

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra zoologie a rybářství**



**Česká zemědělská  
univerzita v Praze**

**Paraziti drobných savců ve vztahu k druhu hostitele**

**Bakalářská práce**

**Anna Spejchalová  
Speciální chovy (ABPS)**

**prof. Ing. Ivana Jankovská, Ph. D.**

**© 2020 ČZU v Praze**

## **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Paraziti drobných savců ve vztahu k druhu hostitele" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 17.7.2020

---

## **Poděkování**

Tímto bych chtěla poděkovat především paní prof. Ing. Ivaně Jankovské, Ph. D., za vedení, pomoc, vstřícnost, ochotu, a hlavně za čas, který mi v průběhu psaní práce věnovala. Dále chci poděkovat svým nejbližším, za podporu a trpělivost po celou dobu studia.

# Paraziti drobných savců ve vztahu k druhu hostitele

## Souhrn

Tato bakalářská práce je zaměřena na vztahy mezi určitými druhy parazitů a jejich hostiteli mezi drobnými savci, přesněji z řádů hlodavci a hmyzožravci. Součástí práce je i praktická část, která přibližuje rozmanitost gastrointestinálních parazitů u běžných druhů drobných savců v České republice.

Teoretická část pojednává o konkrétních druzích parazitů mezi prvoky, tasemnicemi nebo hlísticemi. Blíže je nastíněn i vliv parazitů na predaci hostitelů, regulaci hostitelských populací a populační cykly. Vzhledem ke kosmopolitnímu rozšíření drobných savců a jejich často úzké vazbě na lidi, se práce věnuje rovněž parazitickým onemocněním, které se mohou od drobných savců dostat do lidské populace.

V praktické části byly zpracovány vzorky odchycených drobných savců v lokalitě Krušných hor. Odchyty probíhaly během jarního a podzimního období, přesněji v červnu a říjnu roku 2018. Odchyceno bylo celkem 29 ks drobných savců, z nichž bylo nejvíce rejsků obecných (*Sorex araneus*) (11). Dalšími druhy byli myšice lesní (*Apodemus flavicollis*) (9), norník rudý (*Myodes glareolus*) (6), hraboš mokřadní (*Microtus agrestis*) (2) a rejsek malý (*Sorex minutus*) (1). Jarní, tedy červnový odchyt čítal 11 ks drobných savců, u žádného z nich ale nebyli gastrointestinální paraziti prokázáni, prevalence byla 0 % (0/11). Na podzim, v říjnu, bylo odchyceno 18 ks drobných savců. Prevalence byla 72,22 % (13/18), přičemž nejvíce zastoupené byly tasemnice (Cestoda, např. *Soricinia diaphana*) s 9 nálezy (69,23 %). Dále byla 4× (30,76 %) nalezena hlístice (Strongylida), 2× (15,38 %) roup (*Syphacia* sp.) a 1× (7,69 %) tenkohlavec (*Trichuris* sp.). U dvou hostitelů byla nalezena vícenásobná infekce. Samice rejska obecného (*Sorex araneus*) hostila jak roupa v tlustém střevě, tak i tasemnici v tenkém střevě a u samice norníka rudého (*Myodes glareolus*) byly nalezeny tasemnice a krevsající hlístice v tenkém střevě a tenkohlavci ve slepém střevě.

**Klíčová slova:** hlodavci, myšovití, hrabošovité, tasemnice, hlístice

# Small mammal parasites in relation to host species

## Summary

This bachelor thesis is focused on the relationships between certain species of parasites and their hosts among small mammals, more precisely from the orders of rodents and insectivores. The bachelor thesis contains research, which describes the diversity of gastrointestinal parasites in common species of small mammals in the Czech Republic.

The research deals with specific species of protozoas, tapeworms or nematodes. The influence of parasites on host predation, regulation of host populations and population cycles is also outlined in more detail. Due to the cosmopolitan distribution of small mammals and their often close connection to humans, the work also deals with parasitic diseases that can enter the human population from small mammals.

