Piaśnicy.

3. Wpływ wzajemny wymoczków w obrębie parazytocenozy.

Wpływ poszczególnych członków parazytocenozy na siebie zaznacza się przede wszystkim we wzajemnym ograniczaniu liczebności, bądź nawet wykluczaniu jednego gatunku pasożytnego przez drugi. Pośród wymoczków stwierdziłem taką zależność wielokrotnie, szczególnie odnośnie masowo występujących w *Mytilus edulis* — *Ancistruma mytili* Ouen. i innych gatunków z tegoż żywiciela jak: *Kidderia mytili* (De Morgan), *Crebricoma* (= *Hypocomina*) *carinata* (Z. Raabe), *Gargarius gargarius* Ch. Lw. (Z. Raabe 1938). Podobnie przy silnej infekcji skrzel *Unionidae* przez *Heterocineta unionidarum* Mawr., brak zwykle pospolitych gatunków rodzaju *Conchophthirus* Stein (Jarocki & Raabe 1933). Ten ostatni przykład da się zresztą wytłumaczyć silnym zniszczeniem skrzel przez *Heterocineta*.

O wzajemnym wpływie członków parazytofauny, który zaznaczałby się zmianami morfologicznymi, nie wiele jednak można powiedzieć. Wydaje mi się, że brak trychocystów u bardzo wielu grup pasożytnych (*Thigmotricha*, *Astomata* itd.) dalby się ująć jako efekt braku niebezpieczeństwa ze strony np. drapieżnych wymoczków. Brak ten nie jest jednak cechą ogólną i cały szereg form pasożytnych posiada trychocysty i to wcale dobrze wykształcone (*Entorhipidiidae*, *Lechriopyla* Lynch oraz — wyjątek wśród *Astomata* — *Protanoplophrya stomata* Miyashita, por. str. 366).

Innym szczegółem morfologicznym, który dalby się wyjaśnić stosunkami między poszczególnymi członkami parazytofauny, jest rozwój kolców u wielu przedstawicieli rodziny *Ophryoscolecidae* (p. str. 329). Jest on specjalnie silny szczególnie u drobniejszych gatunków, podczas

gdy wiele innych, odznaczających się większymi rozmiarami, kolców nie posiada. Jest rzeczą interesującą, że wśród tych wielkich form spotyka się szereg drapieźników, pożerających poza cząstkami pożywienia roślinnego również i mniejsze *Ophryoscolecidae*. Wydaje się prawdopodobne, że kolce mogą stanowić pewną ochronę przed drapieźnikami, spełniając zresztą poza tym rolę zadziorów, przytrzymujących wymoczki wśród beleczek roślinnych.

Zamknięcie.

Przeprowadzone zestawienie najbardziej istotnych i powszechnych cech przystosowawczych, spotykanych wśród wymoczków pasożytnych, wskazuje na kilka zasadniczych kierunków, jakie charakteryzują przemiany morfologiczne wśród tych organizmów. Kierunkami tymi są w pierwszym rzędzie: wielopostaciowy, jak najszerzej ujęty t i g m o t a k t y z m, dążenie do osiadłego trybu życia, co można by określić terminem s t a b i l i z a c j i, oraz dążenie do odżywiania się osmotycznego, łączące się z a s t o m a t y z m e m. U niektórych wymoczków występuje poza tym, mająca również silny aspekt morfologiczny, komplikacja rozwoju, związana z intensywniejszymi procesami rozmnażania i niekiedy ze zmianą żywiciela czy środowiska życia.

Wszystkie wymienione cechy, towarzyszące przejściu organizmów do pasożytnego trybu życia, znajdują odpowiedniki i w innych grupach organizmów pasożytnych jak przede wszystkim *Platodes*; niektóre z tych cech, mianowicie te, które charakteryzują pasożyty jako organizmy żyjące w środowisku prądowym, odpowiadają podobnym cechom reobiontów.

Te ogólne właściwości organizmów pasożytnych wyznaczają zatem wyraźnie drogi adaptacji morfologicznych jakimi dążą pasożyty. Stanowią one więc w sposób jak najbardziej jasny przedmiot zagadnień, wchodzących w zakres dyscypliny, którą można określić mianem p a r a z y t o l o g i i o g ó l n e j.

Jeszcze raz zaznaczyć tu pragnę, że parazytologię traktować by należało jako dziedzinę ekologii — w takim bowiem dopiero ujęciu uwytknąć się dadzą zarówno morfologiczne, rozwojowe jak i fizjologiczne zmiany organizmów, w takim wreszcie ujęciu łatwiej prześledzić związki filogenetyczne i ustalić zasady systematyczne.

Streszczenie.

Przedmiotem rozważań autora są przystosowania morfologiczne do życia pasożytnego wśród wymoczków, a przede wszystkim wśród *Holotricha*, stanowiących grupę badaną przez autora w ciągu szeregu lat.

We wstępie precyzuje autor pojęcie „pasożyta“, ujmując je jako pojęcie ekologiczne. Wzorem P a w ł o w s k i e g o i D o g i e l a pod nazwą „pasożyt“ rozumieć się będzie organizm, dla którego środowiskiem życia i terenem zdobywania pożywienia jest inny organizm. Jest to zatem dość szerokie ujęcie tego terminu, jedyne do przyjęcia tam, gdzie granica między pasożytem w węższym tego słowa znaczeniu a synoikami czy symbiontami jest zbyt słabo uchwytna. Traktując pasożytnictwo jako pojęcie ekologiczne, zespół pasożytów danego organizmu czy organu, uważać należy za biocenozę — parazytocenozę, na którą oddziaływa jako biotop: środowisko I-go rzędu — ciało żywiciela i środowisko II-go rzędu — biotop żywiciela.

1. Przegląd systematyczny materiału.

Dla zorientowania w obfitości materiału autor przedstawia przegląd systematyczny wymoczków, ze szczególnym uwzględnieniem grup pasożytnych i podaje krótką ich charakterystykę. Więcej miejsca poświęca autor trzem większym grupom wymoczków pasożytnych, a mianowicie rzędem *Thigmotricha* Chatton & Lwoff, *Apostomea* Chatton & Lwoff oraz polifiletycznej grupie *Astomata* Cépède. Przyjęty system oparty jest na systemie A. Kahla z pewnymi zmianami jak: włączenie *Suctorina* jako gromady równorzędnej *Holotricha*, *Spirottricha*, *Peritricha* i *Chonotricha*, definitywne wyłączenie *Opulinata* (*Proiociliata*) jako grupy, która winna znaleźć swe miejsce wśród *Flagellata*.

Wobec konieczności opierania opisów zmian morfologicznych na budowie aparatu srebrochłonnego wymoczków (Silberliniensystem—Klein, infraciliature argyrom — Chatton & Lwoff), autor wprowadza zasadnicze odnoszące się do niego pojęcia i przedstawia schematyczny obraz jego ukształtowania.

II. Wpływ środowiska na budowę pasożyta.

Rozpatrując ogólnie czynniki selegujące w życiu pasożytnym, przeprowadza autor podział biotopów na trzy odrębne kategorie, reprezentujące różne warunki bytowania i wymagające od pasożytów różnych adaptacji morfologicznych. Są to: środowisko zewnętrzne, środowisko światła organów oraz środowisko jamy ciała, tkanek itp.

