

2702.4062/6/3.

ANNALES
UNIVERSITATIS MARIAE CURIE SKŁODOWSKA
LUBLIN — POLONIA

VOL. VI. 3.

SECTIO C

15.X.1951

Z Zakładu Zoologii Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
Kierownik: prof. Dr Wl. Michajłow
i z Zakładu Zoologii i Parazytologii U. M. C. S.
Kierownik: prof. Dr Z. Raabe

Włodzimierz MICHAJŁOW

„Stadialność” rozwoju niektórych tasiemców (*Cestoda*)
(Uderzająca analogia biologiczna)

„Стадийность” развития некоторых ленточных червей (*Cestoda*)
(Знаменательная биологическая аналогия).

Applying the phase theory to the development of some tapeworms (*Cestoda*)
(A striking biological analogy)

Jedną z podstawowych części składowych nowej teorii biologicznej obejmującej zagadnienie ewolucjonizmu i określonej mianem twórczego darwinizmu radzieckiego jest teoria stadialnego rozwoju roślin. Teoria ta została sformułowana i opracowana przez Łysenkę (w pracy pt. „Agrobiologia” i innych). Teoria stadialnego rozwoju roślin ujmuje podstawowe zagadnienia ontogenezy roślin wyższych nawiązując również do problemów ich filogenezy oraz wielu innych zagadnień ogólnobiologicznych.

Stadialność rozwoju roślin obserwował już Miczurin u drzew owocowych wykazując, iż u wieloletnich tych roślin poszczególne narządy a nawet poszczególne tkanki mogą się różnić pod względem stadiów rozwojowych (części stadialne młodsze i starsze).

Swą teorię stadialnego rozwoju roślin sformułował Łysenko głównie na podstawie obserwacji i doświadczeń nad jednorocznymi

zbożami (pszenica). Znane są szeroko jego prace nad jarowizacją zbóż.

Ł y s e n k o opracował szczegółowo stadium jarowizacji oraz stadium świetlne, wysuwając jednocześnie tezę o istnieniu innych stadiów, których poznanie zależy od dalszych badań.

Teorii stadialnego rozwoju roślin poświęcona jest obecnie bogata literatura, to też w tym miejscu można się ograniczyć do przytoczenia podstawowych jej założeń.

Teoria stadialnego rozwoju roślin opiera się na dwu głównych założeniach natury ogólnobiologicznej.

1. Należy wyraźnie odgraniczyć od siebie pojęcia wzrostu organizmu i jego rozwoju. Wzrost — to przyrost objętości i masy rozwijającej się rośliny i jej organów. Rozwój — to szereg kolejnych i koniecznych przemian, w normalnych warunkach zbiegających się w czasie ze wzrostem, lecz jakościowo odeń różnych, związanych z najistotniejszymi procesami fizjologicznymi, zmianami postaci przemiany materii, asymilacji i dysymilacji.
2. Organizm i jego otoczenie stanowią jedność dialektyczną, której wewnętrzne przeciwieństwa są zmienne, dynamiczne i uzależnione od tego, iż na różnych etapach swego rozwoju roślina zmienia swe wymagania wobec czynników otoczenia, zmienia swą naturę. Jak wiadomo przez dziedziczenie, Ł y s e n k o rozumie przekazywanie potomstwu zdolności wymagania przez organizm od otoczenia określonych warunków, niezbędnych dla życia i rozwoju.

Podstawy samej teorii stadialnego rozwoju roślin można najogólniej ująć w sposób następujący:

1. Rozwój osobniczy rośliny (ontogeneza) składa się z szeregu następujących po sobie jakościowo odrębnych stadiów.
2. Przejście od jednego stadium do drugiego charakteryzuje zmiana wymagań organizmu wobec warunków zewnętrznych. Chodzi przy tym o wymagania wobec całości otoczenia, nie jego z osobna wziętych czynników, choć niektóre z tych czynników odgrywają szczególną rolę w danym stadium, są dlań najbardziej charakterystyczne (np. wilgotność i temperatura w stadium jarowizacji, światło — w stadium świetlnym).

Warunki zewnętrzne można podzielić na:

- a) Warunki bytowania tj. takie bez których zgoła jest niemożliwe życie organizmu i jego rozwój (np. obecność pokarmu, wody itp.),
- b) Czynniki oddziałujące (ich obecność lub stopień nasilenia), których obecność lub nasilenie wpływają na rozwój, zmieniają jego przebieg,
- c) Warunki otoczenia nie wywierające bezpośredniego wpływu na życie organizmu i jego rozwój.

W różnych stadiach rozwoju mogą się zmieniać wymagania organizmu wobec wszystkich trzech grup czynników otoczenia, ich obecności lub nasilenia. Stosunek organizmu i otoczenia jest przy tym stosunkiem obustronnym.

3. Przy przejściu z jednego stadium do drugiego odbywa się skok jakościowy w postaci zmiany wymagań organizmu wobec czynników otoczenia. Jest on uwarunkowany stopniowym gromadzeniem się zmian ilościowych zachodzących w stadium poprzedzającym.
4. Warunkiem koniecznym zamknięcia pełnego cyklu rozwojowego w postaci zdolności wydania potomstwa (owocowania) jest przejście wszystkich normalnych stadiów rozwojowych w naturalnej ich kolejności, bez pominięcia żadnego z nich. Rozwój ten jest nieodwracalny, po przebyciu określonego stadium roślina nie może powrócić do stanu charakterystycznego dla stadium poprzedniego.
5. Zmienność czynników zewnętrznych oddziałujących szczególnie ważnych dla przebiegu poszczególnych stadiów powoduje zmienność organizmu w danym stadium. Zmienność ta może mieć charakter trwały i dziedziczny jeśli czynniki te działają w szeregu pokoleń i mają istotne znaczenie dla organizmu. Wynika stąd wielkie znaczenie przebiegu stadialnego rozwoju dla powstawania nowych gatunków (przemiana ozimych gatunków pszenicy w jare itp.).

W pracy pt. „Idealistyczna istota koncepcji biochemicznych mendelizmu — morganizmu“ S i s a k j a n (1950) pisze: „Organizmy różniące się swą naturą dziedziczną wymagają odmiennych zespołów czynników zewnętrznych, w tej liczbie także asymilowanych substancji przyrody nieżywej, dla przebycia właściwych im poszczególnych stadiów rozwoju, z których składa się cały cykl życiowy organizmu. Naj-

ważniejsze to założenie teorii stadialnego rozwoju roślin stworzyło trwałą fundament dla zrozumienia kierowniczej roli przemiany materii dla życia organizmów, dla badania naukowego natury przemiany materii jako podstawy właściwości dziedzicznych organizmów“.

Łysenko znalazł liczne potwierdzenia teorii stadialnego rozwoju roślin badając rozwój pszenicy, żyta, prosa i innych zbóż. Badania prowadzone na innym materiale roślinnym wykazały słuszność tej teorii. Teoria ta wyjaśnia szereg zjawisk związanych z rozwojem roślin dwuletnich jak marchew i kapusta (A w a k j a n, 1950) buraki cukrowe (B a z a w ł u k i inni).

Lewina (1949) rozszerza pojęcie stadialnego rozwoju roślin także na wyższe rośliny zarodnikowe (mszaki i paprotniki) wykazując niewłaściwość terminu „przemiana pokoleń“ w zastosowaniu do ontogenezy tych roślin i traktując gametofity i sporofity jako typowe stadia rozwojowe w rozumieniu Łysenki. Głębokie znaczenie teorii stadialnego rozwoju roślin w ostatnich latach zostało potwierdzone przez liczne już badania biochemiczne. Z dotychczasowych wyników tych badań można obecnie wyciągnąć wniosek, iż zgodnie z przypuszczeniem Łysenki, dla każdego stadium rozwojowego rośliny istnieje charakterystyczny jakościowo typ przemiany materii, dający się opisać przy pomocy odpowiednich ścisłych wskaźników biochemicznych, których wartość dla każdego stadium jest inna. Stwierdzono np. iż spółczynnik określający stosunek intensywności procesów asymilacji do dysymilacji jest w poszczególnych stadiach różny. W przeglądowej pracy na ten temat Rubin (1950) stwierdza, iż... „specyficzne właściwości procesów przemiany, odbywających się w roślinie w równym stopniu odzwierciedlają drogę rozwoju historycznego przebytą przez organizm, jak forma i budowa organizmu, jak dowolna inna jego właściwość. Charakter przemiany materii jest wyrazem całej poprzedniej historii gatunku, całego procesu jego rozwoju, wyrazem przystosowania funkcji organizmu do warunków środowiska zewnętrznego“. Teoria stadialnego rozwoju roślin zyskała w ten sposób poważną podbudowę biochemiczną.

Przytoczone powyżej fakty pozwalają wnioskować, iż teoria stadialnego rozwoju roślin dotyczy podstawowych zagadnień ontogenezy i filogenezy a jej sformułowanie stanowi jedno z największych odkryć biologicznych ostatnich czasów.

S e r g i e j e w (1950) dokonując przeglądu dotychczasowego rozwoju teorii stadialnego rozwoju roślin, dochodzi do następujących wniosków: „Reasumując wyniki wymienionych badań uczonych radzieckich, należy stwierdzić, iż dysponujemy materiałem, który pozwala uznać stadialność ontogenezy za podstawowe prawo w życiu roślin. Etapy indywidualnego rozwoju roślin są odbiciem ich filogenezy „są najbardziej intymnymi procesami właściwymi życia roślin” (Ł y s e n k o). One i tylko one warunkują rozwój i głębokie zmiany intensywności całego zespołu procesów fizjologicznych oraz reakcji ze strony roślin na wpływy zewnętrzne. Dlatego właśnie sądzimy, że teoria rozwoju stadialnego jest tą czerwoną nicią, która musi się przewijać przez cały ogromny materiał współczesnej fizjologii roślin wiążąc go w jedną całość”.

Teoria stadialnego rozwoju roślin jest ściśle powiązana z podstawowymi założeniami twórczego darwinizmu, opiera się na zasadach materializmu dialektycznego, stanowiąc ich twórcze rozwinięcie na gruncie biologii. Wskutek tego nabiera ona niewątpliwie ogólnobiologicznego znaczenia. Wynika stąd problem zastosowania i sprawdzalności teorii stadialnego rozwoju do świata zwierzęcego.

P a w ł o w s k i (1948) – pisał w tej sprawie: „Nauka o rozwoju stadialnym w zasadzie jest zastosowalna i do organizmów zwierzęcych wśród których liczne posiadają wyraźnie wyrażoną stadialność rozwoju w postaci metamorfozy ...”.

Jest rzeczą oczywistą, iż mechaniczne przenoszenie danych i uogólnień uzyskanych w oparciu o materiał roślinny na zwierzęta nie jest właściwe. Swoistość organizmów zwierzęcych w porównaniu z roślinnymi jest faktem bezspornym. Niemniej jednak, teoria stadialnego rozwoju roślin, rozumiana jako teoria ogólnobiologiczna może wytyczyć odpowiedni kierunek badań ontogenezy zwierząt. Należałoby zwrócić uwagę przede wszystkim na zwierzęta bezkręgowce biorąc pod uwagę niższy poziom ich organizacji, większy stopień uzależnienia od zmienności elementarnych czynników otoczenia, i być może prostsze typy związków z warunkami zewnętrznymi.

Pożądanę tedy wydają się nowe badania eksperymentalne, prowadzone w tym kierunku, jak również przestudiowanie faktów znanych w zoologii w świetle teorii stadialnego rozwoju rozumianej jako prawo ogólnobiologiczne.

W pracy niniejszej dokonana zostanie próba zastosowania pojęć zaczerpniętych z teorii stadialnego rozwoju roślin do ontogenezy niektórych tasiemców (*Cestoda*).

Postembrionalne cykle rozwojowe wielu robaków pasożytniczych, zwłaszcza takich, u których zachodzi zmiana żywicieli, składają się z szeregu stadiów rozwojowych, którym odpowiadają określone postacie larwalne.

Zatrzymamy się nad cyklem rozwojowym niektórych tasiemców (*Cestoda*) z grupy *Pseudophyllidea*, a mianowicie *Triaenophorus lucii* (Müll.) (= *T. nodulosus* Pall.), *Triaenophorus crassus* Forel (= *T. robustus* Olsson), *Diphyllobothrium latum* (L.), *Ligula intestinalis* (L) oraz *Ligula colymbi* Zeder.

Są to tasiemce o nader złożonym cyklu rozwojowym (jajo, swobodnie żyjąca larwa — koracidium, 2 pasożytnicze postacie larwalne — procerkoid i plerocerkoid, oraz postać dojrzała płciowo). Ich jaja i swobodnie żyjące larwy rozwijają się w wodzie, procerkoidy — w różnych gatunkach *Copepoda*, plerocerkoidy — w różnych gatunkach ryb. Zjawiska związane ze zmianą żywicieli pośrednich są u tych tasiemców stosunkowo najlepiej poznane i ze wszech miar godne uwagi.

Zywicielem ostatecznym *T. lucii* i *T. crassus* są ryby (m. inn. *Esox lucius*), *D. latum* — ssaki (człowiek, pies), *Ligula* — ptaki wodne.

Rozpatrzmy po kolei poszczególne stadia rozwojowe wymienionych tasiemców z punktu widzenia: 1) specyficznych warunków otoczenia w jakich odbywa się rozwój każdego stadium (środowisko wodne dla swobodnie żyjących larw, ciało żywiciela — dla postaci pasożytujących, 2) związku pomiędzy danym stadium rozwojowym a środowiskiem w jakim odbywa się rozwój, 3) analogii do stadialności rozwoju odkrytej przez Łysenkę u roślin.

Jajo i rozwój embrionalny

Jaja wszystkich wyżej wymienionych tasiemców rozwijają się w wodzie. Jaja *T. lucii* i *D. latum* wyjęte z wody i osuszone bibułą giną w ciągu 2—3 minut. Skorupa jaj ulega jednostronnemu wklęsnięciu, embrion ginie. Obecność wody jest więc w danym przypadku warunkiem bytowania niezbędnych w rozumieniu biologii Łysenkowskiej. Czynniki oddziałującymi w tym stadium rozwojowym mogą być: obecność

w wodzie różnych domieszek, np. zawartość soli mineralnych, temperatura wody, ciśnienie wywierane przez słup wody na jaja, obecność powietrza w wodzie, światło. Liczni autorzy badali również wpływ rozmaitych substancji chemicznych na jaja robaków pasożytniczych mając na celu znalezienie praktycznych metod dehelmintyzacji. Ponieważ jednak chodziło im o czynniki wyraźnie sztuczne, niespotykane w warunkach naturalnych, możemy je pominąć w rozważaniach niniejszych.

Jako podstawowe formy reakcji jaj tasiemców na działanie czynników otoczenia należy przyjąć następujące wskaźniki: a) długość rozwoju embrionalnego w jajach, b) „przeżywanie“ jaj w danych warunkach, określane w procentowym stosunku jaj, z których wylęły się larwy do całości hodowli.

A) Wpływ składu wody na rozwój jaj

Eksperymentalnie sprawdzony został przebieg rozwoju jaj *T. lucii* w wodzie destylowanej oraz w wodzie morskiej (bałtyckiej) o różnej zawartości soli w porównaniu z rozwojem jaj w aqua fontis (Michałow 1939). Z doświadczeń tych wynika, iż rozwój w wodzie destylowanej przebiega na ogół tak samo jak w aqua fontis.

W wodzie morskiej z Bałtyku o zawartości 7‰ soli rozwija się przeciętnie 50% jaj, w hodowlach kontrolnych przeciętnie 83%.

Obserwacje hodowli prowadzonych w wodzie morskiej o różnej zawartości soli (od 1‰ do 25‰) wykazały, iż granicą przeżywania jaj stanowi zawartość soli 25‰ w wyższych stężeniach wszystkie jaja giną.

W wodzie zawierającej 35‰ soli jaja giną w drugim dniu po założeniu hodowli wśród dostrzegalnych objawów deformacji ich zawartości i skorupki. Przy pośredniej zawartości soli w wodzie morskiej obserwuje się maksymalny wylęg jaj w stężeniach zbliżonych do normalnych dla wody bałtyckiej (5‰—7‰). Zarówno przy stężeniach niższych jak i wyższych procent przeżywających jaj zmniejsza się. Czas rozwoju embrionalnego od chwili złożenia jaj przez tasiemca i założenia hodowli do momentu wylęgu ponad 50% larw w wodzie bałtyckiej (7‰ zasolenia) jest opóźniony w stosunku do tegoż czasu w hodowlach kontrolnych przeciętnie o 5 dni, jeśli hodowla jest prowadzona w temperaturze 15—15,5°C. W temperaturze 19—21°C różnice te nie występują. Również czas od chwili złożenia jaj przez tasiemca do momentu ukazania się w hodowli pierwszych larw jest

o 2—3 dni dłuższy w wodzie morskiej przy temperaturze 15—15,5°C, w hodowlach prowadzonych w temperaturze 19—21°C różnica ta nie występuje.

Ten związek pomiędzy dwoma czynnikami działającymi — składem wody, w której są trzymane jaja i temperaturą jest niewątpliwie godny podkreślenia, wskazując na konieczność uwzględnienia całości kształtu warunków otoczenia przy wyciąganiu jakichkolwiek wniosków odnośnie przeżywania jaj i czasu rozwoju embrionalnego.

Biorąc pod uwagę, iż *T. lucii* spotyka się w rybach słodkowodnych (dojrzałe — w przewodzie pokarmowym *Esox lucius*) oraz w niektórych rybach występujących w Bałtyku (*Esox lucius*, *Gasterosteus aculeatus*, *Nerophis ophidion*, *Zoarces viviparus* i *Perca fluviatilis* przy czym *Nerophis ophidion* i *Zoarces viviparus* — to ryby wyłącznie morskie (Markowski 1939) — można przypuścić, że normalny rozwój jaj tylko w wodzie słodkiej oraz w wodzie morskiej wyłącznie o zawartości soli typowej dla Bałtyku — jest wyrazem przystosowania się do jaj do rozwoju w tych warunkach, ustalenia się ich wymagań wobec określonych naturalnych warunków zewnętrznych. To, iż pewien procent jaj rozwija się w stężeniach trzykrotnie wyższych od normalnego oraz w stężeniach niższych, dowodzi pewnej ich plastyczności i zmienności rozwojowej.

B) Wpływ temperatury na rozwój jaj

Czas rozwoju jaj *T. lucii* zależy od temperatury otoczenia. Na podstawie kilkuletnich obserwacji (Michajłow — 1933—1939) można było stwierdzić, iż w niższej temperaturze (15—16°C) rozwój jaj trwa na ogół dłużej (7—8 dni) niż w temperaturze wyższej (19—21°C), kiedy trwa od 2 do 4 dni.

