

Znaczenie „teorii cercomeru” Janickiego dla rozwoju badań nad systematyką i ewolucją płazińców

Teresa Pojmańska

Instytut Parazytologii im. W. Stefańskiego Polskiej Akademii Nauk, ul. Twarda 51/55, 00-818 Warszawa; E-mail: tpojman@aster.pl

ABSTRACT. THE INFLUENCE OF JANICKI CERCOMER THEORY ON THE DEVELOPMENT OF PLATYHELMINTHES SYSTEMATICS AND EVOLUTION INVESTIGATIONS. The aim of this article was to present the development of ideas about the provenience of parasitic helminths and the phylogenetical relationships within this taxon, since the publication of the "cercomer theory" just to nowadays.

The following essentials of the Janicki theory are outlined: main differences between free-living Turbellaria and parasitic platyhelminths (ciliated epithelium in Turbellaria versus unciliated surface in the others); universality of the cercomer presence in Monogenea, Digenea and Cestoda; evolutionary changes in the morphology and function of the cercomer; homology of the caudal appendices of all parasitic helminths; the subsequent evolution of parasitic platyhelminthes from the ancestor to Monogenea, Digenea and Cestoda; proposition to establish a new common taxon — **Cercomephora** — for these three groups. In this background the evolution of evolutionary ideas is reviewed, divided into two periods: up to the eighties of the XX century, and up to date. The first period can be characterised by the criticism of some points of the "cercomer theory" and formulation of some new hypotheses; these are those of Fuhrmann, Bychovsky, Llewellyn, Price and Malmberg, which: questioned the homology of the cercarial tail with the caudal appendices of Monogenea and Cestoda; rejected Digenea from the common group; established the common taxon — **Cercomeromorpha** — comprising only Monogenea and Cestoda; opposed the idea of radial evolution of three main groups of Platyhelminthes (Turbellaria, Digenea and Cercomeromorpha) to the idea of subsequent evolution presented by Janicki. The differences between these last hypotheses are also underlined, arising mainly from the different ideas on the importance of particular features as the evolutionary indicators of affinities between and within the taxons. As to the hypotheses dealing with the evolution of particular groups of parasitic platyhelminths formulated at the same period, the publications of Freeman and Jarecka (Cestoda), Heynemann, Ginetsinskaja, Pearson, Cable, Rhode and Gibson (Trematoda), Bychovsky, Lambert and Malmberg (Monogenea) are referred, with special emphasises on the differences in the ideas presented by their authors. In the second period two points are underlined: a dynamic development of new techniques and methods (including molecular investigations) allowing to gather more and more different data on the parasites, and, as a consequence of this phenomenon, a new approach to the evolutionary problems — the birth of numeric and phylogenetic systematics. In this period "the cercomer theory", as well as supporting the group Cercomeromorphae generally are not accepted (exception: Brooks et al.). In contrast, the new taxon — Neodermata has been created by Ehlers. The importance of this publication for further evolutionary study is stressed. In this background some publications are quoted, especially those, presenting the results of searching for monophyletic groups and joining them in hieratic kladograms (Brooks and al., Rohde et al., Littlewood et al., and the others). It is stated, that in spite of some differences in the kladograms builded by various authors (resulting mainly from the set of features being analysed) the monophyly of big taxons of Neodermata (Trematoda, Monogenea, Cestoda) is fairly well documented.

In conclusion several points connected with the "cercomer theory" are emphasized. It is now obvious, that the base of this theory — homology of caudal appendices of Janicki's Cercomephora has to be rejected, as well as his concept of subsequent evolution of Platyhelminthes. But the base of his joining of Monogenea, Trematoda (in his theory — Digenea) and Cestoda in one group (lack of cilia on the body surface), opposite to the Turbellaria (ciliary epithelium) is maintained by the creation of Neodermata, undoubtedly documented better and in a different way. Also his idea (after many years of rejecting) on close affinity of Digenea and Cestoda seems to have returned due to the study of Lockyer et al., who write: "Among the Neodermata, the Cercomeromorphae (Cestoda + Monogenea) was not supported, whereas Cestoda + Trematoda was supported".

Key words: cercomer theory, evolution, parasitic Platyhelminthes, phylogenetical systematics.

Badania naukowe Konstantego Janickiego koncentrowały się na organizmach pasożytniczych, ale obejmowały szeroki zakres problemów: faunistykę, morfologię, zagadnienia rozwoju z embriologią włącznie, wreszcie poszukiwanie filogenetycznych związków między pasożytami reprezentującymi różne grupy taksonomiczne, szczególnie w odniesieniu do płazińców. Właśnie te badania, a także doskonała znajomość ówczesnego stanu wiedzy o tej grupie zwierząt, pozwoliły Mu na dokonanie wnikliwej analizy porównawczej morfologii różnych — wolno żyjących i pasożytniczych — płazińców i na tym tle sformułowania opublikowanej w 1920 r. „teorii cercomeru” [1], w której przedstawił swoje poglądy na temat powiązań filogenetycznych w obrębie typu Platyhelminthes, pochodzenia pasożytniczych płazińców i kolejności pojawienia się dwóch typów pasożytnictwa: zewnętrznego i wewnętrznego.

Systematyka typu Platyhelminthes obejmowała w tym czasie trzy gromady: wirki — Turbellaria, zawierające głównie organizmy wolno żyjące, tasiemce — Cestoda oraz przywry — Trematoda z dwiema podgromadami: Monogenea i Digenea. Łączenie Monogenea i Digenea w nadrzędną jednostkę taksonomiczną utrwaliło się od czasów van Benedena [2], który wyodrębnił w ramach Trematoda te dwa podrzędne taksony.

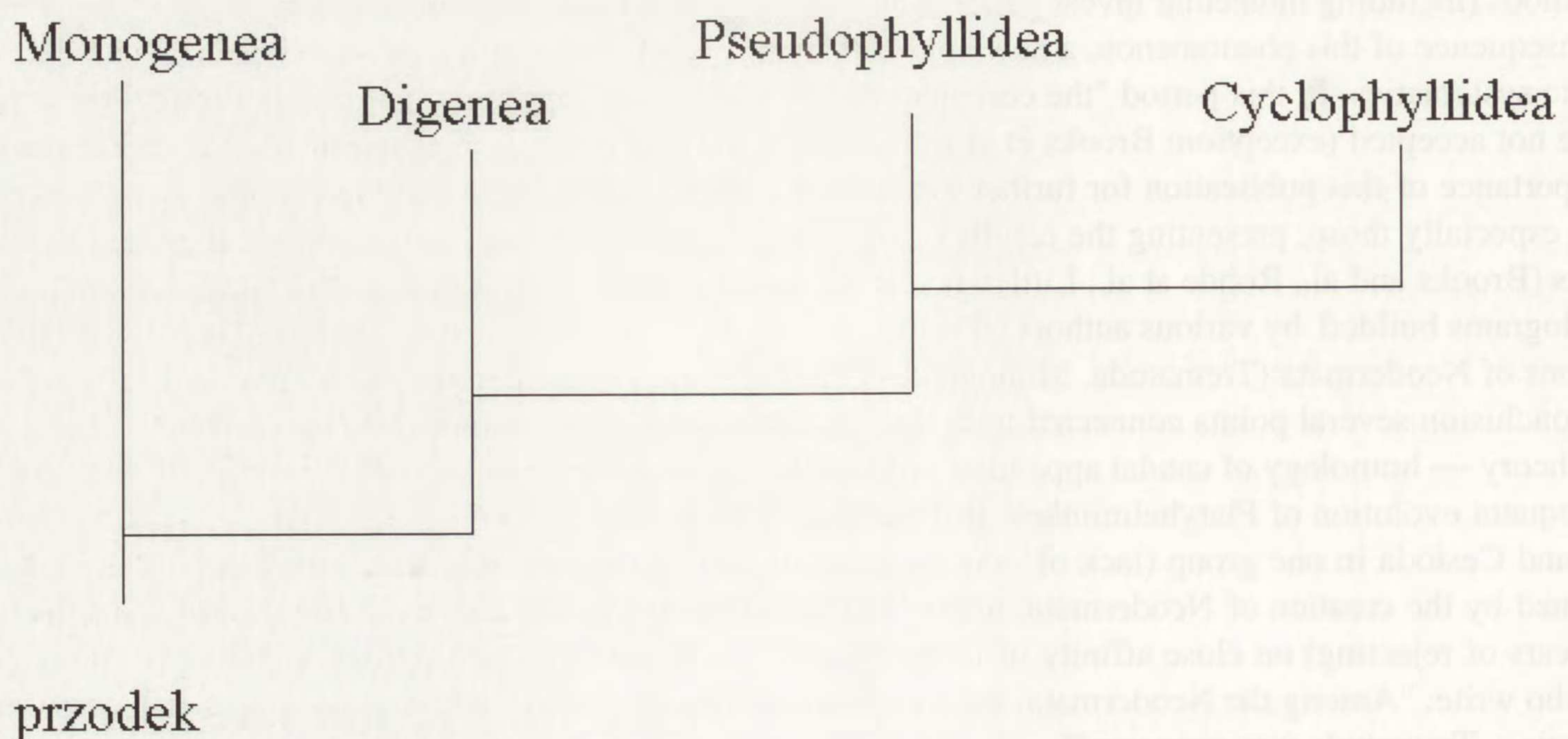
Już w pierwszym akapicie swojej rozprawy Janicki przeciwstawił gromadę Turbellaria dwóm pozostałym gromadom płazińców, podkreślając zasadnicze różnice w budowie ich ciała, w tym urzęsienie powierzchni ciała wirków. Warto zwrócić uwagę na ten fakt, gdyż współczesne badania doprowa-

dziły do wyodrębnienia wśród Platyhelminthes grupy Neodermata, która nie obejmuje wirków właśnie na podstawie różnic w budowie ich okrywy ciała.

