WIADOMOŚCI PARAZYTOLOGICZNE
T. 40 (1) 1994: 35-43

POWSTAWANIE PASOŻYTNICTWA U NICIENI I KSZTAŁTOWANIE SIĘ UKŁADÓW PASOŻYT–ŻYWICIEL*

ANNA OKULEWICZ

Zakład Parazytologii Ogólnej, Instytut Mikrobiologii UWr
51-148 Wrocław, ul. Przybyszewskiego 63/77

DEVELOPMENT OF PARASITISM AND FORMING OF HOST–PARASITE RELATIONSHIPS IN NEMATODA

Abstract. Nowadays the developmental process of parasitism within the nematodes of animals and plants also takes place. Rhabditida group coming from the soil saprophytic forms is an example of such evolutionary process in statu nascendi. The conditions and ways towards the close relationships between two organisms, leading from the commensalism and facultative parasitism to the obligatory one have been presented.

Nicienie to jedna z najliczebniejszych grup zwierząt. Dotychczas znanych jest około 20 000 gatunków, wśród których występują formy wolno żyjące, pasożyty roślin i zwierząt. Wg MALACHOVA (1986) szacuje się, że na naszej planecie liczba gatunków nicieni waha się od 100 000 do miliona. Jest to jedyna grupa zwierząt, w której spodziewamy się jeszcze wykryć aż tak dużą liczbę nowych gatunków.

Nicienie są szeroko rozpowszechnione w przyrodzie, wszędzie znajdują dla siebie biotopy – od okolic tropikalnych do polarnych, pustynie, gorące źródła, głębiny morskie, jaskinie i wysokie góry. Spotyka się je w skrajnie niegościnnych środowiskach jak kwas octowy o stężeniu do 12% – w takich warunkach w fermentujących owocach żyje *Turbatrix aceti* – węgorek octowy (BRZESKI i SANDNER 1974). Wśród nicieni wolno żyjących można wyróżnić szereg grup troficznych: mikrobifagi, mycetofagi, fitofagi, zoofagi i nicienie wszystkożerne – pantofagi. Pasożyty roślin (fitopasożyty) można podzielić na zewnętrzne, żyjące w glebie i wykorzystujące żywe tkanki roślinne oraz wewnętrzne, bytujące w głębi tkanek. Inną grupę troficzną stanowią pasożyty zwierząt (zoopasożyty). Opanowały układ pokarmowy, wydalniczy, krążenia, drogi oddechowe i tkanki zwarte; występują również w jamie ciała żywicieli.

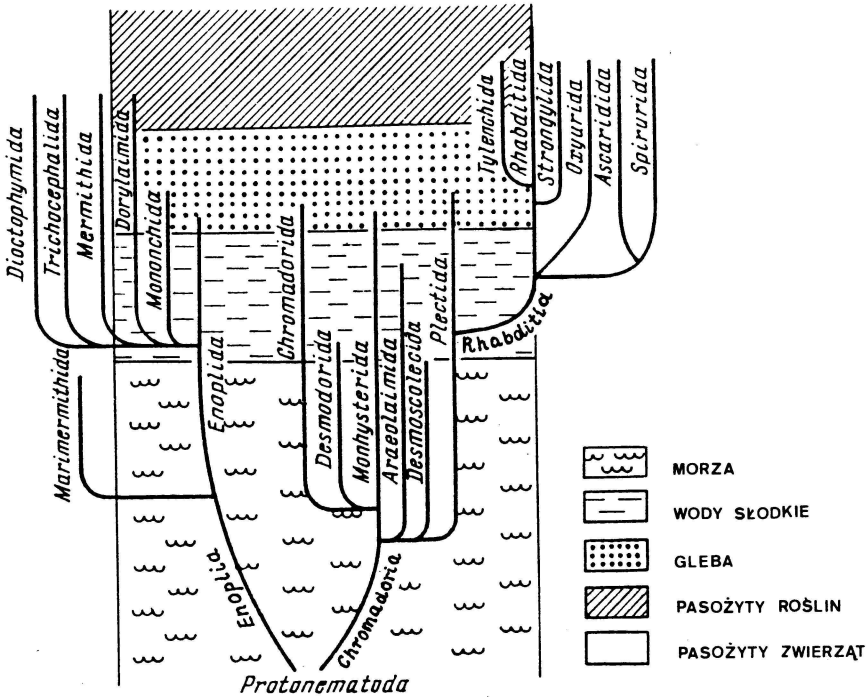
---

* Referat wygłoszony na VI Sesji naukowo-szkoleniowej PTP „Biocenotyczne aspekty układu pasożyt–żywiciel", Karpacz, 23-26 maja 1993.