Z doświadczeń nad rozwojem jaj *T. lucii* przeprowadzonych w 1951 r. wynika, iż w temperaturze 32°C rozwój się nie odbywa i jaja giną.

W hodowli prowadzonej w temperaturze, która się wahała od 25°C do 29°C jaja zginęły również, w hodowli tej aż do chwili jej likwidacji nie znaleziono żywych larw.

Jaja zamrożone na czas jednej doby i trzymane następnie w temperaturze 15—17°C nie rozwinęły się.

Jaja zamrożone na czas 15 minut i trzymane następnie w tejże temperaturze rozwinęły się normalnie, ich rozwój przebiegał normalnie, jak w hodowlach kontrolnych.

Doświadczenia nad jajami zaawansowanymi w rozwoju, w których znajdowały się ukształtowane larwy, przeprowadzane w ten sposób, że jaja te były zamrażane w kropli wody na szkiełku, dały następujące wyniki: odmrożone po godzinie w temperaturze pokojowej niektóre jaja zawierały jeszcze energicznie poruszające się larwy; zamrożone ponownie i odmrożone po 6½ godzinach od chwili pierwszego zamrożenia, jaja w większości były martwe, 1% jaj zawierał jednak słabo poruszające się larwy.

Z tego wynika, że jeśli chodzi o temperaturę, przeżywanie jaj uwarunkowane jest: nie przekroczeniem temperatury 29°C, oraz nie zamrożeniem wody, w której przebywają na czas dłuższy niż jedna doba (amplituda wahań temperatury 0°—29°C).

Przy badaniu wpływu temperatury na czas rozwoju embrionalnego (podobnie zresztą jak przy obserwacji wpływu innych czynników), należy także uwzględnić moment indywidualnej zmienności przy reakcji na działanie tego czynnika, który może mieć poważne znaczenie selekcyjne. Zmienność ta może dotyczyć zarówno przeżywania jaj i ich wytrzymałości na zmiany warunków otoczenia jak i czasu rozwoju.

Przy hodowlach jaj *T. lucii* w różnych temperaturach zachodzą charakterystyczne wahania indywidualne w zakresie czasu trwania rozwoju embrionalnego. Uchwycić je można notując czas od chwili ukazania się danej hodowli pierwszych wylęglých larw do momentu wylęgu ostatnich. Czas ten w temperaturach pokojowych wynosi przeciętnie 7 do 9 dni, ale waha się od 2 do 14 dni (Michajłow, 1933). Z tego wynika, iż wahania indywidualne w czasie rozwoju jaj w tych samych warunkach mogą być bardzo szerokie, niektóre jaja rozwijają się w czasie przeszło trzykrotnie dłuższym, niż te, których rozwój trwa najkrócej. Przy tym w niższych temperaturach wahania indywidualne czasu rozwoju są większe niż w temperaturach wyższych. W temperaturze 19—21°C proces wylęgania się jaj przebiega w sposób bardziej jednolity.

W hodowlach przeprowadzonych w 1951 roku i trzymanyh w temperaturze wahającej się od + 2°C do + 5°C rozwój jaj przebiegał w sposób następujący: w 14—18 dniach od chwili założenia hodowli w niektórych jajach można było dostrzec formujące się onkosfery z haczykami, pierwsze koracidia opuściły jaja w 36 dniu rozwoju.

W hodowlach kontrolnych prowadzonych w temperaturze 15—16°C pierwsze koracidia ukazały się w 7 dniu. Przy temperaturze 2—5°C okres od założenia hodowli do ukazania się pierwszych larw trwał przeszło 5-krotnie dłużej, niż przy 15—16°C, oraz 18-krotnie dłużej niż przy temperaturze 19—21°C.

Biorąc pod uwagę, że dojrzałe płciowo okazy *T. lucii* spotykane są w Polsce na ogół od listopada do czerwca, a więc wtedy też składane są jaja, należy przyjąć, iż powinny one znosić dobrze wahania temperatury od +3 — +4°C (w zimie) od 15—20°C — na wiosnę.

Obserwacje nad hodowlami jaj *T. crassus* (Michajłow 1932) wskazują również, iż w temperaturze wyższej (20—21°C) rozwój ich trwa krócej (4—6 dni) niż w temperaturze niższej, wynoszącej 15—16°C (9—11 dni).

Analogiczne stosunki obserwowala Dubinina (1950) dla *Ligula colymbi*. W temperaturze 24—30°C rozwój jaj tego tasiemca trwał 5—6 dni, w temperaturze niższej okres ten ulegał przedłużeniu.

C. Wpływ ciśnienia na rozwój jaj

Oddawna zauważono, że czas rozwoju jaj tasiemców w hodowlach zależy od grubości warstwy wody, która je przykrywa, a więc od ciśnienia.

W hodowlach jaj *T. lucii* przykrytych warstwą wody grubości 5 cm rozwój trwał 12 dni gdy w hodowlach kontrolnych o grubości warstwy wody 1 cm — 7—8 dni (Michajłow 1933). Z doświadczeń wykonanych przeze mnie w 1938—39 roku, których dokumentacja uległa zniszczeniu w czasie wojny, wynikało iż w specjalnie skonstruowanym aparacie pod sztucznie zwiększonym ciśnieniem, czas rozwoju jaj ulegał przedłużeniu w miarę zwiększenia ciśnienia, jak również zmniejszała się zdolność przeżywania jaj, co się wyrażało w spadku procentowym ilości jaj opuszczonych przez larwy.

Przy ciśnieniu odpowiadającym ciśnieniu około 10 metrów słupa wody (dane przytaczane z pamięci) jaja w ogóle się nie rozwijały. Może to świadczyć o tym, że w warunkach normalnych jaja *T. lucii* przystosowane są do bytowania w stosunkowo płytkich zbiornikach wodnych i giną, jeśli opadają na znaczną głębokość.

D. Wpływ obecności powietrza w wodzie na rozwój jaj

Jaja *T. lucii* mogą się tylko rozwijać w wodzie zawierającej rozpuszczone powietrze, a więc w warunkach aerobowych. Z doświadczeń przeprowadzonych przeze mnie w 1939 r., o których wyżej była mowa, wynikało, iż jaja postawione w warunki anaerobowe (w długo gotowanej wodzie i pod warstwą oliwy przykrywającą warstewkę wody w hodowli) nie rozwijają się wcale.

Ustalenie stopnia wymagań jaj omawianych tasiemców co do obecności tlenu jest sprawą dalszych badań.

E. Wpływ światła na rozwój jaj

Pewne dane (Michajłow, 1939) — wskazywały na to, że obecność lub brak światła może mieć wpływ na przebieg rozwoju jaj *T. lucii*.

Wyniki doświadczeń przeprowadzonych w 1951 r. wykazały, iż w hodowlach prowadzonych w ciemności jaja rozwijają się nieco wolniej niż w kontrolnych. I tak w hodowli prowadzonej w ciemności pierwsze koracidia ukazywały się w 9 dniu, w kontrolnej — w 7 dniu od założenia. Procentowo ilość opuszczonych przez larwy jaj wynosiła kolejno w dniach 9—10%, 10 — 40%, 11 — 60%, 13 — 70%, 14 — 75%. W hodowli zaś kontrolnej — w 7 dniu — 1%, 8 — 40%, 9 — 60%, 10 — 80%, 11 — 90%. W hodowli kontrolnej koracidia wymarły i hodowla została zlikwidowana w 15 dniu od założenia, w hodowli prowadzonej w ciemności koracidia notowano jeszcze w 19 dniu od założenia hodowli.

Podobne dane uzyskano dla innych hodowli prowadzonych w ciemności.

Z powyższego wynika, iż w zakresie reakcji na różne czynniki u jaj tasiemców występuje znaczna zmienność. Jest rzeczą pożądaną wprowadzenie pewnych kryteriów stałych przy badaniu czasu rozwoju jaj tasiemców w różnych warunkach. Wydaje się, iż należy określać:

1. czas od założenia hodowli do ukazania się pierwszych larw,
2. stosunek procentowy jaj opuszczonych przez larwy do ogólnej liczby jaj, w każdym dalszym dniu,
3. maksymalną liczbę względną jaj opuszczonych przez larwy (procent jaj wylętych).

4. czas od chwili ukazania się pierwszych larw do momentu wyłęgu ostatnich,
5. czas od chwili ukazania się pierwszych larw do momentu wymarcia ostatnich,
6. czas trwania hodowli od jej założenia do obumarcia ostatnich larw.

Z przytoczonych wyżej danych odnoszących się do wpływu różnych czynników otoczenia na rozwój jaj omawianych tasiemców można wyciągnąć następujące wnioski:

1. Wymagania jaj odnośnie różnych oddziałujących czynników otoczenia wykazują u różnych gatunków tasiemców swoiste odchylenia.
2. Zmiany nasilenia różnych czynników otoczenia decydują o przeżywaniu jaj. Letalne granice wahań tych czynników są dość szerokie, w granicach tych zawsze przynajmniej część zarodków wykazuje zdolność przeżycia.
3. Zmiany nasilenia różnych czynników otoczenia wpływają na czas rozwoju embrionalnego.
4. Najwięcej jaj wykazuje zdolność przeżycia oraz najbardziej normalny przebieg rozwoju w warunkach zbliżonych do tych, jakie normalnie występują w przyrodzie.
5. Poszczególne czynniki otoczenia działają na jaja i ich rozwój w różny sposób, jeśli są wzięte z osobna (np. temperatura i zawartość soli w wodzie), to też winny być rozpatrywane i badane razem w różnych kombinacjach.
6. Spośród czynników otoczenia rozpatrzonych wyżej do warunków niezbędnych należy zaliczyć prócz obecności wody, także zawartość rozpuszczonego w niej powietrza. Do czynników oddziałujących wypadnie zaliczyć wahania zawartości soli w wodzie, wahania temperatury, obecność światła i wahania ciśnienia wody. Wpływają one na przeżywanie jaj (graniczna zawartość soli, krańcowe temperatury, wysokie ciśnienie), jak również na czas rozwoju embrionalnego. W warunkach naturalnych wahania takich czynników jak temperatura nie wydaje się nigdy osiągnąć granic letalnych dla jaj.
7. Istnieją znaczne wahania indywidualne zarówno co do zdolności przeżywania jaj w zmienionych warunkach (co może

mieć znaczenie selekcyjne i adaptacyjne) jak i co do czasu trwania rozwoju embrionalnego.

Jaja tasiemców są pierwszym stadium ontogenyzy tych robaków. Wykazują one określone wymagania wobec zespołu czynników otoczenia — reagują w pewnych granicach na zmiany czynników normalnie działających, co się wyraża w przeżywaniu pewnych i zagładzie innych, a więc w pewnej zdolności przystosowawczej, jak również w zmienności czasu rozwoju embrionalnego. Możemy tedy mówić o stadium jaja w ontogenezie tasiemców używając tego określenia w sensie zbliżonym do stadium rozwojowego obserwowanego u roślin.

Koracidium — swobodnie żyjąca larwa

U wszystkich omawianych tu tasiemców z jaja wylęga się swobodnie żyjąca larwa — koracidium.

Zarówno sposób wylęgania się larw jak i budowa koracidium *T. lucii* i *T. crassus* są dość dokładnie poznane (Michajłow, 1932, 1933). Wszyscy autorzy podkreślają, że w hodowlach czas życia koracidium jest bardzo ograniczony. Po kilkudziesięciu godzinach larwa ginie, o ile nie zostanie połknięta przez planktonowe *Copepoda*. Izolowane z hodowli larwy *T. lucii* żyją w pokojowej temperaturze 2 do 3 dni. Wkrótce po wylęgu koracidia tracą zdolność ruchu postępowego w związku z unieruchomieniem i zanikiem przednich rzęsek otoczki embrionalnej, wykonując ruch drgający na miejscu za pomocą pozostałych rzęsek; gdy i ten ruch ustaje larwy opadają na dno naczynia, otoczka embrionalna i oncosfera ulegają rozkładowi. Podobnie zachowują się koracidia *D. latum*.

Jednakże przeżywanie larw jak również czas ich życia uzależnione są od warunków otoczenia wodnego.

a) Wpływ zawartości soli w wodzie na koracidia

Istnieją pewne dane (Michajłow, 1939), dotyczące wpływu zawartości soli w wodzie morskiej na życie larwy *T. lucii* i czas jego trwania. W wodzie morskiej z Bałtyku (7‰ zasolenia) po 24 godzinach pozostaje przy życiu zaledwie 5% larw *T. lucii*, po 48 godzinach — 1%. Na ogół więc większość larw ginie prędzej niż w hodow-

lach kontroinych w wodzie słodkiej, choć niektóre okazy żyją równie długo.

Przy mniejszej zawartości soli w wodzie morskiej koracidia żyją dłużej — przy 2,33‰ zasolenia w czwartym dniu żyje jeszcze 12‰ izolowanych z hodowli larw. Koracidia trzymane w wodzie morskiej o zawartości soli powyżej 5‰ zachowują przez czas dłuższy wygląd jak tuż po wylęgu, ich otoczka embrionalna nie pęcznieje tak szybko jak to ma miejsce w wodzie słodkiej. Niektóre okazy tracą otoczki embrionalne i pelzają na dnie naczyń jak małe procerkoidy.

b) Wpływ temperatury

Z doświadczeń przeprowadzonych w 1951 r. wynika, iż izolowane z hodowli koracidia umieszczone w temperaturze $+30^{\circ}\text{C}$ giną po kilku godzinach. Koracidia izolowane w wodzie na szkiełkach przedmiotowych i wprowadzone do temperatury $+29^{\circ}\text{C}$ wykonują niezwykle szybkie i energiczne ruchy; po 40 minutach około 30‰ larw ginie, u wielu larw zaobserwować można pęknięcie otoczki embrionalnej, po $1\frac{1}{2}$ godzinach jeszcze około 10‰ larw żyje, po trzech godzinach giną wszystkie. Koracidia zamrożone na 24 godziny i wprowadzone następnie do temperatury pokojowej giną wszystkie. Przy wmarzaniu w lód niektóre okazy ulegają deformacji, ich otoczka embrionalna pęka, inne zachowują normalne kształty. Spośród larw zamrożonych na czas 15 minut, następnie wprowadzonych do temperatury pokojowej, 30‰ pozostaje przy życiu, niektóre zachowują otoczki embrionalne, inne pozbawione otoczek są jednak żywe. Zamrażanie larw w kropli wody na szkiełkach, przenoszenie następnie po kolei co pewien czas do temperatury pokojowej daje następujący obraz: po 30 minutach większość odmrożonych larw nie żyje, około 30‰ pozostaje przy życiu, niektóre poruszają się mimo to, że ich otoczka embrionalna uległa zniekształceniu lub zgoła rozpadła się, po godzinie zamrożenia pozostaje przy życiu około 5‰ larw, niektóre o silnie zdeformowanych otoczkach, poruszają jednak rząskami, uwolnione z otoczki wykonują na szkiełku ruchy przypominające zachowanie się onkosfer przy przejściu przez jelito żywiciela (ruchy haczyków embrionalnych); po $2\frac{1}{2}$ godzinach wszystkie larwy giną. Przeżywanie larw jest więc możliwe w granicach 0°C — 29°C , oraz przy wmarzaniu ich w lód na czas nie dłuższy niż $2\frac{1}{2}$ godziny.

Temperatura otoczenia wpływa również na czas życia larw. Podczas gdy w hodowli kontrolnej, prowadzonej w temperaturze 15°C—16°C larwy żyły 4 dni, przy czym w poszczególnych dniach przy życiu utrzymywał się następujący procent izolowanych larw: w 1 dniu — 100%, w drugim — 99%, w 3 — 95%, w 4 — 70% i w 5 — 0%; w hodowli prowadzonej w temperaturze wahającej się od 2,5—5°C larwy żyły do 13 dni, przy czym w poszczególnych dniach procent larw wynosił: w 1 dniu — 100%, w 2—3 — 100%, w 4 — 90%, 5 i 6 — 85%, 7 — 80%, 8 i 9 — 75%, 10 — 50%, 11 — 30%, 13 — 5%; w temperaturze więc wahającej się od 2,5—5°C koracidia żyły trzykrotnie dłużej, niż w temperaturze wahającej się od 15—16°C.

Z powyższego wynika, iż w temperaturze zbliżonej do tej, jaka panuje w zbiornikach wodnych w zimie (2,5—5°C) koracidia żyją znacznie (prawie trzykrotnie) dłużej niż w hodowlach prowadzonych w temperaturach pokojowych, a więc wbrew dotychczasowym poglądom czas życia koracidium (przynajmniej w zimie) należy przyjąć na 8—10 dni.

Dla *Ligula colymbi* Dubinina (1950 b) ustaliła czas życia larw na 35—40 godzin w temperaturze 24—30°C.

c) Wpływ światła na koracidia

W hodowlach koracidia *T. lucii* posiadające zdolność ruchu postępowego wykazują fototaksję dodatnią, gromadząc się w oświetlonych częściach naczynia (Michajłow, 1939).

Z doświadczeń przeprowadzonych w 1951 roku wynika, że zarówno przeżywanie izolowanych larw *T. lucii* trzymanyh w ciemności, jak i czas ich życia jedynie nieznacznie różni się od trzymanyh w świetle.

Koracidia pozbawione wody giną natychmiast. Ginią one również wkrótce w wodzie pozbawionej powietrza.

Powyższe dane pozwalają wnioskować, iż wymagania larw swobodnie żyjących *T. lucii* (a prawdopodobnie także innych omawianych tu tasiemców) poza czynnikami otoczenia bezwzględnie niezbędnymi dla ich życia (woda, powietrze rozpuszczone w wodzie) dotyczą zawartości soli mineralnych w wodzie oraz temperatury otoczenia. Zmiana nasilenia tych czynników odbija się zarówno na zdolności przeżywania larw jak i na długości ich życia. Istnieje przy tym indywidualna zmienność wyrażająca się w tym, że pewien procent larw przetrzymuje wa-

runki, przy których większość ginie np. w lodzie, i w tym, że niektóre z izolowanych larw żyją w danych warunkach znacznie dłużej, niż pozostałe.

Stadium koracidium charakteryzuje nie tylko swobodny, ale nader czynny, ekstensywny tryb życia. Koracidia *T. lucii* wykonują silne ruchy, ich rzęski wykonują 5–6 ruchów na sekundę. Młode larwy pływają z szybkością 0,2 mm na sekundę. Nawet starsze larwy wykonują silne ruchy drgające na miejscu, co na pewno zwraca na nie uwagę, oczlików. Dwie komórki płomykowe stanowiące aparat ekskrecyjny larwy pracują intensywnie, zwłaszcza podczas gdy rzęski poruszają się szybko.