Punktem wyjścia rozważań Janickiego był tak zwany przydatek ogonowy (cercomer), występujący na tylnym końcu ciała pasożytniczych płazińców bądź przez całe życie (tylna tarcza czepna u Monogenea), bądź tylko u postaci larwalnych (ogonek cercarii Digenea oraz cercomer u procerkioidów i cysticerkoidów Cestoda). Janicki uważał te struktury za homologiczne, wskazujące na bliskie pokrewieństwo ich nosicieli. Dlatego zaproponował połączenie Trematoda i Cestoda we wspólny nadrzędny takson Cercomerophora. Do tego taksonu nie zostały włączone ani Udonellida, ani Temnocephala, na co też warto zwrócić uwagę.

Janicki doskonale widział wielką różnorodność budowy przydatków ogonowych w każdej z wymienionych grup, i właśnie ta różnorodność stała się podstawą jego rozważań o ewolucyjnych kierunkach zmian w ich budowie, a tym samym o ewolucji płazińców i ich cyklów rozwojowych. W myśl Jego teorii, do pasożytniczego trybu życia przeszedł przodek Monogenea; było to pasożytnictwo zewnętrzne, które doprowadziło do wykształcenia się narządu czepnego — cercomeru. Pasożytnictwo wewnętrzne było późniejszym zjawiskiem i doprowadziło do komplikacji cyklu rozwojowego i wyodrębnienia się nowych grup pasożytniczych płazińców; najpierw Digenea, a na końcu Cestoda (Rys. 1).

Porównując przydatki ogonowe Monogenea, Digenea i Cestoda — Janicki zwraca uwagę na dwa aspekty: że u Monogenea występują i funkcjonują



Rys. 1. Ewolucja Cercomerophora według teorii Janickiego

Fig. 1. Evolution of Cercomerophora according to Janicki's cercomer theory

przez całe życie jako narząd czepny, podczas gdy u Digenea i Cestoda występują tylko u larw, a ponadto zmieniły funkcję; u Digenea wykształcił się narząd ruchu, a u Cestoda cercomer przestał funkcjonować lub przekształcił się w dodatkowe osłony ciała larwy (Tabela 1). Z różnorodności cercomeru tasiemców można odczytać ich ewolucję; najwcześniej pojawiły się Pseudophyllidea, których larwy mają tarczowaty i niefunkcjonujący przydatek, następnie Cyclophyllidea u których cercomer przekształcił się w cystę, a wśród Cyclophyllidea najbardziej zaawansowaną grupą są Taeniidae, których larwy mają cercomer przekształcony w pęcherz. Według Janickiego można też przeprowadzić porównanie między niektórymi larwami Digenea i Cestoda. I tak uważa on, że cercarii Digenea odpowiada procerkoid, cysticerkoid i cysticercus Cestoda, a ocystowanej cercarii — czyli metacercarii Digenea odpowiada plerocerkoid Cestoda. Z kolei przejście wolno pływającej cercarii w ocystowaną metacercarię odpowiada przejściu stadium procerkoida (z I żywiciela pośredniego) do stadium plerocerkoida (w II żywicielu pośrednim) (Tabela 2).

Tabela 1. Ewolucja przydatka ogonowego Cercomerophora według teorii cercomeru

Table 1. Evolution of the caudal appendix of Cercomerophora according to the cercomer theory

Grupa systematyczna	Postać rozwojowa	Funkcja
Monogenea	L, Ad	adh
Digenea	L	loc
Cestoda	L	prot

L — larwa (larva), Ad — postać dorosła (adult), adh — funkcja czepna (adhesiv function), loc — lokomotoryczna (locomotiv function), prot — ochronna (protectiv function)

Tabela 2. Homologie postaci rozwojowych i faz cyklu rozwojowego Digenea i Cestoda według teorii cercomeru

Table 2. Homologies of developmental stages⁽¹⁾ and some phases of life cycle⁽²⁾ of Digenea and Cestoda according to the cercomer theory

Digenea	Cestoda
Cercaria ¹	procerkoid ¹ , cysticerkoid ¹ , cysticercus ¹
Metacercaria ¹	plerocerkoid ¹
Cercaria → metacercaria ²	plerocerkoid → plerocerkoid ²

Przedstawiona przez Janickiego wizja ewolucji płazińców, różniła się od teorii Sinitsina [3], który uważał, że Monogenea wyodrębniły się z Digenea przez uproszczenie cyklu życiowego.

Janicki oparł swoją teorię cercomeru na znajomości morfologii postaci dorosłych i larwalnych oraz na znajomości ich cykli rozwojowych. Wiele już na ten temat wiadano, ale istniały także olbrzymie luki; niektóre grupy Digenea i Cestoda nie były w ogóle opracowywane pod tym względem, w odniesieniu do innych dane były niepełne, lub nawet błędne. Tym nie mniej podstawowa teza teorii cercomeru: że występowanie przydatka ogonowego jest cechą uniwersalną Monogenea, Digenea i Cestoda została dobrze udokumentowana, a druga teza — o zmieniającej się ewolucyjnie funkcji cercomeru brzmiała bardzo prawdopodobnie. Miała ona jednak słabe strony, zwłaszcza hipoteza o homologii przydatków ogonowych w różnych grupach płazińców, oparta wyłącznie na rozważaniach teoretycznych. Nie ulega jednak wątpliwości, że teoria cercomeru była dla wielu badaczy inspiracją do dalszych badań, a na podstawie gromadzonych nowych danych — do budowania nowych koncepcji ewolucyjnych i filogenetycznych oraz weryfikowania systematyki płazińców.

Paradoksalnie, właśnie zwrócenie uwagi przez Janickiego na budowę larw pasożytniczych płazińców i na ich cykle rozwojowe legło u podstaw krytyki Jego ewolucyjnej koncepcji pojawiania się kolejnych grup płazińców, szczególnie wyprowadzania Digenea od pierwotnych Monogenea. Wprawdzie Janicki starał się wytłumaczyć niewygodny fakt braku haków na ogonku cercarii tym, że mogą one pochodzić od nielicznych Monogenea, u których haki nie występują, ale było to tłumaczenie mało przekonujące. Już w 1931 roku, Fuhrmann [4] wyraził wątpliwości co do słuszności wnioskowań Janickiego (choć sam zakładał również bliskie związki między Trematoda a Cestoda). Nieco później Bychovsky nakreślił (w 1937 r) i rozwinął (w 1957 r) swoją teorię ewolucji płazińców [5, 6]. W międzyczasie Hyman [7] opublikowała pracę, w której wykazuje brak podstaw do traktowania wszystkich przydatków ogonowych płazińców jako struktur homologicznych. Od czasu opublikowania tych prac zaczął ugruntowywać się pogląd o odrębności linii ewolucyjnej Digenea i linii prowadzącej do pozostałych grup zaliczonych przez Janickiego do Cercomerophora.

Wśród pojawiających się nowych hipotez o kierunkach ewolucji płazińców, trzy są dość podobne, wyprowadzające od rabdocelopodobnego przodka trzy odrębne linie rozwojowe. Są to hipotezy Bychovskiego [6], Llewellyna [8] i Price'a [9]. Autorzy ci uznają homologię tarczy czepnej Monogenea

i cerkomeru Cestoda (między innymi ze względu na zachowanie się haków larwalnych na tych dwóch strukturach), ale kwestionują homologię ogonka cerkarii który ma zupełnie inną budowę i funkcję.

Bychovsky uważał, że Monogenea są znacznie bliżej spokrewnione z tasiemcami niż z przywrami digenetycznymi. Według niego od praprzodka płazińców oddzieliły się równoległe trzy linie; jedna doprowadziła do powstania współczesnych Rhabdocoela, Temnocepha i Udonellida, druga do Trematoda (obejmujących Aspidogastrea i Digenea), a trzecia wtórnie rozdzieliła się na dwie linie: od jednej pochodzą współczesne Monogenea i Gyrocotyloidea, od drugiej — Cestodaria i Cestoda (Rys. 2A). Bychovsky [5] zaproponował połączyć Monogenea, Gyrocotyloidea i Cestoda w jedną grupę, dla której zaproponował nazwę Cercomeromorphae (poprawianą później często na Cercomeromorpha). Ta nazwa i ta grupa, a nie Janickiego Cercomerophora, przyjęła się szeroko w systematyce płazińców i przez niektórych badaczy jest stosowana do dzisiaj. Warto wspomnieć, że narysowane przez Brooksa [10] prawie 30 lat później drzewo rodowe płazinców jest niemal identyczne z drzewem nakreślonym przez Bychovskiego.

Hipoteza Llewellyna [8] dotyczyła głównie ewolucji cykli rozwojowych Platyhelminthes, a nakreślone przez niego drzewo rodowe zawiera, podobnie jak u Bychovskiego, trzy równoległe główne linie rozwojowe (Rys. 2B). Według niego Digenea wyodrębniły się z organizmów, które pierwotnie opanowały mięczaki, a dopiero później przeszły do pasożytnictwa w kręgowcach. Cercomeromorpha wywodzą się od organizmów, które osiadły na kręgowcach; niektóre z nich przystosowały się do życia na powierzchni ich ciała i dały początek pasożytom zewnętrznym — przywrom monogenicznym; inne przeszły do życia wewnątrz organizmu żywicielskich (paralela do poglądów Janickiego) i dały początek grupom Gyrocotyloidea i Cestoda.

