

POGLĄDY NA FILOGENEZĘ I SYSTEMATYKĘ NICIENI (*NEMATODA* RUDOLPHI, 1808)

Nicieńie są jedną z najliczniejszych grup świata zwierzęcego. Według M a l a c h o w a i wsp. [14] do roku 1982 opisano około 20 000 gatunków, wśród których mniej więcej 12 000 to nicienie swobodnie żyjące w wodach morskich, słodkich i glebie, prawie 5 000 gatunków stanowią pasożyty zwierząt i około 2 000 pasożyty roślin; w dalszym ciągu opisywane są nowe gatunki.

Do roku 1961 do typu *Nemathelminthes* S c h n e i d e r, 1873 (obleńce) zaliczano następujące gromady (klasy): *Gastrotricha* (brzuchorzęski), *Kinorhyncha* s. *Echinodera* (szczotkoryjce s. szczotkogłowy), *Rotatoria* (wrotki), *Nematoda* (nicieńie) i *Nematomorpha* s. *Gordiacea* (nitnikowce s. drucieńce). Z upływem czasu, nagromadzone nowe dane dotyczące pokrewieństwa wymienionych gromad zmieniły systematykę obleńców. Wyodrębniono wrotki jako typ *Rotifera* oraz połączono gromadę brzuchorzęsków i szczotkoryjców również w nowy typ *Nematorhyncha*. Ze względu na brak rzęsek były próby wydzielenia nicieni w odrębny typ nazywany *Nematoda*, *Nemata* lub *Nematoidea* [3, 5, 17] należący do nadtypu *Aschelminthes*. Jednak badania *R a s k i e g o* i wsp. [18] z użyciem mikroskopu elektronowego wykazały obecność rzęsek w kieszonkach narządów nabocznych (amphidia) w przedniej części ciała nicieni; rzęski występują także u innych obleńców, wobec tego nicienie traktuje się jako gromadę tego typu. Tak więc obecnie do typu *Nemathelminthes* należą dwie gromady: nicienie (*Nematoda*) i nitnikowce (*Nematomorpha*).

O rodowym pochodzeniu *Nematoda* wysunięto co najmniej kilkanaście mniej lub bardziej udokumentowanych hipotez. Próbowano wyprowadzać nicienie z wirków (*Turbellaria*), wrotków, ze szczecioszczękich (*Chaetognatha*) i z różnych grup stawonogów (*Arthropoda*), np. z neotenicznych larw muchówek. Wyrażano też pogląd, że nicienie i pozostałe niższe, niesegmentowane bezkręgowce tworzą zwartą grupę *Scolecida* (miąższniaki), wewnątrz której nie da się ustalić bliższych pokrewieństw, a wszystkie *Scolecida* pochodzą od wspólnego przodka. Uważano również, że nicienie są blisko spokrewnione z pierścienicami (*Annelida*) lub ze szkarłupniami (*Echinodermata*). Hipotezy te nie wytrzymały próby czasu i mają już dzisiaj znaczenie tylko historyczne.

Wyższe bezkręgowce mające twarde zewnętrzny szkielet wapienny lub chitynowy pozostawiły liczne ślady w pokładach dawnych epok geologicznych. Natomiast na zachowanych z eocenu i oligocenu nielicznych szczątkach kopalnych nicieni, szczególnie morfologiczno-anatomiczne nie dają się odczytać i niewiele wnoszą do rozważań o ich pochodzeniu. Dlatego ewolucję nicieni

i ustalenie ich filogenezy można odtwarzać opierając się tylko na teoretycznym wnioskowaniu, na dowodach pośrednich z anatomii porównawczej, fizjologii i embriologii.