Samples of captured small mammals in the locality of the Ore Mountains were processed in the research. The seizures took place during the spring and autumn periods, more specifically in June 2018 and October 2018. A total of 29 small mammals were seized, and the most frequent species were the common shrews (*Sorex araneus*) (11). Other species were the wood mouse (*Apodemus flavicollis*) (9), the red mouse (*Myodes glareolus*) (6), the wetland vole (*Microtus agrestis*) (2) and the small shrew (*Sorex minutus*) (1). Spring (June) capture, counted 11 small mammals, but in none of them gastrointestinal parasites were detected, so the prevalence was 0 % (0/11). In the autumn (October), 18 small mammals were captured. The prevalence was 72.22 % (13/18), with tapeworms (Cestoda, eg *Soricinia diaphana*) being the most common with 9 findings (69.23 %). Other parasites were nematodes (Strongylida) with 4 findings (30.76 %), roaches (*Syphacia* sp.) with 2 findings (15.38 %) and whipworms (*Trichuris* sp.) with 1 finding (7.69 %). Multiple infections were found in two hosts. The female common shrew (*Sorex araneus*) hosted both roaches in the large intestine and tapeworms in the small intestine, while tapeworms and sanguivorous nematodes in the small intestine and whipworms in the cecum were found in the female bank vole (*Myodes glareolus*).

**Keywords:** rodents, murids, arvicolines, tapeworms, roundworms

# Obsah

<b>1 Úvod</b> .....	<b>8</b>
<b>2 Cíl práce a hypotéza</b> .....	<b>9</b>
2.1 Cíl práce.....	9
2.2 Hypotéza .....	9
<b>3 Literární rešerše</b> .....	<b>10</b>
<b>3.1 Prvoci parazitující u drobných savců</b> .....	<b>10</b>
3.1.1 Kokcidie kočičí ( <i>Toxoplasma gondii</i> ) a <i>Neospora caninum</i> .....	10
3.1.2 <i>Cryptosporidium</i> .....	12
<b>3.2 Tasemnice parazitující u drobných savců</b> .....	<b>15</b>
3.2.1 Tasemnice krysí ( <i>Hymenolepis diminuta</i> ) a tasemnice dětská ( <i>Hymenolepis nana</i> ) .....	15
3.2.2 Měchožil bublinatý ( <i>Echinococcus multilocularis</i> ) a další druhy tasemnic	17
3.2.3 <i>Soricina tripartita</i> .....	19
<b>3.3 Hlístice parazitující u drobných savců</b> .....	<b>21</b>
3.3.1 <i>Heligmosomum costellatum</i> .....	21
3.3.2 <i>Heligmosomoides polygyrus</i> .....	22
3.3.3 <i>Trichinella</i> spp.....	26
3.3.4 <i>Trichuris arvicolae</i> .....	28
3.3.5 Vliv parazitismu na predaci hostitele .....	29
3.3.6 Regulace populací drobných savců vybranými druhy hlístic .....	31
<b>3.4 Ostatní zoonotické infekce drobných savců</b> .....	<b>33</b>
3.4.1 Infekce přenášené ektoparazity (členovci).....	33
3.4.2 Paraziti původních a introdukovaných druhů.....	37
3.4.3 Populační cykly a parazitismus .....	39
<b>4 Materiály a metodika</b> .....	<b>51</b>
4.1 Popis oblasti odchyty .....	51
4.2 Získávání vzorků .....	51
4.3 Zpracování vzorků .....	52
<b>5 Výsledky</b> .....	<b>53</b>
5.1 Červen 2018.....	53
5.2 Říjen 2018 .....	54
<b>6 Diskuze</b> .....	<b>55</b>
<b>7 Závěr</b> .....	<b>56</b>