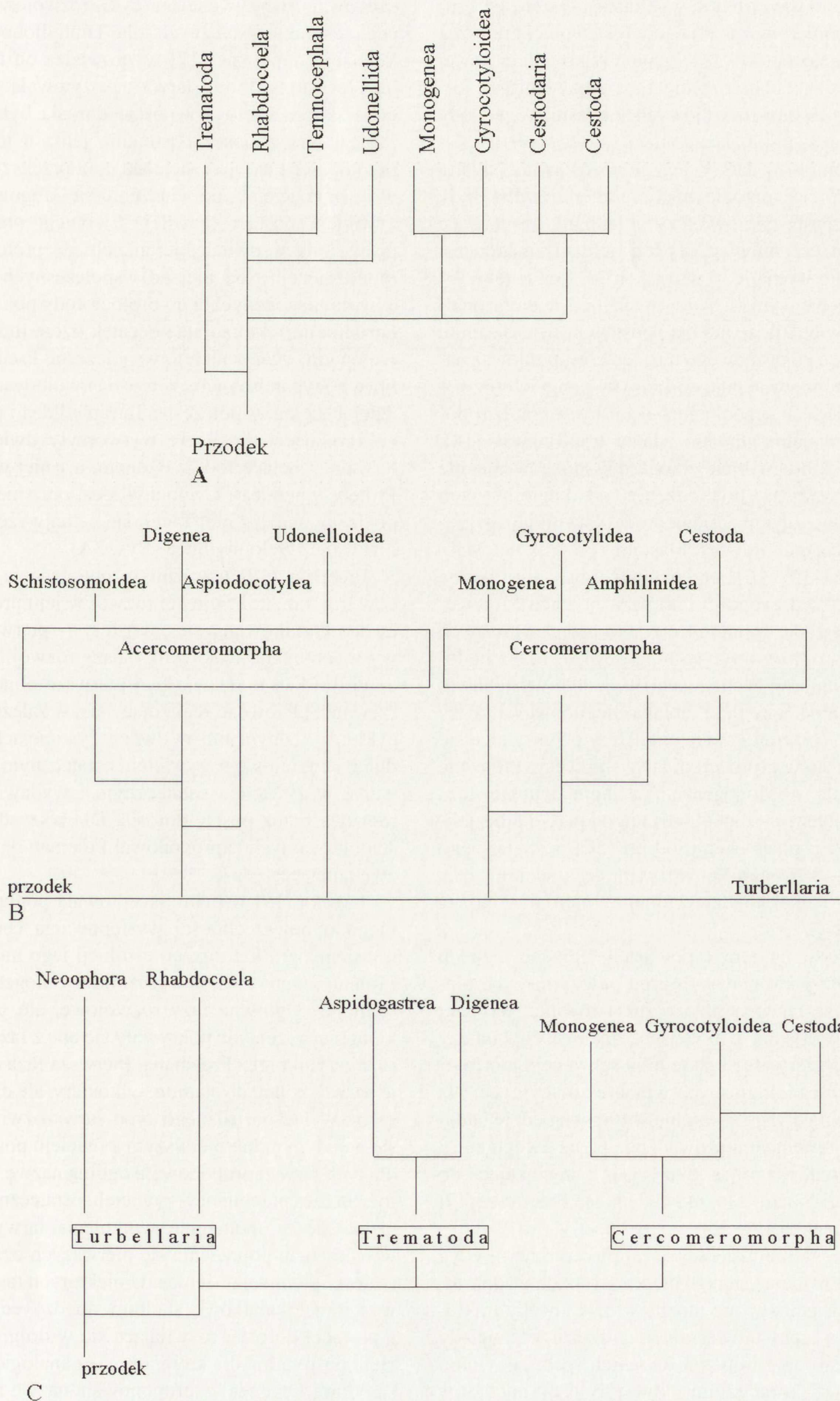
Price [9] również wyprowadzał wszystkie płazińce od rabdocelopodobnych przodków, ale według jego „drzewa życia” (Rys. 2C) z jednej gałęzi wyewoluowały Turbellaria oraz Aspidocotylea (czyli Aspidogastera), Digenea i Schistosomoidea (czyli współczesne Trematoda), z drugiej Udonellida, które pozostały niezmienione do naszych czasów, z trzeciej Monogenea, Gyrocotyloidea, Amphilinidea i Cestoda. Akceptując ujęcie tych czterech ostatnich grup wywodzących się z jednej gałęzi we wspólną gromadę Cercomeromorpha, Price konsekwentnie zaproponował połączyć potomków dwóch

pierwszych gałęzi, czyli Turbellaria, Aspidocotylea, Digenea, Schistosomoidea i Udonellida w przeciwstawną gromadę Acercomeromorpha.

Inne podejście, oparte na analizie porównawczej niektórych zewnętrznych i wewnętrznych cech morfologii larw czterech grup zaliczanych do Cercomeromorpha (onkomiracydium Monogenea, likofora Amphilinidea i Gyrocotyloidea, onkosfera Cestoda) przedstawił Malmberg [11, 12]. Jest ono bliższe teorii Sinitsina [3]. Malmberg porównywał pokrycie ciała, liczbę i położenie haków, liczbę i położenie ujść gruczołów, budowę układu protonefrydialnego, a także losy haków larwalnych i cerkomeru w dalszym rozwoju tych larw. Na tej podstawie doszedł do wniosku, że przodkiem wszystkich płazińców były żyjące w mule bezjelitowe organizmy (inaczej niż w poprzednio przedstawionych teoriach), pobierające pokarm przez cytoplazmatyczne okrywy ciała. Ich jaja mogły być zjadane przez odżywiający się mułem bezkręgowce (mięczaki, pierścienice), a w ich jelicie mogły wykluwać się postaci, które przedostawały się do jamy ciała. Z tych organizmów wyewoluowały niezależnie dzisiejsze Trematoda i Cercomeromorpha. Pasożytnictwo jelitowe jest zjawiskiem wtórnym względem pasożytnictwa w jamie ciała żywiciela i wytworzyło się przez zjadanie zarażonych pierwotnych żywicieli przez drapieżniki. Tak wytworzył się pierwotny dwużywieliński cykl Digenea i Cestoda. Ale niektóre larwy pierwotnych Cercomeromorpha mogły opuszczać żywiciela-bezkręgowca i osiadać na powierzchni ciała kręgowców; z tej linii powstały Monogenea i Gyrocotyloidea, u których nastąpiło skrócenie cyklu rozwojowego. Pasożytnictwo zewnętrzne, podobnie jak wytworzenie się jelita, jest zjawiskiem wtórnym.

Według Malmberga ślady ważnych ewolucyjnych zmian można odnaleźć w morfologii dzisiejszych płazińców, a niektóre z nich wręcz zatrzymały swoją ewolucję na takich „przejściowych etapach”. Podawane przez niego przykłady, dotyczyły głównie tasiemców, które według niego są najwyżej rozwiniętymi ewolucyjnie Cercomeromorpha.

Poglądy Malmberga zarówno na temat przodka płazińców (bezejelitowego, czy posiadającego jelito), pierwotnego żywiciela (bezkęgowca, czy kręgowca) i pierwotnego rodzaju pasożytnictwa (zewnętrznego, czy wewnętrznego) odbiegają od poglądów Janickiego i jego następców. Jednak wszystkich tych badaczy łączy krytyczne podejście do tej tezy w teorii Janickiego, która mówi o pochodzeniu Digenea od pierwotnych Monogenea. Wszystkie



Rys. 2. Drzewo rodowe płazińców : A — wg Bychovskiego (1957), B — wg Llewellyna (1963), C — wg Price'a (1967)

Fig. 2. Evolutionary tree of Platyhelminthes according to: A — Bychovsky (1957), B — Llewellyn (1963), C — Price (1967)

omówione wyżej teorie wykluczają Digenea z grupy Cercomeromorpha; negują też ewolucję poprzez oddzielanie się od każdej gałęzi tylko jednej nowej gałęzi, a zakładają równoczesne pojawianie się kilku nowych linii rozwojowych. I właśnie te poglądy są dzisiaj szeroko akceptowane.

Natomiast w dalszym ciągu pozostawała otwarta kwestia, czy przodkiem Cercomeromorpha były organizmy bezjelitowe, czy organizmy posiadające jelito; inaczej mówiąc, czy brak jelita u Cestoda jest cechą pierwotną, czy wtórną. I tak Logachev [13] bazując na wynikach własnych badań embrjonalnych stwierdził, że nie ma podstaw mówić o zaniku przewodu pokarmowego u tasiemców, ponieważ narząd ten nie występuje na żadnym etapie ich rozwoju, a więc ich przodkiem musiał być organizm pozbawiony jelita. Innego zdania jest Bazitov [14], według którego brak entodermy może wcale nie wskazywać na pochodzenie od bezjelitowych przodków, gdyż u tasiemców jest wynikiem wczesnej degeneracji dwóch blastomerów. Z kolei Mackiewicz [15, 16] przedstawił inne argumenty, mówiące o odrębności linii rozwojowych Monogenea i Cestoda, wynikające z jego badań wczesnych stadiów rozwojowych tych pasożytów: różna budowa plemników Monogenea i Cestoda, występowanie metamorfozy oraz zmiana biegunowości larwy Cestoda (przedni koniec onkosfery przekształca się w tylny koniec procerkoida) — procesy, które nie występują u Monogenea. Zdaniem Mackiewicza obie hipotezy — o pochodzeniu od przodka bezjelitowego i o pochodzeniu od przodka posiadającego jelito — są poparte poważnymi argumentami i na danym etapie wiedzy żadnej z nich nie można odrzucić.