Większość współczesnych badaczy uważa, że nicienie są najbliższej spokrewnione z brzuchorzęskami. Próbowano więc wyprowadzać nicienie bezpośrednio z brzuchorzęsków. Przeważa jednak pogląd, że obydwie te grupy mają wspólnego przodka, który miał przypominać dzisiejsze, najprymitywniejsze morskie wirki prostojelitowe (*Rhabdocoela*). Szczegółowej analizie dowodowej doczekała się koncepcja P a r a m o n o w a [15]. Według niego dla wyjaśnienia filogenezy nicieni duże znaczenie miały badania nad brzuchorzęskami morskimi z rzędu *Macrodasyoidea*. Paramonow podaje warunki, które doprowadziły do ewolucji prymitywnych przodków brzuchorzęsków i nicieni w kierunku dzisiejszych nicieni. Za pierwotne środowisko, w którym powstawały nicienie, uważa dno morskie bogate w osady piasku i szczątki organiczne. Przodkami brzuchorzęsków i nicieni były małe organizmy, poruszające się za pomocą rzęsek. Dobór naturalny preferował powstanie form o efektywnym sposobie poruszania się, co umożliwiło zwiększenie rozmiarów ciała, przy zachowaniu zdolności przemieszczania się w osadzie dennym lub na jego powierzchni. Tendencję taką można zaobserwować również u współczesnych brzuchorzęsków. Przodkowie nicieni zaczęli poruszać się „węzowatym” ruchem, wyginając ciało na boki, a konsekwencją tego był rozwój silnej muskulatury. Wystąpiło zjawisko tzw. polaryzacji tkanek, tj. ujednoczenia orientacji komórek w tkance, co podniosło sprawność tkanek. Dzisiejsze nicienie mają bardzo sprawne mięśnie, czego dowodem jest ich wysokie zapotrzebowanie tlenowe. Równocześnie dobór naturalny preferował rozwój elastycznego oskórka i zanik przydatków na jego powierzchni, co było korzystne przy poruszaniu się między ziarnkami piasku i szczątkami organicznymi. Preferował również wysoki turgor ciała i powiązania mięśni z oskórkiem, a także wydłużony, obły kształt ciała. Wszystkie te procesy umożliwiały coraz sprawniejsze poruszanie się w środowisku i doprowadziły w końcu do powstania pierwotnych nicieni.

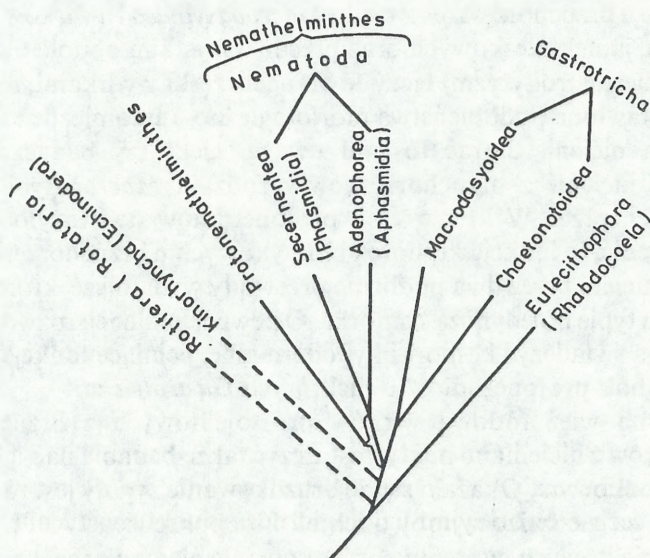
Między brzuchorzęskami z rzędu *Macrodasyoidea* i nicieniami istnieją duże podobieństwa w budowie morfologiczno-anatomicznej. Są to organizmy o wydłużonej budowie i dwubocznej symetrii ciała, w przekroju poprzecznym zwykle okrągłe, mają terminalnie umieszczony otwór gębowy, podobną budowę gardzieli i jelita oraz ogonową część ciała za otworem odbytowym, położonym po stronie brzusznej. Gardziel brzuchorzęska i nicienia jest umięśniona promiennie i ma trójkątne światło. Jama gębowa brzuchorzęska łączy się z gardzielą kształtu walcowatego, niekiedy u *Chaetonotoidea* przy końcu rozszerzoną buławkowato, tak jak w gardzieli rabsitopodobnej nicienia. Jelito przednie i tylne u jednych i drugich jest pochodzenia ektodermalnego, środkowe zaś zbudowane jest z komórek entodermalnych i nie ma wici ani rzęsek. Brzuchorzęski i nicienie pod syncytialną hypodermą mają mięśnie gładkie, ułożone podłużnie. Jednak u brzuchorzęsków nie tworzą one jednolitej warstwy, lecz przebiegają jako oddzielne, cienkie pęczki, wskutek tego brzuchorzęski nie mają