Mimo silnego zróżnicowania ekologicznego i biologicznego nicienie cechuje ten sam plan budowy. Nie występują istotne różnice w budowie form pasożytniczych i wolno żyjących. U wszystkich nicieni występuje jednolity przebieg ontogenezy: jajo — cztery stadia larwalne — osobnik dorosły. Poszczególne stadia przedzielone są czterema linieniami. W obrębie niektórych taksonów, jak rząd czy rodzina, a nawet rodzaj, występują gatunki prowadzące bądź wolny bądź pasożytniczy tryb życia. Także w obrębie tego samego gatunku zdarza się taka dwoistość fizjologiczna. Np. saprofagiczne *Rhabditis coarctata* żyją w odchodach owiec, ale ich larwy mają zdolność incystacji na powierzchni ciała chrząszczy kałożernych. Inny saprofagiczny gatunek — *Rh. strongyloides* w stadium larwalnym może być warunkowym pasożytem skóry ssaków, a larwy *Rh. maupassi* — pasożytują w metanefridiach pierścienic (SOROCZAN 1987).

Wśród spokrewnionych nicieni pasożytniczych spotyka się olbrzymią różnorodność fito- i zoopasożytnictwa. Taki stan rzeczy bardzo utrudnia klasyfikację zjawiska pasożytnictwa występującego u nicieni, bo świadczy o tym, że pochodzenie pasożytnictwa w tej grupie jest polifiletyczne, tzn. niezależnie od siebie powstawały i wyodrębniły się poszczególne przystosowania troficzne nicieni. Ponadto pasożytnictwo ma charakter poligeniczny, bo różne były przyczyny i drogi kształtowania się układów pasożyt—żywiciel.

Jeszcze w XIX wieku przypuszczano, że nicienie powstały wskutek swoistej ewolucji wstecznej Echinodermata — (BASTIAN 1866), Chaetognatha — (SCHNEIDER 1866), Annelida — (GREEF 1869) i co więcej, w obecnym stuleciu wywodzono pasożytnicze nicienie od neotenicznych larw Diptera — (RAUTHER 1909, SEURAT 1920, BAYLIS 1924, 1938), bo do niektórych są zewnętrznie podobne. Obecnie panuje pogląd o filogenetycznej bliskości nicieni z Gastrotricha i pochodzeniu obu tych pni od wspólnego przodka. Do tego wniosku doszedł BÜTSCHLI 1876, co uzyskało poparcie w późniejszej literaturze (MARTINI 1913, PARAMONOV 1937, 1962, BEKLEMIŠEV 1944, 1964, HYMAN 1951, STEINBÖCK 1958). Oczywiście nicienie pasożytnicze pochodzą od nicieni wolno żyjących. Zmieniły się jednak poglądy badaczy odnośnie do rozwoju ewolucyjnego grup nicieni. I tak CHITWOOD (1937) uważał, że Phasmidia (= Secernentea) są bardziej pierwotne niż Aphasmidia (= Adenophorea), natomiast PARAMONOV (1965) i DE CONINCK (1965) podkreślali, że bardziej pierwotne są nicienie z podgromady Adenophorea, a ich przodków należy szukać wśród morskich Chromadorida. Podobnego zdania jest MALACHOV (1986), który jednak przyjął pogląd ANDRASSYEGO (1976) podziału gromady Nematoda na 3 podgromady: Enoplia, Chromadoria i Rhabditia. Według MALACHOVA Enoplia i Chromadoria obejmują nicienie dotychczasowej podgromady Adenophorea, a Rhabditia te nicienie, które we wcześniejszych klasyfikacjach należały do podgromady Secernentea. MALACHOV przedstawił interesującą teorię, według której nicienie wywodzą się ze wspólnego pnia morskich Protonematoda. Te zaś dały początek dwu rozgałęzieniom: Enoplia i Chromadoria (ryc.). Jedną z gałęzi