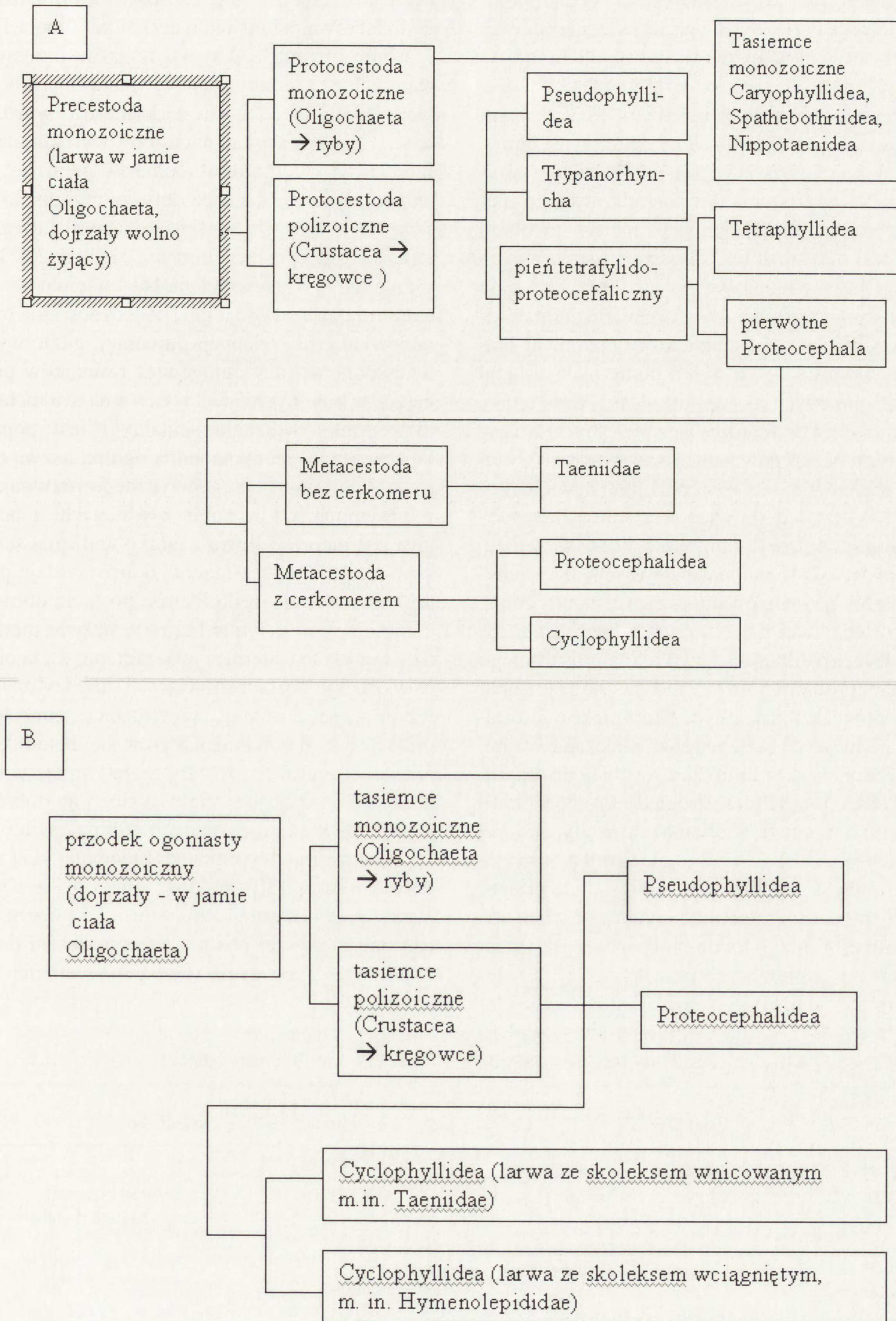
Poglądy na temat powiązań filogenetycznych wewnątrz podstawowych grup pasożytniczych płazińców są także bardzo różne i również w dużej mierze wynikają z podejścia, jakie cechy należy uznać za pierwotne i jakie były sekwencje morfologicznych i biologicznych zmian ewolucyjnych. Na szczególną uwagę zasługują w tym względzie badania nad tasiemcami prowadzone przez dwóch autorów niemal w tym samym czasie i nawiązujące do teorii cercomeru, a mianowicie prace Freemana [17, 18] i Jareckiej [19, 20].

Freeman nie akceptował teorii cercomeru, gdyż uważał, że nie występuje on u wszystkich współczesnych tasiemców, nie można więc tej cechy traktować jako cechy uniwersalnej. Odrzucał też poglądy Janickiego o prymitywności takich cech, jak wolno pływające koracydium, botrialny typ narządów

czepnych, trzyżywielski cykl rozwojowy, czyli cech charakterystycznych dla Diphylobothriidae. W swojej hipotezie [17] wyprowadza on tasiemce od precestody, której larwa pasożytowała w jamie ciała skąposzczetów, a postać dorosła była wolno żyjąca. Nie wykluczał istnienia jelita u tego przodka. Ten jednożywielski cykl przekształcił się w dwużywielski po włączeniu się kręgowca jako żywiciela postaci dorosłej. Ewolucja precestody prowadziła w dwóch kierunkach: do protocestody monozoicznej, a od niej do współczesnych tasiemców monozoicznych, i do protocestody polizoicznej (strobilarnej), która dała początek trzem liniom rozwojowym; dwie z nich to współczesne Pseudophyllidea i Trypanorhyncha, a trzecia ewoluowała dalej, dzieląc się na współczesne Tetraphyllidea i pierwotne Proteocephalidea. Te wytworzyły dwie formy larwalne: metacestodę z ogonem, a z niej właściwe Proteocephalidea i Cyclophyllidea, oraz metacestodę bez ogona, a z niej Taeniidae — najwyżej uorganizowane Cyclophyllidea (Rys. 3A).

Freeman [18] wyróżnił w ontogenezie tasiemców trzy fazy rozwojowe: rozwój w jaju prowadzący do ukształtowania się onkosfery — pierwszej larwy w ich cyklu życiowym, dalszy rozwój larwalny aż do postaci przejawiającej pierwsze objawy dojrzewania płciowego realizujący się, w zależności od cyklu, w jednym lub w dwóch żywicielach pośrednich i częściowo w żywicielu ostatecznym, dojrzewanie w żywicielu ostatecznym i wydawanie potomstwa przez postać dorosłą. Dla wszystkich postaci larwalnych zaproponował Freeman ogólną nazwę „metacestoda”.

Jarecka [19] w pełni akceptowała pogląd Janickiego o powszechności występowania cercomeru u tasiemców i kierunkach ewolucji jego morfologii i funkcji. Ona również wyróżniła w ontogenezie tasiemców 3 główne fazy rozwojowe, ale, z wyjątkiem pierwszej, nie pokrywały się one z fazami wyróżnionymi przez Freemana. Pierwsza faza obejmuje rozwój w jaju do stadium onkosfery, ale druga dotyczy wyłącznie różnego typu larw rozwijających się w jedynym lub pierwszym żywicielu pośrednim; dla tych larw zaproponowała ogólną nazwę cercoid; trzecia faza przebiega w żywicielu ostatecznym i zaczyna się w momencie wniknięcia larwy, a nie w momencie pojawienia się pierwszych oznak dojrzałości płciowej tasiemca. U niektórych tasiemców występuje dodatkowe stadium między cercoidem a postacią dorosłą, rozwijające się w drugim żywicielu pośrednim, dla którego (przez analogię do metacerkarii Digenea) zaproponowała nazwę metacer-



Rys. 3. Ewolucja płazińców: A — według Freemana (1975), B — według Jareckiej (1975)

Fig. 3. The evolution of Platyhelminthes according to: A — Freeman (1975), B — Jarecka (1975)

koid. W swoich rozważaniach główny nacisk położyła Jarecka na cercoidy; na podstawie ich budowy (w tym budowy cercomeru) wyróżniła kilka ich typów, które uporządkowała w dwie linie rozwojowe, a następnie poszukiwała związków między grupami tasiemców, charakteryzujących się danym typem larwy, a grupami ich żywicieli pośrednich i ostatecznych. Na podstawie tak uporządkowanego materiału przedstawiła następującą hipotezę ewolucji tasiemców i ich złożonych cykli rozwojowych [20]. Przodkiem tasiemców był według niej wolno żyjący w środowisku wodnym organizm zaopatrzony w ogon, jako narząd ruchu, który opanował skąposzczety i widłonogi, a w ich jamie ciała osiągał dojrzałość płciową (jak współczesny Archigetes). Do cyklu zostały następnie włączone ryby, które żyły się tymi bezkręgowcami, początkowo jako nieobowiązujące ogniwo, a następnie jako żywiciel konieczny. Wykształcił się więc pierwotny dwużywieliński cykl życiowy monozoicznego tasiemca, z postacią dorosłą rozwijającą się w jelicie kręgowca, współcześnie realizowany przez Caryophyllidea. Cykl ten ewoluował dalej w dwóch kierunkach: (i) przez włączenie drugiego żywiciela pośredniego i wytworzenie stadium metacerkoidu, (ii) przez opanowanie nowych żywicieli — skorupiaków litoralnych oraz lądowych stawonogów, mięczaków a nawet ssaków. Pierwsza linia doprowadziła do współczesnych Pseudophyllidea, druga do Proteocephaliidea, od których prawdopodobnie oddzieliły się Cyclophyllidea (Rys. 3B). W obu liniach wystąpiło zjawisko strobilacji i wytworzyły się tasiemce polizoiczne. W trakcie tych ewolucyjnych przemian cercomer zatracił funkcję lokomotoryczną i, jak to zakładał Janicki, u niektórych utracił funkcję, a u in-

nych przekształcił się częściowo lub całkowicie w dodatkową osłonę ciała cercoida (Tabela 1).