zwartego wora powłokowo-mięśniowego, tak jak nicienie. U brzuchorzęsków i nicieni podobny jest również układ nerwowy, chociaż brzuchorzęski mają tylko dwa podłużne pnie nerwowe odchodzące od obrączki nerwowej ku tyłowi ciała. Natomiast u nicieni układ nerwowy zbudowany jest z pierścienia okołogardzielowego, odchodzących od niego nerwów do warg i narządów czuciowych oraz sześciu pni nerwowych, od których odchodzą nieliczne odgałęzienia. Na tylnym końcu ciała u brzuchorzęsków otwierają się gruczoły lepne. Również wiele gatunków swobodnie żyjących nicieni ma gruczoły ogonowe, wytwarzające lepką wydzielinę, za pomocą której zwierzęta te przyczepiają się do podłoża.

Między brzuchorzęskami i nicieniami istnieją także podobieństwa fizjologiczne. Brzuchorzęski są zwierzętami mającymi stałą dla każdego gatunku liczbę komórek (eutelia). Każda część ich ciała zbudowana jest z określonej liczby komórek i według stałego wzoru. U *Chaetonotoidea* na przykład jelito składa się z czterech rzędów komórek, a u *Macrodasyoidea* przynajmniej z ośmiu. Podobnie jest i u nicieni, u których w rozwoju postembrionalnym nie zwiększa się liczba komórek, z wyjątkiem jelita i układu rozrodczego. W miarę wzrostu zwiększają się znacznie tylko wymiary komórek mięśniowych i wydalniczych oraz tworzy się syncytium komórkowe w hypodermie. Podziały komórek ustają, więc wraz z zakończeniem rozwoju embrionalnego, wzrost i regeneracja zarówno u brzuchorzęsków jak i u nicieni są niemożliwe. Podobieństwo można również zauważyć między czynnością urzęsionych amfidiów u nicieni a jamkami rzęskowymi niektórych morskich brzuchorzęsków. W obu przypadkach pełnią one rolę zmysłowych narządów chemorecepcyjnych i reorecepcyjnych, wrażliwych na bodźce chemiczne środowiska zewnętrznego i na kierunek prądu wody. Występowanie u brzuchorzęsków z rzędu *Macrodasyoidea* i u wirków rzęskowego pokrycia ciała, jamek rzęskowych oraz przede wszystkim obupłciowego układu rozrodczego (hermafrodytyzm) łączy te brzuchorzęski z wirkami, równocześnie jednak przedstawione podobieństwa morfologiczno-anatomiczne i fizjologiczne zbliżają je do nicieni. Biorąc to pod uwagę, niektórzy badacze próbowali wyprowadzać nicienie z brzuchorzęsków z rodzaju *Macrodasyoidea*. Jednak odkrycie u nich przez W i l k e ' g o protonefridiów podważyło tę hipotezę. Należy nadmienić, że funkcja komórek płomykowych u brzuchorzęsków została zastąpiona u nicieni przez dwa podłużne przewody wydalnicze, które są w swym podstawowym typie pojedynczą komórką. O pewnej tendencji rozwojowej w tym kierunku mogą świadczyć komórki hypodermalne, pełniące funkcje wydalnicze występujące obok protonefridiów u niektórych *Gastrotricha*.

Dowodów na więź rodową wirków prostojelitowych z brzuchorzęskami i brzuchorzęsków z nicieniami miały dostarczyć także badania nad ich wczesnym rozwojem zarodkowym. Okazało się, że bruzdkowanie zygoty jest różne dla tych grup zwierząt, co nie świadczyłoby o ich bliskim pokrewieństwie. U niektórych wirków prostojelitowych występuje bruzdkowanie nieregularne, tzw. „anarchistyczne” o charakterze wtórnym, ale uważane jest za odchylenie od typowego dla tego rzędu bruzdkowania spiralnego. Natomiast sposób bruzdkowania brzu-