1. Z punktu widzenia przystosowań morfologicznych pasożytów, jako środowisko zewnętrzne traktować należy zarówno powierzchnię ciała jak powierzchnie oddechowe i ich jamy. Żyjące tu ektopasożyty cechują przede wszystkim adaptacje do środowiska prądowego, zbliżające je do wolnożyjących reobiontów. Są to: spłaszczenie ciała, często spotykany tigmotaktyzm pewnych części urzęsienia, wytwarzania specjalnych urządzeń czepnych w postaci guzków czepnych, rurek czepno-ssących i przyssawek. Tendencja do osiadłego trybu życia znajduje tu wielu przedstawicieli — łączy się ona z utratą urzęsienia a niekiedy i gęby i pobieraniem pokarmu przez aparat przylgowy. Struktura środowiska (śluz) znajduje swój oddźwięk w wytwarzaniu urządzeń osłaniających gębę i w przesuwaniu jej ku tyłowi.

2. Pasożyty światła organów wykazują również cechy reobiontyczne — często pojawia się u nich rozwinięty aparat czepny w postaci kolców, haków i przyssawek. Wielka ilość pasożytów wewnętrznych charakteryzuje się silnym wydłużeniem ciała — wiele z nich wytwarza aparat szkieletowy wzmacniający jego strukturę. Bardzo charakterystyczną cechą endopasożytów tych jest tendencja do zanikania aparatu gębowego i przechodzenie do chłonięcia pożywienia drogą osmozy.

3. Pasożyty jamy ciała, tkanek itp., nielicznie reprezentowane wśród wymoczków, wykazują raczej tendencję do zaokrąglania ciała i, niekiedy, utraty gęby. Poza tym charakteryzuje je na ogół pewna, rzadko u innych wymoczków spotykana tendencja do zaniku aparatu pulsującego.

III. Tigmotaktyzm i organelle czepne.

1. Występujące wśród wymoczków wolnożyjących właściwości tigmotaktyczne pewnej części układu rzęskowego są wśród pasożytów niepomernie silniej rozwinięte i częściej spotykane. Rzęskowe powierzchnie tigmotaktyczne w swym rozwoju filogenetycznym wytworzyły częściowo silniejsze aparaty czepne w postaci wklęsłych rzęskowych powierzchni. Rozwój tego rodzaju urządzeń dobrze prześledzić można u *Thigmotricha* w kolejnym specjalizowaniu się powierzchni czepnej u *Thigmophridae*, *Conchophthiridae*, *Ancistrumidae* i wreszcie *Ancistro-*

comidae, gdzie zresztą zanika stopniowo urządzenie pozostałej powierzchni ciała. Podobne urządzenia tigmataktyczne występują u wielu wymoczków jelitowych z grupy *Astomata*.

W inny nieco sposób zbudowany jest i działa aparat tigmataktyczny u *Peritricha-Mobilia*, gdzie stanowi on otaczającą przyssawkę rzęskową „kryzę“ o działaniu czepno-ślizgowym. Podobne powierzchnie śluzowe wytwarza wiele tomitów (pączków) gatunków osiadłych — charakteryzuje je tendencja do okrężnego układania się szeregów rzęsek.

2. Wśród pasożytów jelita i światła innych organów, a szczególnie u wielu *Astomata* pojawiają się jako urządzenia czepne — kolce i haki o różnej, często dość skomplikowanej budowie. Inny rodzaj haków pojawia się w postaci kolczastego pierścienia przyssawki *Urceolariidae*.

Zupełnie odrębny charakter i pochodzenie wykazują kolce pancrzyka *Ophryoscolecidae*, których znaczenie polega prawdopodobnie na zahaczeniu się o cząsteczki roślinne w przewodach pokarmowych ssaków.

3. Najbardziej swoistymi urządzeniami czepnymi są wreszcie przyssawki. U wielu wymoczków pasożytnych utwory te dadzą się wyprowadzić od rzęskowych powierzchni tigmataktycznych. Tak jest np. u przedstawicieli rodziny *Hysterocinetidae*, stanowiącej boczną gałąź rozwojową wśród *Thigmatricha*. Przyssawki u przedstawicieli tej rodziny przedstawiają całą skalę coraz dalszych i różnokierunkowych przystosowań. Podobne utwory występują wśród *Astomata*, szczególnie wśród przedstawicieli rodziny *Hoplitophryidae*.

Bardzo swoiście wykształcone i sprawnie działające przyssawki posiadają *Urceolariidae* i *Licnophoridae* (*Peritricha - Mobilia*). Przyssawki ich można wyprowadzić z aboralnego wieńca rzęsek występującego u pływających stadiów rozwojowych *Peritricha-Sessilia*.

IV. Przejście do życia osiadłego.

1. Pewien wgląd w filogenezę wymoczków osiadłych może dać analiza szeregu rozwojowego jaki stanowią poszczególne rodziny rzędu *Thigmatricha*. Równoległe z zanikiem urzęsienia, zachowującego się najdłużej na terenie powierzchni tigmataktycznej, pojawia się tu tendencja do osiadania na skrzelach żywiciela i wytwarzania stopy przyłgowej. Zanikłe w stadium troficznym urządzenie pojawia się jedynie u pływających pączków — tomitów.

W podobnym kierunku lecz odrębnymi drogami idąca ewolucję przeszły niewątpliwie i *Pilisuctoridae* C h. L w., osiadające na włoskach ekskrecyjnych *Amphipoda*.

2. Autor analizuje rolę i znaczenie powierzchni przyłgowych wymoczków osiadłych, służącej częstokroć sprawom osmotycznego pobierania pokarmu jak np. u *Sphaenophryidae*.

3. Daleko idące zmiany wywołuje osiadły tryb życia w procesach rozwojowych wymoczków pasożytnych. Pojawia się tu z reguły wytwarzanie pływających tomitów, z budowy których sądzić można wielokrotnie o filogenezie danej grupy. Tak np. tomity *Sphaenophryidae* budową swą przypominają wiernie domniemanych przodków tej rodziny o budowie *Ancistrocomidae* (*Thigmotricha*).

Autor zajmuje się dłużej procesami przekształcania się tomita w osiadłą formę troficzną, zwracając uwagę na różne drogi przekształceń czasem nawet u bardzo bliskich systematycznie i morfologicznie form. Dalsze rozważania poświęca autor swoistym procesom koniugacyjnym form osiadłych.

4. Autor omawia również inne postacie życia osiadłego, reprezentowane przez epizoiczne wymoczki jak *Chonotricha* i *Peritricha-Sessilia*, zwracając uwagę na cylindryczny kształt i osiową symetrię budowy ciała tych organizmów. W dalszym ciągu rozpatruje autor drogi prowadzące do tego stanu rzeczy i teorie odnoszące się do pochodzenia *Peritricha* (Wallengreen, Fauré—Frémiet, Chatton).

5. Autor porównuje pływające stadia form osiadłych i wykazuje zbieżność wielu szczegółów ich budowy — zarówno kształtu ciała jak i układu rzęskowego.

V. Przekształcanie się aparatu gębowego.

1. Dość powszechnie spotykanym zjawiskiem wśród wymoczków pasożytnych, zachowujących swój aparat gębowy, jest tendencja do wytwarzania ponad nim urządzeń osłaniających. Reprezentują ją w sposób zbliżony liczne grupy wymoczków, pochodzących od różnych grup systematycznych. Obok tej tendencji daje się zauważyć przesuwanie gęby ku tyłowi, aż nawet na tylny biegun ciała, lub też, jak to ma miejsce wśród *Peritricha*, posuwanie się wymoczka pierwotnie tylnym końcem ciała naprzód.