Choć Freeman i Jarecka wyszli z przeciwstawnych założeń teoretycznych (odrzućcie lub akceptacja Janickiego teorii cercomeru), wyróżnione przez Freemana typy metacestod i wyróżnione przez Jarecką typy cercoidów niemal w pełni się pokrywają (Tabela 3). Różnice dotyczą przedziałów czasowych w których mieści się rozwój larwalny od onkosfery do postaci dorosłej, siedliska w którym się realizuje, i nazewnictwa. Na ten temat wypowiedziałam się już w 1986 r. [21]. Zdecydowanie bardziej odpowiada mi koncepcja Jareckiej, gdzie wyraźnie oddzielone są fazy ontogenezy tasiemców przebiegające w kolejnych żywicielach a nazwa metacerkoid z punktu widzenia semantyki jest poprawna. W koncepcji Freemana jedną ogólną nazwą określa się postaci cyklu ontogenetycznego rozwijające się w następujących po sobie żywicielach, a sama nazwa jest nieprawidłowa z punktu widzenia semantyki; o ile przedrostek „meta” dobrze oddaje pozycję tej larwy między cercoidem a postacią dorosłą (po cercoidzie), to dziwnie brzmi w nazwie metacestoda. Cestoda to tasiemiec jako taki, nazwa ta obejmuje wszystkie postaci rozwojowe, między czym, czy też po czym następuje więc metacestoda? Jeśli po onkosferze, to powinna nazywać się metaonkosfera. Niestety, termin ten został przyjęty przez wielu badaczy z kręgu krajów anglosaskich i na dobre zdomował się w anglojęzycznych publikacjach.

Różnice między hipotezą Freemana [17] a hipotezą Jareckiej [20] są dość znaczne, a wynikają z przyjęcia lub odrzucenia teorii cercomeru. Dotyczą one pierwszej postaci, która przeszła do pasożytniczego trybu życia (larwa u Freemana, postać

Tabela 3. Porównanie ontogenezy tasiemców według danych Jareckiej i Freemana
Table 3. The comparison of cestode ontogenesis according to Jarecka's and Freeman's data

Jarecka [19, 20]		Freeman [17, 18]	
postać rozwojowa	siedlisko	postać rozwojowa	siedlisko
1. ONCOSPHERA	jajo	1. ONCOSPHERA	jajo
2. CERCOID	I żywiciel pośredni (jama ciała)	2. METACESTODE	I żywiciel pośredni (jama ciała lub tkanki)
– procercoïd		– procercoïd	
– cercoscolex		– cercoscolex	
– cysticercoïd		– cysticercoïd	
[METACERCOID]	[II żywiciel pośredni]	– plerocercoïd	II żywiciel pośredni
(dodatkowa larwa)	(jama ciała lub tkanki)	– neoplerocercoïd	(jama ciała lub tkanki)
– plerocercoïd			żywiciel ostateczny
– plerocercus			(jelito)
3. (lub 4) ADULTUS	Żywiciel ostateczny (jelito)	3. ADULTUS	żywiciel ostateczny (jelito)

dorośla u Jareckiej) i pojawienia się cercomeru (na późnym etapie i tylko u niektórych — według Freemana, a uniwersalnej cechy odziedziczonej po praprzodku — według Jareckiej). Same kierunki ewolucji dużych grup tasiemców są u obu badaczy podobne. Oboje akceptują koncepcję Wardle'a i McLeoda [22] o wczesnym oddzieleniu się Pseudophyllidea od innych grup, pochodzenie Cyclophyllida od przodków Proteocephala, a nie od Pseudophyllidea, jak proponował Janicki; oboje zakładają niezależną ewolucję dwóch głównych gałęzi Cyclophyllidea, z których jedna dała dużą grupę Hymenolepidiidae, a druga — Taeniidae.

Jeśli idzie o Trematoda, to na poglądach o ich ewolucji silnie zaważył fakt, że obligatoryjnym żywicielem w cyklach rozwojowych niemal wszystkich przywr digenicznych są mięczaki; dlatego na ogół przyjmowano, że był to pierwszy żywiciel w ich cyklu rozwojowym. Taki punkt widzenia prezentują autorzy ważniejszych hipotez na temat kształtowania się złożonego cyklu rozwojowego Digenea, działający w latach 60.–80. ubiegłego stulecia [6, 23–26]. Według tych hipotez pierwotnie protrematody były komensalami w jamie płaszczowej mięczaków, ale opuszczały to siedlisko przed osiągnięciem dojrzałości płciowej jako cercariopodobne organizmy zaopatrzone w ogon i dojrzewały w środowisku zewnętrznym. Ze złożonych do wody jaj wylęgała się larwa — miracydium, zdolna do opanowywania mięczaka. Następnym etapem było wniknięcie do jamy ciała mięczaka. Tam, w środowisku bogatym w substancje odżywcze, te protrematody zaczęły się rozmnażać; niektóre z licznych larw opuszczały mięczaka i dojrzewały w środowisku zewnętrznym, a niektóre pozostawały w mięczaku, przekształcając się w kolejne pokolenie pasożytnicze. Z chwilą pojawienia się ryb wolno żyjące cercariopodobne organizmy mogły być przez nie połykane, ale niekoniecznie trawione; tak wytworzył się pierwotny dwużywicielski cykl z przemianą pokoleń: partenogenetycznego (lub bezpłciowego, jak wolą niektórzy badacze) w mięczaku i hermafrodytycznego w kręgowcu. W tym też momencie nastąpiło rozdzielenie się Aspidogastrea i Digenea. Aspidogastrea zachowały do dziś rozwój prosty z jednym żywicielem, a cykl dwużywicielski z przemianą pokoleń stał się obligatoryjny dla Digenea.

Nieco inna hipoteza [27, 28] oparta na analogiach ze współczesnym rozwojem Aspidogastrea zakłada, że protrematody osiągały dojrzałość płciową w żywicielu, a nie w środowisku zewnętrznym, a włączenie ryby nastąpiło w skutek zjedania zara-

żonych mięczaków przez te kręgowce. Według Gibsona [28] pierwsze kontakty pierwotnych przywr digenicznych z rybami mogły nastąpić już w sylurze, ale, jak na to wskazuje wielka różnorodność współczesnych Digenea w rybach kostnoszkieletowych, ustalenie się dwużywicielskiego cyklu nastąpiło dopiero w jurze, po pojawieniu się ryb bardziej zaawansowanych w rozwoju ewolucyjnym. Druga różnica między tymi dwiema hipotezami dotyczy momentu pojawiania się cercarii; według autorów pierwszej hipotezy — byłaby to pierwotnie ogoniasta postać dorosła, według drugiej — byłoby to stadium ewolucyjnie młodsze — powstałe w wyniku rozmnażania się stadiów partenogenetycznych w mięczakach — i bardzo podatne na wpływy środowiska, co znalazło odzwierciedlenie w wielkiej różnorodności cercarii.

Z tego ostatniego stwierdzenia można by wyciągnąć wnioski o mniejszej przydatności cech morfologicznych cercarii niż morfologii dorosłych Digenea do rozważań filogenetycznych. Wniosek taki byłby jednak błędny, niektóre cechy cercarii, jak na przykład budowa układu wydalniczego czy układu nerwowego, a szczególnie rozmieszczenia zakończeń nerwowych (sensilii) na powierzchni ciała cercarii, uważa się za cechy konserwatywne, charakterystyczne dla dużych taksonów [29, 30].

Budowa systemu wydalniczego cercarii, a ściślej mówiąc ich pęcherza wydalniczego (cienkościenny versus grubościenny) była też podstawą do zbudowania systemu Digenea przez La Rue [31], który w zasadzie funkcjonuje do dziś. Nie utrzymał się natomiast system proponowany przez Odeninga [32], który wyróżniał dwie grupy: Sporocystoinei obejmujące przywry, przechodzące tylko przez stadium sporocysty (macierzystej i potomnej), i Redioinei, przechodzące przez stadium sporocysty macierzystej i redii, gdyż łączył on niektóre niewątpliwie odległe grupy, a dzielił inne, niewątpliwie blisko spokrewnione.