Złożony aparacik komórek mięśniowych związany z haczykami embrionalnymi w zasadzie nie działa jeszcze, ale pewne jego ruchy można już zaobserwować. W ciągu krótkiego życia koracidium zachodzą w nim pewne zmiany histologiczne. W ciągu kilku godzin po wylęgu silnie pęcznieją komórki otoczki embrionalnej, osiągając pod koniec życia wskutek wakuolizacji rozmiary nieraz równe rozmiarom onkosfery. Pewne obserwacje wskazują na to, że wzrasta również liczba tzw. komórek germinatywnych w ciele onkosfery (Michajłow, 1933).

Wszyscy autorzy są zgodni, iż w stadium koracidium tasiemce nie pobierają pożywienia. Jak widać z przytoczonych wyżej danych stadium to charakteryzuje jednak intensywna przemiana materii i energii.

Jak wynika z przeglądu Iwanowa (1950) biochemia helminarów nie jest dotąd poznana w sposób wystarczający. Zwłaszcza mało danych jest odnośnie biochemii stadiów aerobowych, a więc i swobodnie żyjących larw. Autor ten stwierdza, iż w początkowych stadiach rozwoju *Cestoda* zwłaszcza u swobodnie żyjących larw, występuje najmniejsza ilość glikogenu i wypowiada pogląd, iż podstawowa ilość energii kinetycznej wyzwala się przy utlenieniu lipidów. (Łutta 1939) stwierdza, iż w swobodnie żyjących larwach *Cestoda* występują minimalne zapasy tłuszczów, które nie mogą się gromadzić w wyniku intensywnej przemiany materii i wykorzystywania zasobów glikogenu i lipidów. Proces gromadzenia tłuszczów następuje w dalszych stadiach rozwojowych. Moje obserwacje (1933) wskazują na to, iż pewne znaczenie dla przemiany materii larw a zwłaszcza ruchu rzęsek mają pewne ciała natury lipidoidalnej, znajdujące się pomiędzy komór-

kami otoczki embrionalnej larw *T. lucii* oraz ziarnistość w rzęskach koracidium.

Ilość tych ciałek w otoczce embrionalnej maleje w miarę starzenia się larwy.

Ł u t t a (1939) — obserwował zanik zapasów glikogenu w koracidium *D. latum* i w związku z tym obumieranie larw. Można tedy przypuścić, że ruchliwość larwy uwarunkowana jest zapasami ciałek lipoidalnych, podstawowa zaś przemiana materii — zapasami glikogenu.

W każdym razie biochemiczna charakterystyka stadium koracidium wymaga dalszych badań.

Zdolność wykonywania energicznych, łatwo dostrzegalnych ruchów jest warunkiem połknięcia larwy przez raczki wodne. Obserwacje wykazują, iż *Copepoda*, które się znalazły w otoczeniu larw rzucają się przede wszystkim na najbardziej ruchliwe larwy i polykają je. Dane odnoszące się do *T. lucii* (M i c h a j ł o w, 1932 b) wykazują, iż *Cyclops* w ciągu kilku minut może połknąć 50—60 larw. W przewodzie pokarmowym oczlika onkosfera traci otoczkę embrionalną prawdopodobnie głównie pod wpływem czynników natury mechanicznej i znalazłszy się w jelicie przechodzi przez jego ścianki używając w sposób charakterystyczny haczyków embrionalnych. Niekiedy w 3 minuty od chwili skontaktowania oczlika z larwami znajdują się te ostatnie już w jego jamie ciała.

Obserwacje przeprowadzone w 1951 r. wykazały, iż koracidia pożerane są także przez młodociane formy *Copepoda* — nauplius i kopepodit.

Jak stwierdzono (M i c h a j ł o w, 1932 b, 1935, 1939) — istnieją daleko idące różnice w reakcji onkosfer na działanie soków trawiennych różnych gatunków *Copepoda* i różny stopień odporności na nie larw różnych gatunków *Cestoda*.

Zachodzą trzy możliwości zaobserwowane istotnie w przyrodzie:

1. Wszystkie larwy ulegają strawieniu w przewodzie pokarmowym danego przedstawiciela *Copepoda*.
2. Większość larw ginie, lecz niektóre z nich przedostają się do jamy ciała żywiciela.
3. Larwy są odporne na działanie soków trawiennych *Copepoda* i wskutek tego znaczny procent onkosfer dostaje się do jamy ciała żywiciela.

Można więc podzielić poszczególne gatunki *Copepoda* odpowiednio na trzy grupy, w zależności od tego, jak zachowują się larwy danego tasiemca w ich przewodzie pokarmowym.

Grupa 1 —

Copepoda, których soki trawienne zabijają wszystkie onkosfery danego gatunku tasiemca, a zatem nie mogące w ogóle być żywicielami pośrednimi tego gatunku.

Grupa 2 —

Copepoda — których soki trawienne zabijają część onkosfer danego gatunku tasiemca, lecz wobec których część larw wykazuje odporność (a więc mogące być pomocniczym żywicielem pośrednim danego gatunku pasożyta).

Grupa 3 —

Copepoda, których soki trawienne nie zabijają larw (a więc mogące być głównym żywicielem pośrednim danego gatunku pasożytów).

Jeśli chodzi o *T. lucii* — do grupy 1 należą: *Diaptomus amblyodon* Maren, *D. castor* Jurine, *Cyclops viridis* Jurine; do grupy 2: *C. oithonoides* Sars, *C. vernalis* Fischer, *C. fuscus* Jurine, *C. bicuspidatus* Claus, *C. albidus* Jurine, *Diaptomus gracilis* Sars; do grupy 3: *C. serrulatus* Fischer, *C. strenuus* Fischer, *C. vicinus* Ulj.

Godnym podkreślenie jest fakt istnienia grupy pośredniej (drugiej), gdyż wskazuje on na istnienie zmienności adaptacyjnej u larw pasożytów i na zdolność niektórych, indywidualnie odporniejszych larw do przedostawania się do jamy ciała pomocniczego lub potencjalnego żywiciela i być może, opanowywanie w procesie ewolucyjnym tą drogą nowych żywicieli pośrednich — najpierw jako pomocniczych, później zaś jako głównych.

Warto również zanotować istnienie u *D. gracilis* swoistego dymorfizmu płciowego natury fizjologicznej, polegającego na tym, iż samice tego gatunku częściej zarażają się larwami *T. lucii* (40%), samce zaś rzadziej (10%). Różnice te nie występują w stosunku do *D. latum*.

Stwierdzono, iż wobec różnych gatunków tasiemców poszczególne gatunki *Copepoda* zachowują się rozmaicie jeśli chodzi o działanie soków trawionych i odwrotnie.

Tabelaryczne zestawienie danych odnoszących się do omawianych 4-rech gatunków *Cestoda* (Michajłow, 1932 b, 1938 — Michajłow i Wierzbicka, 1935, Dubinina, 1950 b), przedstawione później (tab. 1) pozwala na wyciągnięcie następujących wniosków:

1. Istnieje niewątpliwie specyficzność żywicieli względem pasażerów w tym stadium ich rozwoju. I tak *C. bicuspidatus* częściowo zaraża się *T. lucii* i *L. colymbi*, nie zaraża się natomiast *D. latum*; *D. gracilis* zaraża się łatwo larwami *D. latum*, znacznie słabiej *T. lucii* i *T. crassus*; *C. oithonoides* zaraża się silnie *L. colymbi*, słabo *T. lucii*; *C. viridis* wcale nie zaraża się *T. lucii*, zaraża się natomiast *L. colymbi*.
2. Pokrewne gatunki tasiemców *T. lucii* i *T. crassus* zarażają niemal w jednakowym stopniu *D. gracilis*, *C. strenuus* i *C. vicinus* natomiast larwy *D. latum* inaczej reagują na działanie soków trawionych tychże *Copepoda*.
3. Pomiędzy zarażeniem masowym a brakiem zarażenia istnieją fazy pośrednie, charakteryzujące się częściowym zarażeniem *Copepoda*.

Istnieje indywidualna zmienność wśród *Copepoda* w zakresie odporności na pasożyty, którą charakteryzuje procent zarażonych eksperymentalnie okazów *Copepoda*. Istnieje również indywidualna zmienność wśród onkosfer, którą charakteryzuje procent larw przedostających się do jamy ciała żywiciela w porównaniu z podstawową masą larw połkniętych przez dany okaz. Zarówno indywidualna zmienność *Copepoda*, jak i indywidualna zmienność larw *Cestoda* ulega znacznym wahaniom.

Analiza powyższych danych pozwala nadto ustalić pojęcie głównego żywiciela pośredniego (gr. 3) i pomocniczego (gr. 2) tasiemców. Pojęcie specyficzności okazuje się dość labilne wobec istnienia form przejściowych. Istnienie grupy żywicieli pomocniczych wskazuje drogę opanowania nowych żywicieli przez tasiemce w rozwoju ewolucyjnym.

Można sobie zadać nadto pytanie: Czy działanie przez pewien czas soku trawiennego żywiciela jest konieczne dla dalszego rozwoju onkosfery, czy go stymuluje?

Tabela 1.

COPEPODA																		
CESTODA		<i>D. amalyodon</i>	<i>D. castor</i>	<i>C. viridis</i>	<i>C. oithonoides</i>	<i>C. leuckarti</i>	<i>C. albidus</i>	<i>D. gracilis</i>	<i>C. insignis</i>	<i>C. fuscus</i>	<i>C. bicuspidatus</i>	<i>C. vernalis</i>	<i>C. serrulatus</i>	<i>C. strenuus</i>	<i>C. vicinus</i>	<i>C. gracilis</i>	<i>C. dybowskii</i>	<i>C. varicans</i>
<i>T. luci</i>	1*)	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	—**)	—	—
<i>T. crassus</i>	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	3	3	—	—	—
<i>D. latum</i>	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	1	—	2	2	2	—	—	—
<i>L. colymbi</i>	—	—	***) zar.	3	zar.	—	—	—	—	—	zar.	—	zar.	zar.	—	3	zar.	zar.

*) grupa wg podziału podanego w tekście.

**) — oznacza brak danych.

***) zar — zaruża się, lecz brak danych pozwalających zakwalifikować do odpowiedniej grupy.

Na to pytanie trudno jest w tej chwili odpowiedzieć. Technika eksperymentów, które mogłyby wskazać na odpowiedź -- np. wszczepianie onkosfer bezpośrednio do jamy ciała *Copepoda*, z pominięciem przewodu pokarmowego lub hodowli in vitro jest b. trudna.

Przypuszczenie, iż działanie soku trawiennego żywiciela na pasożyty jest potrzebne do przejścia onkosfery w stadium procerkoidu na razie przynajmniej nie opiera się na faktach. Otwartym problemem jest również, czy larwy które przeszły do jamy ciała żywiciela pomocniczego (gr. 2) i posiadają większą odporność na działanie jego soków trawionych jako pewną cechę indywidualną o charakterze przystosowawczym, mogą tę cechę przekazać potomstwu i czy tą drogą gatunki pasożytów uzyskują nową bazę dla swego ewolucyjnego rozwoju. Odpowiednie doświadczenia — np. hodowla kilku pokoleń tasiemców selekcyjowanych tą drogą, nawet przy użyciu techniki przyżyciowego barwienia larw (co udaje się z reguły we wszystkich stadiach) wydają się na razie niezwykle trudne do przeprowadzenia.

W świetle wszystkich powyższych danych wydaje się, że swobodnie żyjąca larwa, stadium koracidium -- onkosfery, może być rozumiane w sensie stadium rozwojowego używanym przez Ł. y s e n k ę, z następujących powodów.

1. Stadium koracidium jest jakościowo odrębne zarówno od poprzedniego (jajo) jak i następnego (procerkoid), jest wyraźnie scharakteryzowane morfologicznie (narządy embrjonalne, rzęski, otoczka) i fizjologicznie (niepobicranie pokarmów przy intensywności przemiany, aerobność)
2. Wymagania koracidium wobec całokształtu warunków otoczenia są nader charakterystyczne i odmienne od wymagań w innych stadiach.
3. Dla przejścia do następnego kolejnego stadium rozwojowego (procercooidu) konieczna jest zmiana warunków środowiska, przejście ze swobodnego wodnego trybu życia do pasożytniczego (w jamie ciała oczlika, a być może także pobyt w jego jelicie pod działaniem soków trawiennych).

Brak tych nowych warunków powoduje brak przejścia w stadium dalsze i zagładę larwy, co jest chyba cechą specyficzną dla zwierząt, gdyż u roślin sprawy te przebiegają inaczej.

4. Przejście stadium koracidium jest warunkiem koniecznym zamknięcia cyklu rozwojowego i osiągnięcia zdolności wydania potomstwa
5. Istnieje znaczna zmienność adaptacyjna wobec zmian środowiska zewnętrznego jeśli chodzi zarówno o środowisko wodne jak i środowisko przewodu pokarmowego różnych gatunków *Copepoda*.

Stadium procerkoidu

Onkosfery omawianych tasieńców ulegają w jamie ciała *Copepoda* poważnym przeobrażeniom i przekształcają się w następne stadium larwalne — procerkoid.

U *T. lucii* przejście od onkosfery do stadium procerkoidu charakteryzują następujące zmiany: zwiększenie się wymiarów ciała od 40 x 20 mi u onkosfery do 650 x 120 mi u procerkoidu (których długość osiąga niekiedy 1500 mi); powstanie cerkomeru (w 5—7 dniu rozwoju w jamie ciała żywiciela); zanik komórek mięśniowych haczyków embrionalnych; powstanie kutikuli pokrytej szczecinkami, mięśni okrężnych i podłużnych; powstanie układu wydalniczego zawierającego liczne komórki płomykowe oraz licznych ciałek wapiennych związanych z tym układem; powstanie gruczołów frontalnych i ich ujść; liczne dalsze zmiany natury histologicznej (Michajłow, 1934).

Odpowiednim przeobrażeniom ulegają onkosfery *L. colymbi* osiągając w ciągu 10 dni typową postać procerkoidu (Duhinina, 1950). Przejście od swobodnie żyjącego koracidium do pasożytniczej postaci procerkoidu pociąga za sobą poważne zmiany natury fizjologicznej i biochemicznej.

Procerkoid wchodzi jako składnik w typowy układ stosunków scharakteryzowany przez potrójną zależność: środowisko zewnętrzne żywiciela — żywiciel — pasożyt.

Wstępne doświadczenia przeprowadzone w 1951 r. wykazały, że zmiany warunków środowiska wewnętrznego mogą się silnie odbić na przebiegu rozwoju pasożyta. W *C. strenuus* hodowanych w t. +2 — +5°C rozwój procerkoidów *T. lucii* był silnie zahamowany. Gdy w hodowlach kontrolnych (+15 — 16°C) onkosfery przekształciły się w 7—9 dniu rozwoju w typowe procerkoidy zwiększając długość ciała

10 do 12 razy, w niskiej temperaturze nie osiągały stadium procercoïdu nawet w 14-tym dniu rozwoju, a wymiary ich były zaledwie 2—3-krotnie większe od początkowych.

Trudno nazwać stadium procercoïdu anaerobowym, gdyż łatwo można przypuścić, iż przy oddychaniu żywiciela (*Copepoda*), które, jak wiadomo odbywa się przez powłoki jego ciała, tlen dochodzi również do pasożyta. W stadium tym pasożyt wykonuje znacznie słabsze ruchy niż koracidium, za to intensywnie rośnie powiększając w ciągu 5—7 dni swe wymiary nieraz 20-krotnie jeśli chodzi o długość i 6—7-krotnie, jeśli chodzi o grubość. Pasożyt niewątpliwie żywi się sokami ciała żywiciela. Powstają w jego ciele utwory zupełnie nowego typu z punktu widzenia chemicznego — liczne ciała wapienne. Według przypuszczenia L u t t a (1939) wzrastają w tym stadium zapasy glikogenu i tłuszczu.

Daisze badania (np. hodowle in vitro) powinny rzucić jeszcze wiele światła na biochemiczną charakterystyczną stadium procercoïdu; jego swoistość i odmienność z tego punktu widzenia od stadium poprzedniego i następnego nie ulega wątpliwości.

Obecnie już można zestawić pewne dane dotyczące zachowania się procercoïdów w jamie ciała różnych gatunków *Copepoda*, wskazujące zarówno na specyficzność jak i zmienność w tym zakresie.

Eksperymentalne zarażenie różnych gatunków *Copepoda* larwami *T. lucii*, *T. crassus* i *D. latum* wykazują, iż rozwój procercoïdów w jamie ciała tych gatunków przebiega w sposób rozmaity. Można to stwierdzić, biorąc pod uwagę dwa momenty: 1) czas kształtowania się procercoïdu, 2) zatrzymanie rozwoju nie pozwalające na ukształtowanie się procercoïdu — a więc moment przeżywania pasożyta. Czas rozwoju — o ile przebiega on w jednolitych warunkach — nie wydaje się ulegać znacznym wahaniom w ramach gatunków.

Na ogół obserwuje się w głównych żywicielach pośrednich *T. lucii* normalnie ukształtowane procercoïdy w 5—7 dniu od chwili zarażenia nie ulegające w dalszym ciągu zasadniczym zmianom, poza utratą cercomeru, która następuje po kilku dniach, może jednak odbywać się znacznie później.

W zarażonych oczlikach obserwuje się nieraz pasożyty po 38—40 dniach od chwili zarażenia. Najczęściej w hodowli giną one wraz z żywicielem, choć obecność ich z reguły nie powoduje jego zagłady. Obserwowałem obecność 32 procercoïdów w jamie ciała *C. strenuus*, ilość ta nie wpływa letalnie na żywiciela.

Obserwacje przeprowadzone w 1951 roku wykazały, że procercoidy mogą się rozwijać także w jamie ciała larwalnych stadiów *C. strenuus* (nauplius i kopepodit).

Wszystkie badane *Copepoda* można podzielić na 2 grupy w zależności od przebiegu rozwoju pasożytów w jamie ich ciała: 1 -- rozwój wszystkich larw i przeobrażenie w procerkoidy przebiega normalnie, 2 — rozwój jest zatrzymany, większość onkosfer nie przekształca się w procerkoidy, pewien tylko ich procent podlega normalnym przeobrażeniom.

Do pierwszej grupy należą w stosunku do *T. lucii* np. *C. albidus* Jurine, *D. gracilis* Sars, *C. strenuus* Fisch. i inne.

Do drugiej grupy z tegoż punktu widzenia należy zaliczyć np. *C. oithonoides* Sars i *C. leuckarti* Claus.