<b>8 Literatura.....</b>	<b>57</b>
<b>9 Samostatné přílohy.....</b>	<b>65</b>

# 1 Úvod

Drobní savci, mezi které se řadí hlodavci a hmyzožravci, jsou kosmopolitně rozšíření živočiši, kteří jsou s lidmi spjati několika způsoby. Ze zemědělského hlediska mohou působit jako škůdci na polích či v zahradách. Významnější je ale jejich úloha u řady zoonotických infekcí. Drobní savci, jakými jsou např. myšice lesní (*Apodemus flavicollis*), hraboš polní (*Microtus arvalis*) nebo rejsek obecný (*Sorex araneus*) fungují jako ideální hostitelské druhy. Jsou rozšířeny po celém světě, tedy prakticky všudypřítomní, rychle se rozmnožují a jsou poměrně odolní. Jejich populace patří k celosvětově nejpočetnějším. Jsou rovněž značně druhově rozšířeny, jen druhy hlodavců tvoří více než třetinu ze všech druhů savců.

Mezi parazitické druhy využívající drobné savce jako hostitele patří např. *Cryptosporidium muris*, který je přenosný i na člověka. Dále např. kokcidie kočičí (*Toxoplasma gondii*), pro níž jsou finálním hostitelem kočkovité šelmy, ale která jako své mezihostitele využívá řadu teplokrevných obratlovců, včetně drobných savců a lidí. Parazitických druhů spjatých s drobnými savci je ale nasčteně a tato práce se blíže zaměřuje na ty z řad prvoků, tasemnic, hlístic či členovců.



## **2 Cíl práce a hypotéza**

### **2.1 Cíl práce**

Podle nejnovějších vědeckých poznatků zpracovat literární rešerši na téma Paraziti drobných savců ve vztahu k druhu hostitele. Dále zpracování vzorků drobných hlodavců a zjištění míry napadení gastrointestinálními parazity.

### **2.2 Hypotéza**

Napadení střevními helminty se u jednotlivých druhů drobných savců liší.

## 3 Literární rešerše

### 3.1 Prvoci parazitující u drobných savců

#### 3.1.1 Kokcidie kočičí (*Toxoplasma gondii*) a *Neospora caninum*

Drobní savci, zejména pak hlodavci, sehrávají v přenosu určitých parazitických prvků významnou roli. Bývají zapojeni v jejich přenosových cyklech a pomáhají tak i šířit zoonotická onemocnění, která prvoci přenášejí. Jedním z nejvýznamnějších druhů z hlediska zoonotických infekcí je *Toxoplasma gondii*. Pozření tkání infikovaných *T. gondii* kočkovitými šelmy, např. domácími kočkami, může vést k uvolnění vysokého počtu oocyst odolných vůči přírodním vlivům z kterých se může nákaza orálně přenést na člověka. Prenatální nákaza může způsobit potrat a postnatální nákaza osob se slabou imunitou může vést k vážným a někdy až fatálním onemocněním (Schmidt et al. 2014).

*T. gondii* a *Neospora caninum* jsou blízké příbuzní obligátní, vnitrobuněční a protozoální parazité s celosvětovým rozšířením. Jejich životní cykly zahrnují masožravé definitivní hostitele, kočkovité šelmy pro *Toxoplasma* a psy a kojoty pro *Neospora* a širokou škálu teplokrevných mezihostitelů. Nakažena mohou být domácí i volně žijící zvířata. Masožravá zvířata se nakazí pozřením masa infikované kořisti či mršiny. U býložravců dochází k naze pozřením oocyst spolu s vegetací nebo krmivem. Zatímco infekce *T. gondii* je považována za významné zoonotické onemocnění a může způsobit život ohrožující infekce u hostitelů se slabou imunitou a plodů, *N. caninum* neinfikuje lidi, ačkoliv existují určité důkazy, že by k tomu mohlo dojít (Tranas et al., 1999). Lidé se nakazí toxoplazmózami horizontálním nebo vertikálním přenosem; k horizontálnímu přenosu dochází požitím sporulovaných oocyst nebo konzumací masa obsahujícího tkáňovou cystu (boubel), přičemž druhý z těchto způsobů je považován za v Evropě nejběžnější (Cook et al., 2000). Ve veterinární medicíně je *T. gondii* častou příčinou potratů u koz a ovcí. Neosporóza je považována za hlavní příčinu potratů u skotu. Z důvodu jejich strukturálních a genetických podobností a obvyklých hostitelů je jejich záměna při diagnostice běžná.