Różne podejście do oceny, które cechy są najbardziej konserwatywne zaowocowało powstaniem dwóch przeciwstawnych teorii o kierunkach ewolucji Monogenea. Bychowski [5] zakładał, że w trakcie ewolucji tych pasożytów nastąpił proces oligomeryzacji, polegający na redukcji liczby haków u larw z 16 do 10, i opierając się na tym założeniu zaproponował zamianę tradycyjnych nazw gromad: Monopisthocotylea na Polyonchoinea, a Polyopisthocotylea na Oligonchoinea. Również Lambert [33] przyjmował istnienie procesu oligomeryzacji, ale w odniesieniu do sensilii, licznych u larw Mono-

pishtocotylea, a tylko trzech par u larw Polyopisthocotylea. Natomiast Malmberg [11, 12], uważał, że bardziej prymitywne są onkomiracydia o prostszym układzie protonefrydialnym i mające mniejszą liczbę haków, i na tej podstawie sformułował hipotezę o progresywnej ewolucji Monogenea. Według tej hipotezy Polyopisthocotylea byłyby bardziej prymitywne niż Monopisthocotylea. Trzeba jednak dodać, że Malmberg poparł swoją teorię współczesnymi związkami tych dwóch grup z odpowiednimi grupami ich żywicieli; Polyopisthocotylea występują głównie u ryb chrzęstnoszkieletowych, tylko nieliczne u kostnoszkieletowych (ale również u płazów i hipopotama), a Monopisthocotylea odwrotnie.

Jak widać z tego krótkiego przeglądu, badania nad poszukiwaniem przodków pasożytniczych płazińców, kierunków ich ewolucji i ewolucji samego zjawiska pasożytnictwa rozwijały się dynamicznie od czasów Janickiego; znacznie poszerzył się krąg badanych organizmów, a dzięki stałemu udoskonalaniu narzędzi i technik badawczych otworzyły się ogromne możliwości pozyskiwania danych o tych organizmach. Zaczęto badać morfologię na poziomie ultrastruktury, co pozwoliło lepiej poznać niezwykle ważne wczesne etapy rozwoju embrionalnego i organogenezy; sięgnięto nawet do struktur wewnątrzkomórkowych, w tym do badania genomu. Gromadzone dane zmuszały do weryfikacji poglądów i formułowania nowych hipotez. Już w latach 70. ubiegłego stulecia zaczęły się pojawiać nowe tendencje w podejściu do badań ewolucyjnych i do tworzenia systematyki zwierząt. Kamieniem milowym w tym względzie było opracowanie zasad systematyki fenetycznej (numerycznej) i systematyki filogenetycznej, które w parazytologii zaczęły się rozwijać na szeroką skalę w latach 80. i 90. XX wieku. Te dwa kierunki opierały się na innych zasadach, ale oba zakładały wykorzystywanie dużej liczby różnorodnych cech — morfotycznych, biologicznych, a ostatnio także molekularnych — do poszukiwania powiązań między gatunkami czy grupami gatunków. Większe uznanie zyskała niewątpliwie systematyka filogenetyczna, której celem jest wyodrębnianie grup monofiletycznych czyli obejmujących wszystkie gatunki pochodzące od wspólnego przodka, na zasadzie poszukiwania cech starożytnych (ancestralnych) i współczesnych (apomorficznych), i wiązanie monofiletycznych grup różnego szczebla, tak zwanych grup siostrzanych, w hierarchiczny układ.

Jeden z pierwszych kladogramów, wspomniany już kladogram Brooksa [10] skonstruowany na pod-

stawie komputerowej analizy kilkudziesięciu cech płazińców i wynikająca z niego propozycja klasyfikacji Platyhelminthes przedstawiona przez Brooksa i wsp. [34], wyraźnie nawiązywały do teorii Janickiego. Autorzy ci wyróżnili nadrzędną jednostkę — podtyp Cercomeria, do którego włączyli w randze nadgromad trzy pasożytnicze grupy płazińców: Temnocephalidea, Udonellidea i Cercomeidea. W tej ostatniej nadgromadzie zamieścili dwie gromady: Trematoda (z podgromadami: Aspidocotylea i Digenea) i Cercomeromorpha (z podgromadami Monogenea i Cestodaria) (Tabela 4). Wyróżnienie podtypu Cercomeria łączącego wymienione nadgromady wynikało z nieco zmodyfikowanej hipotezy o homologii narządów; mianowicie za homologiczne narządy przyjęli oni nie „przydatki ogonowe”, a tylne narządy czepne, w tym przyssawkę brzuszną (a nie ogonek cercarii) Digenea. Ta systematyka nie została zaakceptowana w parazytologii, a uznanie za homologiczne wszystkich narządów czepnych leżących poniżej odcinka głowowego pasożytniczych płazińców było ostro krytykowane, między innymi przez Lebedeva [35] oraz Rhodego i Watsona [36]. Ci ostatni oparli krytykę hipotezy Brooksa i wsp., a także poglądów Janickiego, na wynikach swoich porównawczych badań ultrastrukturalnych tylnego narządu czepnego kilku przedstawicieli płazińców: Udonellidae, Temnocephala, Monogenea i przyssawki brzusznej Digenea. Ponieważ nie znaleźli żadnych dowodów, wskazujących na homologię tych narządów, stwierdzili, że nie można zaakceptować „teorii cercomeru”, zakładających istnienie takiej homologii. Przypomnijmy jednak, że Janicki nie rozpatrywał przyssawki brzusznej Digenea jako narządu homologicznego do szeroko pojętego „cercomeru”; nie objął też swoją teorią ani Temnocephala, ani Udonellida [1]. A autorzy cytowanej pracy nie badali żadnego przedstawiciela tasiemców.

Dla budowania systemu Platyhelminthes nowym kamieniem milowym okazały się badania Ehlersa i kreowanie przez niego nowej grupy Neodermata [37], jako grupy siostrzanej do Dalyelloidea (wyodrębnionej spośród wirków, które zostały uznane za grupę parafiletyczną). Ehlers przyjął za podstawę rozdzielenia „Turbellaria” i Neodermata fakt, że przedstawiciele tej drugiej grupy w trakcie rozwoju ontogenetycznego zrzucają pierwotny urzęsiony nabłonek, na którego miejsce rozwija się „nowa skóra” - nieurzęsione neodermis, jako przystosowanie do pasożytniczego trybu życia. Warto w tym miejscu przypomnieć, że również Janicki nie objął wirków swoją teorią cercomeru właśnie ze względu

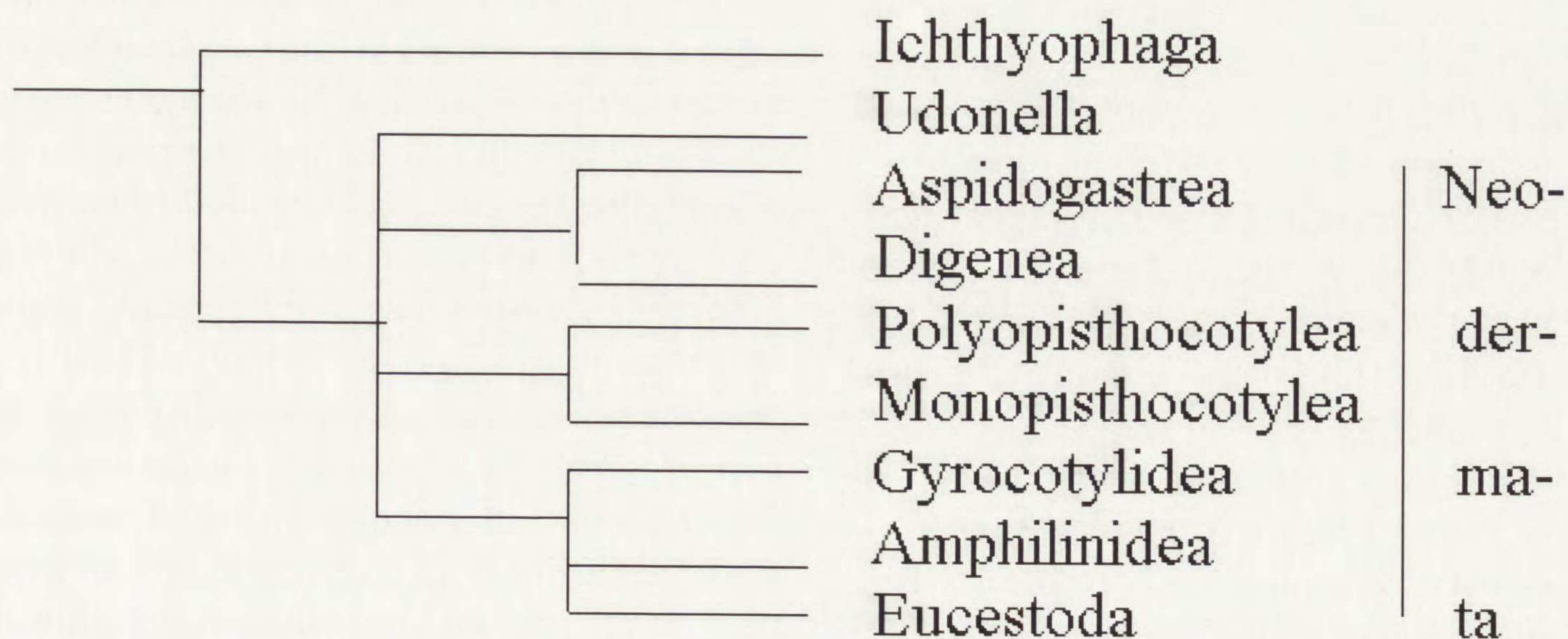
na różnice w budowie okryw ciała przedstawicieli tych dwóch grup płazińców.