Badania porównawcze w stosunku do larw innych tasiemców wykazują istnienie poważnych różnic pod względem rozwoju pasożytów w ich jamie ciała.

I tak rozwój *T. lucii* w jamie ciała *C. strenuus* przebiega zupełnie normalnie, natomiast rozwój *D. latum* jest zahamowany (Michajłow i Wierzbicka, 1935).

Na podstawie danych literatury trudno jest nieraz ustalić wyżej wymienione stosunki w sposób porównawczy.

Ze względu na światło, jakie dane porównawcze mogą rzucić na zjawisko specyficzności i adaptatywności pasożytów pożądane jest wprowadzenie jednolitych metod badawczych. Sprowadziłyby się one głównie do ujmowania danych eksperymentalnych według następującego wzoru (Michajłow, 1938):

1. Dokładna nazwa systematyczna żywiciela.
2. Jego płeć.
3. Obserwacje nad zachowaniem się larw w jelicie żywiciela.
4. Procent *Copepoda* mających larwy w jamie ciała w stosunku do pełnej liczby zbadanych okazów danego gatunku.
5. Maksimum onkosfer w jamie ciała.
6. Przeciętna ich ilość.
7. Czas kształtowania się procerkoidu.
8. Procent normalnie rozwiniętych procerkoidów w stosunku do ogólnej ich liczby w jamie ciała żywiciela.
9. Procent normalnie zarażonych *Copepoda* danego gatunku.
10. Maksimum procerkoidów w jamie ciała.

11. Ich przeciętna liczba.

12. Zakwalifikowanie danego gatunku żywiciela do jednej z grup parazytologicznych.

Porównawcze zestawienie danych istniejących w tym zakresie i odnoszących się do 4 omawianych gatunków *Cestoda* (Michajłow, 1932, b, 1938, Michajłow i Wierzbicka 1935, Dubinina 1950, b), można ująć w następującą tabelę (tab. 2), używając numeracji grup podanej wyżej:

Analiza danych przedstawionych w tabeli doprowadza do następujących wniosków:

1. Istnieje dość daleko posunięta specyficzność pasożytów względem żywicieli ujawniająca się nawet wśród gatunków bardzo pokrewnych (*D. gracilis* należy do gr. 1 w stosunku do *T. lucii*, względem zaś *T. crassus* do grupy 2).
2. Specyficzność ta związana jest jednak ze stopniem pokrewieństwa systematycznego gatunków pasożytów (wobec *T. lucii* do grupy drugiej należy *C. oithonoides*, stanowiący gr. 1 wobec *L. colymbi*; *C. strenuus* należy do gr. 1 wobec *T. lucii*, do gr. 2 wobec *D. latum*).

Z danych tych wynika również dobitnie, iż system żywicieli — pasożyt musi być traktowany jako specyficzna jedność przeciwieństw, zaś organizm tego samego żywiciela stanowiący pozornie jednakowe środowisko dla różnych gatunków pasożytów — takim nie jest. Dopiero to środowisko (organizm żywiciela) rozpatrywane łącznie z wymaganiami organizmu pasożyta wobec środowiska stanowią swoistą całość.

Jeżeli uwzględnimy nadto dane procentowe dotyczące rozwoju procerkoidów w jamie ciała żywicieli (p. 8 proponowanego schematu), to ujawni się ciekawe zjawisko zmienności indywidualnej larw pasożyta i ich adaptatywnych możliwości.

I tak np. w jamie ciała *C. leuckarti* rozwija się normalnie 1% onkosfer *T. lucii*, które tam się dostały, w normalne procerkoidy, w jamie ciała *C. serrulatus* — 2,5%. W jamie ciała *D. gracilis* normalnie rozwija się znaczny procent larw.

Jak wykazują obserwacje, nie może tu przy tym chodzić o deprymujący wpływ ilości pasożytów w jamie ciała na większość larw; w wielu gatunkach występuje przecież do kilkudziesięciu normalnie rozwiniętych procerkoidów nawzajem się nie hamujących w rozwoju.

Tabela 2.

	COPEPODA														
CESTODA	<i>C. oithonoides</i>	<i>C. leuckarti</i>	<i>C. serrulatus</i>	<i>C. albidus</i>	<i>C. fuscus</i>	<i>C. insignis</i>	<i>C. bicuspidatus</i>	<i>C. vernalis</i>	<i>C. strenuus</i>	<i>C. vicinus</i>	<i>C. gracilis</i>	<i>C. viridis</i>	<i>C. dybomskii</i>	<i>C. varicans</i>	<i>D. gracilis</i>
<i>T. lucii</i>	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>T. crassus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	2
<i>D. latum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	—	—	—	—	2
<i>L. colymbi</i>	1	2	** zar	—	—	—	zar	—	zar	—	1	zar	2	2	—

*) — oznacza brak danych.

**) zar — zaraża się, ale brak szczegółowych danych.

Dubinina (1950, b) wskazując, iż onkosfery *L. colymbi*, które dostają się do jamy ciała niewłaściwego żywiciela (gr. 2) po pewnym czasie degenerują. Według moich obserwacji (1932) onkosfery *T. lucii* mogą przebywać przez czas dłuższy (do 40 dni) w ciele niewłaściwego żywiciela (gr. 2) nie wykazując typowych przeobrażeń w procerkoidy (mała wielkość, brak cercomeru, ciała wapienne itp.), lecz pozostając przy życiu. Ten obraz rzuca się zwłaszcza w oczy, gdy obok larw zahamowanych w rozwoju pewien procent larw rozwija się normalnie. Nie można było ustalić, jak długo trwa taki stan, ze względu na to, iż *Copepoda* ginęły wraz z pasożytami po 30—40 dniach, podobnie zresztą jak w hodowlach kontrolnych. Występowanie w jamie ciała niewłaściwego żywiciela (gr. 2) obok siebie masy larw zatrzymanych w rozwoju lecz żywych i niektórych normalnych rozwijających się okazów, dowodzi, iż warunki panujące w jamie ciała żywiciela tego typu nie odpowiadają wymaganiom pasożyta, nie dają możliwości normalnego rozwoju i przejścia w następne stadium. Tylko nieliczne okazy w drodze zmienności indywidualnej pokonują te trudności i osiągają normalny rozwój. Wahania procentu normalnie rozwijających się larw w różnych gatunkach *Copepoda* grupy 2. dowodzi labilności tych zdolności przystosowawczych i zależności ich wahań, od warunków środowiska jamy ciała różnych *Copepoda*.

Dowodzi to również, iż nie może tu chodzić o nabywanie przez żywicieli po zarażeniu zdolności immunizacyjnych i odporności, lecz o brak wymaganych przez larwy czynników i warunków niezbędnych do przeobrażenia się w stadium procerkoidu.

Larwy te pozostają onkosferami mimo, że znajdują się w jamie ciała żywiciela pośredniego, gdzie w innych warunkach (u innych gatunków) przechodzą w następne stadium — procerkoidu.

Ustalenie na drodze eksperymentalnej, czy ta indywidualna przystosowawczość może być przekazywana dziedzicznie i czy ma znaczenie ewolucyjne, wydaje się nader trudne. Przypuszczenie takie nasuwa się jednak nieodparcie. Dubinina (1950, b) stwierdziła, iż normalnie ukształtowane procerkoidy *L. colymbi* po 13 dniach pobytu w jamie ciała żywiciela zaczynają degenerować, tracą cerkomery i giną po kilku dniach.

Moje obserwacje nad *T. lucii* (1934) wykazują, że utrata cercomeru następuje w 14—15 dniu rozwoju w jamie ciała żywiciela, u niektórych jednak okazów nie widać śladów degeneracji i odrzucania

cercomeru nawet w 36 dniu rozwoju. Wskazuje to na dłuższe, niż u *L. colymbi* trwanie stadium procerkoidu i na znaczną zmienność indywidualną w tym zakresie. Obserwacje Dubininej nad degeneracją procerkoidów po pewnym czasie w jamie ciała głównego żywiciela pośredniego mają, zdaniem moim, zasadnicze znaczenie. Można je interpretować w dwojaki sposób: a) oczliki zarażone wytwarzają jakieś substancje zabijające pasożyty, b) po osiągnięciu stadium procerkoidu organizm pasożyta wymaga zmiany warunków bytowania koniecznej dla przekształcenia się w stadium następane.

Brak tych warunków powoduje zatrzymanie rozwoju i degenerację. Biorąc pod uwagę ten fakt, że organizm żywiciela pośredniego dobrze znosi zarażenie oraz cały szereg danych odnośnie zachowania się larw w jamie ciała żywiciela — drugie przypuszczenie wydaje się słuszniejsze.

Trudno przypuścić, aby odporność żywiciela jako cecha indywidualna powstawała w ciągu tak krótkiego czasu. Zjawisko odpadania cerkomerów występuje także u tych larw, które rozwinęły się w jamie ciała żywiciela 2 grupy. Nadto, obok okazów zatrzymanych w rozwoju występują okazy, które przewyciężyły niesprzyjające dla gatunku warunki środowiska, osiągnęły stadium procerkoidu i mimo to tracą cerkomery.

Zestawiając porównawczo obserwacje nad przechodzeniem onkosfer przez ścianki jelita *Copepoda* i przedostawaniem się do jamy ich ciała (pierwsza bariera selekcyjna) oraz ich rozwojem i przekształceniem się w procerkoidy w środowisku jamy ciała żywiciela (druga bariera selekcyjna) i uwzględniając dane zawarte w tabelach 1 i 2, dochodzi się do wniosków, iż zachowanie się różnych gatunków *Copepoda* w stosunku do obu momentów nie pokrywają się. Z tego punktu widzenia można podzielić badane *Copepoda* na 5 następujących grup:

- I. *Copepoda*, w których jelicie wszystkie onkosfery danego gatunku tasiemca giną.
- II. *Copepoda*, w których jelicie część onkosfer danego tasiemca ginie, te zaś, które przedostają się do jamy ciała w większości nie przeobrażają się w procerkoidy nie znajdując odpowiednich warunków dla dalszego rozwoju.
- III. *Copepoda*, w których jelicie onkosfery danego tasiemca przeważnie nie giną, ale w jamie ich ciała nie znajdują odpowied-

nich warunków dla dalszego rozwoju i większości nie przekształcają się w procerkoidy.

IV. *Copepoda*, w których jelicie część onkosfer ginie, lecz te, które przedostają się do jamy ciała odbywają normalny rozwój znajdując dlań odpowiednie warunki.

V. *Copepoda*, w których jelicie onkosfery nie giną i w jamie ciała znajdują odpowiednie warunki dla swego rozwoju i przekształcenia się w procerkoidy.

Oczywiście grupy II, III, IV i V nie są od siebie odgraniczone w sposób zupełnie ostry, istnieją pomiędzy nimi jakby przejścia, jednakże można bez trudu zakwalifikować poszczególne gatunki *Copepoda* względem poszczególnych gatunków *Cestoda* do jednej z tych grup.

Copepoda grupy V mogą być rozpatrywane jako główny żywiciel pośredni określonych tasiemców, grupy IV — jako pomocniczy żywiciel pośredni.

Tabela porównawcza (tabela 3) ilustruje zmienność tych stosunków odnośnie poszczególnych gatunków tasiemców. Analizując porównawcze dane tej tabeli oraz uwzględniając dane zawarte w tabelach 1 i 2 można wyciągnąć następujące wnioski:

1. Żywicielami pośrednimi (głównymi lub pomocniczymi) uwzględnionych w tych tabelkach gatunków *Cestoda* mogą być *Copepoda* — a) w których onkosfery tasiemców nie giną wcale (specyficzność na działanie soków trawiennych) lub ginie pewna ich tylko część — grupy II, III, IV, V oraz b) w których jamie ciała rozwijają się wszystkie onkosfery, które się tam dostały (specyficzność na warunki panujące w jamie ciała), grupy IV i V — bądź też niektóre z nich — grupy II i III.
2. Warunek przejścia w stanie nieuszkodzonym przez jelito (specyficzność na soki trawienne) i warunek normalnego rozwoju w jamie ciała (specyficzność na panujące tam warunki) nie zawsze się pokrywają (grupa III).
3. Istnieją znaczne wahania indywidualne jeśli chodzi o oba te momenty. Jeśli chodzi o warunek a) wynoszą one dla *T. lucii* od 1% do 100% i są w niektórych przypadkach (u *D. gracilis*) zależne od płci żywiciela, jeśli chodzi o warunek b) również wahają się od 1% do 100%.

Tabela 3.

COPEPODA		CESTODA	
			<i>Diaptomus amblyodon</i>
			<i>Diaptomus castor</i>
			<i>Diaptomus gracilis</i>
			<i>Cyclops fuscus</i>
			<i>Cyclops albidus</i>
			<i>Cyclops leuckarti</i>
			<i>Cyclops oithonoides</i>
			<i>Cyclops serrulatus</i>
			<i>Cyclops viridis</i>
			<i>Cyclops strenuus</i>
			<i>Cyclops vicinus</i>
			<i>Cyclops insignis</i>
			<i>Cyclops vernalis</i>
			<i>Cyclops bicuspidatus</i>
			<i>Cyclops dyboroskii</i>
			<i>Cyclops varicans</i>
			<i>Cyclops gracilis</i>
<i>T. luci</i>	I	I	
<i>T. crassus</i>	I	II	
<i>D. latum</i>	I	III	
<i>L. colymbi</i>	I	III	
	I	V	
	I	III	**)
	I	III	ZAR
	I	V	ZAR
	I	V	
	I	IV	
	I	IV	
	I	IV	
	I	IV	ZAR
	I	III	*)
	I	III	
	I	V	

*) — oznacza brak danych,
 **) ZAR — zaraza się, nie można bliżej zakwalifikować.

4. Znaczna zmienność natury adaptacyjnej pod względem obu warunków wskazuje na drogi opanowywania przez pasożyty nowych żywicieli w rozwoju ewolucyjnym.
5. Te same gatunki *Copepoda* mogą należeć do różnych grup parazytologicznych w stosunku do różnych pasożytów. I tak *D. gracilis* należy do IV grupy względem *T. lucii*, do II — względem *T. crassus* i do III względem *D. latum*. *Cyclops oithonoides* należy do II grupy względem *T. lucii* do V względem *L. colymbi*; *C. bicuspidatus* — do IV grupy względem *T. lucii*, i I — względem *D. latum*.

Dalsze systematycznie prowadzone badania porównawcze powinny rzucić ciekawe światło na zagadnienia adaptacji i specyficzności w układzie stosunków: żywiciel — pasożyt.

Omawianie wyżej dane są nadto jeszcze jednym argumentem przeciwko mechanistycznemu i metafizycznemu pojmowaniu procesu rozwoju, jako pokrywającego się procesem wzrostu i polegającym na zwracaniu uwagi na punkt wyjściowy rozwoju i jego punkt końcowy. Formy larwalne nie są tylko przygotowaniem do powstawania form dorosłych, są one przystosowane do bytowania w swoistych warunkach.

Ontogeneza nie może być traktowana jako pewien skrót filogenezy. W rozwoju omawianych tasiemców zgodnie z „teorią cercomeru” Janickiego (1920) występuje narząd stanowiący swego rodzaju cechę prymitywną, starą i będący narządem szczątkowym. Ale jednocześnie widzimy u form larwalnych bogate przystosowania — i to zarówno natury morfologicznej jak i fizjologicznej do bytowania w określonych swoistych warunkach i bogatą zmienność w ramach tych przystosowań. Możliwości adaptacyjne larw tasiemców wydają się nawet większe niż w stadium dojrzałym, to też tu znajdują się ogniwa rozwoju osobniczego ważne dla rozwoju ewolucyjnego. Obserwacje nad rozwojem omawianych tu tasiemców w stadium procerkoidu doprowadzają nadto do następujących wniosków ogólnych:

1. Stadium procerkoidu stanowi jedno z niezbędnych ogniw w ontogenezie tych *Cestoda*.
2. Normalne przejście onkosfery w stadium procerkoidu może się odbyć jedynie w określonym środowisku (jama ciała określonych *Copepoda*), stadium procerkoidu cechują specjalne, wysoko zróżnicowane wymagania wobec warunków środowiska.

3. Warunki te są zupełnie odmienne od warunków bytowania poprzedniego stadium (larwy swobodnie żyjącej).
4. W wypadku braku warunków nowych, potrzebnych dla dalszego rozwoju i przekształceniu się w następne kolejne stadium (plerocerkoidu w jamie ciała ryby) u procerkoidów występują po pewnym czasie objawy degeneracji, wskazujące na wymaganie przez organizm warunków nowych.
5. Znaczne wahania indywidualne w tym zakresie wskazują na zmienność osobniczą tych organizmów o charakterze adaptacyjnym.

Jak widać z powyższego analogia do zachowania się roślin w określonym stadium ich rozwoju (w rozumieniu *Л y s e n k i*) jest i w tym wypadku bardzo wyraźna.

Stadium plerocerkoidu

Warunkiem dalszego rozwoju i przekształcenia się procerkoidu w plerocerkoid jest połknięcie oczlika przez rybę. przejście procerkoidu przez ścianki jej jelita i jego usadowienie się w mięśniach lub innych narządach drugiego żywiciela pośredniego. Pewne dane wskazują na to, że w czasie przebywania procerkoidu w jelicie żywiciela, rozpuszczające się ciała wapienne oraz wydzieliny gruczołów frontalnych chronią go przed działaniem kwasów żołądkowych żywiciela.

Podczas przejścia przez tkanki jelita działają mechanicznie szczeciele, które — np. w przypadku *L. colymbi* wg *Dubininej* (1950) zachowują się jeszcze przez dłuższy czas.

Istnienie specyficzności i odporności pasożyta na działanie soków trawiennych żywiciela wydaje się niewątpliwe. *Dubinina* (1950, b) podaje 1 gatunek ryby zarażającej się *L. colymbi*, oraz 4 gatunki odporne.

Według *Dogiela* (1947) plerocerkoid *T. lucii* spotyka się w jamie ciała szeregu ryb. *Markowski* (1933) znajdował tego pasożyta u *Esox lucii*, *Gasterosteus aculeatus*, *Nerophis ophidion*, *Zoarces viviparus* i *Perca fluviatilis*. Wielokrotnie znajdowałem cysty zawierające plerocerkoidy *T. lucii* na wątrobie *E. lucius*, zwłaszcza u młodych okazów.

Według *Pawłowskiego* (1946) plerocerkoidy *D. latum* mają dość szeroki krąg żywicieli, a więc *Esox lucius*, *Perca fluviatilis*, *Ace-*

rina cernua, *Lota vulgaris*, *Trutta lacustris*, *Trutta vulgaris*, *Salmo umbla*, *Thymallus vulgaris*, *Coregonus lavaretus*, *Coregonus albula*, *Osmerus eperlanus*, *Lucioperca lucioperca*, *Cottus gobio*, *Pygosteus pungitius* i inne. Stopień zarażenia (‰ zarażonych okazów) jest różny i waha się od 80‰ do 100‰, co wskazuje zarówno na specyficzność, jak i na zmienność, a więc na istnienie także drugich żywicieli głównych i pomocniczych.