chorzęsków nie jest jeszcze dostatecznie poznany. Wiadomo tylko, że w początkowych stadiach jest ono zupełne i równomierne. Dlatego też próbowano wyprowadzać nicienie od słodkowodnych wirków prostojelitowych, ale poprzez wrotki, u których bruzdkowanie jest bilateralne (dwubocznie symetryczne), tak jak u nicieni. Ponadto wrotki i nicienie mają stałą liczbę komórek ciała i dobrze rozwiniętą pierwotną jamę ciała (pseudoceloma) wypełnioną płynem surowicznym, w odróżnieniu od słabo wykształconej jamy ciała brzuchorzęsków. Ostatecznie z porównania budowy narządów i ich czynności u obu tych grup zwierząt można wnioskować z dużym prawdopodobieństwem o bliższym pokrewieństwie nicieni z brzuchorzęskami niż wrotkami, tym bardziej że wrotki mają protonefridia, a rozwój znamionują swoiste właściwości. Tak więc w świetle przedstawionych faktów najbardziej prawdopodobny wydaje się pogląd przyjmujący pochodzenie brzuchorzęsków od morskich wirków prostojelitowych *Eulecithophora* (wirki zaliczane dawniej do rzędu *Rhabdocoela*) i odszczepienie się nicieni od podstawy ich pnia rodowego, a więc od hipotetycznej grupy *Protonemathelminthes*. Rodzaj *Pro-rhynchopsis* stanowiłby formę pośrednią między wirkami prostojelitowymi a brzuchorzęskami. Przyjmując, że nicienie rozwinęły się ze wspólnego dla nich i brzuchorzęsków przodka, którego można upatrywać w dawnych organizmach zbliżonych do dzisiejszych wirków prostojelitowych, na ryc. 1 przedstawiono schemat ewolucyjnych powiązań w obrębie typu *Nemathelminthes* i z innymi spokrewnionymi taksonami. Ze schematu wynika, że od wspólnego pnia rozwojowego najpierw oddzieliły się *Rotifera* i *Kinorhyncha*, a dopiero później *Nematoda*.



Rys. 1. Schemat powiązań filogenetycznych w obrębie typu *Nemathelminthes* i innych spokrewnionych z nim taksonów, wywodzących się z *Eulecithophora* (*Rhabdocoela*)

Wyjątkami w zgodnej opinii współczesnych autorów o bliskim pokrewieństwie nicieni i brzuchochrzęsków są poglądy K a e s t n e r a [12] i A n d r a s s y ' e g o [1]. K a e s t n e r wyprowadza nicienie z przodków *Protostomia* (pierwouste), tzw. *Archispiralia*. Wydaje się jednak, że hipoteza ta jest spekulatywna, a na jej poparcie brak konkretnych dowodów. Natomiast A n d r a s s y zakłada bliskie pokrewieństwo nicieni z nitnikowcami, uważając, że nicienie rozwinęły się wprost z prymitywnych *Metazoa* (wielokomórkowce), poprzez *Protonemathelminthes*. Zestawia on cechy upodabniające i różniące nicienie od innych grup bezkręgowców i oblicza procent prawdopodobieństwa (P) poszczególnych grup do nicieni, według wzoru:

$$P = \frac{\text{liczba wspólnych cech}}{\text{ogólna liczba badanych cech}} \cdot 100.$$

Wyniki tych badań sugerują istnienie bliskiego pokrewieństwa nicieni z nitnikowcami, stosunkowo bliskiego z niezmogowcami (*Priapulida*), brzuchochrzęskami i szcztokoryjcami oraz znaczenie dalszego z innymi grupami bezkręgowców. Teoria ta jest interesująca, gdyż jest pierwszą próbą ściślejszego, nie opartego na spekulatywnych rozważaniach wyjaśnienia stosunków filogenetycznych nicieni z innymi bezkręgowcami. Stanowisko A n d r a s s y ' e g o spotkało się z krytyką C o o m a n s a [7], który sądzi, że nie można przyjmować za miarę podobieństwa tylko liczby wspólnych i różnych cech. Uważa on, że podobieństwa mogą być wynikiem konwergencji, a tym samym nie mogą być świadectwem pokrewieństwa filogenetycznego. Również sam dobór i liczba uwzględnionych cech są w znacznym stopniu zależne od badacza, co może mieć wpływ na ostateczny wynik.