2. Wybitnym zmianom wśród wymoczków pasożytnych ulega również rzęskowy aparat adoralny, różnicując się silnie i tworząc kompleksy rzęsek i pseudomembranelli gębowych. Powtórzenia kolejnych stadiów rozwoju filogenetycznego podobnych urządzeń dopatruje się autor znowu wśród przedstawicieli rzędu *Thigmotricha*.

Jako grupę, zajmującą pod względem zróżnicowania aparatu gębowego całkowicie samodzielne stanowisko, rozpatruje autor *Eutodinomorpha*, pasożytujące w przewodzie pokarmowym ssaków roślinożernych.

W związku z rozpatrywaniem budowy wybiórczych adoralnych spirali rzęskowych omawia autor obszerniej zagadnienie kierunku skrętności

tych spirali. Na podstawie szeregu przykładów dochodzi do wniosku, że cecha ta nie jest tak istotna z punktu widzenia filogenetycznego, jak to uważa szereg autorów (np. Kahl) i że nie może stanowić kryterium systematycznego w przypisywanym jej zakresie. W konsekwencji uważa autor za nie słuszne przeprowadzone przez Kahl'a wyłączenie z *Peritricha-Mobilis* rodziny *Licnophoridae* jedynie na podstawie kierunku skrętności spirali gębowej, a rozstrzygnięcie tej sprawy obecnie — za przedwczesne.

3. Obok zmian w położeniu i wytwarzaniu wybiornego aparatu rzęskowego, pewnym modyfikacjom ulegać może i sama gęba wymoczków pasożytnych. Do modyfikacji takich należy wykształcanie jej w postaci „rosacé“ u *Apostomea* (Chatton & Lwoff), bądź też aparatu umocowującego wymoczka na włoskach ekskrecyjnych skorupiaków (*Pilisuctoridae*). Znowu odrębne stanowisko zajmuje tu bardzo silnie rozwinięta i zaopatrzona szeregiem myonemów gęba *Entodiniomorpha*.

Poza tymi zmianami pierwotnego aparatu gębowego występować może wśród wymoczków pasożytnych — *Ancistrocomidae* — proces zupełnie swoisty. Wzmacnianie zanikającej gęby, przesuniętej na tylny koniec ciała (jak u *Ancistrumidae*), powstaje na przednim jego biegunie rurka czepno-ssąca (suçoir — Ch. Lw.). Rurka ta, którą wywieść można filogenetycznie od guzka czepnego (bouton adhesif — Ch. Lw.) *Ancistrumidae*, stanowi wtórny aparat gębowy tych wymoczków.

4. Z jednej strony przejście do życia osiadłego ektopasożytów, z drugiej zaś pasożytny tryb życia w organach wewnętrznych żywiciela, doprowadzają w wielu przypadkach do zaniku gęby i przejścia do osmotycznego odżywiania. Zjawisko to reprezentują np. osiadłe na skrzelach mięczaków *Sphaenophryidae*; tendencja do częściowej redukcji aparatu gębowego istnieje i u wielu innych grup wymoczków. Najbardziej jaskrawo zanik gęby reprezentowany jest wśród jelitowych wymoczków, które dzięki tej cesze objęte zostały grupą *Astomata*. Autor przeprowadza przegląd tych form dochodząc do wniosku, że *Astomata* stanowią grupę wyraźnie polifiletyczną, której poszczególne rodziny mają niewątpliwie odrębne pochodzenie. Na potwierdzenie tej tezy autor opisuje kilka dróg, wiodących od różnych grup wymoczków posiadających gębę, jakie niewątpliwie prowadzić mogły do astomatyizmu i wytworzenia się poszczególnych rodzin *Astomata*.

Podobną ewolucję przejść musiały wymoczki z rodziny *Opalinopsidae* zaliczane również pierwotnie do *Astomata*, a ostatnio przeniesione słusznie przez Chatton'a i Lwoff'a do *Apostomea*.

VI. Inne zmiany w budowie ciała wymoczków pasożytnych.

1. Poza omówionymi zasadniczymi kierunkami, dominującymi w filogenetycznym rozwoju budowy wymoczków pasożytnych, prześledzić się dadzą również i pewne inne zmiany. Pewnym modyfikacjom podlegać może ogólny kształt ciała: i tak np. u ektopasożytów zdaje się dominować jego spłaszczenie i zaokrąglenie, gdy przeciwnie u pasożytów swiateł organów ogólnie spotykana jest tendencja do jego silnego nieraz wydłużania. Wśród osiadłych wymoczków epizoicznych i form osiadających dość częsta jest osiowa symetria ciała, co zresztą, jak i poprzednie cechy, stanowi rys charakterystyczny odpowiednich typów biologicznych również i wśród *Metazoa*.

2. W związku z ukształtowaniem ciała i swoistymi warunkami mechanicznymi, jakie panują np. w przewodach pokarmowych żywicieli, pojawiają się często wśród wymoczków pasożytnych różnie ukształtowane aparaty wzmacniające w postaci sprężystych włókien, siatek itp. utworów, szczególnie silnie rozwiniętych na terenie urządzeń czepnych. Osobną pozycję zajmują tu znów szkielety *Entodiniomorpha*.

3. Dość zasadniczą cechą wymoczków pasożytnych, w przeciwieństwie do innych pasożytów, jest to, że ich wewnętrzne organelle nie ulegają ogólnej tendencji do upraszczania. Przeciwnie, częstym dość zjawiskiem jest tu raczej komplikowanie budowy tańch organelli.

Aparat jądrowy, zachowujący w większości przypadków bez zmian swą budowę, u pewnych form charakteryzuje się zwiłokrotnieniem lub fragmentyzacją makromikleusa. Charakterystycznym utworem jest aparat podtrzymujący jądro (kariofor), występujący u szeregu form, zajmujących pod względem filogenetycznym i systematycznym odległe od siebie pozycje (*Clevelandiidae*, *Nyctotherus*, *Isotrichidae*).

Charakterystyczną cechą wymoczków pasożytnych, różniącą je od innych pasożytnych pierwotniaków (*Amoebina*, „*Sporozoa*“ *Flagellata*), jest zachowywanie przez nie aparatu pulsującego. Aparat ten ulega nawet niekiedy pewnemu wzmocnieniu jak zwiłokrotnienie ilości wodniczek tętniących lub wytworzenie kanału tętniącego (*Astomata*).

W dalszym ciągu omawia autor pewne zmiany aparatu odżywczego jak np. tendencję do ograniczania przestrzeni trawiącej oraz rozwój wodniczek konkrecyjnych u szeregu form, odgrywających jak się zdaje rolę statocystów.

4. W dziedzinie zmian aparatu ruchu, poza omówionymi uprzednio redukcją urzęsienia i jego zanikiem oraz wytwarzaniem adoralnego aparatu wybiorczego, wskazuje autor na swoistość aparatu rżeskowego *Entodiniomorpha*.

VII. Specyficzność i zmienność wymoczków pasożytnych.

1. Autor omawia specyficzność parazytofauny pierwotniaczej, t. zn. stopień związania danych pasożytów z danymi żywicielami bądź ich organami, podając szereg przykładów luźniejszych i bardziej ścisłych związków tego rodzaju. Omawia również różnice morfologiczne jakie dają się zauważyć u wymoczków danego gatunku, występujących u różnych żywicieli.