Dalsze badania eksperymentalne nad zachowaniem się procerkoidów różnych *Cestoda* w jelicie różnych ryb, mogących być ich żywicielami pośrednimi, mogą wykazać czy mamy tu do czynienia ze zjawiskami analogicznymi do tych, które zachodzą przy przejściu onkosfer przez jelita *Copepoda*, co wydaje się bardzo prawdopodobne. Również na drodze badań eksperymentalnych (przenoszenie barwionych przyżyciowo procerkoidów z jamy ciała oczlika do jamy ciała ryby z pominięciem jej jelita) można będzie stwierdzić, czy działanie przez pewien czas soków trawiennych żywiciela na procerkoidy jest konieczne dla ich dalszego rozwoju i przeobrażenia się w plerocerkoidy, czy też w tym okresie jedynym zadaniem pasożyta jest przetrwanie w warunkach niepomysłnych i dostanie się do jamy ciała żywiciela.

Larwy omawianych tasiemców po przejściu przez jelito żywiciela sadowią się najczęściej w jego mięśniach i tu przeobrażają się w plerocerkoidy. Dane Dubiniej (1950, b) i innych autorów wykazują, iż jest to proces powolny i długość życia plerocerkoidów w mięśniach ryb trwa miesiące a może i lata. Ukształtowane plerocerkoidy charakteryzuje cały szereg cech morfologicznych, przede wszystkim wymiary ciała (długość) przewyższające niekiedy wymiary dojrzałego tasiemca. Często rozwinięte plerocerkoidy różniły się zewnętrznie od form dojrzałych pozornie jedynie brakiem wykształconego aparatu płciowego.

Czy istnieje specyficzność na warunki panujące w jamie ciała II żywiciela pośredniego i czy pokrywa się ze specyficznością na działanie soków trawionych tych żywicieli?

Na to pytanie odpowiedzi nie mamy, potrzebne tu są dalsze badania. Warunki bytowania, jakie znajduje procerkoid tasiemca przekształcający się w plerocerkoid w jamie ciała ryby są oczywiście odmienne od tych, jakie panowały w jamie ciała *Copepoda*. W układzie: środowisko zewnętrzne — żywiciel --- pasożyt, a mianowicie w drugim jego

ogniwie zachodzi zasadnicza zmiana (jama ciała kręgowca), która nie może nie odbić się na procesach życiowych pasożyta.

Omawiając biochemię helmintów, Iwanow (1950), wskazuje, że u plerocerkoidów wzrastają zapasy glikogenu i tłuszczu. Doświadczenia Markowa cytowane przez Iwanowa (1950) nad hodowlą plerocerkoidów *D. latum* in vitro w bulionie rybnym (63 dni) i w glukozie z dodatkiem witaminów, wykazały, iż utrzymywane w tych warunkach przy życiu plerocerkoidy nie wykazywały wzrostu. Są one nader ciekawe, gdyż wskazują na konieczność istnienia całego zespołu czynników środowiska niezbędnych dla normalnego rozwoju w tym stadium.

Dokładne poznanie fizjologii stadium plerocerkoidu wydaje się jednak kwestią przyszłości.

Przytaczane przez Dogiela (1947) doświadczenia Gniezdilowa i Tałyżina oraz Pawłowskiego i Tałyżina nad wielokrotną zmianą drugiego żywiciela pośredniego przez przyżyciowo barwione plerocerkoidy *D. latum* dowodzą, iż plerocerkoidy z małych ryb mogą kilkakrotnie (do 4 razy) przechodzić do ryb większych zjadających żywiciela wraz z pasożytami i wobec tego są odporne na działanie ich soków trawiennych także w tym stadium.

Nader pouczające są doświadczenia Pawłowskiego i Gniezdilowa — (wg Pawłowskiego, 1946) polegające na wprowadzaniu przyżyciowo barwionych plerocerkoidów *D. latum* z szczupaka do żołądka żaby, jaszczurki zielonej i zwinki, gekona kaspijskiego, żmii stepowej, młodego żółwia błotnego i inn. Plerocerkoidy przechodzą przez ścianki żołądka żaby i gekona i osadzają się w mięśniach. O zachowaniu ich żywotności świadczy fakt skutecznego samozarażenia Gniezdilowa plerocerkoidami, które przeżywały 244 dni w mięśniach żaby. Fakty te dowodzą szerokiej możliwości adaptacyjnych plerocerkoidów, jak również istnienia w przyrodzie żywicieli potencjalnych tj. takich, których zarażenie w normalnych warunkach przyrodniczych nie następuje, lecz jest możliwe.

Dane przytoczone przez Dogiela (1947) dowodzą, iż chociaż stadium plerocerkoidu trwa nieraz bardzo długo, jednakże larwy ulegają po pewnym czasie degeneracji. Autor ten pisze: „W dużych szczupakach można często obserwować obok normalnych, żywych plerocerkoidów, plerocerkoidy pomarszczone, zmarniałe i martwe; ulegają one stopniowej likwidacji przez działanie tkanki żywiciela“. Przez analogię

do podobnych zjawisk odnoszących się do plerocerkoidów przezywających w jamie ciała *Copepoda*, można przypuszczać, że nie chodzi tu o stopniową immunizację żywiciela, lecz o to, że po pewnym czasie zmieniają się wymagania życiowe plerocerkoidu, że musi on osiągnąć dojrzałość płciową, a do tego są potrzebne warunki panujące w jelicie żywiciela ostatecznego, z braku których plerocerkoid ginie.

Aczkolwiek tedy niewątpliwie konieczne są dalsze badania nad stadium plerocerkoidu u tasiemców, nad jego specyficznymi cechami a zwłaszcza fizjologią, już teraz można stwierdzić, że jest to stadium nader swoiste, odpowiadające pojęciu stadium rozwojowego w ujęciu Ł y s e n k i.

Stadium dojrzałe płciowo

Do żywicieli ostatecznych dostają się plerocerkoidy omawianych tasiemców wskutek pożerania zarażonych ryb, przez inne ryby, ptaki lub ssaki.

Zywicielem ostatecznym *T. lucii* i *T. crassus* jest szczupak. W Polsce zarażenie szczupaków jest bardzo znaczne i wynosi około 76%, wahając się znacznie w różnych porach (od 16% w lipcu do 100% w listopadzie, M i c h a j ł o w, 1933). Ponieważ okazy dojrzałe płciowo spotykane są najczęściej od listopada do maja i czerwca, podczas gdy okazy młode przez cały rok, nasuwa się przypuszczenie, że stadium dojrzałe płciowo żyje w jelicie przez miesiące zimowe, a cykl rozwojowy *T. lucii* trwa około roku.

Zywicielem ostatecznym *D. latum* może być według P a w ł o w s k i e g o (1946) oprócz człowieka i psa także lis, delfin, foka i inne zwierzęta. Gatunki rodzaju *Ligula* występują w jelitach ptactwa wodnego.

Dane D u b i n i n e j (1950, b) dowodzą, iż krąg żywicieli ostatecznych *L. colymbi* jest bardzo ograniczony, niektóre ptaki (np. czapla) eksperymentalnie nie zarażają się, w warunkach doświadczenia zarażały się jednak psy i koty.

Jednakże dopiero systematycznie prowadzone badania porównawcze mogą wyświecić zarówno sprawę specyficzności jak i jej zmienności w tym zakresie.

D o g i e l (1947) wysuwa tezę, iż u larw tasiemców występuje mniejsza specyficzność, niż u form dojrzałych. Biorąc pod uwagę dane

dotyczące zwłaszcza *D. latum* nie wydaje się to całkiem pewne i raczej jest dowodem słabego jeszcze porównawczego opracowania helmintofauny (u *D. latum* — 3 pierwszych żywicieli pośrednich, 13 drugich, 5 i więcej ostatecznych).

Biochemia dojrzałego płciowo stadium tasiemców jest poznana stosunkowo najlepiej. Według przeglądu Iwanowa (1950) tasiemce pasożytujące w jelitach kręgowców charakteryzuje — anaerobowy tryb życia przy zachowaniu zdolności pobierania tlenu, znaczne zasoby polisacharydów w ich ciele, wysoka zawartość tłuszczów i intensywność przemian białkowych. Zagadnienie procesów biochemicznych, zachodzących w układzie: środowisko — żywiciel — pasożyt odnośnie tasiemców nie może być jednak uważane za dostatecznie zbadane.

Jest jednak rzeczą pewną, że zarówno procesy życiowe jak i warunki życiowe plerocerkoidów (jama ciała ryb) znacznie się różnią od procesów fizjologicznych i warunków życiowych stadium dojrzałego płciowo (jelito ryb lub stałocieplnych ssaków i ptaków).

Znane są jeszcze fakty, dotyczące czasu przeobrażenia się plerocerkoidów w formę dojrzałą podczas pobytu tasiemca w jelicie żywiciela ostatecznego.

Dubinina (1950, b) znajdowała dojrzałe płciowo *L. colymbi* w 4 dni po zarażeniu ptaków plerocerkoidami. Występowanie *T. lucii* w różnych porach roku u szczupaka (Michajłow, 1933) wskazuje na to, że w jelicie ryby dojrzałe płciowo formy występują w 4—5 miesięcy po wyjściu poprzedniego pokolenia. Obecność jednak przez cały rok w jelicie okazów niedojrzałych płciowo zaciennia ten obraz i wymaga bliższego zbadania.

Dogiel (1947) podaje, że w jelicie człowieka *D. latum* może żyć do 25 lat.

Interesujące obserwacje Dubininej (1950) i innych autorów nad zmianą wielkości (zmniejszania się długości) plerocerkoidu przy przekształcaniu się w formy dojrzałe, rzucają światło na różnice pojęcia w z r o s t u i r o z w o j u również u tasiemców. Zjawisko d e s t r o b i l i z a c j i omawiane przez Dubininę (1950, a) zachodzące u niektórych dojrzałych tasiemców i przypisywane zmianom morfofizjologicznym w związku ze zmianami zachodzącymi w żywicielu podkreślają jeszcze związek między pasożytem i środowiskiem, jakim jest dlań ciała żywiciela.

Jak wynika z powyższych danych, stadium dojrzałe płciowo u opisywanych tu tasiemców będące ostatnim ogniwem ich cyklu rozwojowego pod wieloma względami różni się od stadiów poprzednich.

Wnioski ogólne

Zestawiając wszystkie poprzednio przytoczone dane i analizując procesy rozwojowe omawianych tasiemców z punktu widzenia teorii stadialnego rozwoju Ł y s e n k i można wyciągnąć z nich następujące wnioski ogólne:

1. Ontogeneza tasiemców *T. lucii*, *T. crassus*, *D. latum*, *L. colymbi*, podobnie jak ontogeneza roślin wyższych składa się z szeregu następujących po sobie charakterystycznych stadiów rozwojowych (jajo, koracidium, procerkoid, plerocerkoid, forma dojrzała).
2. Przejście z jednego stadium do następnego charakteryzuje zmiana wymagań wobec całokształtu warunków otoczenia (jajo i koracidium – środowisko wodne z którym są one bezpośrednio związane, procerkoid – jama ciała określonych *Copepoda* bytujących w środowisku wodnym, plerocerkoid – jama ciała określonych gatunków ryb słodkowodnych i morskich, forma dojrzała – jelito ryb, ptaków lub ssaków).
3. Skok jakościowy zachodzący przy przejściu do następnego stadium i dotyczący zmiany tych wymagań jak również zmiany procesów fizjologicznych i biochemicznych jest nader wyraźny.
4. Przejście wszystkich stadiów w określonej naturalnej kolejności konieczne jest dla osiągnięcia dojrzałości płciowej, która inaczej nie może nastąpić, rozwój ten jest nieodwracalny.
5. Istnieje znaczna specyficzność gatunkowa polegająca na wymaganiu całkiem określonych warunków otoczenia, w jej ramach zaś znaczna zmienność indywidualna o charakterze adaptacyjnym, która może mieć poważne znaczenie z punktu widzenia rozwoju ewolucyjnego, opanowania nowych środowisk (nowych żywicieli) i powstawania nowych form.

Stwierdzić tedy można, iż pomiędzy stadialnym rozwojem roślin i stadialnym rozwojem omówionych tu tasiemców zachodzi uderzająca analogia biologiczna.

SPIS LITERATURY

1. Awakian A. A. — Cwetenie dwuchletnich kultur w perwom godu zizni. *Agrobiologia*, Nr 2, 1950.
2. Dogel W. A. — Kurs obszczej parazitologii. *Uczpedgiz*, 1947.
3. Dubinina M. N. — Destrobilizacija u lentocznych czerwiej i priczyny jejo wyzywajuszczije. *Zoolog. Zurn. T. XXIX*, Nr 2, 1950 a.
4. Dubinina M. N. — Nowyje dannyje po morfologii i biologii predstavitlelej roda *Ligula*. *Zoog. Zurn. T. XXIX*, Nr 5, 1950. b.
5. Iwanow I. I. — Biochimia helmintow. *Trudy Helmint. Labor. T. IV, A. N. S.S.S.R.*, 1950.
6. Janicki C. — Grundlinien einer „Cercomer“—Theorie zur Morphologie der Trematoden und Cestoden. *Festschrift für Zschokke*, Nr 30, 1920.
7. Lewina P. W. — K ponimaniu smeny pokolenij wyższych rastenij. *Zurn. Obszczej Biologii. T. X*, Nr 4, 1949.
8. Łysenko T. O. — *Agrobiologia*, 1949.
9. Łunina A. — Dinamika zapasnych pitatielnych weszczestw u parazitoczskich czerwiej w zawisimosti ot cikla ich razwitia. *Ucz. Zap. Leningr. 9, ser. biol. wet. II*, 1939.
10. Markowski St. — Die Eigeweidwürmer der Fische des Polnischen Balticums, *Arch. Hydrob. i Ryb. T. VII*, 1933.
11. Michajłow W. — *Triaenophorus crassus* Forel (= *T. robustus* Olsson et son developpement, *Ann. de Parasitologie*, T. X, Nr 3, 1932. a.
12. Michajłow W. — Les adaptations graduelles des Copepodes comme premiers hôtes intermédiaires de *Triaenophorus nodulosus* Pall. *Ann. de Parasitologie*, T. X, Nr 4, 1932. b.
13. Michajłow W. — Les stades Larvaires de *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) I Le coracidium, *Ann. de Parasitologie*, T. XI, Nr 5, 1933.
14. Michajłow W. — Les stades larvaires de *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) Le procercoide. *Mem de l'Ac. Pol. Sc. et Lettres. Ser. B. N. 6*, 1934.
15. Michajłow W., Wierzbicka M. — Sur quelques Copepodes constituant les premiers hôtes intermediaires de *Diphyllobothrium latum* L. *Arch. Hydrob. i Ryb. T. IX*, 1935.
16. Michajłow W. — Über das Bedürfnis einer Vereinheitlichung der Forschungsmethoden, die sich auf die Copepoden als Zwischenwirte der Cestoden beziehen, *Zool. Poloniae*, v. 3, 1938.
17. Michajłow W. — Über die Entwicklung der Eier von *Triaenophorus lucii* (Mull.) in Süß- und Meer- Wasser. *Zool. Poloniae*, vol. 3, 1939.
18. Miczurin I. W. — *Sobranie soczinienij*.
19. Pawłowski E. N. — Rukowodztwo po parazitologii czelowieka. *A. N. S.S.S.R.*, 1946.

20. Pawłowski E. N. — Miczurinskaja biologija i zadaczi zoologiczeskich issledowanii. Zool. Zurn. T. XXII. Nr 6, 1948.
21. Rubin B. A. — Rol obmena weszczestw wo wzaimnootnoszeniach organizma i sredy. Izw. Akad. S.S.S.R. Ser. Biol. Nr 6, 1950.
22. Sergeew L. I. — Teoria stadijnawo razwitia — osnovnoj zakon fiziologii rastienii. Usp. Sowr. Biol. T. XXX, Nr 6, 1950.
23. Sisakian N. M. — Idealisticeskaja suszcznost' biochimiczeskich koncepii mendelizm-morganizma. Protiw reakcionnawo mendelizma-morganizma, Sbornik, 1950.

РЕЗЮМЕ

Во вступительной части работы автор обсуждает кратко основные закономерности развития высших растений и созданную Т. Д. Лысенко теорию стадийного их развития, указывает на значение и распространение этой теории, ее биохимические основы, а также на указания Е. Н. Павловского о возможности применения теории стадийного развития к животному миру.

Работа представляет из себе попытку применения понятий теории стадийного развития растений к онтогенезу некоторых ленточных червей (Cestoda).

Рассмотрен цикл развития некоторых цестод (Cestoda) из группы *Pseudophyllidea*, а именно *Triaenophorus lucii* (Müll), (= *T. nodulosus* Pall.), *Triaenophorus crassus* Forel. (= *T. robustus* Olsson.) *Diphyllobothrium latum* (L.), *Ligula intestinalis* (L.) и *Ligula colymbi* Zeder.

Рассмотрены по очереди отдельные стадии развития перечисленных цестод с точки зрения: 1. Специфических внешних условия развития каждой стадии. 2. Связи между данной стадией развития и средой, в которой она появляется. 3. Аналогии к стадийности развития открытой Т. Д. Лысенко у растений.

Яйцо и эмбриональное развитие

Яйца перечисленных червей развиваются в воде. Яйца *T. lucii* и *D. latum* вынутые из воды и подсушенные погибают в течении 2—3 минут. Вода является таким образом условием существования яиц, в том смысле, в каком употребляет этот термин Лысенко. Факторами воздействия в этой стадии могут быть — содержание в воде примесей (напр. солей), температура, давление столбика воды, присутствие воздуха, свет.

Как форму реакции яиц на действие перечисленных факторов необходимо принять следующие показатели:

- а) длина периода эмбрионального развития,
- б) выживаемость яиц, определяемая процентом яиц из которых вылупились личинки.

А. Влияние состава воды на развитие яиц

Были поставлены опыты (Michajłow W. 1939) определяющие влияние количества солей в воде Балтийского моря на развитие яиц *T. lucii*. В воде содержащей 35‰ солей выживаемость яиц равна нулю. Наибольший процент выживаемости наблюдается при 5 — 7‰ содержания солей, т. е. приблизительно таким, какое существует в нормальных условиях Балтийского моря, притом время эмбрионального развития при температуре 19—21° С такое же, как в пресной воде.