Podobne trudności, jakie występują przy ustaleniu pochodzenia nicieni jako grupy, mają też miejsce przy ustalaniu pokrewieństwa między samymi nicieniami. Przyczyną tego stanu jest fakt, że nicienie stanowią bardzo liczną grupę zwierząt i wykazują dużą jednorodność morfologiczną mimo ogromnej różnorodności trybu życia, co przy odmiennej interpretacji przez różnych badaczy znaczenia poszczególnych cech morfologicznych powoduje, że nie można przedstawić systemu, który w pełni odzwierciedlałby poglądy wszystkich badaczy. Dlatego zdarzają się przypadki występowania tzw. gatunków fizjologicznych, nie różniących się cechami morfologicznymi. Wiele nicieni jest przy tym pasożytami, co prowadzi do powstania specyficznych przystosowań i redukcji szczegółów budowy ciała. Jednak na ogół istnieją różnice anatomo-morfologiczne pozwalające na wyróżnienie poszczególnych taksonów, lecz niedostateczne poznanie całej grupy nie zawsze pozwala na ocenę znaczenia poszczególnych cech z ewolucyjno-fizjologicznego punktu widzenia. Toteż obok cech morfologicznych cenne są informacje o sposobie i środowisku życia nicieni a także przebiegu ich cykli rozwojowych. Na znaczenie filogenetyczne znajomości cykli rozwojowych w klasyfikacji pasożytów zwróciła uwagę J a n i -

s z e w s k a [11] z zastrzeżeniem, że do tego zagadnienia należy podchodzić bardzo ostrożnie, bo niejednokrotnie nicienie należące do bliskich jednostek taksonomicznych wykazują różnicowanie biologiczne, a przebieg cykli rozwojowych wielu gatunków nicieni dotychczas jest jeszcze nieznanym.

Podwaliny pod systematykę nicieni położył badacz amerykański C h i t - w o o d [3, 5], który nadał im rangę typu i dokonał podziału na dwie gromady: *Phasmidia* i *Aphasmidia*. Później okazało się, że nazwa *Phasmidia* jest preokupowana dla określenia jednego z rzędów owadów i dlatego C h i t w o o d [6] i zanim inni zaczęli używać nazwy *Secernentea* Linstow, 1905 i odpowiednio *Adenophorea* Linstow, 1905 dla *Aphasmidia* [13]. Zasadniczą cechą diagnostyczną i jednocześnie systematyczną pozwalającą mu podzielić nicienie na dwie gromady (od czasu odkrycia rzęsek w amfidiach traktowane jako pogromady s. podklasy) jest występowanie narządów czuciowo-wydzielniczych, tzw. gruczołów przyogonowych (*phasmidia*) i brak właściwych gruczołów ogonowych u *Secernentea*, natomiast brak gruczołów przyogonowych i zazwyczaj występowanie gruczołów ogonowych u *Adenophorea*. Nie są to jednak cechy, na podstawie których B. C h i t w o o d wydzielił obie gromady. Ich przedstawiciele różnią się również budową kutikuli, amfidów, otworu gębowego, gardzieli, układu wydalniczego, rozrodczego i głowowych narządów czuciowych. W swoim podziale zauważył jednak wiele wyjątków dlatego też zaliczanie poszczególnych gatunków nicieni do *Phasmidia* i *Aphasmidia* było możliwe na podstawie przewagi cech jednego z taksonu. Bardziej szczegółowe badania wykazały, że istnieje wiele form, które trudno zaliczyć w zdecydowany sposób do którejkolwiek z podgromad. G o o d e y [10] nie uznaje w związku z tym podziału na podgromady i dzieli od razu gromadę N e m a t o d a na rzędy. C h i t w o o d B. i C h i t w o o d M. [4] wyróżnili w gromadzie *Phasmidia* dwa rzędy: *Rhabditida* (nicienie swobodnie żyjące i pasożyty zwierząt) oraz *Spirurida* (wyłącznie formy pasożytnicze), a w gromadzie *Aphasmidia* również dwa rzędy — *Chromadorida* (swobodnie żyjące) i *Enoplida* (głównie swobodnie żyjące i nieliczne pasożytnicze). Również P e a r s e [17] przyjął podział nicieni na dwie gromady: *Phasmidia* (= *Secernentea*) i *Aphasmidia* (= *Adenophorea*), ale rzędy C h i t w o o d ó w traktował jako podgromady, zmieniając im końcówki — *ia*: *Rhabditia*, *Spiruria*, *Chromadoria* i *Enoplia*. Podział C h i t w o o d ó w na *Phasmidia* i *Aphasmidia* przyjęli także autorzy radzieccy S k r j a b i n i S z u l c [19], lecz w podgromadzie *Phasmidia* wyodrębnili trzeci rząd *Ascaridia* zawierający pasożyty kręgowców i stawonogów, oraz de C o n i n c k [8], który zaproponował, żeby w podgromadzie *Adenophorea* wyróżnić dwa nadrzędy: *Chromadoria* i *Enoplia*. Według opinii C h i t w o o d ó w [4] w ewolucji nicieni wcześniej miały się oddzielić *Phasmidia*. Gatunki z tej podgromady występują przeważnie w glebie i wodach słodkich lub są pasożytami zwierząt i roślin, natomiast przedstawiciele z podgromady *Aphasmidia* przeważnie żyją w wodach