2. W dalszym ciągu zastanawia się autor nad efektami wpływu środowiska II-go rzędu na organizmy pasożytne, zarówno pod względem ograniczania zasięgu występowania pasożyta w stosunku do zasięgu żywiciela jak też i pod względem stosunków morfologicznych wymoczków.

3. Parę słów poświęca wreszcie autor sprawie wzajemnego stosunku członków parazytocenozy, polegającego z jednej strony na wzajemnym ograniczaniu swej liczebności czy zupełnym wykluczeniu się, jak z drugiej strony na powstawaniu pewnych zmian morfologicznych.

W zakończeniu podkreśla autor istnienie, poza innymi, trzech zasadniczych tendencji, jakie wyeliminował dobór naturalny w rozwoju filogenetycznym wymoczków pasożytnych. Są to: tigmotaktyzm, tendencja do osiadania którą można by określić terminem stabilizacji oraz dążenie do odżywiania się drogą osmozy związane z astomatyzmem. Cechy te znajdują na ogół odpowiedniki i w innych grupach organizmów pasożytnych, jak przede wszystkim wśród *Platodes*.

LITERATURA CYTOWANA

1. Bishop A. — Notes upon *Sieboldellina planariorum*, parasite of *Planaria torva*. Parasitology, Cambridge, 13, 1928.
2. Bush M. — The morphology of the Ciliate *Haptophrya michiganensis* Woodhead its relation to the other members of the *Astomata*. Trans. Amer. Micr. Soc., 52, 1933.
3. Bütschli O. — *Protozoa* Bronn's Klassen u. Ordnungen des Thier-Reichs. Leipzig, 1887—1889.
4. Cépède C. — Sur un nouvel Infusoire astome, parasite des tentacules des étoiles de mer. Considerations générales sur les *Astomata*. C. R. Ass. franc. aranc. sci., Paris, 36, 1907.
5. Cépède C. — Recherches sur les Infusoires astomes: Anat. biol., ethol., paras., system. Arch. Zool. Exp. Gén., Paris, Sér. 5, 3, 1910.
6. Chatton E. — Les migrants horizontalement polarisés de certains Peritriches. Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg., Bruxelles. II, 3, 1936.
7. Chatton E. & Lwoff A. — Sur une fam. nouv. d'Acinetiens, les *Sphaenophryidae*. C. R. Acad. Sci., Paris, 173, 1921.
8. Chatton E. & Lwoff A. — Sur l'évolution des Infusoires des Lamellibranches. Relations des Hypocomidés avec les Ancistridés. Le genre *Hypocomides* n. gen. C. R. Acad. Sci., Paris, 175, 1922.
9. Chatton E. & Lwoff A. — Sur l'évolution des Infusoires des Lamellibranches. Le genre *Pelecypophrya*, intermediaire entre les Hypocomidés et les Sphaenophryides. Bourgeoisement et conjugaison. C. R. Acad. Sci., Paris, 175, 1922.
10. Chatton E. & Lwoff A. — Sur l'évolution des Infusoires des Lamellibranches. Relation des Sphaenophryidés avec les Hypocomidés. C. R. Acad. Sci., Paris, 175, 1922.
11. Chatton E. & Lwoff A. — Sur l'évolution des Infusoires des Lamellibranches. Les formes primitives du phylum *Thigmotricha*: le genre *Thigmophrya*. C. R. Acad. Sci., Paris, 177, 1923.
12. Chatton E. & Lwoff A. — Sur l'évolution des Infusoires des Lamellibranches. Morphologie comparée des Hypocomidés. Les nouveaux genres *Hypocomina* et *Hypocomella*. C. R. Acad. Sci., Paris, 178, 1928.
13. Chatton E. & Lwoff A. — Diagnoses des ciliés thigmotriches nouveaux. Bull. Soc. Zool. France., Paris, 51, 1926.
14. Chatton E. & Lwoff A. — Sur un infusoire parasite des poils sécréteurs des crustacés Edriophthalmes et la famille nouvelle des *Pilisuctoridae*. C. R. Acad. Sci., Paris, 199, 1934.
15. Chatton E. & Lwoff A. — Sur un cilié Thigmotriche nouveau: *Gargarius gargarius* n. gen., n. sp., de *Mytilus edulis*. Bull. Soc. Zool. France, Paris, 59, 1934.
16. Chatton E. & Lwoff A. — Les Ciliés apostomes. I. Aperçu historique et général; étude monographique des genres et des espèces. Arch. Zool. Exp. Gén., Paris, 77, 1935.

17. Chatton E. & Lwoff A. — Les *Pilisuctoridae* Ch. & Lw. Bul. Biol. Fr. Belg., Paris, 70, 1936.
18. Chatton E. & Lwoff A. — Sur le suçoir des Infusoires Thigmotriches Rhynchoides (*Hypocomidae* et *Sphaenophryidae*) et sa genèse. C. R. Acad. Sci., Paris, 209, 1939
19. Chatton E. & Lwoff A. — Sur la systématique de la tribu des Thigmotriches Rhynchoides. Les deux familles des *Hypocomidae* Bütschli et des *Ancistrocomidae* n. fam. Les deux genres nouveaux *Heterocomia* et *Parhypocomia*. C. R. Acad. Sci., Paris, 209, 1939.
20. Chatton E., Lwoff A. & Lwoff M. — L'infaciliature de l'Infusoire Thigmotriche — *Sphaenophrya dosinia* Ch. Lw. C. R. Soc. Biol., Paris, 107, 1931.
21. Chatton E. & Villeneuve. — La division de la bouche et la formation du peristome chez les Peritriches (*Cylochaeta astropecteni* n. sp.) C. R. Acad. Sci., Paris, 204, 1937.
22. Chatton E. & Seguela J. — Un Hypotriche de la branchie de *Ciona intestinalis* L., intermédiaire entre les *Euplotidae* et les *Aspidiscidae* — *Euplotaspis cionaecola* n. g., n. sp. Bull. Soc. Zool. France, Paris, 61, 1936.
23. Cheissin E. — Infusorien *Ancistridae* und *Boveridae* aus dem Baikalsee. Arch. Protist., Jena, 73, 1931.
24. Cheissin E. — Morphologische und systematische Studien über *Astomata* aus dem Baikalsee. Arch. Protist., Jena, 70, 1930.
25. Dogiel V. — Die geschlechtsprozesse bei Infusorien, (speziell bei Ophryoscoleciden), neue Tatsachen und theoretische Erwägungen. Arch. Protist., Jena, 50, 1925.
26. Dogiel V. — Monographie der Familie *Ophryoscolecidae*. I. Arch. Protist., Jena, 59, 1927.
27. Dogiel V. — Die sogenannte „Konkrementenwakuole“ der Infusorien als eine Statocyste betrachtet. Arch. Protist., Jena 68, 1929.
28. Dogiel V. — Angaben über die Ophryoscoleciden. Arch. Protist., Jena, 82, 1934.
29. Fauré — Frémiet E. — La structure de l'appareil fixateur chez les *Vorticellidae*. Arch. Protist., Jena, 6, 1905.
30. Fedele M. — Recerche sulla... *Cryptostomina caliphyllae* Fedele con considerationi sui rapporti fra *Hymenostomata* ad *Astomata*. Arch. Protist., Jena 89, 1937.
31. Fursenko A. — Lebenscyclus und Morphologie von *Zoothamnium arbuscula* Ehrenberg (*Infusoria* — *Peritricha*). Arch. Protist., Jena, 67, 1929.
32. Ghosh E. — Studies on *Infusoria*. Rec. Indian Mus., Calcutta. 15, 1918.
33. Gruber A. — Die Protozoen des Hafens von Genua. Nov. Acta Acad. Caes. Leop. Car. Nat. Cur., 46, 1884.
34. Heidenreich E. — Untersuchungen an parasitischen Ciliaten aus Anneliden. I. Systematik, II. Kernveränderungen. Arch. Protist., Jena, 84, 1935.
35. Heidenreich E. — Ergänzende Untersuchungen an parasitischen Ciliaten aus Oligochaeten. Arch. Protist., Jena, 84, 1935.
36. Ikeda I. — A new astomatous Ciliate *Metaphrya sagittae*, gen. et sp. nov., found in the coelof of *Sagitta*. Annot. Zool. Japon., Tokyo, 9, 1917.
37. Ikeda I. & Ozaki Y. — Notes on a new *Boveria* species. *B. labialis* n. sp. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ., Tokyo. 40, 1918.
38. Issel R. — Ancistridi del Golfo di Napoli Mitt. Zool. Stat. Neapol, Berlin. 16, 1903.