Ryc. Filogeneza Nematoda (wg MALACHOVA)
Fig. Phylogeny of Nematoda (acc. to MALACHOV)

Enoplia powstałą we wczesnym etapie ewolucji są Marimermithida — archaiczne pasożyty morskich bezkręgowców. Pozostałe Enoplida po przejściu do wód słodkich uległy radiacji, w wyniku której powstały: Mononchida — formy drapieżne słodkowodne i glebowe, Dorylaimida — drapieżne i pasożyty roślin oraz 3 grupy, w których wykształciło się pasożytnictwo zwierząt — Mermithida pasożytujące u bezkręgowców oraz Trichocephalida i Dioctophymida pasożyty kręgowców. Druga linia rozwojowa obejmowała wyłącznie formy wolno żyjące morskich Chromadoria; wśród nich nastąpiła radiacja na szereg gałęzi też wolno żyjących słodkowodnych lub glebowych nicieni: Chromadorida, Desmodorida, Monhysterida, Araeolaimida, Desmoscolecida i Plectida. Z tych ostatnich MALACHOV wywodzi ważną z parazytologicznego punktu widzenia grupę Rhabditia. Dała ona początek wspólnego pnia rozdzielającego się na Rhabditida, Oxyurida oraz Spirurida i Ascaridida, wywodzących się z form słodkowodnych. Z Rhabditida, wśród których są formy drapieżne, pasożyty roślin i zwierząt, związane są Tylenchida (pasożyty roślin) oraz Strongylida (pasożyty zwierząt). Wszystkie trzy grupy wywodzą się z glebowych form saprobiontycznych. Współcześnie u przedstawicieli Rhabditida spotyka się zróżnicowany tryb życia, który wskazuje na to, że dalsze przystosowania do pasożytnictwa są jeszcze w toku. Zaś w grupie Oxyurida, które związane są z szerokim kręgiem żywicieli lądowych bezkręgowców

i kręgowców, i tylko nielicznych ryb słodkowodnych, pasożytnictwo realizowało się prawdopodobnie z każdą nowo powstającą na Ziemi grupą żywicieli. Przypuszcza się natomiast, że przejście do pasożytniczego trybu życia nicieni Spirurida i Ascaridida nastąpiło jednorazowo a pierwszymi ich żywicielami byli przodkowie słodkowodnych kręgowców. Ewolucja tych nicieni była związana z ewolucją ich żywicieli. Hipoteza MALACHOVA jest w zasadzie zgodna z poglądami wcześniejszych autorów (m.in. CHABAUD 1957, SPRENT 1962, CAMERON 1962, INGLIS 1965), którzy wyróżnili dwie główne ewolucyjne gałęzie Rhabditia – jedna obejmuje Rhabditostrongylida a druga Spiruroascaridida.

W przechodzeniu nicieni wolno żyjących na pasożytniczy tryb życia odgrywały najważniejszą rolę czynniki ekologiczne. Aby mógł powstać układ pasożyt–żywiciel musiały zaistnieć następujące sprzyjające okoliczności:
- zbieżność ekologiczna między potencjalnym żywicielem i pasożytem, czyli występowanie obu komponentów w tym samym środowisku i czasie;
- znalezienie przez potencjalnego pasożyta korzystnych warunków bytowania w żywicielu;
- odporność potencjalnego pasożyta na czynniki obronne ze strony przyszłego żywiciela.

Do cech morfologicznych i fizjologicznych nicieni ułatwiających przejście do pasożytniczego trybu życia można zaliczyć:
- wydłużony, obły kształt ciała;
- występowanie stosunkowo grubego i odpornego na niekorzystne czynniki oskórka, który jednocześnie jest półprzepuszczalny;
- wykształcenie silnego wora powłokowo-mięśniowego, chroniącego przed działaniem enzymów trawiennych;
- pobieranie pokarmu w sposób czynny za pomocą torebki gębowej i silnie umięśnionej gardzieli;
- na ogół niewielkie zapotrzebowanie na tlen;
- okresowa zdolność do zwalniania tempa metabolizmu i odwracalnego wstrzymywanią procesów życiowych nawet przez długi czas.