słonych, a tylko niektóre zasiedlają gleby i wody słodkie lub są pasożytami zwierząt i roślin. Według nich form najprymitywniejszych należy szukać wśród nicieni w podrzędzie *Rhabditina*. Przodkowie o „rabditoidalnej” budowie ciała przystosowali się do saprobiontycznych warunków życia i z takich wyjściowych, swobodnie żyjących rabditopodobnych form mają wywodzić się współczesne, swobodnie żyjące i pasożytnicze nicienie zwierząt. Podział systematyczny B. C h i t w o o - d a na *Phasmidia* i *Aphasmidia* ma swoje potwierdzenie w rozwoju ontogenetycznym *Nematoda*. U nicieni z grupy pierwszej z reguły inwazyjną dla żywiciela ostatecznego jest larwa III stadium (L_3), a dla pośredniego — larwa I stadium (L_1), podczas gdy u nicieni z grupy drugiej dla żywiciela ostatecznego inwazyjne są larwy I stadium. Ponadto C h a u b a u d [2] zwrócił uwagę, że istnieje korelacja między typem cyklu rozwojowego nicieni a cechami morfologicznymi, na podstawie których oparta jest systematyka. Natomiast D r o z d o w s k i j [9] zauważył, że istnieją różnice w rozwoju embrionalnym u przedstawicieli *Adenophorea*. U nicieni z rzędu *Chromadorida* w stadium dwóch blastomerów entoderma usytuowana jest w tylnym blastomerze, a u *Enoplida* w przednim. Autor uznał tę cechę jako diagnostyczną na szczeblu podgromad.

Pogląd C h i t w o o d ó w kwestionuje P a r a m o n o w [16] i de C o n i n c k [8], którzy wysunęli hipotezę, że bardziej prymitywne i starsze filogenetycznie są *Aphasmidia*, natomiast *Phasmidia* mają pochodzenie wtórne. Według nich *Aphasmidia* rozwinęły się jako organizmy zasiedlające wody słone, a następnie słodkie i glebę. Natomiast *Phasmidia* po opanowaniu lądowego środowiska, bogatego w rozkładającą się substancję organiczną, przeszły do pasożytnictwa w roślinach, zwierzętach bezkręgowych i kręgowych. P a r a - m o n o w, podobnie jak i de C o n i n c k skłaniają się ku pogładowi, że jeżeli w ogóle można mówić o „prototypie” nicieni, to należy szukać wśród morskich gatunków z rzędu *Chromadorida*, u których nie stwierdzono organizmów pasożytniczych.

Innego zdania jest badacz węgierski A n d r a s s y [1], który oparł nową systematykę nicieni na matematycznej analizie cech anatomo-morfologicznych, wyróżniając nie dwie, ale trzy podgromady *Nematoda*: *Torquentia*, *Secernentia* i *Penetrantia*. *Torquentia* (odpowiednik *Chromadorida*) i *Penetrantia* (odpowiednik *Enoplida*) zostały wyodrębnione przez podział dotychczasowej podgromady *Adenophorea*. *Secernentia* natomiast jest odpowiednikiem podgromady *Secernentea* ze zmienioną końcówką. Uzasadnieniem zmian nazewnictwa były najbardziej charakterystyczne cechy grup: u *Torquentia* występowanie spiralnych narządów nabocznych, a u *Penetrantia* występowanie kieszonkowatych narządów nabocznych wnikających w głąb hypodermy. A n d r a s s y po zestawieniu cech diagnostycznych dotychczasowych podgromad *Secernentea* i *Adenophorea* zauważył, że *Secernentea* są grupą o wiele bardziej jednolitą morfologicznie niż *Adenophorea*. Proporcje stałych, niezmiennych cech wynoszą 17:4, tzn., że w pierwszej grupie wykryto 17 stałych cech, a w drugiej tylko 4. *Adenophorea* wykazują dużą zmienność morfologiczną i ekologiczną. Należą tu