39. Jarocki & Raabe Z. — Über drei neue Infusorien-Genera der Familie *Hypocomidae* (*Ciliata*, *Thigmotricha*), Parasiten in Süßwassermuscheln. Bull. Acad. Polon. Sci. Lettr., Sér. B II, Cracovie, 1932.
40. Jarocki J. — Studies on Ciliates from fresh-water Molluscs I. General remarks on Protozoan parasites of *Pulmonata*. Transfer experiments with species of *Heterocineta* and *Chaetogaster limnaei*, their additional host. Some new Hypocomid Ciliates. Bull. Acad. Polon. Sci. Lettr., Sér. B II, Cracovie, 1935.
41. Kahl A. — Wimpertiere oder *Ciliata*. Die Tierwelt Deutschlands — Dahl. Jena, 1935.
42. Kahl A. — *Ciliata entocommensalia et parasitica*. Tierwelt der Nord- und Ostsee. II c 4, Leipzig, 1934.
43. Kidder G. & Summers F. — Taxonomic and cytological studies on the Ciliates associated with the Amphipod family *Orchestiidae* from the Woods Hole district. I. The stomatous Holotrichous Ectocommensales. Biol. Bull., Lancaster, 68, 1935.
44. Kidder G. W. — The intestinal *Protozoa* of the wood-feeding roach *Panesthia*. Parasitology, Cambridge, 29, 1937.
45. Kidder G. W. — Studies on the Ciliates from fresh water mussels. I. The structure and neuromotor system of *Conchophthirus anodontae* St., *C. curtus* Engl., and *C. magna* sp. nov. Biol. Bull., Lancaster, 66, 1934.
46. Kijenskij G. — Ciliates in the intestinal cavity of *Oligochaeta* from the surroundings of Prague. Vestnik Kral. Ceske Spol. Nauk., Trida mat.-prirod., Praha, 1925.
47. Kil S. — Recherches expérimentales sur la variabilité et le polymorphisme du genre *Diplodinium* (*Ophryoscolecidae*). Bull. Sci. Inst. Pédag. Herzen., Leningrad, 1, 1935.
48. Kofoid Ch. A. — On the structure of *Protophrya ovicola*, a ciliate infusorian from the brood-sac of *Littorina rudis* Don. Mark Anniversary Volume, 5, 1903.
49. Kofoid Ch. A. — On two remarkable ciliate *Protozoa* from the coecum of the indian elephant. Proc. Nat. Acad. Sci., 21, 1935.
50. Kozloff E. N. — Studies on ciliates of the family *Ancistrocomidae* Chatton and Lwoff (order *Holotricha*, suborder *Thigmotricha*). I. *Hypoconina tegularum* sp. n. and *Crebricomu* gen. nov. Biol. Bull., Lancaster, 90, 1946.
51. Kozloff E. N. — *Heterocineta phoronopsidis* sp. nov., a ciliate from the tentacles of *Phoronopsis viridis* Hilton. Biol. Bull., Lancaster, 89, 1945.
52. Lynch J. E. — Studies on the Ciliates from the intestine of *Strongylocentrotus*. I. *Entorhipidium* gen. nov. Univ. Calif. Publ. Zool., Berkeley, 33, 1930.
53. Lynch J. E. — Studies on the Ciliates from the intestine of *Strongylocentrotus*. II. *Lechriopyla mystax* gen. nov., sp. n. Univ. Calif. Publ. Zool., Berkeley, 33, 1930.
54. Miyashita J. — Über eine primitive form von *Infusoria-Astomata*, *Protanoplophrya stomata* n. g., n. sp. Annot. Zool. Japon., Tokyo, 12, 1929.
55. Mjassnikowa M. — *Sphaenophrya sphaeri*, ein neues Infusorium aus *Sphaerium corneum* L. Arch. Protist., Jena, 71, 1930.
56. Mjassnikowa M. — Über einen neuen Vertreter der Familie *Sphaenophryidae* aus *Mya truncata* L. Arch. Protist., Jena, 72, 1930.
57. Müller J. F. — A new species of *Trichodina* (*Ciliata*) from the urinary tract of the muskange, with a repartition of the genus. Journ. Parasit. Urbana., 24, 1938.
58. Nikolajewa T. B. — *Ladopsis bithyniae*, ein neues parasitisches Infusor aus dem Darne von *Bithynia tentaculata* L. Trav. Inst. Sci. Nat., Peterhof, 6, 1929.