Te właściwości są niezbędne dla pasożytów dostających się biernie (na drodze alimentarnej) do organizmu żywiciela. Natomiast nicienie wnikające czynnie do organizmu musiały posiadać i udoskonalić odpowiednie receptory pozwalające odszukać właściwego żywiciela (np. chemo- i termoreceptory u larw tęgoryjca *Ancylostoma duodenale*) oraz narządy służące do pokonania zewnętrznych powłok ciała żywiciela, np. sztyleciki u larw węgorka *Strongyloides stercoralis* lub chitynowe ząbki u larw tęgoryjców.

Należy się spodziewać, że pierwszy kontakt potencjalnego pasożyta i żywiciela miewał przebieg dramatyczny i przeważnie kończył się śmiercią jednego lub drugiego komponenta, częściej jednak śmiercią nicienia na skutek reakcji obronnych żywiciela (NIEWIADOMSKA i wsp. 1980). Z chwilą przełamania tych barier przez pasożyta następował długi proces prowadzący do koegzystencji, czyli zmniejszania antagonizmu między pasożytem i żywicielem. Powszechnie

uważa się, że ewolucyjnie młode pasożyty wykazują większą szkodliwość niż starsze. Można to tłumaczyć tym, że stare filogenetycznie pasożyty w ciągu długiej koewolucji z żywicielem utraciły swoją zjadliwość na zasadzie wzajemnej selekcji. W przypadku wysoce chorobotwórczego działania pasożyta następuje śmierć obu komponentów. W toku ewolucji w ten sposób są eliminowane najbardziej zjadliwe szczepy pasożytów i najmniej odporne szczepy żywicieli. U pozostałych przy życiu pasożytów i żywicieli stopniowo doszło do pewnej koegzystencji zwanej równowagą chwiejną w układzie pasożyt – żywiciel. Jest ona uwarunkowana wielopłaszczyznowo: ekologicznie, etologicznie, fizjologicznie, biochemicznie. Przykładem przystosowania ekologicznego jest skorelowanie tempa wzrostu populacji nicienia *Meloidogyne javanica* z tempem zmian masy żywiciela (korzenie pomidorów). W miarę zamierania rośliny nicień przyśpiesza tempo namnożenia, przy czym maleje liczba samców. Zapewnia to przestrzeń życiową z odpowiednią ilością pokarmu dla samic i daje większe szanse na przeżycie populacji (Brzeski i Sandner 1974).

Przechodzenie organizmów wolno żyjących do pasożytniczego trybu życia łączy się z szeregiem korzyści uzyskiwanych w tych warunkach. Do ważniejszych można zaliczyć:

- wykorzystywanie niedostępnej dotąd bazy pokarmowej;
- pozyskiwanie pokarmu w postaci łatwo przyswajalnej i w dużych ilościach;
- przerzucenie na żywiciela ciężaru regulacji swych powiązań ze środowiskiem zewnętrznym.

Organizm żywiciela zapewnia bardziej stabilne warunki bytowania niż środowisko zewnętrzne. W efekcie nicienie pasożytnicze w porównaniu z formami wolno żyjącymi charakteryzują się większymi wymiarami, płodnością i długością życia. Długość ciała większości gatunków wolno żyjących wynosi od 0,5 do 4 mm. Wyjątkowo nicienie glebowe osiągają długość ponad 10 mm. Tymczasem długość nicieni pasożytniczych wynosi najczęściej kilkadziesiąt milimetrów i może dochodzić do 1 metra (*Dioctophyma renale*), a nawet do 8 metrów (*Placentonema gigantissima* – pasożyt łożyska kaszalotów). Nicienie wolno żyjące składają zazwyczaj niewielką liczbę stosunkowo dużych jaj a pasożytnicze znacznie więcej: glista ludzka do 200 000 jaj dziennie, co przez cały okres życia może wynosić aż około 65 milionów (masa złożonych jaj w ciągu życia samicy przekracza 1700 razy ciężar jej ciała). Długość życia nicieni wolno żyjących wynosi do dwóch lat, zaś pasożytniczych nawet do 10 lat. Włośnie – *Trichinella spiralis* w stanie encystowanym mogą żyć do 30 lat, a jaja niektórych gatunków pasożytniczych mogą w glebie przetrwać do kilku lat (*Ascaris lumbricoides* 5-6 lat).