nicienie swobodnie żyjące morskie, słodkowodne, glebowe oraz pasożytnicze. Również ta różnorodność wskazuje, że *Adenophorea* nie mogą stanowić jednorodnej grupy. Analizując z kolei cechy charakterystyczne *Chromadorida* i *Enoplida* — na które według C h i t w o o d ó w [4] dzielią się *Aphasmidia* = *Adenophorea* — można zauważyć, że *Chromadorida* mają 10 stałych cech, a *Enoplida* 7. Zestawiając natomiast cechy charakterystyczne dla trzech jednostek systematycznych: *Secernentea*, *Chromadorida* i *Enoplida*, otrzymujemy 21 stałych cech u *Secernentea*, 16 u *Chromadorida* i 14 u *Enoplida*. Cechy te dotyczą narządów sensorycznych, rozrodczych i gruczołów gardzielowych. Na tej podstawie A n d r a s s y doszedł do wniosku, że *Secernentea*, *Chromadorida* i *Enoplida* różnią się od siebie zbliżoną liczbą cech charakterystycznych i w związku z tym *Chromadorida* i *Enoplida* mogą być awansowane i uważane za taksony tej samej rangi co *Secernentea*, czyli podgromady. Okazało się, że należące przedtem do *Adenophorea* grupy *Chromadorida* i *Enoplida* nie są bardziej spokrewnione niż *Secernentea* i *Chromadorida* i że najbardziej jednolitą jest podgromada *Secernentea*, a najmniej *Enoplida*. A n d r a s s y na podstawie analizy serii ewolucyjnych nicieni (tzn. gatunków wykazujących stopniowy rozwój lub wtórną utratę danej cechy), również doszedł do wniosku, że *Torquentia* (*Chromadorida*) mogą być uważane za najpierwotniejsze, ponieważ wykazują najwięcej cech prymitywnych i ze względu na brak u nich gatunków pasożytniczych. Większość z nich żyje w wodach słonych i śródlądowych, tylko nieliczne zasiedlają biotopy glebowe. Autor sądzi, że tworzą one pień *Nematoda*, podczas gdy *Secernentia* i *Penetrantia* (*Enoplida*) stanowią młodsze odgałęzienia, wśród których występują gatunki swobodnie żyjące, pasożyty roślin, bezkręgowców i kręgowców. Za najmłodszą filogenetycznie i najbardziej jednorodną grupę A n d r a s s y uważa natomiast *Secernentia*.

Następną propozycję nowej systematyki nicieni przedstawili badacze radzieccy M a l a c h o w i wsp. [14], którzy gromadę *Nematoda* podzielili także na trzy podgromady: *Enoplia*, *Chromadoria* i *Rhabditia*. Według tej systematyki zakres *Enoplia* i *Chromadoria* pokrywa się z wprowadzonymi przez P e a r s a [17] podgromadami o tej samej nazwie. Podgromada *Rhabditia* zawiera natomiast nicienie, które we wcześniejszych podziałach systematycznych należały do podgromady *Phasmidia* (= *Secernentea*). Czyli podział M a l a c h o w a i wsp. na podgromady odpowiada podziałowi zaproponowanemu przez A n d r a s s y ' e g o, tzn. *Enoplia* = *Penetrantia*, *Chromadoria* = *Torquentia* i *Rhabditia* = *Secernentia*. Ich zdaniem w rozwoju rodowym nicieni wylaniają się dwie filogenetyczne linie, jedna z nich daje początek nicieniom podgromady *Enoplia*, a druga — *Chromadoria*. Podgromada *Chromadoria* zawiera swobodnie żyjące morskie, rzadziej słodkowodne i glebowe nicienie. Nie występują w niej pasożyty, co jest jednym z dowodów wskazujących na prymitywność grupy; najprymitywniejsze formy występują w rzędzie *Monhysterida*. Natomiast podgromada *Rhabditia* powiązana jest filogenetycznie z *Chro-*

madoria, na co wskazuje występowanie szeregu wspólnych cech, a obie grupy pochodzą od słodkowodnych lub glebowych przodków rzędu *Plectocida*.