59. Poljansky G. & Strielkow A. — Beobachtungen über die Variabilität einiger *Ophryoscolecidae* (*Infusoria* — *Entodinomorpha*) in Klonen. Zool. Anz., Leipzig, **107**, 1934.
60. Poljansky G. & Strielkow A. — Étude expérimentale sur la variabilité de quelques Ophryoscolécidés. Arch. Zool. Exp. Gén., Paris, **90**, 1938.
61. Powers P. B. — Studies on the Ciliates from Sea Urchins I. General taxonomy. Biol. Bull., Lancaster, **65**, 1933.
62. Poyarkoff E. — *Cepedella hepatica*, cilié astome nouveau parasite du foie des *Cyclas*. C. R. Soc. Biol., Paris, **66**, 1909.
63. Raabe Zdz. — Untersuchungen an einigen Arten des Genus *Conchophthirus* Stein. Bull. Acad. Polon. Sci. Lettr. Sér. B II, Cracovie, 1932/33.
64. Raabe Zdz. — *Protoanoplophrya bithyniae* sp. n., eine neue parasitische Ciliaten-Art aus dem Subordo *Astomata* Annal. Mus. Zool. Polon., Warszawa, **9**, 1933.
65. Raabe Zdz. — *Desmophrya contorta* gen. nov., sp. nov., ein im Darm von *Pisidium* parasitierender Ciliate aus der Familie *Hoplitophryidae* Cheissin (*Infusoria* — *Astomata*). Annal. Mus. Zool. Polon., Warszawa, **10**, 1933.
66. Raabe Zdz. — Weitere Untersuchungen an einigen Arten des Genus *Conchophthirus* Stein. Mém. Acad. Polon. Sci. Lettr. Sér. B, Cracovie, 1934.
67. Raabe Zdz. — Über einige an den Kiemen von *Mytilus edulis* L. und *Macoma balthica* (L.) parasitierende Ciliaten. Annal. Mus. Zool. Polon., Warszawa, **10**, 1934.
68. Raabe Zdz. — *Rhynchophrya cristallina* g. n., sp. n. nouvelle forme de la famille *Sphaenophryidae* Chatton & Lwoff. Bull. Inst. Oceanogr., Monaco, **676**, 1935.
69. Raabe Zdz. — Weitere Untersuchungen an parasitischen Ciliaten aus dem polnischen Teil der Ostsee. I. *Ciliata Thigmotricha* aus den Familien: *Thigmophryidae*, *Conchophthiridae* und *Ancistrumidae*. Annal. Mus. Zool. Polon., Warszawa, **11**, 1936.
70. Raabe Zdz. — Sur quelque espèces nouvelles d'inusières parasites de Comatules. Bull. Inst. Oceanogr., Monaco, **756**, 1938.
71. Raabe Zdz. — Weitere Untersuchungen an parasitischen Ciliaten aus dem polnischen Teil der Ostsee. II. *Ciliata Thigmotricha* aus den Familien: *Hypocomidae* Bütschli und *Sphaenophthiridae* Ch. Lw. Annal. Mus. Zool. Polon., Warszawa, **13**, 1938.
72. Raabe Zdz. — Z badań nad rodziną *Hysteroconinetidae* Diesing *Ciliata* — *Holotricha*). C. R. Soc. Sci. Lettr., Varsovie, **32**, 1939.
73. Raabe Zdz. — Recherches sur les ciliés-Thigmotriches (*Thigmotricha* Ch. & Lw.). I. Sur un genre nouveau de la famille *Conchophthiridae* Kahl. Annal. Univ. M. Curie-Skłod. Sectio C, Lublin — Polonia, **1**, 1946/7.
74. Raabe Zdz. — Recherches sur les ciliés-Thigmotriches (*Thigmotricha* Ch. & Lw.). II. Espèce nouvelle d'eau douce du genre *Ancistrina* Cheissin. Annal. Univ. M. Curie-Skłod. Sectio C, Lublin — Polonia, **2**, 1947.
75. Raabe Zdz. — Studies on family *Hysteroconinetidae* Diesing. Annal. Mus. Zool. Polon., Warszawa, **14**, 1947.
76. Rossolimo L. — Parasitische Infusorien aus dem Baikal-See. Arch. Protist., Jena, **54**, 1926.
77. Rossolimo L. & Perzewa T. — Zur Kenntnis einiger astomen Infusorien. Studien an Skelettbildung. Arch. Protist., Jena, **67**, 1929.

78. Siedlecki M. — *Herpetophrya astoma* n. g. n. sp. wycoczek pasorzytny z *Polytmnia nebulosa*. Rozpr. Wydz. Mat. Przyr. Ak. Um., Kraków, 42, 1902,
 79. Strielkow A. — Morphologische Studien über Oligochaete Infusorien aus dem Darne des Pferdes. I. Aussere Morphologie und Skelett der Gattung *Cycloposthium* Bundle. Arch. Protist., Jena, 68, 1929.
 80. Strielkow A. — Morphologische Studien über Oligochaete Infusorien aus dem Darne des Pferdes. II. Cytologische Untersuchungen der Gattung *Cycloposthium* Bundle. Arch. Protist., Jena, 75, 1931.
 81. Strielkow A. — Morphologische Studien über Oligochaete Infusorien aus dem Darne des Pferdes. III. Körperbau von *Tripalmaria dogieli* Gassowsky. Arch. Protist., Jena, 75, 1931.
 82. Uyemura M. — Über drei in der Süßwasser-Muschel (*Anodonta lauta* v. Martens) lebende Ciliaten (*Conchophthirus*). Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku, Tokyo, 2, 1935.
 83. Wallengren H. — Studier öfver Ciliate Infusorien. I. Slägtet *Licnophora* Claparède Acta Univ. Lund. 4, 1894.
 84. Wallengren H. — Studier öfver Ciliate Infusorien. II. Slägtet *Heliochona* Plate, *Chilodochona* n. g., *Hemispeira* Fabrè - Dom. Acta Univ. Lund., 4, 1896.
 85. Wenrich D. H. — A new Protozoan parasite, *Amphileptus branchiarum*. Trans. Am. Soc. Micr., 47, 1928.
 86. Yamasaki M. — On some new ciliates living in the hind-gut of the roach *Panesthia angustipennis* Illiger. Annot. Zool. Japon., Tokyo, 18, 1939,
-

R É S U M É

L'auteur étudie les adaptations morphologiques à la vie parasitique chez les ciliés, surtout chez les *Holotricha* qui ont été examinés par l'auteur au cours de dernières années.

Au début l'auteur précise le terme de „parasite“ au sens écologique du mot. Suivant Pawlowski et Dogiel il faut comprendre par ce terme un organisme pour lequel un autre organisme sert de milieu vital et de terrain de nutrition. C'est une définition assez large, seule qui soit permise là, où il est difficile d'établir la limite entre le parasite au sens strict du mot et les synoïques ou les symbiontes. En traitant le parasitisme comme terme écologique, il faut considérer l'ensamble de parasites de l'organisme ou de l'organe donnée comme une biocenose — parasitocenose, sur laquelle agissent comme biotope: le milieu du premier ordre — le corps de l'hôte, et le milieu du second ordre — le biotope de l'hôte.

I. Revue systematique des materiaux.

Pour mieux guider dans le matériel très nombreux, l'auteur présente une liste systématique des ciliés en tenant compte des groupes parasitiques qu'il fait suivre d'une brève caractéristique. L'auteur consacre plus de place aux trois groupes importants de ciliés parasites et en particulier aux ordres *Thigmotricha* Chatton et Lwoff, *Apostomea* Chatton et Lwoff et au groupe poliphilétique *Astomata* Cépède. Le système admis par l'auteur est basé sur le système A. Kahl avec certaines modifications comme: admission des *Suctorina* comme une classe égale aux *Holotricha*, *Spirotricha*, *Peritricha* et *Chonotricha*; exclusion définitive des *Opalinata* (*Protociliata* Metkalf) qui doivent trouver place parmi les *Flagellata*.

Obligé de donner les descriptions des modifications morphologiques en se basant sur la structure de l'appareil argentophile des ciliés (Silberliniensystem — Klein, infraciliature + argyrom — Chatton et Lwoff), l'auteur introduit à ce propos des définitions importantes et présente un tableau schématique de la formation de cet appareil (Fig. I).

II. Influence du milieu, sur la structure du parasite.

En analysant de façon générale le rôle des facteurs sélectifs dans la vie parasitique, l'auteur divise les biotops en trois catégories distinctes

qui représentent les conditions d'existence différentes et exigent des parasites des diverses adaptations morphologiques. Ce sont; le milieu extérieur, le milieu des lumières des organes et le milieu de la cavité du corps, des tissus ect.

1. Au point de vue des adaptations morphologiques des parasites, il faut considérer comme milieu extérieur la surface du corps de même que les surfaces respiratoires et leurs cavités. Les ectoparasites qui y vivent, sont caractérisés avant tout par l'adaptation au milieu des courants, ce qui les rapproche des rhéobiontes qui vivent en liberté. Cette adaptation consiste en aplatissement du corps, en thigmotaxie souvent rencontrée de certaines parties de la ciliature, en formation de certains instruments adhésifs sous forme de boutons adhésifs, des tuyaux adhésifs-suçants et des suçoirs. La tendance à la vie sédentaire y trouve beaucoup de représentants — elle est suivie de la perte de la ciliature et parfois du cytostome, et de la nutrition à l'appareil adhésif. La structure du milieu (mucosité) trouve écho dans la formation des instruments qui protègent le cytostome et dans sa poussée vers l'arrière.