Nicienie pasożytujące u roślin mają szereg przystosowań:

- występowanie sztylecików;
- obniżona mobilność, co jest związane z uwstecznieniem zbędnych dla nich mięśni;
- zaokrąglony kształt ciała samic niektórych gatunków;

– składanie jaj do żelatynowego wora, który pełni rolę ochronną (np. u *Tylenchus*, *Meloidogyne*, *Heterodera*).

Pasożytnictwo wewnętrzne nicieni roślin mogło powstać dwojaką drogą: od form ektopasożytniczych lub poprzez wnikanie nicieni saprobiontycznych ze znekrotyzowanych części rośliny do jeszcze zdrowych tkanek.

Osobliwy sposób życia obserwuje się u nicieni (niektóre Rhabditida, Oxyurida), które są zarówno pasożytami roślin jak i owadów. Np. *Fergusobia tumefaciens* pasożytuje w tkankach eukaliptusa oraz larw galasówek minujących jego liście, a *Howardula oscinellae* w tkankach owsa i jamie ciała muszki szwedzkiej *Oscinella* sp.

Analizując związki nicieni z owadami można wykreślić drogi, które prowadzą do pasożytnictwa. Zawsze korzyści czerpią nicienie, i związki te dla owadów są obojętne albo szkodliwe. Tak więc owady służą nicieniom do transportu (zjawisko forezy), jako gospodarze (komensalizm) i jako żywiciele (pasożytnictwo). Przykładem forezy jest przenoszenie larw nicienia *Rhabditis coarctata* żyjącego w odchodach owiec, na odnóżach i odwłoku owadów kałożernych, np. *Aphodius*, na nowe żerowiska. Następnym etapem zacieśniania się takich związków jest wykorzystywanie organizmu owada jako środowiska umożliwiającego przetrwanie okresu suszy lub zimy poprzez usadawianie się na powierzchni ciała (pod pokrywami skrzydeł, między segmentami odwłoka), a także wykorzystywanie wnętrza organizmu owada przez wniknięcie do jelita tylnego, penetrację do jelita środkowego, cewek Malpighiego, układu rozrodczego (powodując kastrację), w końcu ucieczka z jelita do jamy ciała. Przygodne związki nicieni z owadami mogą się utrwalać w formie komensalizmu. Zaś stosunki komensalistyczne w pewnych warunkach mogą przekształcić się w układ pasożytniczy. Dzieje się to wówczas, kiedy owady znajdują się w diapauzie, a związane z nimi nicienie, które dotąd żywiły się treścią jelita, po jej zużyciu zaczynają pobierać pokarm z komórek jelita i gromadzić go w postaci substancji zapasowych. Przykładem może być *Protorhabditis piniperdae* związany z chrząszczami *Myelophilus piniperda*.

W zasadzie nicienie pasożytujące u zwierząt wyższych są pasożytami wewnętrznymi. Ich pasożytnictwo bywa niemal wszystkich rodzajów: fakultatywne, obligatoryjne, imaginalne, larwalne; zdarza się też przemiana pokoleń wolno żyjących i pasożytujących. Pasożytnictwo Nematoda u kręgowców mogło kształtować się na drodze endogenicznej i egzogenicznej, o czym świadczą cykle rozwojowe współczesnych nicieni pasożytniczych. Przodkowie nicieni pasożytniczych mogli przedostawać się w postaci larwalnej do organizmu kręgowca przez jego powłoki zewnętrzne, tak jak to się dzieje obecnie w przypadku nicieni z rodzaju *Strongyloides*. Zwierzęta kręgowe, pobierając z pokarmem jaja, larwy i postacie dorosłe nicieni wolno żyjących mogły poprzez przygodne i chwilowe związki „transmisyjne" z czasem się stać żywicielami właściwymi. Następnym etapem jest sytuacja, kiedy pasożyty przygodne nie są ani wydalone, ani strawione przez organizm żywiciela i mogą