Cílem studie De Craeye et al. (2011) bylo posouzení prevalence *T. gondii* a *N. caninum* ve vzorku populace lišek a jelenů v Belgii, porovnat různé techniky molekulární a serologické detekce a geneticky charakterizovat izoláty *T. gondii*. Lišky a jeleni mají odlišné stravovací návyky; zatímco lišky lze považovat za přenašeče toxoplazmatických infekcí v divočině, lesní zvěř je potenciálním zdrojem lidské nákazy. O sylvatickém cyklu *N. caninum* je k dispozici jen velmi málo údajů a role lišky jako konečného hostitele je stále předmětem diskuze. Toxoplazmóza je v Belgii velmi běžnou infekcí a serokonverze se objevuje u 9/10 000 těhotenství (Breugelmans et al., 2004), což je jedna z nejvyšších hodnot v Evropě.

De Craeye et al. (2011) testovali vzorky jelenovitých na přítomnost protilátek proti *Neospora caninum* pomocí ELISA a proti *Toxoplasma gondii* pomocí SAG1-ELISA a komerčně dostupného aglutinačního testu. Prevalence *T. gondii* byla 52 % (38/73) u srnce obecného (*Capreolus capreolus*) a 0 % u daňka evropského (0/4) (*Dama dama*) i u jelena evropského (0/7) (*Cervus elaphus*). Nalezli 2.7 % vzorků srnce obecného a žádné ze vzorků daňka evropského pozitivních na *N. caninum*. Vzorky mozků volně žijících jelenů evropských, srnců obecných a lišek obecných (*Vulpes vulpes*) byly testovány na přítomnost DNA *T. gondii* a *N.*

*caninum* pomocí multiplexní PCR v reálném čase. *T. gondii* detekovali v 18.8 % (57/304) vzorků lišek obecných a v 1/33 vzorků jelenů. *N. caninum* byla nalezena u 6.6 % lišek obecných a ve 2 vzorcích srnců obecných. 26 DNA extraktů pozitivních na *T. gondii* lišek obecných bylo genotypováno. 25 bylo typ II a pouze jeden byl typ III.

Zatímco seroprevalence lidské toxoplazmózy a míra serokonverze během těhotenství v Belgii patří k nejvyšším v Evropě, o výskytu *T. gondii* u domácích zvířat, volně žijících živočichů a v cirkulujících genotypech je toho známo jen málo. Studie De Craeye *et al.* (2011) poskytuje údaje o molekulárních důkazech a o seroprevalenci toxoplazmózy a neospory v přírodě Belgie. Kromě toho genotypovali izoláty *T. gondii*.

U lišek obecných pomocí PCR vzorků mozku zjistili prevalenci 18.8 % pro *T. gondii* a 6.6 % pro *N. caninum*. Ve vzorcích mozků jelenů byly *T. gondii* a *N. caninum* nalezeny v jednom, respektive ve dvou vzorcích. U 52 % vzorků z volně žijících srnců obecných detekovali protilátky proti *T. gondii*, zatímco pouze dvě zvířata měla protilátky proti *N. caninum*. Tato čísla ukazují, že oba parazité v divočině cirkulují. Oba druhy zvířat se jinak stravují a mají tak pravděpodobně jinou náchylnost k *T. gondii* a *N. caninum*. Ačkoli lišky jsou definovány jako masožravci, stravují se velmi oportunisticky (pestře, různorodě), zejména ty, co žijí blízko měst. Vzhledem ke svým stravovacím návykům jsou pravděpodobně více vystaveni oocystám a cystám (boubelům) parazitů ve srovnání s jeleny, kteří se živí hlavně trávou, mladými výhonky, listy a bobulemi.