2. Les parasites des lumières des organes démontrent aussi les particularités rhéobiontiques — un appareil adhésif très développé sous forme de pointes, crochets et suçoirs. Un grand nombre de parasites intérieurs est caractérisé par l'allongement très prononcé du corps — beaucoup d'entre eux forment un appareil squelettique qui renforce leur structure. Chez les endoparasites on trouve une tendance très caractéristique à l'atrophie de l'appareil buccal et à l'absorption de la nourriture par la voie de l'osmose.

3. Les parasites des cavités du corps, des tissus ect., peu nombreux parmi les ciliés démontrent plutôt une tendance à l'arrondissement du corps et parfois à la disparition du cytostome. En plus ils sont caractérisés par une certaine tendance, rare chez les autres ciliés, à l'atrophie de l'appareil pulsatile.

III. Thigmotaxie et organelles adhésifs.

Les particularités thigmotactiques d'une certaine partie du système ciliaire qui apparaissent chez les ciliés libres, sont beaucoup plus développées et plus fréquentes chez les parasites. Les surfaces ciliaires thigmotactiques, dans leur évolution phylogénétique, ont formé souvent des appareils adhésifs plus forts, sous forme de surfaces concaves ciliaires. L'évolution de cette sorte d'instruments peut être bien examinée chez les *Thigmotricha* dans la spécialisation successive de la surface adhésive chez les *Thigmophryidae*, *Conchophthiridae*, *Ancistrumidae* et enfin chez les *Ancistrocomidae* et les *Hypocomidae*, chez qui la ciliature générale de

l'autre surface disparaît successivement. Les instruments thigmotactiques analogues apparaissent chez de nombreux ciliés intestinaux du groupe *Astomata* (Fig. II).

Un peu autres sont la structure et le fonctionnement de l'appareil thigmotactique chez les *Peritricha-Mobilia* où il forme une „fraise“ ciliaire autour du suçoir à l'action adhésive-glissante. Ces surfaces glissantes sont formées par de nombreux tomites des espèces sédentaires qui sont caractérisées par la tendance à l'arrondissement des stries ciliaires.

2. Chez les parasites de l'intestin et des lumières d'autres organes, en particulier chez de nombreux *Astomata*, apparaissent comme instruments adhésifs les pointes et les crochets à la structure variée, souvent très compliquée. D'autres crochets apparaissent sous forme d'un anneau épineux du suçoir des *Urceolariidae* (Fig. III).

Les pointes de le curaçeau des *Ophryoscolecidae* démontrent un caractère et une origine tout différents; leur rôle est probablement d'adhérer aux particules végétales dans le système nutritif des mammifères (Fig. IV).

3. Les suçoirs sont des instruments adhésifs les plus caractéristiques. Chez beaucoup de ciliés parasites ces formations peuvent dériver des surfaces thigmotactiques ciliaires, comme chez les représentants de la famille *Hysteroconetidae* qui est une branche latérale évolutive parmi les *Thigmotricha*. Chez les représentants de cette famille les suçoirs présentent toute une échelle d'adaptations progressives et variées. Les formations analogues apparaissent chez les *Astomata*, chez ceux de la famille *Hoplitiphryidae* en particulier (Fig. V, VI). Les suçoirs très spécifiques et qui fonctionnent très adroitement apparaissent chez les *Urceolariidae* et les *Licnophoridae* (*Peritricha-Mobilia*). On peut faire dériver ces suçoirs de la couronne aborale des cils qui apparaît chez les migrants des *Peritricha* — *Sessilia*.

IV Passage à la vie sédentaire.

1. Une certaine introspection dans la philogénèse des ciliés sédentaires peut être obtenue par l'analyse d'une série évolutive que forment les familles particulières de l'ordre *Thigmotricha*. Parallèlement à l'atrophie de la ciliature qui se conserve le plus longtemps sur la surface thigmotactique, apparaît la tendance à se fixer sur les branchies de l'hôte et à former la surface adhésive. La ciliature, disparue à la phase trophique, apparaît uniquement chez les tomites migrants (Fig. VII).

Une évolution dans le même sens, mais qui a suivi d'autres voies, ont subi certainement *Piliusctoridae* C h. I w. qui se fixent sur les poils excréteurs des *Amphipoda*.

2. L'auteur analyse le rôle et l'importance de la surface adhésive des ciliés qui sert souvent à la nutrition osmotique comme par ex: chez les *Sphaenophryidae*.

3. La vie sédentaire provoque des changements très marqués dans les procès évolutifs des ciliés parasites. Alors apparait de règle la formation des tomites migrants, dont la structure peut nous renseigner suffisamment sur la philogénèse du groupe donné. Ainsi par ex. les tomites des *Sphaenophryidae* rappellent fidèlement par leur structure les aïeux supposés de cette famille ayant la structure des *Ancistrocomidae* (*Thigmotricha*).

L'auteur s'occupe davantage des procès de l'évolution du tomite en une forme trophique sédentaire en faisant attention aux voies différentes de ces transformations, parfois même chez les formes très proches au point de vue systématique et morphologique. L'auteur étudie encore les procès conjugués spécifiques des formes sédentaires (Fig. VIII—XII).

4. L'auteur analyse aussi les autres formes de la vie sédentaire représentées par les ciliés épizoïques comme *Chonotricha* et *Peritricha* — *Sessilia* (Fig. XIII), en faisant attention à la forme cylindrique et à la symétrie axiale de la structure de ces organismes. Par la suite l'auteur étudie les voies qui mènent à cet état des choses et les théories qui se rapportent à l'origine des *Peritricha* (Wallengreen, Faure—Frémiet, Chatton) — (Fig. XIV—XV).

5. L'auteur compare les phases migratrices des formes sédentaires et démontre la ressemblance de beaucoup de détails dans leur structure, dans la forme du corps ainsi que dans le système ciliaire (Fig. XVI).

V. Transformation de l'appareil buccal.

1. On trouve assez fréquemment chez les ciliés parasites qui conservent leur appareil buccal, une tendance à former au-dessus de lui des instruments protecteurs. Cette tendance est représentée de manière analogue par des groupes très nombreux des ciliés qui proviennent des groupes systématiques différents. À côté de cette tendance on peut observer le recul du cytostome vers l'arrière, jusqu'au pôle postérieur du corps ou bien, comme chez les *Peritricha*, l'avancement du cilié avec le bout primitivement postérieur.

2. L'appareil ciliaire adoral des ciliés parasites subit aussi des changements importants en se différenciant fortement et en formant des complexes de cils ou de pseudomembranelles buccales. L'auteur voit la répétition des phases successives de l'évolution philogénétique des instruments analogues chez les représentants de l'ordre *Thigmotricha* (Fig. XIX).

L'auteur examine les *Entodiniomorpha*, parasites dans l'appareil nutritif des mammifères herbivores, comme un groupe à part qui, par le degré de la différenciation de l'appareil buccal, occupe une position indépendante.