Но в температуре 15 — 15,5° С оно на 5 дней больше, чем в пресной воде при той же температуре.

Обращает на себя внимание связь между двумя факторами — температурой и степенью солености воды.

Поскольку *T. lucii* встречается в балтийских рыбах, не представляется неожиданностью, что требования яиц ближе всего не только к условиям пресной воды но и нормальным условиям Балтийского моря. Их частичная выживаемость в других условиях (от 1‰ до 25‰ содержания соли в воде) указывает на изменчивость развития яиц.

Б. Влияние температуры на развитие яиц

Опыты проведены в 1951 г. на яйцах *T. lucii* показали, что граница выживаемости яиц колеблется от 0 до 29° С.

Свежеотложенные яйца замороженные на 15 минут в температуре — 1° С. развивались нормально, при замораживании на сутки — все погибают. Яйца, в которых находились сформировавшиеся личинки, замороженные на предметном стеклышке после 6 1/2 часов пребывания во льду в большинстве погибали, выживаемость была равна 1%.

Обращает на себя внимание индивидуальная изменчивость на выживаемость и на время развития в различных температурах. Время развития яиц в комнатной температуре колеблется

от 2 до 14 дней, в среднем—7—9 дней (Michajłow 1933). Индивидуальные колебания во времени развития больше при низкой, чем при высокой температуре. В низкой температуре (от 2 до 5° С) развитие продолжается дольше, первые корацидии появляются на 36 день, тогда как в контрольных культурах в температуре 15—16° С — на 7 день (1951). Следовательно при температуре 2—5° С развитие продолжается дольше в 5 раз, чем при 15—16° С и в 18 раз дольше чем при 21° С.

В более высоких температурах выход личинок из яиц протекает более дружно, в более низких температурах период времени от момента появления первых личинок в культуре до появления последних, значительно длинее. Аналогические соотношения наблюдала Дубинина (1950) у *Ligula colymbi*.

В. Влияние давления на развитие яиц

В культурах яиц *T. lucii* прикрытых слоем воды толщиной в 5 см. развитие продолжалось 12 дней, тогда как в культурах контрольных в которых толщина слоя воды была 1 см.—7—8 дней (Michajłow, 1933). Мои опыты проведены в 1938—9 г. документация которых погибла во время войны, для которых использован был специальный аппарат искусственно повышающий давление, показали, что период эмбрионального развития удлинялся по мере увеличения давления; уменьшался одновременно процент выживающих яиц. Под давлением соответствующим давлению столба воды около 10 метров (привожу по памяти) яйца вообще не развивались.

Г. Влияние присутствия воздуха на развитие яиц

Яйца *T. lucii* могут развиваться в воде содержащей воздух т. е. в аэробных условиях. Из опытов, проведенных мною в 1939 г. о которых упоминалось выше, видно было, что яйца поставленные в анаэробные условия (переваренная вода под слоем растительного жира) погибают все без исключения.

Д. Влияние света на развитие яиц

Из опытов поставленных в 1951 г. следует, что в темноте яйца развиваются несколько медленнее, чем в контрольных культурах. Затягивается также период выхода личинок из яиц.

Культура в темном помещении продолжалась 19 дней (от откладки яиц до гибели последних личинок), контрольные - 15 дней.

Из приведенных данных следует, что яйца лентецов проявляют большую изменчивость в смысле реакции на различные факторы окружающей среды. Для окончательного выяснения связанных с этим проблемм предлагается ввести постоянные критерии для описания изменчивости процесса эмбрионального развития яиц под влиянием условной среды, а именно:

- 1) Длина периода начиная с момента откладки яиц до появления первых личинок.
- 2) Процент оставленных личинками яиц по отношению к общему их количеству отмечаемый ежедневно.
- 3) Общий процент покинутых личинками яиц. (Максимум яиц закончивших развитие).
- 4) Период времени от появления в культуре первых личинок до вылупления последних.
- 5) Период времени от появления в культуре первых личинок до гибели последних.
- 6) Длительность культуры от ее начала до гибели последних личинок.

Из приведенных данных относительно влияния различных факторов среды на развитие яиц некоторых цестод можно сделать следующие общие выводы.

1. Требования яиц относительно воздействующих факторов среды подвержены колебаниям в зависимости от видовой принадлежности червей, они специфичны.
- 2) Изменения силы воздействия различных факторов среды влияют на выживаемость яиц и имеют летальные границы.
- 3) Колебания интенсивности воздействия разных факторов среды влияют на длину периода эмбрионального развития.
- 4) Наибольшее количество яиц выживает и развивается в нормальное время в условиях приближенных к естественным.
- 5) Отдельные фактора действуют на яйца по разному будучи взяты отдельно (напр. температура и количество солей в воде), а следовательно должны быть рассматриваемы вместе в различных сочетаниях.
- 6) Из числа рассмотренных выше факторов за совершенно необходимые для развития (условия существования) нужно признать присутствие воды и растворенного в ней воздуха; факто-

рами воздействия нужно считать колебания содержания солей в воде, колебания температуры, свет и колебания давления воды.

7) Существуют значительные колебания индивидуального порядка в смысле выживаемости яиц (что может иметь селекционной и адаптативное значение), а также с точки зрения длины периода развития.

Яйца ленточных червей—это первая стадия их онтогенеза. Выявлены их требования относительно комплекса факторов среды. Они реагируют в известных границах на изменения нормально действующих факторов, что выражается в выживании одних особей и гибели других, а следовательно отражает приспособительные возможности и изменчивость. Можно поэтому говорить о стадии яйца в онтогенезе ленточных червей, употребляя этот термин в смысле родственном тому, который обозначает стадии развития у растений.

Корацидий свободно живущая личинка

Из яиц выше перечисленных ленточных червей вылупляется свободная личинка—*coracidium*. В комнатной температуре корацидии живут 2—3 дня. Вскоре после появления личинки теряют способность передвижения в связи с потерей передних ресничек эмбрионального покрова. Они производят колебательное движение на месте; когда же и они прекращаются, корацидии опадают на дно сосуда, эмбриональные покровы и онкосфера распадаются. Выживаемость личинок и длина периода их жизни зависит от внешних условий.

а) Влияние содержания солей в воде на корацидий. По имеющимся данным (Michajłow, 1939) корацидии *T. lucii* в морской воде (7‰ солей) живут короче, чем в пресной воде, при меньшем количестве соли (2,33‰) они живут дольше чем при большом.

б) Влияние температуры. Опыты поставленные в 1951 г. показали, что в температуре 30° С корацидии *T. lucii* погибают в течение нескольких часов. В температуре 29° С в течение 40 минут погибает около 30% личинок, после 1½ часа пребывания в этой температуре выживает еще около 10%, через три часа погибают все личинки. Замороженные на 15 ми-

нут при 0° С личинки в большинстве погибают, около 30% выживает. Несмотря на деформацию эмбриональных покровов некоторые из них сохраняют способность движения. Через час после замораживания живы еще личинки в количестве около 5% через 2½ часа пребывания во льду все корацидии погибают.

Пределом выживаемости корацидиев при изменении температуры является таким образом 9° С — 29° С и замерзание во льду не больше чем на 2 с пол. часа.

В зависимости от температуры колеблется длина периода жизни корацидий. В температуре 15—16° С они живут до 4 дней (70% общего числа). Но в температуре 2,5—5° С некоторые особи (5%) живут до 13 дней, а половина (50%) до 10 дней.

Следовательно при этой температуре корацидии могут жить в три-четыре раза дольше, чем в 15—16° С.

Отсюда следует, что в естественных условиях жизни, зимой, корацидии живут гораздо дольше, чем предполагалось до сих пор.

в) Влияние света на корацидии. Корацидии *T. lucii* проявляют положительную фототаксию. Колебания длины периода жизни у корацидий в темном помещении почти не отличаются от нормальных.

Без воды корацидии погибают очень быстро, равно как и без воздуха. Относительно других перечисленных факторов среды они проявляют индивидуальную изменчивость, что выражается в их выживаемости и длине периода жизни.

Для стадии *coracidium* характерен не только свободный, но и очень экстенсивный образ жизни. Корацидии *T. lucii* (молодые) плавают с быстротой 0,2 мм в секунду. Их реснички колеблются 5—6 раз в секунду. Их две экскреционные клеточки работают интенсивно, особенно во время движения ресничек. Происходит изменение в клеточном составе онкосферы (Michajlow, 1933). Для стадий *coracidium* характерен следовательно интенсивный обмен веществ и энергии, не смотря на то, личинка в этой стадии не питается. Это аэробная стадия развития. Авторы (Иванов, 1950, Лутта, 1939) занимавшиеся биохимией гельминтов указывают, что у корацидий ничтожны запасы жиров, мало гликогена. Можно предположить, что основной обмен веществ основан на превращениях гликогена, движение ресничек зависит от превращения липоидов. Свободные личинки перечисленных выше цестод пожираются в большем количестве *Scolecopoda*. Наблюдения проведенные в 1951 г. показали, что

корацидии пожираются также молодыми формами *Copepoda* — пауплюс и копенодит. Показано (Michajłow, 1932 б, 1935, 1939), что существуют большие различия в поведении онкосфер заглоченных циклопами относительно воздействия на них желудочного сока различных видов *Copepoda* и различная степень их иммунитета на действие этого сока. Различные виды *Copepoda* можно поделить на 3 группы в зависимости от действия их пищеварительных соков на онкосферы определенных видов цестод.

Группа 1. *Copepoda*, пищеварительные соки которых убивают все личинки данного вида. Они не могут быть промежуточными хозяевами этого вида.

Группа 2. *Copepoda*, пищеварительные соки которых убивают часть личинок, из которых выживает только известная часть. Они могут быть вспомогательными промежуточными хозяевами данного вида.

Группа 3. *Copepoda*, пищеварительные соки которых не убивают онкосфер. Они могут быть главными промежуточными хозяевами данного вида.

Существование второй группы указывает на адаптивную изменчивость личинок, индивидуальный характер этой изменчивости и, быть может, на тот путь, благодаря которому паразиты захватывают в процессе эволюции новых хозяев.

Отдельные виды личинок ленточных червей ведут себе в этом смысле по разному в отношении тех же самых видов *Copepoda*.

Сопоставление данных приведенное в таблице № 1 относительно 4-х видов *Cestoda* (Michajłow, 1932 б, 1938, Michajłow i Wierzbicka 1935, Дубинина 1950) приводит к следующим выводам:

1. Существует хорошо выраженная специфичность хозяев по отношению к паразитам в этой стадии развития.

2. Родственные виды — *T. lucii* и *T. crassus* заражают *Copepoda* почти одинаково, хотя наблюдаются и различия в этом смысле.

3. Между массовым заражением и его полным отсутствием существуют промежуточные формы. У *Copepoda* наблюдается изменчивость индивидуального характера на заражение паразитами (% зараженных особей одного вида). Индивидуальная изменчивость наблюдается также у онкосфер, что выражается в проценте личинок проникающих в полость тела по отношении

к общему числу заглоченных хозяином. Оба вида изменчивости подлежат значительным колебаниям. Лабильность специфичности указывает на возможность захвата новых промежуточных хозяев. Вопрос о том, необходимо ли воздействие пищеварительного сока хозяина для нормального дальнейшего развития онкосфер, стимулирует ли оно его, остается пока открытым. Равно открытым остается вопрос о возможности передачи по наследству приспособительной изменчивости на воздействие пищеварительных соков вспомогательного хозяина.

Приимая во внимание все вышеуказанное, можно считать, что свободно живущая личинка рассматриваемых цестод, стадия корацидий — онкосфера, является их стадией развития в том смысле, в каком употребляет этот термин Т. Д. Лысенко, по следующим причинам:

1. Стадия *corac dium* качественно отличается от предыдущей (яйцо) и последующей (процеркоид), ей свойственны характерные морфологические особенности равно как и физиологические (отсутствие питания при интенсивности обмена веществ, аэробность).

2. Требования корацидия по отношению совокупности внешних условий весьма типичны и отличаются от требований иных стадий.

3. Для перехода в следующую стадию развития (процеркоид) необходимо изменение условий среды, переход от свободного образа жизни к паразитическому. Отсутствие этих условий приводит к гибели личинок, причем можно предположить, что это свойство развития животных т. к. у растений этого не наблюдается.

4. Переход из этой стадии в следующую является обязательным условием замыкания жизненного цикла и возможности произведения потомства.

5. Наблюдается значительная изменчивость адаптативного характера по отношению к условиям среды во время свободной жизни равно как и во время пребывания в пищеварительном канале *Copepoda*.

Стадия процеркоида,

Онкосферы рассматриваемых гельминтов превращаются в полости тела *Copepoda* в процеркоиды.

Превращение продолжается у *T. luci* 5—7 дней, (Michajlow 1934) и сопровождается рядом изменений морфо-гистоло-

гического характера. У *L. colymbi* (Дубинина 1950) процеркоиды образуются в течении 10 дней.

Переход из стадии свободноживущей личинки в стадию паразитического процеркоида влечет за собой коренные изменения физиологического и биохимического характера. Процеркоид входит в систему тройной зависимости: внешняя среда хозяина — хозяин — паразит.

Предварительные опыты проведенные в 1951 г. показали, что изменения внешней среды могут сильно влиять на развитие паразита. У *C. strenuus* содержаемых в температуре 2–5° С. развитие процеркоидов *T. lucii* было сильно задержано. Тогда как в контрольных культурах (15–16° С) в течении 7–9 дней онкосферы превратились в типичных процеркоидов, а длина их тела увеличилась в 10–12 раз, в низкой температуре они не вошли в стадию процеркоида еще на 11 день а длина их тела увеличилась всего в 2–3 раза. Трудно назвать процеркоид а — наэробной стадией, т. к. вероятно при дыхании хозяина через покровы тела кислород входит в соприкосновение с паразитом. Характерны для процеркоида — слабые движения и интенсивный рост. В нем образуются тела нового с химической точки зрения типа — известковые тельца. Л у т т а (1939) предполагает, что в теле процеркоидов увеличиваются запасы гликогена и жиров.

В полости тела различных видов *Copepoda* процеркоиды отдельных видов гельминтов ведут себе по разному. Наблюдения проведенные в 1951 г. показали, что процеркоиды *T. lucii* могут развиваться в наушипусах и копенодитах *C. strenuus*.

Наблюдая развитие личинок в полости тела *Copepoda* необходимо принимаю во внимание: 1. Время превращения онкосферы в процеркоид. 2. Выживаемость личинок т. к. не все из них могут превратится в процеркоиды. Время развития (период от заражения до образования типичных процеркоидов) не подлежит, как кажется в пределах вида большим колебаниям в однородных условиях.

Все исследованные *Copepoda* распадаются на 2 группы в зависимости от того, как проходит развитие паразитов в полости их тела. У одних (1) развитие личинок и их превращение в процеркоиды проходит нормально, у других (2) развитие задерживается, все или большинство онкосферы не превращаются

в процеркоиды, определенный их процент может однако при этом развиваться нормально.

На основании данных из литературы иногда бывает трудно уловить эти соотношения. Предложено было поэтому (Michajłow, 1938) экспериментальные данные по этому вопросу обрабатывать по следующей схеме: 1. Точное систематическое название хозяина. 2. Его пол. 3. Наблюдения над поведением в пищеварительном канале хозяина (перевариваются или нет). 4. Процент зараженных особей данного вида *Copepoda* по отношению к общему количеству исследованных особей этого вида. 5. Максимум онкосфер в полости тела. 6. Среднее их число. 7. Время необходимое для превращения в процеркоид. 8. Процент нормально развитых процеркоидов по отношению к общему числу личинок попавших в полость тела. 9. Процент нормально зараженных *Copepoda* данного вида. 10. Максимум процеркоидов в полости тела. 11. Среднее их число. 12. К какой паразитологической группе можно отнести хозяина.

Сравнительные данные относящиеся к 4 видам *Cestoda* (Michajłow, 1932, 1938, Michajłow i Wierzbicka 1935, Дубинина 1950) сведены в таблицу № 2.

Анализ этих данных приводит к следующим выводам:

1. Наблюдается сильная специфичность паразитов по отношению к хозяевам выступающая даже у родственных видов, (*D. gracilis* принадлежит к первой группе по отношению к *T. lucii*, но ко второй по отношению к *T. crassus*).

2. Эта специфичность связана однако со степенью систематического родства видов паразитов (по отношению к *T. lucii* ко второй группе принадлежит *C. oithonoides*, который по отношению к *L. colymbi* должен быть причислен к группе 1; *C. strennus* представляет первую группу для *T. lucii*, но вторую для *D. latum*). Из этих данных кроме того со всей очевидностью видно что система „хозяин—паразит“ должна быть рассматриваема как характерное единство противоположностей. Организм хозяина представляющий как бы одинаковую среду для всех паразитов в самом деле не может быть так рассматриваем. Эта среда (организма хозяина) рассматриваемая только в совокупности с требованиями паразита по отношению к ней представляет единство с паразитом.

Если принять во внимание данные относящиеся к развитию онкосфер в процеркоиды в полости тела хозяина (8 пункт пред-

ложенной схемы), то можно заметить явление индивидуальной изменчивости личинок цестод и их возможности адаптативного характера. Например в полости тела *C. leuckarti* развивается нормально 1% онкосфер *T. lucii*, в полости тела *C. serrulatus* 2,5%, а в полости тела *D. gracilis* — очень значительный процент. О том, что в данном случае общее количество паразитов в полости тела не действует угнетающе на отдельные особи, свидетельствует тот факт что в полости тела некоторых *Copepoda* нормально развиваются многочисленные (до нескольких десятков) личинки.

Дубинина (1950, в) указывает, что онкосферы *L. colymbi* в полости тела нетипичного хозяина (группа 2) дегенерируют.

По моим наблюдениям (1932) над *T. lucii* его онкосферы могут жить до 40 дней в полости тела *Copepoda* второй группы не превращаясь в процеркоиды. Присутствие в полости тела *Copepoda* второй группы наряду с большим количеством остановившихся в своем развитии онкосфер также особей, которых превращение в процеркоиды протекает нормально, доказывает что условия существования в полости тела этих хозяев в общем не отвечают требованиям личинок паразитов и только некоторые из них благодаря индивидуальной изменчивости приспособительного характера, преодолевают это препятствие и развиваются нормально. Колебания процента таких особей в разных видах *Copepoda* указывают на лабильность этой изменчивости.

Притом дело тут повидимому не в приобретенном хозяином иммунитете.

Пока что невозможно установить экспериментальным путем, передается ли наследственно индивидуальная изменчивость приспособительного характера, проявляющаяся у некоторых личинок в условиях неблагоприятных для вида, как целого. Предположение это однако кажется весьма вероятным.