Je obtížné porovnat výsledky screeningu vzorků volně žijících živočichů, protože se používají různé metody (serologické i molekulární) a každá má svou vlastní citlivost a specifika. Geografické rozdíly v prevalenci však mohou odrážet rozdíly v přenosu parazitů v důsledku měnících se epidemiologických faktorů, jako je například typ stanoviště, přítomnost domácích nebo divokých ptáků, podnebí a půda. Ve srovnání s prevalencí u lišek a jelenů z jiných evropských zemí ukazují údaje z pozorování v belgické přírodě poměrně vysokou prevalenci obou parazitů. Vysoký demografický tlak v zemi, nerovnoměrné rozmístění lesů a pastvin a vysoká úroveň urbanizace umožňují častý kontakt mezi domácími a volně žijícími zvířaty, což znásobuje příležitosti parazitů pro přechod mezi domestikým a sylvatickým životním cyklem. Je zajímavé, že ve výskytu obou parazitů v zemi byly zjištěny jen zanedbatelné geografické rozdíly, i když severní část země je urbanizovanější než jižní.

Předchozí studie naznačují, že se seroprevalence *T. gondii* u evropských lišek pohybuje od 20 % ve Velké Británii po více než 60 % ve Španělsku a Maďarsku (Jakubek *et al.* 2007). Nejvyšší seroprevalence *T. gondii* (98 %) u evropských lišek obecných byla zjištěna předešlou studií 123 belgických lišek (Buxton *et al.*, 1997). Pouze jediná studie v České republice provedená molekulární diagnostikou vzorků mozku lišek obecných pro odhad prevalence *T. gondii* identifikovala jen 1.32 % pozitivitu (Hurkova a Modry, 2006). Seroprevalence *N. caninum* u lišek v Evropě je mnohem nižší, od 0 % v Rakousku a Švédsku (Jakubek *et al.*, 2001; Wanha *et al.*, 2005) po 3.2 % ve Španělsku (Sabrino *et al.* 2008). Naopak molekulární průzkumy *N. caninum* u lišek obecných zaznamenaly vyšší prevalence: 4.61 % a 10.7 % v České republice a ve Španělsku (Almeira *et al.* 2002; Hurkova a Modry, 2006). Nebyly hlášeny žádné předešlé studie týkající se prevalence *T. gondii* a *N. caninum* u belgických jelenů.

52 % seroprevalence *T. gondii* u srnce obecného je podobná nedávným nálezům ve Francii (60 %) (Aubert et al., 2010), ale vyšší než u většiny předchozích průzkumu v jiných evropských zemích. Pouze dva vzorky od srnců obecných byly pozitivní na protilátky proti *N. caninum* (2.7 %). Ačkoli velikost vzorku byla příliš malá na to, aby bylo možné prevalenci přesně odhadnout, zjištěné hodnoty z jiných evropských zemí byly vyšší: od 6.8 % ve Španělsku po 14 % v České republice, na 160, respektive 79 zkoumaných zvířatech (Bartova et al., 2007; Panader et al., 2010).

Vysoké prevalence zjištěné ve studii De Craeye *et al.* (2011) a zjištění, že u volně žijících zvířat, domácích zvířat a lidí cirkulují stejné genotypy *T. gondii* naznačuje, že divoká zvířata mohou fungovat jako rezervoáry tohoto onemocnění. Maso ze zvěře lze tedy považovat za potenciální rizikový faktor pro přenos *T. gondii* na člověka. Mělo by být provedeno více studií, aby se stanovila trasa přenosu *T. gondii* i *N. caninum* z volně žijících zvířat na domácí zvířata.