do pewnego stopnia rozwijać się. W niespecyficznym żywicielu po pewnym czasie umiejscawiają się w różnych narządach nie osiągając dojrzałości płciowej. Przykładem pasożyta przygodnego człowieka może być *Parastrongylus cantonesis*, pasożyt gryzoni, m.in. szczurów. Kiedy ten nicień w stadium inwazyjnym bytującym w ciele ślimaka (*Achatina fulica*) dostanie się do organizmu człowieka może powodować, nawet kończące się śmiercią, zapalenie opon mózgowych. U gryzoni skutki inwazji są zazwyczaj łagodne, a nicień kończy cykl rozwojowy w tętnicach płucnych. Tymczasem w nowo powstałym układzie (nicień – człowiek) nie istnieją jeszcze adaptacje obu organizmów. Powstawanie pasożytnictwa można prześledzić na przykładzie *Alloionema appendiculatum* (Rhabditida). Rozwój tego nicienia przebiega w środowisku zewnętrznym. Jednak gdy zabraknie w nim zasobów pokarmowych, to larwy II stadium przedostają się do organizmu ślimaka nagiego *Arion ater*, w którym odbywają dalszy rozwój. Ostatnie linienie ma miejsce jednak w środowisku zewnętrznym i osobniki dojrzałe są wolno żyjące. Prawdopodobnie u niektórych nicieni najpierw powstało pasożytnictwo larwalne. Jest ono reprezentowane u współczesnych gatunków z rodziny Mermithidae, których larwy pasożytują w stawonogach, a postacie dorosłe wolno żyją w glebie. Larwy przodków współczesnych nicieni mogły albo osiągać dojrzałość płciową w środowisku zewnętrznym, albo szukać schronienia w organizmie innego żywiciela, w którym dojrzewały. Wówczas żywiciel, najczęściej bezkręgowiec, w którym rozwijały się formy larwalne stawał się pośrednim a drugi (najczęściej kręgowiec), w organizmie którego pasożyt osiągał dojrzałość – ostatecznym. U innych nicieni o pierwotnie prostym cyklu rozwojowym, u których występowało pasożytnictwo imaginalne (przypuszczalnie rodzaj *Haemonchus*), larwy mogły wtórnie, później pozyskiwać żywicieli pośrednich. W toku ewolucji pasożytniczych nicieni mamy do czynienia ze zjawiskiem wydłużania cykli rozwojowych przez „nadstawki" polegające na zasiedleniu dorosłych nicieni w nowym żywicielu (ostatecznym) lub „wstawki", tzn. dołączenie do cyklu nowego żywiciela pośredniego (MICHAJŁOW 1968). W przypadku wstawki pojedynczej (np. oczlik w cyklu *Dracunculus medinensis*) występuje diheteroksenia a w przypadku wstawki podwójnej (cykl *Contracaecum osculatum baicalensis*) – pierwszym żywicielem pośrednim jest skąposzczet a drugim ryba bajkalska, co wraz z żywicielem ostatecznym tworzy – triheteroksenię. Czasem występuje wtórne skracanie cykli rozwojowych, gdy pasożyt może obyć się bez żywiciela pośredniego. Dowodem tego są wędrówki larw glisty *Ascaris lumbricoides* lub *A. suum* w organizmie, będące wyrazem filogenetycznej reminiscencji po udziale żywiciela pośredniego (bezkręgowiec). Z chwilą gdy go zabrakło, rozwój mógł się dalej w pełni realizować w jednym organizmie z tym, że wędrówki jeszcze nie ustały.

Wśród nicieni dość rozpowszechnione jest przedłużanie cyklu za pośrednictwem żywiciela paratenicznego (rezerwuarowego), który nie jest niezbędny do rozwoju, ale ułatwia zachowanie takiej ciągłości łańcucha troficznego

u zwierząt, że jest to korzystne dla pasożyta. W cyklach rozwojowych niektórych nicieni, np. *Syngamus trachea* (pasożyt układu oddechowego ptaków) żywiciel parateniczny, najczęściej dżdżownice (rzadziej inne bezkręgowce) są naturalnym pokarmem ptaków i stanowią rezerwuar postaci larwalnych. Bez udziału dżdżownic rzadko dochodzi do zarażenia, bo larwy *S. trachea* zalegające w glebie szybko giną. Przypuszcza się, że w tym i innych przypadkach opanowywanie żywicieli rezerwuarowych stanie się dla nicieni obligatoryjne, i w ten sposób żywiciel parateniczny zacznie kiedyś pełnić rolę żywiciela pośredniego.