Od czasu wyodrębnienia grupy Neodermata powstawało wiele kladogramów przedstawiających powiązania między składającymi się na tę grupę monofiletycznymi grupami niższych szczebli. Często różnią się one od siebie, a różnice te w dużej mierze mogą wynikać z zestawu analizowanych cech. Wyraźnie wskazują na to kladogramy zbudowane przez Littlewooda i wsp. [38] na podstawie różnej kombinacji danych morfologicznych i molekularnych; w czterech kombinacjach: morfologia i dane molekularne jednostki 18S rDNA, częściowe 28S rDNA (D1) i całkowite 18S rDNA, całkowite 18S rDNA, częściowe 28S rDNA (D3-D6) uzyskano 4 różne kladogramy, przy czym różnice dotyczą głównie zagadnienia, czy Monogenea są grupą monofiletyczną, czy parafyletyczną. W odniesieniu do taksonów wyższego rzędu na ogół występuje grupowanie: Aspidogastera z Digenea (Trematoda), oraz Gyrocotyloidea z Amphilinidea i Eucestoda (Cestoda), a w większości również Monopisthocotylea z Polyopisthocotylea (Rys. 4).

Z przeprowadzonych dotychczas badań można już w niektórych przypadkach wyciągać ogólniejsze wnioski co do powiązań większości grup w filogenetycznej systematyce płazińców. Uważa się na przykład, że miejsce *Temnocephala* jest wśród Rhabdocoela [39]; że *Udonellidae* są przedstawicielami Monogenea, blisko spokrewnionymi z Gyrodactyloidea [40, 41]; że Trematoda są grupą monofiletyczną, obejmującą dwie grupy siostrzane: Aspidogastrea i Digenea [42]; że Cestoda są również grupą monofiletyczną obejmującą Gyrocotyloidea,

Amphilinidea i Cestoidea [43], przy czym tak, jak to proponował Ehlers [37] Gyrocotyloidea są grupą siostrzaną dla dwóch pozostałych, tworzących razem grupę Nephroposticophora Ehlers 1984. O kłopotach z Monogenea. Cytowane już kladogramy Littlewooda i wsp. [38] wskazywały tylko na gwałtowne rozejście się dwóch grup: Monopisthocotylea występujące głównie u ryb chrzęstnoszkieletowych i Polyopisthocotylea występujące głównie u ryb kostnoszkieletowych. Jednak późniejsze badania [44] przemawiają za tym, że jest to również grupa monofiletyczna.

O ile monofiletyczność Trematoda nie budzi wątpliwości, to nierozstrzygnięta pozostaje kwestia stawiana już przez Leuckarta [45] i Loosa [46], czy pierwotnym żywicielem Digenea (i w ogóle płazińców) były bezkręgowce, czy kręgowce. Wbrew panującym od lat poglądom o pierwotności mięczaków, jako żywicieli w cyklu rozwojowym Digenea, Littlewood i wsp. [38] wyrazili pogląd, poparty później przez Lockyera i wsp [44], że jeśli przyjmuje się monofiletyczność Neodermata, to trzeba także przyjąć, że dla Digenea pierwotne jest pasożytnictwo wewnętrzne w kręgowcach, a mięczaki zostały włączone wtórnie do ich cyklu życiowego. Ostatnio sformułowano także zupełnie nową tezę na temat powiązań Trematoda z innymi kladami wewnątrz kladu Neodermata. Dotychczas powszechny był pogląd, że Trematoda są grupą siostrzaną pozostałych Neodermata (Monogenea i Cestoda). Tymczasem niedawno Lockyer i wsp. [44] stwierdzili, że analiza wyników ich badań (molekularnych) odrzuca (choć nieistotnie) Cercomeromorphae (Cestoda + Monogenea) jako grupę siostrzaną Trematoda, nato-



Rys. 4. Wycinek kladogramu pokazujący grupy siostrzane w kladzie Neodermata; na podstawie Littlewooda i wsp. (1999)

Fig. 4. Fragment of the cladogram showing the sister groups within Neodermata clade; according to Littlewood & al. (1999)

miast wyraźnie wskazuje na Cestoda jako grupę siostrzaną Trematoda. Dlatego autorzy ci uważają wyodrębnianie taksonu Cercomeromorphae za nieuzasadnione.

Tabela 4. Klasyfikacja płazińców według Brooksa i wsp. [34]

Table 4. Classification of Platyhelminthes according to Brooks and al. [34]

Subphyllum: Cercomeria
 Superclass: Temnocephalidea
 Superclass: Udonellidea
 Superclass: Cercomeridea
 Class: Trematoda
 Subclass: Aspidocotylea
 Subclass: Digenea
 Class: Cercomeromorpha
 Subclass: Monogenea
 Subclass: Cestodaria
 Infraclass: Gyrocotylloidea
 Infraclass: Cestoidea
 Superorder: Amphilinidea
 Superorder: Eucestoda

W obecnie rozwijanej systematyce filogenetycznej silne są tendencje do odchodzenia od klasycznego nazewnictwa wyróżnianych taksonów różnych szczebli — od gatunku do królestwa, a wyodrębnia się monofiletyczne klady bez określania ich kategorii. Jednak hierarchizacja (jakkolwiek nienazwana) jest wyraźnie zaznaczona w łączeniu siostrzanych kładów różnych szczebli (patrz: Rys. 4). Czy w systematyce opisowej pozostaną tradycyjne nazwy taksonów różnych szczebli — pokaże przyszłość. Jak dotąd, systematyka Platyhelminthes zamieszczona w bazie Fauna europaea [48] ma tradycyjny hierarchiczny układ (Tabela 5). Typ Platyhelminthes nie zawiera już jednak grupy Cercomeromorphae (odrzuconej między innymi przez Lockyera i wsp [44]), występują natomiast dwa podtypy: Neodermata i Turbellaria. Podtyp Neodermata grupuje (podobnie jak u Janickiego Cercomerophora) trzy gromady: Cestoda, Monogenea i Trematoda, które łączy zjawisko zrzućcia urzęsionego nabłonka przez larwy i wytwarzanie się na jego miejscu „nowej skóry” — neodermy.

Jak widzimy, mimo znacznego postępu wiedzy, mimo sięgania coraz głębiej w różne aspekty morfologii, biologii i rozwoju płazińców, ciągle jeszcze pozostaje wiele nierozwiązanych do końca kwestii. W najnowszych pracach rzadko wspomina się o teorii Janickiego; jeśli jest ona przywoływana, to w celu wykazania jej niedostatków. Tak jest we wspomnianej już publikacji Rhodego i Watsona

[36]; tak jest również w publikacji Lockyera i wsp. [44], którzy krytycznie odnieśli się nie tylko do teorii cerkomeru sformułowanej przez Janickiego [1], ale również do późniejszych teorii o ewolucji płazińców, w których akceptowano homologię przynajmniej niektórych przydatków ogonowych i na tej podstawie wyróżniano w systemie Platyhelminthes odrębne taksony: Cercomeromorphae u Bychowskiego [5, 6] i Cercomeria u Brooksa i wsp. [34].

Tabela 5. Systematyka płazińców według bazy Fauna europaea.

Table 5. Systematics of Platyhelminthes according to the Fauna europaea basis [47]

Kingdom: Animalia
 Phylum: Platyhelminthes
 Subphyllum: Neodermata
 Class: Cestoda
 Subclass Nephroposticophora
 Superorder: Amphilinidea
 Superorder: Eucestoda
 Class: Monogenea
 Subclass: Monopisthocotylea
 Subclass: Polyopisthocotylea
 Class: Trematoda
 Subclass: Aspidogastrea
 Subclass: Digenea
 Subphyllum: Turbellaria

Najnowsze badania definitywnie odrzucają „teorię cerkomeru” Janickiego. Nie została się ani hipoteza o homologii przydatków ogonowych w wyróżnionej przez Niego grupie Cercomerophora, ani hipoteza o ewolucyjnej sekwencji pojawiania się współczesnych Monogenea, Trematoda i Cestoda. A jednak coś pozostało z tej teorii, budowanej w oparciu o tak niedoskonałą w tym czasie wiedzę; okazało się, że te pasożytnicze płazińce należy łączyć w jedną, nadrzędną grupę (u Janickiego Cercomerophora, współcześnie Neodermata) i że grupa ta różni się zasadniczo, przede wszystkim budową okryw ciała (na co Janicki zwrócił również uwagę), od grupy „Turbellaria sensu lato”. Mówiąc językiem współczesnym, że Neodermata i „Turbellaria” są grupami siostrzanymi, które oddzieliły się od wspólnego przodka, a ich ewolucja potoczyła się innymi drogami. Powraca także odrzucona na tak długo teza o bliskim pokrewieństwie Trematoda i Cestoda! Okazuje się, że choć nie można zaakceptować przesłanek, na których Janicki budował swoją teorię (homologia przydatków ogonowych), to być może, nie należy w całości odrzucać podstawowych tez jego hipotezy ewolucji pasożytniczych płazińców (bliższego pokrewieństwa Trematoda i Cestoda

niż Monogenea i Cestoda). Należy natomiast podziwiać Jego genialną intuicję w przeciwstawianiu wolno żyjących płazińców płazińcom pasożytniczym i doszukiwaniu się bliskich pokrewieństw między pasożytami o złożonym cyklu rozwojowym. Nie można też zapomnieć, że to właśnie Janicki swoimi wielokierunkowymi badaniami zapoczątkował obecnie tak wspaniale rozwijaną ideę wszechstronnego badania pasożytów i wykorzystywania wszystkich dostępnych danych do teoretycznych rozważań na temat ewolucji. Nie straciły na znaczeniu słowa Mackiewicza [16]: „Niezależnie od interpretacji cerkomeru teoria Janickiego dostarczyła nam solidnej bazy do badań nad porównawczymi związkami ewolucyjnymi pasożytniczych płazińców”.