### 3.1.2 *Cryptosporidium*

*Cryptosporidium* (Apicomplexa) primárně infikují epitel trávicí soustavy, ale někdy i soustavy dýchací širokého spektra druhů obratlovců, včetně lidí (Lv et al., 2009). Infekce mohou být asymptomatické nebo mohou způsobovat mírný až těžký průjem. Závažnost onemocnění závisí hlavně na věku a stavu imunitního systému hostitele. Výzkum v terénu ukázal, že rod *Cryptosporidium* je geneticky rozmanitý, přičemž většina se vyskytuje v divočině. Hlodavci jsou všudypřítomnými savci, kteří tvoří až 40 % ze všech savčích druhů a obývají širokou škálu habitatů. Dosud provedené studie odhalily, že hlodavci jsou převážně parazitovány hostitelsky specifickými druhy a genotypy *Cryptosporidium*, ačkoli byly hlášeny i zoonotické druhy, jako je *Cryptosporidium parvum* a *Cryptosporidium ubiquitum* a druhy specifické pro hospodářská zvířata, jako *Cryptosporidium scrofarum*, *Cryptosporidium andersoni* a *Cryptosporidium baileyi*. Přes velké množství studií nebyla diverzita a biologie *Cryptosporidium* u několika hlodavců, včetně hrabošů, dostatečně charakterizována.

Počáteční studie určující druhy dle morfologie oocyst rozlišovaly *C. parvum*, *Cryptosporidium muris* a *Cryptosporidium* sp. v hraboších. Novější studie hrabošů, které k určování druhů užívaly více diskriminační genotypové nástroje, zjistili mnohem nižší prevalenci *C. parvum* než se uvádělo dříve a *C. muris* nedekovali vůbec. Kromě toho nebyli hraboši polní za experimentálních podmínek náchylní k *C. muris*, *C. proliferans* nebo *C. andersoni*. Naproti tomu byly často hlášeny genotypy *Cryptosporidium muskrat* I a II a s nimi úzce související izoláty *Cryptosporidium*. V dosud největší a nejnovější studii Stenger et al. (2018) byla zaznamenána větší rozmanitost druhů *Cryptosporidium* spp. u severoamerických a evropských hrabošů než kdy dříve. Identifikovali přinejmenším 18 různých druhů *Cryptosporidium* spp. sekvenováním částečné sekvence genů rRNA a aktinů malé ribosomální podjednotky evropských a severoamerických hrabošů a většina z nich byla identifikována vůbec poprvé. Fylogenetické analýzy ukázaly, že *Cryptosporidium* spp. infikující hraboše z různých kontinentů zůstali úzce příbuzní. Souhrnné údaje ze studií o hraboších ukazují, že jsou hostiteli nejméně

20 druhů a genotypů *Cryptosporidium*. U většiny genotypů ale chybí biologické údaje, jako průběh infekce a rozsah hostitele.

Studie Hořčíčkové et al. (2019) byla provedena, aby se rozšířili znalosti o výskytu a rozmanitosti *Cryptosporidium* spp. infikujících hraboše polní. Hořčíčková et al. (2019) vybrali dva izoláty z volně žijících hrabošů polních a v souladu s pravidly a kritérii nomenklatury MKZN (Mezinárodní pravidla zoologické nomenklatury) stanovenými vědeckou komunitou studující *Cryptosporidium* posali morfometrii oocyst, stanovili fylogenetickou příbuznost na více genetických lokusech a podali zprávu o infekčnosti pro několik hostitelů (hraboše, laboratorní myši, myšice lesní, laboratorní krysy a kuřata) za přirozených i experimentálních podmínek. Výsledky studie Hořčíčkové et al. (2019) podporují závěr, že izoláty *Cryptosporidium* jsou geneticky a biologicky odlišné od dříve popsanych druhů. Proto je Hořčíčková et al. (2019) navrhli jako nový druh s názvem *Cryptosporidium alticolis* sp. n. a *Cryptosporidium microti* sp. n.