LITERATURA

ANDRASSY J. 1976. Evolution as a basis the systematization of nematodes. Akademiai Kiado, Budapest.

BASTIAN H. C. 1866. On the anatomy and physiology of nematodes, parasitic and free with observations on their zoological positon and affinities to the echinoderms. *Philos. Trans. Roy. Soc. London.* 156: 545-648.

BAYLIS H. A. 1924. The systematic position of the Nematoda. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 9: 165-175.

—. 1938. Helminth and evolution. In: Essays on aspects of evolutionary biology presented to a Prof. E. S. Goodrich. Oxford: Clarendon press: 249-270.

BEKLEMIŠEV V. N. 1944. Osnovy sravnitelnoj anatomii bespozvonočnych. Moskva.

—. 1964. Osnovy sravnitelnoj anatomii bespozvonočnych. Moskva. T. 1 i T. 2.

BRZESKI M. W., SANDNER H. 1974. Zarys nematologii. PWN, Warszawa.

BÜTSCHLI O. 1876. Untersuchungen über freilebenden Nematoden und die Gattung *Chaetonotus. Ztschr. Wiss. Zool.* 26: 363-413.

CAMERON T. W. 1962. Host specificity and the evolution of helminth parasites. *Adv. Parasitol.* 2: 156-230.

CHABAUD A. G. 1957. Spécificité parasitaire chez les nématodes parasites des vertébrates. Premier Symposium sur la spécifité parasitaire des parasites des Vertébres. Inst. Zool. Univ. Neuchâtel: 230-242.

CHITWOOD B. G. 1937. A revised classification of the Nematoda. *Papers Helminth.* Moscow: 67-79.

DE CONINCK L. 1965. Systématique des Nématodes. Sous-classe des Adenophorea. In: Traité Zool. 4: 586-731.

GREEF R. 1869. Untersuchungen über einige merkwürdige Formen des Arthropoden und Würm-Typus. *Arch. Naturgesch.* 35: 71-121.

HYMAN L. H. 1951. The invertebrates. New York. Vol. 3.

INGLIS W. G. 1965. Patterns of evolution in parasitic nematodes. In: Evolution of parasites. Brit. Soc. Parasitol. London: 1-28.

MALACHOV V. V. 1986. Nematody. Stroenije, razvitije, sistema i filogenija. AN SSSR, Moskva.

MARTINI E. 1913. Über die Stellung der Nematoden im System. *Dt. Zool. Ges. Bremen* 23: 233-248.

MICHAJŁOW W. 1968. Zarys parazytologii ewolucyjnej. PWN, Warszawa.

NIEWIADOMSKA K., POJMAŃSKA T., MACHNICKA B., GRABDA-KAZUBSKA B. 1980. Zarys parazytologii ogólnej. PWN, Warszawa.

PARAMONOV A. A. 1937. Položenie Nematodes v sisteme. *Zap. Bolševskoj Biol. Stancii* 10: 97-117.

—. 1962. Osnovy fitogelmintologii. Moskva.

—. 1965. Nekotorye voprosy filogenii Rhabditida (Oeley, 1880) Chitwood, 1933. *Trudy GELAN* 16: 101-108.

RAUTHER M. 1909. Morphologie und Verwandschaftsbeziehungen der Nematoden. *Ergeb. Fortschr. Zool.* 1: 491-596.

SCHNEIDER A. 1866. Monographie der Nematoden. Berlin.

SEURAT L. G. 1920. Histoire naturelle des nematodes de la Berberie. 1. Morphologie, development, ethologie et affinities des nematodes. Alger.

SOROCZAN W. 1987. Kształtowanie się cykli rozwojowych pasożytniczych nicieni (Nematoda Rudolphi, 1808) z rodzaju *Rhabditis* Dujardin, 1845 i *Strongyloides* Grassi, 1879. *Wiad. Parazytol.* 33: 125-132.

SPRENT J. F. 1962. The Evolution of Ascaridoidea. *J. Parasitol.* 48: 818-848.

STEINBÖCK O. 1958. Schlusswort zur Diskussion Remane-Steinböck. *Verh. Dt. Zool. Ges.*: 196-198.

Otrzymano 12 VII 1993, zaakceptowano 5 X 1993