Наблюдение Дубининой (1950, в), заметившей, что процеркоиды *L. colymbi* после длительного пребывания в полости тела промежуточного хозяина дегенерируют, имеют, по моему мнению, исключительное значение. Трудно предположить, что организм хозяина иммунизируется в этот период времени, что приводит к гибели паразитов. Процеркоиды *T. lucii* живут в хозяевах до 36 дней и погибают в условиях культуры вместе с ними. Скорее можно допустить, что достигнув в своем раз-

витие стадии процеркоида, паразит требует перемены условий существования, (полость тела рыбы) и не находя этих условий, погибает. У *L. colymbi* это происходит быстро, у *T. lucii* стадия процеркоида продолжается дольше.

Сопоставление сравнительных данных, относящихся к прониканию онкосфер в полость тела хозяев (первая преграда селекционного типа) и их развитию в среде полости тела хозяина (вторая селекционная преграда) приведенных в таблицах № 1 и № 2, приводит к выводу, что поведение разных видов *Coprepoda* в отношении этих двух моментов различно. Исследованные виды *Coprepoda* можно свести в следующие группы:

- I. *Coprepoda*, в пищеварительном канале которых погибают все онкосферы данного ленточного червя.
- II. *Coprepoda*, в пищеварительном канале которых погибает часть онкосфер данного вида, а те, которые проникают в полость тела не превращаются в процеркоиды не находя необходимых для этого условий.
- III. *Coprepoda*, в пищеварительном канале которых онкосферы данного вида в большинстве не погибают, но в полости тела не находят нужных им условий существования и в большинстве не превращаются в процеркоиды.
- IV. *Coprepoda*, в пищеварительном канале которых часть онкосфер данного вида погибает, но те, которые проникают в полость тела находят нужные им условия среды и превращаются в процеркоиды.
- V. *Coprepoda*, в пищеварительном канале которых онкосферы не погибают и находят нужные им условия в полости тела, превращаясь в процеркоиды.

Между этими группами существуют как бы переходы, тем не менее они в природе наблюдаются.

Coprepoda группы V — это главные промежуточные хозяева данных ленточных червей, группы IV — вспомогательные промежуточные хозяева.

Таблица № 3 показывает изменения описанных соотношений применительно к разным видам цестод. Из данных сопоставленных в ней можно сделать следующие выводы:

1. Промежуточными хозяевами цестод (главными или вспомогательными) могут быть *Coprepoda* группы II, III, IV, V.

2. Необходимые условия — проникновение через стенки пищеварительного канала (специфичность на действие пищеварительных соков) и подходящие условия развития в полости тела (специфичность на эти условия) не всегда совпадают (группа III).

3. Наблюдаются большие индивидуальные колебания среди цестод одного вида относительно этих двух условий. В первом случае для *T. lucii* от 1% до 100% причем это может зависеть (у *D. gracilis*) и от пола хозяина, во втором тоже от 1% до 100%.

4. Эта изменчивость адаптативного характера на оба условия указывает на пути захвата паразитами новых хозяев в процессе эволюционного развития.

5. Одни и те же виды *Copepoda* могут принадлежать к разным цестодам. *D. gracilis* например принадлежит к IV группе для *T. lucii*, к II группе, для *T. crassus*, к III для *D. latum*.

Дальнейшие сравнительные исследования, расширенные на новые виды *Copepoda* и *Cestoda* могут дать интересные материалы по вопросу адаптации и специфичности в системе „хозяин-паразит“. Приведенные выше данные являются еще одним аргументом против механистического и метафизического понимания процесса развития, отождествляющего развитие и рост, ставящего в центр внимания только исходной и конечный этапы онтогенеза.

Личиночные формы — это не только подготовительные этапы к зрелым формам, они тонко приспособлены к существованию в определенных условиях. Онтогенез не может быть рассматриваем только как своего рода сокращенное повторение филогенеза. В развитии рассматриваемых цестод согласно „теории церкомера“ Яницкого (1920) появляется орган имеющий старый, примитивный характер — церкомер. Но одновременно мы видим у личиночных форм богатый арсенал приспособлений морфологического и физиологического характера к существованию в определенных условиях и сильную изменчивость приспособительного характера. Адаптивные возможности личинок цестод представляются даже большими, чем у зрелых форм, это важные звенья эволюционного развития вида. Наблюдения над процеркоидами перечисленных цестод приводят к следующим общим выводам:

1. Стадия процеркоида является необходимым звеном онтогенеза этих цестод.

2. Нормальное превращение онкосферы в процеркоид может произойти только в определенной среде (полости тела определенных *Copepoda*), для стадии процеркоида характерны определенные сильно дифференцированные требования по отношению условий среды.

3. Эти условия коренным образом отличаются от условий существования предыдущей стадии (свободно живущей личинки).

4. Если отсутствуют условия, необходимые для перехода в следующую стадию (плероцеркоид, в полости тела рыбы) процеркоиды начинают дегенерировать из-за отсутствия этих новых условий.

5. Значительные колебания индивидуального характера указывают на индивидуальную изменчивость этих организмов адаптивного типа.

Аналогия к поведению растений в разных стадиях (в понимании Т. Д. Лысенко) сама бросается в глаза.

Стадия плероцеркоида

Переход из стадии процеркоида в стадию плероцеркоида осуществляется если первый промежуточный хозяин содержащий паразитов будет проглочен рыбой.

Специфичность на действие пищеварительных соков рыбы отмечена Дубининой (1959 в) для *L. colymbi*. По Догелю (1947) плероцеркоиды *T. lucii* были найдены в полости тела ряда рыб. Марковский (1933) находил *T. lucii* в 5 видах рыб. Я неоднократно находил цисты с плероцеркоидами *T. lucii* у *Esox lucii* на печени особенно у молодых особей.

По Павловскому (1946) плероцеркоиды *D. latum* найдены были у 14 и больше видов рыб. Степень заражения рыб (% зараженных особей) колебался от 80% до 100%, что указывает на специфичность и ее изменчивость и на возможность существования главных и вспомогательных вторых промежуточных хозяев. Экспериментальные исследования могли бы выяснить, наблюдаются ли при прохождении процеркоидов через пищеварительный канал рыб, явления аналогичные тем, которые найдены у онкосфер при проникании в *Copepoda*.

Предполагается, что превращение процеркоида в плероцеркоид происходит медленно. Морфологические особенности плероцеркоидов сильно выражены. Они часто длинее выросших червей (*Ligula*). Существует ли специфичность паразита на ус-

ловия существования в теле рыб, совпадает ли она со специфичностью на действие пищеварительных соков хозяина? Ответа на этот вопрос в полном объеме пока нет. При переходе в стадию плероцеркоида в системе: „внешняя среда—хозяин—паразит“, качественно изменяется второе ее звено. Хозяином в этой стадии является позвоночное животное. Несомненно соответственно изменяются физиологические процессы паразита. Давая обзор биохимии гельминтов Иванов (1950) указывает на дальнейший рост запаса гликогена и жиров у плероцеркоидов. Опыты Гнездилова и Талызина, а также Павловского и Талызина (по Догелю, 1947) указывают на возможность неоднократной смены хозяев в стадии плероцеркоида.

Опыты Павловского и Гнездилова (по Павловскому 1947) доказали возможность существования потенциальных хозяев плероцеркоидов *D. latum*, как лягушка, гекон и др. Догель (1947) указывает на наблюдающуюся дегенерацию плероцеркоидов *D. latum* в типичных хозяевах. Возможно, что и тут дело не в иммунизации хозяина, а в реакции организма паразита на отсутствие условия для перехода в следующую стадию. Несмотря на то, что с точки зрения стадийности развития цестод необходимы дальнейшие исследования стадии плероцеркоида, можно уже теперь указать на соответствие и этой стадии понятиям стадийного развития вообще.

Половозрелая стадия

Окончательным хозяином *T. lucii* и *T. crassus* является щука. В Польше заражения щук *T. lucii* составляет около 76% (Michajłow, 1933). Молодые особи *T. lucii* встречаются в пищеварительном канале щуки круглый год, половозрелые чаще всего от ноября до мая или июня. Можно потому думать, что жизненный цикл *T. lucii* продолжается год. По Павловскому (1946) окончательным хозяином *D. latum* кроме человека и собаки могут быть и другие млекопитающие. Дубинина (1950 в) считает, что, очень ограниченный круг птиц может быть хозяином *L. colymbi*. Догель (1947) допускает, что личиночные формы ленточных червей проявляют меньшую специфичность чем половозрелые. С этим можно будет согласиться только после более подробного изучения гельминтофауны. Биохимия взрослых цестод изучена лучше чем личиночных форм

По Иванову (1950) для цестод паразитирующих в пищеварительном канале позвоночных характерен анаэробный образ жизни при сохранении возможности восприимчивости свободного кислорода, значительные запасы полисахаридов и жиров в теле, и интенсивность обмена белков. Несомненно, условия жизни и жизненные процессы половозрелых цестод отличаются значительно от таких же в личиночных стадиях.

Интересные наблюдения Дубининой (1950) и других авторов над уменьшением длины и объема червей при переходе из стадии плероцеркоида в половозрелую, бросают свет на соотношение роста и развития и у цестод.

Общие выводы

1. Онтогенез цестод *T. licii*, *T. crassus*, *D. latum* и *L. colymbi* аналогично к онтогенезу высших растений состоит из ряда стадий развития, которым тут соответствует определенные личиночные формы.

2. Переход из одной стадии в другую сопровождается изменением требований организма по отношению к комплексу условий среды.

3. Качественный скачок при переходе из одной стадии в другую выражающийся в изменении требований к условиям среды, перестройкой физиологических и биохимических процессов, выявляется вполне явственно.

4. Переход через все стадии в нормальном порядке их следования необходим для достижения половой зрелости, которая в противном случае не выступает; это развитие необратимо.

5. Существует значительная видовая специфичность, проявляющаяся в требовании определенных условий среды, а в ее границах значительная изменчивость, которая может иметь значение для эволюционного развития, овладения новыми хозяевами и образования новых форм.

Все это приводит к утверждению, что между стадийным развитием растений и развитием перечисленных цестод наблюдается знаменательная биологическая аналогия.

S U M M A R Y

In the introductory part the author discusses briefly the fundamental regularities of the development of higher plants and the theory of their phasic development, elaborated by T. Łysenko, points to the significance and extend of the theory, its biochemical basis and recalls E. Pałowski's opinion on the possibility of the applying of the phase theory of development to the animal world.

This work is an attempt to apply the conceptions of the theory of the phasis development of plants to the ontogenesis of some tapeworms (*Cestoda*). The developmental cycle has been surveyed of some *Cestoda* of the group *Pseudophyllidea*, namely *Triaenophorus lucii* Mull. (= *T. nodulosus* Pall.), *Triaenophorus crassus* Forel (= *T. robustus* Olsson), *Diphyllobothrium latum* (L.), *Ligula intestinalis* (L.) and *Ligula colymbi* Zeder.

The successive phases of development of the named tapeworms have been surveyed from the point of view: 1) of the specific external factors of the development of each phase, 2) of the relation between the given phase and its environment, 3) of the analogy to the phases of the development in Łysenko's conception.

The egg and the embryonic development

The eggs of the named worms develop in water. Eggs of *T. lucii* and *D. latum* taken from water and dried die within 2–3 minutes. Water, therefore, is a condition of the existence of eggs in the meaning of the term, used by Łysenko. Factors acting in this phase may be: the water content of admixtures eg. salts NaCl, temperature, water pressure, the presence of air, light. The reaction of eggs to the named factors is characterized by the following indicators: a) the time of the embryonic development, b) the survival of eggs, determined by the percentage of eggs from which larvae are hatched.

A. The influence of the water content on the development of eggs.

Experiments were conducted (Michajłow, 1939) on the influence of the content of salt in the water of the Baltic Sea on the development of eggs *T. lucii*.

At the content of 35‰ of salt the survival of eggs is equal to zero. The largest percentage of survival appears at 5–7‰ of salt, it is at the percentage near to the normal in the Baltic water, whereby the time of the embryonic development at the temperature 19–21°C is the same, as in freshwater, at the temperature 15–15,5°C, however, it is 5 days longer, than in freshwater at the same temperature. The relation between two factors draws attention (temperature and the water content of salt). Because *T. lucii* occurs in Baltic fishes it is no surprise, that the demands of eggs are closest not only to the conditions of freshwater, but also of the Baltic water. The partly survival in other conditions (1 + 25‰ salt content of water) is an indication of the variability and plasticity of eggs in the course of development.

B. The influence of temperature on the development of eggs.

Experiments conducted in 1951 on eggs of *T. lucii* proved, that the limits of the survival of eggs oscillate from 0°C to 29°C. Freshly laid eggs freezed for 15 minutes at $t = +1^{\circ}\text{C}$ develop normally. Frozen for 24 hours they all die. Eggs containing formed larvae frozen on a slide for 6,5 hours die in the majority, the survival being 1%.

The individual variability of the survival and the time of development at various temperatures draw special attention. The time of development at room temperature varies from 2–18 days, the average 7–9 days (Michajłow, 1933). Individual oscillations of the time of development are greater at a lower temperature. At the low temperature (2–5°C) the development lasts longer, the first larvae hatch on the 36th day of development, while in control cultures at the temperature 15–16°C on the 7th day (1951). At the temperature 2–5°C the development lasts 5 times as long, as at the temperature 15–16°C and 18 times longer, than at $t = 21^{\circ}\text{C}$. At higher temperatures the hatching of larvae takes place more uniformly, at low temperatures

the time from the appearance of the first larvae to the hatching of the last ones is longer.

Analogous phenomenon was observed by Dubinina (1950) in *L. colymbi*.

C. The influence of pressure on the development of eggs.

In cultures of eggs of *T. lucii* of a 5 cm layer of water the development lasted 12 days, while in the control cultures (the layer of water 1 cm) — 7—8 days (Michajłow, 1933). Experiments conducted in 1938—1939 (the documentation of which was lost during the war) with the use of a special apparatus artificially raising the pressure proved, that the time of the embryonic development increases with the raising of the pressure and at the same time the percentage of surviving eggs decreases. Under the pressure, corresponding to the pressure of about 10 m column of water (cited from the memory) the eggs die.

D. The influence of the presence of air on the development of eggs.

Eggs of *T. lucii* may develop in water containing air, i. e. under aerobic conditions. From experiments conducted in 1939, above mentioned in the text, it appeared, that eggs kept under anaerobic conditions (boiled water under a layer of oil) die all.

E. The influence of light on the development of eggs

From experiments conducted in 1951 it appears, that in the darkness the eggs develop somewhat slower, than in the light. The period of the hatching of larvae in the cultures is also prolonged. The cultures in the darkness lasted 19 days (from the starting to the death of the last larvae), the controls — 15 days. From the above it appears that the eggs of tapeworms exhibit a considerable variability in the sense of the reaction to various factors of the environment. For the illustration of problems connected with it, it is proposed to introduce defined criteria of the description of this variability, namely: 1. The length of time from the laying of eggs to the appearance of the first larvae, 2. The percentage of eggs left by the larvae each consequent day,

3. The total percentage of eggs left by larvae (maximum hatching), 4. The length of the period of time from the appearance of first larvae to the hatching of the last, 5. The time of the appearance of the first larvae to the death of the last, 6. The duration of the culture (from its establishing to the death of the last larvae).

From the quoted data referring to the influence of the elements of an environment on the development of eggs of some *Cestoda*, the following general conclusions may be drawn:

1. Demands of eggs concerning the acting factors undergo oscillations depending on the species of worms. they are therefore specific.
2. Changes of the intensity of various factors of the environment influence the survival of eggs and have their lethal limits for eggs.
3. Oscillations of the intensity of the action of various factors influence the length of the embryonic development.
4. The largest percentage of eggs survives and develops in a normal time under conditions approaching normal ones.
5. The separate factors of the environment act on the eggs differently if taken individually, therefore they must be studied jointly in various combinations.
6. Among the discussed factors as conditions of existence, indispensable for life should be regarded the presence of air containing water; as the influencing factors are the content of salt in water, oscillations of temperature, light and pressure.
7. There are considerable individual oscillations in the sense of the survival of eggs (what may have a selective and adaptive significance) as also referring to the time of development.

The egg of a tapeworm — is the first phase of its ontogenesis. Their demands on the environment were proved. They react in defined conditions to variations in the intensity of normally acting factors, a fact expressed in the survival of certain individuals and the annihilation of others, therefore it is an indication of the variability and adaptive possibilities. Therefore it can be said a phase of the egg in the ontogenesis of tapeworms is the sense related to such one, which corresponds to developmental phases of plants.

Coracidium — the free living larva

From eggs of the above mentioned tapeworms hatches a free living larva coracidium. At room temperature, coracidium lives 2—3 days. Soon after the hatching the larvae lose the power to move in connection with the losing of the anterior cilia of the embryonic envelop. They perform vibrating in one place movements and after their cessation the coracidium falls onto the bottom, the embryonic envelop and the oncosphere undergo disruption.

The survival of larvae and the length of their life depend on the external conditions.

A. The influence of the salt in water on coracidium

According to the present data (Michajłow, 1939) coracidium of *T. lucii* live in sea water (7‰ of salt) shorter, than in freshwater of a lesser content of salt (2,33‰) — somewhat longer, that at higher concentrations.

B. The influence of temperature

Experiments conducted in 1951 proved, that at the temperature +30°C coracidia *T. lucii* die after several hours. At 29°C in the course of 40 minutes about 30% of larvae die, after 1,5 hour at such a temperature about 10% of larvae survive and after 3 hours all larvae die. Frozen for 15 minutes at t—0° larvae in the majority die, about 30% survive in spite of the deformation of the embryonic envelop, some of them preserve the power to move. After the presence for one hour on ice and the freezing off about 5% of larvae live, after 2,5 hours all die. The survival criteria points for larvae are therefore temperatures 0°C—29°C and the freezing for no longer time than for 2,5 hours.

The length of life of the larvae oscillates depending on the temperature. At the temperature 15—16°C they live 4 days (70% of the total number). At the temperature 2,5—5°C some individuals (about 5%) live up to 13 days, half of them (50%) — up to 10 days. At this temperature the coracidia may then live 3- 4 times longer, than at 15—16°C.

It follows then, that under natural conditions coracidia live longer, than it was till present supposed.

C. The influence of light on coracidia

Coracidia *T. lucii* show positive phototaxis. Oscillations of the length of life of larvae cultured in darkness nearly do not differ from normal ones.