Vzorky stolice 328 volně žijících hrabošů polních z 16 lokalit v České republice byly vyšetřeny na *Cryptosporidium* mikroskopii a PCR. Infikování *Cryptosporidium* bylo detekováno u 74 hrabošů (22,6 %) a rychlost infekce se nelišila mezi samci a samicemi ani mezi mláďaty a dospělci. Fylogenetická analýza odhalila přítomnost 8 druhů/genotypů *Cryptosporidium*, včetně dvou nových, *Cryptosporidium alticolis* a *Cryptosporidium microti*. Tyto druhy z volně žijících hrabošů polních byly schopny infikovat polní a pensylvánské hraboše za experimentálních podmínek, s prepatentní periodou 3-5 dnů po infekci (DPI), ale nebyly infekční pro jiné hlodavce nebo kuřata. Pensylvánští hraboši se infekce zbavili dříve, než hraboši polní (11-14 vs. 13-16 DPI) a měli výrazně nižší intenzitu infekce. *C. alticolis* napadá přední tenké střevo a má větší oocysty ( $5,4 \times 4,9 \mu\text{m}$ ), zatímco *C. microti* napadá tlusté střevo a má menší oocysty ( $4,3 \times 4,1 \mu\text{m}$ ). U žádného z hlodavců nebyly zjištěny klinické příznaky infekce. Genetické a biologické údaje podporují zařazení *C. alticolis* a *C. microti* jako samostatného druhu rodu *Cryptosporidium*.

Studie Hořčíčkové et al. (2019) a další studie genotypizace ukázaly, že hraboši hostí několik druhů a genotypů *Cryptosporidium*, které se zdají být hostitelsky specifické a nejsou infekční pro člověka, ale zřídka kdy jsou hostiteli pro *C. parvum*. Zjištění, že oocysty *C. alticolis* sp. n. a *C. microti* sp. n. jsou nerozeznatelné od oocyst *C. parvum* naznačuje, že dřívější detekce *C. parvum*, které nebyly podloženy údaji o genotypizaci, byly nesprávné. Velikost oocyst je obecně užitečná pouze pro diferenciaci střevních (menších a kulatějších) a žaludečních (větších a oválnějších) druhů *Cryptosporidium*.

Prevalence *Cryptosporidium* u hrabošů se pohybuje od 1 do 100 % (Bajer et al., 2002, 2003; Zhou et al., 2004). Prevalence u volně žijících hrabošů polních byla ve studii Hořčíčkové et al. (2018) 23 %, což je více, než 14 % uváděných Stengerem et al. (2018) používajícím podobné metody detekce a mnohem méně, než 62-73 % uváděných Bajerem et. al (2002) a Bajerem (2008), využívajících mikroskopické detekce, což je metoda, která je méně citlivá než PCR. Prevalenci *Cryptosporidium* mohou ovlivnit faktory jako je věk, roční období, hustota populace, umístění, počasí a klima, strava a spotřeba vody.

*Cryptosporidium microti* sp. n. ve studii Hořčíčkové et al. (2018) dominovala na většině míst. Smíšené infekce nebyly detekovány, ale nelze je vyloučit, protože použité metody nebyly účinné při detekci vícedruhových infekcí. Mikroskopie nemůže rozlišovat mezi druhy s oocystami podobné velikosti a PCR přednostně amplifikuje DNA z dominantního druhu či genotypu.

*Cryptosporidium alticolis* sp. n. infikuje tenké střevo, což je stejné jako u nejčastějšího střevního *Cryptosporidium* spp. savců. Naproti tomu je *C. microti* až třetím druhem po *C. suis* u prasat a *C. occultus* u krys infikujících tlusté střevo. Podobně jako *C. occultus* se *C. microti* sp. n. lokalizuje na povrchu sliznice v tlustém střevu. Na rozdíl od toho, *C. suis* převažuje ve žlázovém epitelu submukózních kolonálních lymfogenních komplexů u prasat (Vítovec et al., 2006).