Literatura

- [1] Janicki K. 1920. Grundlinien einer „Cercomer” Theorie zur Morphologie der Trematoden und Cestoden. *Festschrift für Zschokke*: 30.
- [2] van Beneden P.J. 1858. Mémoires sur les vers intestinaux. J.B. Bailliére. Paris.
- [3] Sinitsin D.F. 1911. Partenogenticheskoe pokolenie trematod i ego potomstvo v chernomorksikh molluskach. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St Petersburg (Sci. Math.Phys. et Nat.)* 30: 127.
- [4] Fuhrmann O. 1931. Dritte Klasse des Cladus Platyhelminthes. Cestoidea. *Handbuch der Zoologie*. O. Kükenthal 2: 141–416.
- [5] Bychovsky B.E. 1937. Ontogenez i filogeneticheskie wzaimnootnosheniya ploskikh paraziticheskikh chervej. *Izvestia Akdemii Nauk SSSR. Ser. biologicheskaja* 4: 1353–1383.
- [6] Bychovsky B.E. 1957. Monogeneticheskie sosal'shchiki ikh sistema i filogenija. Akademia Nauk SSSR, Moskva-Leningrad.
- [7] Hyman L.H. 1951. The invertebrates: Platyhelminthes and Rhynchocoela the acoelomate Bilateria. McGraw-Hill, New York, Vol. II.
- [8] Llewellyn J. 1965. The evolution of parasitic platyhelminths. In: *Evolution of parasites*. A.E.R. Taylor ed. Blackwell Sci. Publ., Oxford: 47–78.
- [9] Price C.E. 1967. The phylum Platyhelminthes: a revised classification. *Rivista di Parassitologia* 28: 249–260.
- [10] Brooks D.R. 1982. Higher level of classification of parasitic Platyhelminthes and fundamentals of cestode classification. In: *Parasites — their world and ours*. (Eds. D.F. Metrick and S.S. Desser), Elsevier Biomedical Press: 189–193.
- [11] Malmberg G. 1974. On the larval protonephridial system of Gyrocotyle and the evolution of Cercomeromorphae (Platyhelminthes). *Zoologica Scripta* 3: 65–81.
- [12] Malmberg G. 1982. On evolutionary processes in Monogenea, though basically from a less traditionally viewpoint. In: *Parasites — their world and ours*. (Eds. D.F. Metrick and S.S. Desser), Elsevier Biomedical Press: 198–202.
- [13] Logachev E.D. 1971. O filogeneticheskom polozenii cestod. Klass ili tip? Chtenija pamiaty akad. E.N. Pavlovskogo. Izdatelstvo Nauka, Alma-Ata: 18–29.
- [14] Bazitov A.A. 1974. Teoria zarodishchevykh listov i embrionalnoe rozvitie cestod. *Arkhiv Anatomii, Gistologii i Embriologii* 66: 80–85.
- [15] Mackiewicz J.S. 1981. Caryophyllidea (Cestoidea). *Experimental Parasitology* 31: 417–512.
- [16] Mackiewicz J.S. 1984. Caryophyllidea (Cestoidea): Evolution and classification. *Advances in Parasitology* 19: 139–206.
- [17] Freeman R.S. 1973. Ontogeny of cestodes and its bearing on their phylogeny and systematics. *Advances in Parasitology* 11: 481–557.
- [18] Freeman R.S. 1970. Terminology of Cestode development. *Journal of Parasitology* 56: 106–107.
- [19] Jarecka L. 1970. Zagadnienia ewolucji i filogenezy Cestoda w świetle ich rozwoju ontogenetycznego. *Kosmos A* 19: 3–27.
- [20] Jarecka L. 1975. Ontogeny and evolution of cestodes. *Acta Parasitologica Polonica* 23: 93–114.
- [21] Pojmańska T. 1986. Terminology in parasitology. *International Journal for Parasitology* 16: 433–434.
- [22] Wardle R.A., McLeod J.A. 1952. The zoology of tapeworms. The University of Minnesota Press, Minneapolis.
- [23] Heynemann D. 1960. On the origin of complex life cycles in the digenetic flukes. Libro Homenaje al. Dr E. Caballero, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Mexico DF: 132–152.
- [24] Ginetsinskaja T.A. 1968. Trematody, ikh zhiznennyie cikly, biologija i evolucija. Izdatelstvo Nauka, Leningrad.
- [25] Pearson J.C. 1972. Phylogeny of life-cycle patterns of the Digenea. *Advances in Parasitology* 10: 153–189.
- [26] Cable R.M. 1982. Phylogeny and taxonomy of the malacobothrean flukes. Elsevier Biomedical Press: 194–197.
- [27] Rohde K. 1973. Structure and development of *Lobostoma manteri* sp. nov. (*Trematoda: Aspidogastrea*) from the Great Barrier Reef, Australia. *Parasitology* 66: 63–83.
- [28] Gibson D.I. 1981. Evolution of Digenea. *Parasitology* 82: 161–163.
- [29] Niewiadomska K., Czubaj A. 1996. Structure and TEM ultrastructure of the excretory system of the cercaria and daughter sporocyst of *Diplostomum pseudospathaceum* Niew., 1984 (Digenea, Diplostomatidae). *Acta Parasitologica* 41: 167–181.

- [30] Bayssade-Difour Ch. 1979. L'appareil sensoriel des cercaires et la systématique des Trématodes digénétiques. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris), Serie A. Zoologie* 113: 179.
- [31] La Rue G.R. 1957. The classification of digenetic Trematoda: a review and a new system. *Experimental Parasitology* 6: 306-344.
- [32] Odening C. 1960. Zur Grosseinteilung der digenetischen Trematoden. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 20: 170-174.
- [33] Lambert A. 1980. Oncomiracidiums et phylogénese des Monogenea (Platyhelminthes). Deuxième partie: structures argyrophiles des oncomiracidiums et phylogénese des Monogenea. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 55: 281-325.
- [34] Brooks D.R., O'Grady R., T., Glen D., R. 1985. The phylogeny of the Cercomeria Brooks, 1982 (Platyhelminthes). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 52: 1-20.
- [35] Lebedev B.I. 1987. Is the Trematode acetabulum a cercomer? (About one Platyhelminth's classification). *Journal of Parasitology* 73: 1250-1251.
- [36] Rhode K., Watson N.A. 1995. Comparative ultrastructural study of the posterior suckers of four species of symbiotic Platyhelminthes, *Temnocephala* sp. (Temnocephalida), *Udonella caligorum* (Udonellidae), *Anoplodiscus cirruspiralis* (Monogenea: Monopisthocotylea), and *Philophthalmus* sp. (Trematoda: Digenea). *Folia Parasitologica* 42: 11-28.
- [37] Ehlers U. 1984. Das phylogenetische System der Platyhelminthes. Stuttgart, Gustaw Fischer Verlag.
- [38] Littlewood D.T.J., Rhode K., Bray R.A., Herniu E.A. 1999. Phylogeny of Platyhelminthes and the evolution of parasitism. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 257-287.
- [39] Cannon L.R.G., Joffe B.I. 2001. The Temnocephalida. In: *Interrelationships of the Platyhelminthes*. (Eds. D.T.J. Littlewood, R.A. Bray.) London, Taylor & Francis: 83-91.
- [40] Littlewood D.T.J., Rhode K., Clough K.A. 1998. The phylogenetic position of *Udonella* (Platyhelminthes). *International Journal for Parasitology* 28: 1241-1250.
- [41] Boeger W.A., Kritsky D.C. 2001. Phylogenetic relationships of Monogenea. In: *Interrelationships of the Platyhelminthes*. (Eds. D.T.J. Littlewood, R.A. Bray.) London, Taylor & Francis: 92-102.
- [42] Cribb T.H., Bray R.A., Littlewood D.T.J., Pichelin S.P., Herniou E.A. 2001. The Digenea. In: *Interrelationships of the Platyhelminthes*. (Eds. D.T.J. Littlewood, R.A. Bray.) London, Taylor & Francis: 168-185.
- [43] Xylander W.E.R. 2001. The Gyrocotyidea, Amphilidea and the early evolution of Cestoda. In: *Interrelationships of the Platyhelminthes*. (Eds. D.T.J. Littlewood, R.A. Bray.) London, Taylor & Francis: 103-111.
- [44] Lockyer A.E., Olson P.D., Littlewood D.T.J. 2003. Utility of complete large and small subunit rRNA genes in resolving the phylogeny of the Neodermata (Platyhelminthes): implications and review of the cercomer theory. *Biological Journal of the Linnean Society* 78: 155-171.
- [45] Leuckart R. 1873. Die Parasiten den Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Leipzig u. Heidelberg.
- [46] Looss A. 1892. Schmarotzertum in der Tierwelt. *Zool. Vorträge* 10: 1-180.
- [47] Niewiadomska K., Pojmańska T., Machnicka B., Czubaj A. 2001. *Zarys Parazytologii Ogólnej*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- [48] www.faunaeur.org.