Par rapport à l'examen de la structure des spirales ciliaires adorales sélectives, l'auteur analyse plus en détail le problème de la direction de la spire de ces spirales (Fig. XX). En se basant sur de nombreux exemples il conclut que cette particularité n'est pas aussi essentielle au point de vue philogénétique, que le trouvaient les autres auteurs (par ex. Kahl) et qu'elle ne peut pas être un critère systématique d'aussi grande valeur. En conséquence l'auteur considère comme impropre l'exclusion faite par Kahl de la famille *Licnophoridae* des *Peritricha - Mibilia* en se basant uniquement sur la direction de la spire de la spirale buccale. Pourtant d'après l'auteur le problème de la classification systématique des *Licnophoridae* ne peut pas être pour le moment décidé dans le sens inverse.

3. A côté des changements dans la position et dans la formation de l'appareil ciliaire sélectif, le cytostome lui même des ciliés parasites peut subir certaines modifications. Il faut compter parmi ces transformations la forme de rosacé chez les *Apostomea* (Chatton et Lwoff), ou bien celle d'appareil qui fixe le cilié sur les poils exréteurs des crustacés (*Pilisuctoridae*). Une place à part est occupée par le cytostome des *Entodiniomorpha*, très fortement développé et pourvu d'une rangée de myonèmes (Fig. XXI).

En dehors de ces changements de l'appareil buccal primitif, un procès tout spécifique peut apparaître chez les ciliés parasites *Ancistrocomidae*. En remplaçant le cytostome atrophié qui se trouve au bout postérieur du corps (comme chez les *Ancistrumidae*), se forme sur son pôle antérieur un tuyau adhésif — suçant (suçoir chez Chatton et Lwoff). Le tuyau qu'on peut faire dériver philogénétiquement du bouton adhésif (Ch. Lw.) des *Ancistrumidae*, forme l'appareil buccal secondaire de ces ciliés.

4. D'un côté le passage à la vie sédentaire des ectoparasites, de l'autre côté le train de vie parasitique dans les organes intérieurs de l'hôte, amènent souvent la disparition du cytostome et la nutrition osmotique. Ce phénomène est représenté par ex, par les *Spraenophryidae* fixés sur les branchies des mollusques; la tendance à la réduction partielle de l'appareil buccal existe aussi chez beaucoup d'autres groupes de ciliés. La plus frappante est la disparition du cytostome chez les ciliés intestinaux qui, grâce à cette particularité, furent comptés au groupe des *Astomata*. L'auteur passe ces formes en revue et conclut que les *Astomata* forment un groupe nettement poliphylétique, dont les familles particulières

ont certainement une origine différente. Pour prouver cette thèse l'auteur décrit quelques voies par lesquelles de différents groupes de ciliés ayant un cytostome pouvaient certainement arriver à l'astomatisme et à la formation des familles particulières des *Astomata* (Fig. XXII). La même évolution a été subie par les ciliés de la famille *Opalinopsidae*, comptés tout d'abord parmi les *Astomata* et transportés dernièrement, avec raison, par Chatton et Lwoff à des *Apostomea*.

VI. Autres changements dans la structure du corps des ciliés parasites.

En dehors de ces tendances générales qui dominent l'évolution phlogénétique de la structure des ciliés parasites, on peut observer aussi d'autres changements. La forme générale du corps peut subir, elle aussi, certaines modifications: par ex. chez les ectoparasites paraissent dominer l'aplatissement et l'arrondissement du corps (Fig. XXIII), tandis que chez les parasites des lumières des organes on trouve généralement une tendance à l'allongement très prononcé (Fig. XXIV). Parmi les ciliés épizoïques sédentaires et les formes qui sont en train de se fixer, on trouve assez souvent la symétrie axiale du corps; ceci est d'ailleurs avec les autres particularités, un trait caractéristique pour les types biologiques correspondants des metazoaires.

2. Par rapport à la formation du corps et aux conditions mécaniques spécifiques qui existent par ex. dans l'appareil nutritif des hôtes, apparaissent souvent chez les ciliés parasites les instruments renforçants aux formes variées, comme fibres élastiques, résilles ect, fortement développés surtout sur le champ des instruments adhésifs. Une place à part occupent les squelettes des *Entodiniomorpha* (Fig. XXVI).

3. Une autre particularité assez importante des ciliés parasites, qui les opposent aux autres parasites, c'est que leurs organelles intérieures ne subissent pas la tendance générale à la simplification. On trouve même assez souvent la complication de la structure de ces organelles.

L'appareil nucléaire qui conserve sa structure pour la plupart sans changements, se caractérise chez certaines formes par la multiplication ou bien par la fragmentation du macronucleus. Un instrument caractéristique c'est l'appareil qui soutient le nucléus („caryofor“) et qui apparaît chez beaucoup de formes, éloignées l'une de l'autre au point de vue phlogénétique et systématique (*Clevelandiidae*, *Nyctotherus* *Isotrichidae* Fig. XXVII).

Le trait qui caractérise les ciliés parasites et qui les diffère d'autres protozoaires parasites (*Amoebina*, *Sporozoa*, *Flagellata*), c'est la conservation de l'appareil pulsatile. Cet appareil subit parfois un certain renfor-

cement comme la multiplication du nombre de vacuoles pulsatiles ou bien la formation du canal pulsatile (*Astomata* — Fig. XXVIII).

L'auteur continue d'analyser certains changements de l'appareil nutritif, comme par ex. la tendance à limiter l'espace digestive et l'évolution des vacuoles concretionnelles chez beaucoup de formes. qui jouent, semble-t-il, le rôle de statocystes (Fig. XXVIII).

4. Quant aux modifications de l'appareil du mouvement, en dehors de la réduction de la ciliature ou de son atrophie, et de la formation de l'appareil adoral sélectif, l'auteur souligne la caractère spécifique de l'appareil ciliaire des *Entodiniomorpha* (Fig. XXIX).

VII. Spécificité et variabilité des ciliés parasites.

1. L'auteur analyse la spécificité de la parasitofaune protozoaire, c'est-à-dire le degré d'attachement des parasites donnés avec leurs hôtes ou bien avec leurs organes, en citant de nombreux exemples des attaches plus ou moins fortes. Il expose aussi les différences morphologiques qu'on peut observer chez les ciliés de l'espèce donnée qui vivent dans les hôtes différents (Fig. XXX).

2. Par suite l'auteur analyse l'influence du milieu du second ordre sur les organismes parasites, aussi bien au point de vue de limitation du rayon d'apparition du parasite par rapport au rayon d'apparition de l'hôte, qu'au point de vue de relations morphologiques du parasites.

3. Enfin l'auteur consacre quelques lignes au problème des rapports mutuels des membres de la parasitocénose qui comporte d'un côté la limitation réciproque de son nombre ou bien l'élimination complète, d'autre côté l'apparition de certaines modifications morphologiques.

Pour finir l'auteur souligne l'existence, en dehors des autres, de trois tendances principales qui furent élaborées par la sélection naturelle dans l'évolution phylgénétique des ciliés parasites. Ce sont: *thigmotaxie*, tendance à la vie sédentaire qu'on pourrait définir comme *stabilisation* et tendance à la nutrition osmotique qui est liée avec l'*astomatisme*. Ces particularités trouvent en général des correspondants aussi dans d'autres groupes des organismes parasites surtout chez les helminthes.

Ces études qui se rapportent aux particularités générales des organismes parasites et qui indiquent les voies de leurs adaptations, l'auteur les traite comme un des premiers essais dans ce domaine. Elles peuvent former, au moins pour les ciliés, un chapitre de la science qu'on pourrait appeler *Parasitologie générale*.