Z przedstawionych rozważań wynika, że zasadnicza myśl systemu B. Chitwooda przetrwała, a obecne systemy nicieni są mniej lub bardziej zmodyfikowanymi wersjami układu zaproponowanego przez tego nematodologa. Należy nadmienić, że i na niższych szczeblach systematycznych panuje podobna niezgodność poglądów jak przy samym podziale nicieni na podgromady. Jest to zrozumiałe ze względu na podane wcześniej trudności napotykane przy klasyfikacji nicieni. Sprawiają one, że zagadnienia filogenezy i systematyki nicieni są do dziś sporne, a proponowane rozwiązania ciągle są mniej lub bardziej subiektywne. Z drugiej jednak strony, zaproponowane nowe podziały gromady *Nematoda* na trzy podgromady, w obecnym stanie wiedzy, zdają się najbardziej zbliżone do systemu naturalnego.

LITERATURA

1. Andrássy I. — *Evolution as a basis for the systematization of nematodes*. Akad. Kiado, Budapest 1976.
2. Chaubaud A. G. — *Essai d'Interpretation Phyletique des Cycles Evolutifs Chez les Nematodes Parasites de Vertebres, Conclusions Taxonomiques*. Ann. Parasit. Hum. Comp. 30: 83–126, 1955.
3. Chitwood B. G. — *A revised classification of the Nematoda*. J. Parasitol. 20, 2: 131–137, 1933.
4. Chitwood B. G., Chitwood M. B. — *The characters of a protonematode*. J. Parasitol. 20: 130–131, 1933.
5. Chitwood B. G. — *A revised classification of the Nematoda*. Papers Helminth, Moscow, 67–79, 1937.
6. Chitwood B. G. — *The designation of official names for higher taxa of invertebrates*. Bull. Zool. Nomenclat. 15: 660–695, 1958.
7. Coomans A. — *Evolution as a basis for the systematization of nematodes — a critical review and expose*. Nematologica 23: 129–136, 1977.
8. De Coninck L. — *Systématique des Nématodes. Sous — classe des Adenophorea*. [W:] *Traité de Zoologie*. P. Grassé (red.), Masson et Cie, Paris, 4, 4: 586–731, 1965.
9. Drozdowski E. M. — *Droblenije jajca u widow Eudorylaimus i rol droblenija w opredelenii sostawa podklassow nematod*. Dokl. AN SSSR. 222, 4: 1102–1108, 1975.
10. Goodey T. — *Soil and freshwater nematodes*. Butler and Tanner Ltd, London 1963.
11. Janiszewska J. — *Parasitogenetic rules. Janicki rule*. Zool. Pol. 5, 3: 31–34, 1949.
12. Kaestner A. — *Lehrbuch der speziellen Zoologie. Band I Wirbellose*. Gustav Fischer Verlag, Jena 1965.
13. Linstow O. — *Neue Helminthen*. Arch. Naturg. Berl. Jg. 71, 1, 3: 267–276, 1905.
14. Malachow W. W., Ryżikow K. M., Sonin M. D. — *Sistema krupnych taksonow nematod: podklassy, otrjady, podotrjady*. Zool. Żurnal. 61, 8: 1125–1134, 1982.
15. Paramonow A. A. — *Osnovy fitogelmintologii*. T.I. AN SSSR, Moskwa 1962.
16. Paramonow A. A. — *Niekotoryje woprosy filogenii Rhabditida (Oerly, 1880) Chitwood, 1933*. Tr. GELAN. 16: 101–108, 1965.

17. Pearse A. S. — *An introduction to parasitology*. Ch. Thomas, Baltimore 1942.
18. Raski D. J., Jones N. O., Roggen D. R. — *On the morphology and ultrastructure of the esophageal region of Trichodurus allius Jensen*. Proc. of Helminth. Society of Washington. 36, 1: 106–118, 169.
19. Skrjabin K. I., Szulc R. S. — *Osnovy obszchej gelmintologii*. Moskwa 1940.