Coracidia deprived either of water, or air die very soon. In proportion to the other above named factors, they show individual variability as to the survival and length of life. The coracidium phase is characterized by not only free, but also a very extensive mode of life. Young coracidia *T. lucii* swim with a speed of 0,2 mm per second and their cilia perform movements at a rate of 5—6 per second. Large excretory cells work intensively, particularly during the movements of the cilia. The cellular shape of the oncosphere changes (Michajłow, 1933). For the coracidium phase a very intensive metabolism and energy metabolism is characteristic, although the larva does not take itself food. This is the aerobic phase. Authors interested in the biochemistry of helminths (Iwanow, 1950, Iutta, 1939), draw attention to the fact, that coracidia possess a negligible store of fats and little glycogen. It may be supposed, that the basic metabolism is based on the metabolism of glycogen and the movements of cilia depend on the metabolism of lipoids.

Copepoda devour in the mass larvae of the named tapeworms. Observations conducted in 1951 proved, that coracidia are also swallowed by young larvae of *Copepoda* — nauplius and kopepodit.

It has been proved (Michajłow, 1926, 1935, 1939), that the fate of the oncospheres swallowed by *Copepoda* is various, depending on the action of digestive fluids of various species of *Copepoda* and the degree of their resistance to this action. The various species of *Copepoda* can be divided into three groups depending on the action of their digestive juices on the defined species of the larvae of tapeworms.

Group 1 —

Copepoda, the digestive juices of which kill all oncospheres of a given species; they cannot be therefore intermediary horst of this species.

Group 2 --

Copepoda, the digestive juices of which kill a part of the oncospheres of a given species of the tapeworm, but a part shows resistance against them (they therefore, can be an auxiliary host of a given species of a parasite).

Group 3 —

Copepoda, the digestive juices of which do not kill the larvae (they, therefore, can be the main intermediary host of a given species).

The existence of the 2 groups is an indication of an adaptive variability of larvae, of an individuals character of this variability and also, may be, of the ways of gaining new hosts in the process of evolution. The separate species of larvae of tapeworms behave variously in the presence of the same species of *Copepoda*.

The collection of data (Table No. 1), referring to 4 species of *Cestoda* (Michajłow, 1932, b, 1938, Michajłow and Wierzbicka, 1935, Dubinina, 1950, b), suggests the following conclusions:

1. There is undoubtedly a specificity of hosts with regard to parasites in this phase of their development.
2. Related species *T. lucii* and *T. crassus* infect *Copepoda* almost in the same degree, although also here there are certain differences.
3. Between a mass infection and a lack of infection there are intermediary phases. There is an individual variability among the species of *Copepoda* as to the resistance against parasites (percentage of infected individuals of one species).

Individual variability appears also in oncospheres and is expressed in the percentage of larvae passing into the cavity of the organism in proportion to all larvae swallowed by the host. Both kinds of variability are subjected to considerable oscillations.

The lability of the specificity is an indication of the power to gain new hosts. The question, whether the action of digestive juices of the host is necessary for further development, or does it stimulate the development, cannot be at present answered. The problem also remains open, whether the individual adaptive characters of the oncospheres

in the sense of the resistance to digestive juices of the host can be hereditary. In the light of the above data it appears, that the coracidium phase-oncosphere—can be understood in the sense of Lysenko's developmental phase on the ground of the following motives:

1. *Coracidium* phase qualitatively differs from the previous and successive ones and is morphologically and physiologically characterized (the lack of the prehension of food by the simultaneous intensive metabolism, aerobiosis).
2. Demands of coracidium on the complex of external conditions are very characteristic and different from demands in other phases.
3. For the passing into the next phase (proceroid) there is necessary the change of the conditions of the environment, a transition from the free mode of life into the parasitic. A lack of such conditions leads to the annihilation of the larvae. It can be assumed, that this is a peculiarity of the development of animals, because in plants this can not be observed.
4. The transition of the coracidium phase is a necessary condition for the closing of the developmental cycle and the attainment of the state to deliver offspring.
5. There is a considerable adaptive variability to the changes in external conditions as regards to the water environment, and the environment of the alimentary tract, of various species of *Copepoda*.

The proceroid phase

The oncospheres of the discussed tapeworms in the cavity of the body of *Copepoda* change into proceroids. In *T. lucii* this metamorphosis lasts 5—7 days (Michajłow, 1934) and it depends on a number of changes of a morpho-histological nature. In *L. colymbi* (Dubinina, 1950) the proceroids undergo metamorphosis in 10 days. The transition from the phase of the free living larvae into the phase of proceroid results in serious changes of a physiological-biochemical nature. The proceroid enters into the system of tripple dependence — the external environment of the host — the host — the parasite. Introductory experiments conducted in 1951 proved, that the changes of external conditions may seriously affect the course

of the development of the parasite. In *C. strenuus* cultured at room temperature + 2–5°C the development of procercoids *T. lucii* was greatly inhibited. While in control cultures (+ = 15–16°C) the oncospheres changed on the 7–9th day of the development into the typical procercoids, increasing the length of the body 10 to 12 times, at a low temperature they did not reach the procercoid phase even on the 14th day of the development and their dimensions were only 2–3 times greater than that of the initial ones. It would be difficult to define the procercoid as an anaerobic phase, because in the course of respiration of the host, oxygen penetrates through its body envelope into the parasite. The procercoids are characterized by a slight movement and intensive growth. In them there are formed corpuscles of a new type—calcium corpuscles. L u t t a (1939) supposes, that in the body of the procercoid the store of glycogen and fats increases. In the body cavity of various species of *Copepoda* the procercoids of the separate species of tapeworms behave variously. Observations conducted in 1951 proved, that the procercoids may develop also in the body cavity of the larval phase of *C. strenuus* (nauplius and copepodit).

Observing the development of larvae in the body cavity of *Copepoda* the following points should be taken into consideration: 1. The time of the metamorphosis of the oncosphere into the procercoid. 2. The survival of larvae, because not all can undergo metamorphosis into procercoids. The time of development from the infection to the arising of procercoids, does not undergo, as it seems, in the limits of a species considerable variation under uniform conditions.

The examined *Copepoda* are divided into groups, depending on the development of parasites in their body cavity. In ones 1) the metamorphosis into procercoids runs normally in others, 2) the development is inhibited, none or some oncospheres undergo metamorphosis into procercoids, although a defined percentage may undergo development. On the data from the literature it is sometimes difficult to get a clear picture. Therefore it was proposed (M i c h a j ł o w, 1938) to consider the experimental data in this field according to the following pattern:

1. The exact systematic name of the host, 2. Its sex, 3. Observations of the behaviour of larvae in the intestine of the host, 4. — The percentage of *Copepoda*, having larvae in the body cavity in proportion to the full number of the examined specimens of the given species,

5. — The maximal number of oncospheres in the body cavity, 6. — The average number, 7. — The time of the formation of procercooids, 8. — The percentage of normally developed procercooids in proportion to their total number in the body cavity of the host, 9. — The percentage of normally infected *Copepoda* of a given species, 10. — The maximal number of procercooids in the body cavity, 11. — Their average number, 12.— The classification of a given host to one of the parasitological groups.

The comparison data regarding the 4 species of *Cestoda* (Michajłow, 1931, b, 1939, Michajłow and Wierzbicka, 1935, Dubinina, 1959, b) are collected in Table No 2. The analysis of the data leads to the following conclusions:

1. There is a strong specificity of parasites as regards to hosts appearing even in related species (*D. gracilis* belongs to the 1 group in respect to *T. lucii*, to the second in respect to *T. crassus*).
2. The specificity is, however, connected with the degree of the systematic relationship of the species of parasites (in respect to *T. lucii* to the 2 group belongs *C. cithonoides*, which forms the 1 group in respect to *T. colymbi*, *C. strenuus* belongs to the 1 group in respect to *T. lucii*, to the 2 group in respect to *D. latum*).

From the data it appears also, that the system „host-parasite“ should be treated as a specific unity of oppositeness. The organism of the host, which is apparently an uniform environment for all parasites, cannot be so considered. This environment (the organism of the host) considered jointly with the demands put forward to it by the parasite, forms an unity with the parasite.

Taking into consideration the data, referring to the metamorphosis of the oncospheres into procercooids in the body cavity of the host (p. 8. of the proposed pattern), one can notice individual variabilities of the tapeworms and their adaptive possibilities. In the body cavity *C. truc-karti* develop normally 1% of oncospheres *T. lucii*, in the body cavity of *C. serrulatus* — 2,5%, in the body cavity of *D. gracilis* — a very serious percentage. That in the given cases not the number of parasites influences depreciatingly the development of a part of them is evidenced by the fact, that in the body cavity of some *Copepoda* develop normally up to over twenty larvae.

Dubinina (1950), b) indicates, that the oncospheres of *L. colymbi* degenerate in the body cavity of an inappropriate host (group 2). According to my observations (1932) the oncospheres of *T. lucii* may live up to 40 days in the body cavity of *Copepoda* of the, 2 group and undergo no metamorphosis into the procercoids. The presence in the body cavity of *Copepoda* of the 2 group besides larvae inhibited in the development, and also of oncospheres, which undergo normally metamorphosis into procercoids is an evidence, that the conditions of life in the body cavity of these hosts on the whole do not satisfy the demands of larvae and barely some of them by way of an individual variability of the adaptive type conquer this obstacle and undergo normal development. Oscillations of the percentage of such individuals in the various species of *Copepoda* are an indication of the lability of this variability. This is, moreover, most likely not concerned with the immunity, acquired by the host.

At present it cannot be experimentally settled, whether the adaptive variability, appearing in some individuals in conditions, unsuitable for the existence of a species as a whole, can be hereditary. Such a conjuncture seems to be, however, probable. Observations of Dubinina (1950, b) on the degeneration of procercoids after a longer presence in the host, have according to my opinion a great importance.

It is difficult to presume, that at this time the immunization of the host takes place and that it leads to the annihilation of the parasites. The procercoids of *T. lucii* live in hosts up to 36 days and die together with them. It can be rather presumed, that after reaching the stadium of the procercoid, the parasite demands a change of conditions of existence (the body cavity of a fish) and dies of the lack of such conditions. In *L. colymbi* this takes place soon, in *T. lucii* the stadium of the procercoid lasts longer.

The comparative collection of data, referring to the passage of the oncospheres into the body cavity of the host (the first selective barrier), and their development in the body cavity (the second selective barrier) contained in tables No 1 and No 2, leads to the conclusion, that in relation to these two moments various species of *Copepoda* behave variously. The examined *Copepoda* may be included into the following groups:

1. *Copepoda*, in the intestines of which all oncospheres of a given species of a tapeworm die.

- II. *Copepoda*, in the intestines of which a part of oncospheres of a given species die, those, however, which pass into the body cavity in the majority of cases do not undergo metamorphosis into procercoids, finding no suitable conditions for further development.
- III. *Copepoda*, in the intestines of which the oncospheres of a given species for the most part do not die, but in the cavity of their body they do not find suitable conditions for further development and in the majority do not change into procercoids.
- IV. *Copepoda*, in the intestines of which the majority of oncospheres die, but those, which pass into the body cavity, finding suitable conditions, undergo normal development.
- V. *Copepoda*, in the intestines of which the oncospheres do not die and in the body cavity they find suitable conditions and undergo metamorphosis into procercoids.

Between the groups there are transitions, nevertheless in the nature they appear distinctly (clearly).

Copepoda — group V they are the chief intermediary hosts of a given species of tapeworms, group IV auxiliary intermediary hosts.

Table No. 3 illustrates the variability of these relations as regards the separate species of tapeworms. From the data collected in it the following conclusions may be drawn:

1. As intermediary hosts (chief, or auxiliary) of parasites can be *Copepoda* of groups II, III, IV and V.
2. Indispensable conditions of development — passage through the wall of the intestines (specificity of the action of digestive fluids) and suitable conditions for the development in the body cavity (specificity of these conditions) are not always identical (group III).
3. There is a considerable individual variability among the larvae of tapeworms of the species as regards to those two conditions. In the first case for *T. lucii* from 1% to 100% whereby it may depend from the sex of the host (in *D. gracilis*) in the second also from 1% to 100%.
4. This variability has an adaptive character as regards to both conditions and is an indication of the ways of gaining new hosts.

5. The same species of *Copepoda* may belong to various parasitological groups as regards to various tapeworms. E. g. *D. gracilis* belongs to group IV, as regards to *T. lucii* to group I as regards to *T. crassus* to group III — as regards to *D. latum*.

Further experiments extended to new species of *Copepoda* and *Cestoda* may bring interesting materials of the variability, specificity, and adaptiveness in the system „host-parasite“. The above discussed data are one more argument against the mechanistic and formalistic interpretation of the process of development as identical with the process of growth, which is based on the concentration of the whole attention on the starting point of the development and its final point. The larval forms are not only a preparation for the arising of mature forms, but they are adapted for the existence under specific conditions. Ontogenesis cannot be treated as a certain abbreviation of phylogenesis. In the development of the discussed tapeworms in accordance with the „cerkoner theory“ of Janicki (1920) there appears an organon, which is a sui generis primitive character, an old one. But simultaneously in the larval forms there can be seen a powerful adaptation, both of the morphological nature, as well as of a physiological one, for the existence under defined conditions and there is also an extensive variability in the range of these adaptations. The adaptive possibilities of the larvae of tapeworms seem to be even greater than in the nature state, therefore also here are the links of the individual development, so important for the evolutionary development.

Observations on the development of procercoids of the named tapeworms lead to the following conclusions:

1. The procercoid phase is an indispensable link of the ontogenesis of those tapeworms.
2. The normal passage or the oncosphere into the procercoid phase can take place only in a defined environment (the body cavity of defined *Copepoda*), the procercoid phase is characterized by special, highly differentiated demands on the environment.
3. The conditions are completely different from the condition of existence in the former phase (free living larvae).
4. In the case of the lack of new ones, necessary for further development and metamorphosis into the next, successive phase (procercoid in many fishes) in the procercoids appear after

some time symptoms of degeneration, which are an indication of the demand of the organism of new conditions.

5. Considerable individual oscillations in this sphere are an indication of an individual variability of these organisms of an adaptive character.

An analogy to the behaviour of plants in a determined phase of their development (in the interpretation of Lysenko) is also in this case very evident.

The plerocercoid phase

The transition from the proceroid phase into the plerocercoid phase takes place, when the first intermediary host containing parasites, is swallowed by a fish. The specificity of the action of digestive juices of fishes has been proved by Dubinina (1950), b) for *L. colymbi*. According to Dogiel (1947) plerocercoids of *T. lucii* were found in the body cavity of many fishes. Markowski (1933) found *T. lucii* in 5 species of fishes.

I have found many a time cysts with plerocercoids of *T. lucii* in *Esox lucius* on the liver, especially in young specimens.

According to Pawłowski (1946) plerocercoids of *D. latum* were found in 14 and even more species of fishes. The degree of infection (percentage of infected fishes) ranged from 80% to 100% what is an indication of the specificity and its variability and also of the possibility of the existence of chief and auxiliary second intermediary hosts. Experiments would be able to prove, if during the passage of proceroids through the intestine of fishes analogous phenomena could be observed to those, which can be seen in *Copepoda*, swallowing oncospheres.

It is supposed, that the metamorphosis of the proceroid into the plerocercoid takes place slowly. Morphological characters of the plerocercoids are very distinct. Sometimes they are larger than the mature tapeworms (*Ligula*). Is there a specificity of the parasite to the conditions existing in the body of fishes, or is it identical with the specificity to the action of digestive juices, cannot be answered at present.

During the transition into the plerocercoid phase in the system: „external environment-host-parasite“ its second link changes qualitatively. The host in this phase is a vertebrate. The physiological pro-

cesses of the parasite change accordingly. In the review of the biochemistry of helminths Iwanow (1950) points to the further increase of the store fat and glycogen in the plerocercoids.

Experiments of Gniezdilow and Tałyzin, as also of Pawłowski and Tałyzin (according to Dogiel, 1947) point to the possibility of a manifold change of hosts in the plerocercoid phase.

Experiments of Pawłowski and Gniezdilow (according to Pawłowski, 1946), proved the possibility of the existence of potential hosts of the plerocercoids of *D. latum*, as the frog, gecon and so on. Dogiel (1947), points to the observed degeneration of the plerocercoids of *D. latum* in typical hosts. May be, that this is not a matter of immunization of the host, but that it is a reaction of the organism of the parasite to the lack of conditions of the transition into the next phase. Although further investigations on the phase of plerocercoid in tapeworms, particularly on its physiology are necessary, it can be already stated, that this is an extremely specific phase, corresponding to the conception of the phase development in general.

Sexually mature phase

The pike is the final host of *T. lucii* and *T. crassus*. In Poland, the infection of pikes amounts to about 76% (Michajłow, 1933). Young individuals of *T. lucii* were found in the alimentary canal of pikes during the whole year, sexually mature most commonly from November, till May, or June. It can be, therefore, supposed, that the developmental cycle of *T. lucii* lasts one year. According to Pawłowski (1946), as final hosts of *D. latum*, except the man and the dog, can be other mammals. Dubinina (1950, b) supposes, that a very limited circle of birds can be the host of *L. colymbi*, Dogiel (1947) supposes, that the larval phases of tapeworms are less specific, than mature. This can be agreed upon only after more exact informations on helminthofauna are obtained. The biochemistry of mature tapeworms is known better, than that of the larval formes. According to Iwanow (1950), tapeworms as parasites in the alimentary tract of mammals are characterized by an anaerobic mode of life, by the simultaneous preservation of the capacity to utilize free oxygen, considerable amount of polysaccharides and an intensity of protein meta-

bolism. Conditions of life and vital processes of mature tapeworms differ considerably from larval phases. Interesting observations of Dubinina (1950) and other investigations on the diminishing of the length and the decreasing of the volume of tapeworms at the transition from the plerocercoid phase into the mature one, throw light on the relation between the growth and the development of *Cestoda*.

General conclusions

1. The ontogenesis of the tapeworms *T. lucii*, *T. crassus*, *D. latum* and *L. colymbi*, similarly to the ontogenesis of higher plants, consists of a number of developmental phases, to which correspond analogous larval forms.
2. The transition from one phase to the next one is characterized by a change of demands, as regards to the totality of the conditions of the environment.
3. A qualitative leap taking place at the transition to the next phase and pertaining to the changes of those demands, as also the physiologic and biochemic processes --are very distinct.
4. The transition of all phases in the determined natural succession is indispensable for the attainment of sexual maturity, which otherwise cannot take place; this development is irreversible.
5. There is a considerable specificity of species, depending on the demand of strictly determined conditions of the environment, and in its range -- a considerable individual variability of an adaptive character, which may have a serious significance from the point of view of the evolutionary development the conquest of new environments, the gaining of new hosts and the arising of new hosts forms.

It can be then stated, that between the phasic development of plants and the phasic development of the, discussed here tapeworms there is a striking biologic analogy.