Jak *C. alticolis* sp. n., tak *C. microti* sp. n. nevyvolali klinické příznaky u hrabošů polních ani pensylvánských za experimentálních podmínek studie Hořčíčkové et al. (2018). To je v souladu se zjištěními, že divoká zvěř jen zřídka vykazují znaky klinické kryptosporidiózy (Sturdee et al., 1999)

Myšice zahrnují přibližně 20 palearktických druhů *Cryptosporidium*, rozdělených do čtyř skupin podle jejich vývoje (Filippucci et al., 2002). *Cryptosporidium* bylo u myšic poprvé popsáno na konci 90. let a několik dřívějších studií, které vycházely z popisů morfologie oocyst, identifikovalo *C. parvum* a *C. muris*. Nyní je známo, že mnoho druhů *Cryptosporidium* má morfologicky nerozeznatelné oocysty a lze je odlišit pouze genotypizací. Pomocí genotypizace bylo identifikováno 12 druhů genotypů *Cryptosporidium* u různých druhů myšic, včetně *Cryptosporidium ubiquitum*, *Cryptosporidium scrofarum*, *Cryptosporidium suis*, *Cryptosporidium hominis*, *Cryptosporidium muris* a *Cryptosporidium parvum*. Většina z těchto kryptosporidií se vyskytuje u myšic jen zřídka, častěji se vyskytuje u jiných hostitelů, tudíž pro myšice nejsou považované za specifické. Čondlová et al. (2018) provedli studii, aby popsali přítomnost *Cryptosporidium* spp. u rodu myšic ve střední Evropě. Dále popsali experimentální přenos, morfologii oocyst a molekulární charakteristiky *Cryptosporidium* spp. Na základě těchto údajů popsali dva nové druhy *Cryptosporidium*, které jsou specifické pro rod myšice a navrhují, aby se jmenovali *Cryptosporidium apodemi* sp. n. a *Cryptosporidium ditrichi* sp. n.

Vzorky stolice 72 myšic temnopásých a 246 myšic lesních byly ve studii Čondlové et al. (2018) vyšetřeny na *Cryptosporidium* mikroskopii a PCR. Fylogenetická analýza malých podjednotek rRNA, bílkovinných stěn oocyst a aktinových genů *Cryptosporidium* odhalila přítomnost *C. parvum*, *C. hominis*, *C. muris* a dvou nových druhů, *C. apodemi* a *C. ditrichi*. Oocysty *C. apodemi* jsou menší než *C. ditrichi* a oba jsou experimentálně infekční u myšic lesních ale nikoli u hrabošů polních. Dále byla u jedné ze tří BALB/c myši prokázána infekce *C. ditrichi*. Prepatentní období bylo 7-9 a 5-6 dní od infekce u *C. apodemni* a *C. ditrichi*. Patentní perioda byla pro oba druhy delší než 30 dnů. Intenzita infekce *C. ditrichi* se pohybovala od 4 000 do 50 000 oocyst na gram stolice a vývojová stádia *C. ditrichi* byly detekovány v jejunu a ileu tenkého střeva. Na rozdíl od toho nebyly ve stolici ani tkáňových vzorcích detekovány ani oocysty, ani endogenní vývojová stádia *C. apodemi*, ačkoliv DNA *C. apodemi*

byla detekována v obsahu tenkého a tlustého střeva. Morfologické, genetické a biologické údaje podporují zaražení *C. apodemi* a *C. ditrichi* jako samostatné druhy rodu *Cryptosporidium*.

*C. apodemi* a *C. ditrichi* nebyly infekční pro hraboše polní při experimentálních infekcích, což souhlasí s nepřítomností těchto druhů u divokých poddruhů hrabošů odebraných ze stejného místa, jako myšice ve studii Stengera et al. (2017). Zjištění, že *C. ditrichi* za experimentálních podmínek infikovala pouze jednu ze tří BALB/c myši a že patentní perioda byla krátká s žádnou produkcí mikroskopicky detekovatelných oocyst naznačuje, že myš domácí není významným hostitelem. To souhlasí s absencí *C. ditrichi* u myši domácích v terénních výzkumech.

## 3.2 Tasemnice parazitující u drobných savců

### 3.2.1 Tasemnice krysí (*Hymenolepis diminuta*) a tasemnice dětská (*Hymenolepis nana*)

Helmintózy jsou považovány za opomíjené nemoci s přibližně 3800 miliony celosvětově nakaženými lidmi. Tyto infekce jsou časté ve venkovských populacích a v přelidněných oblastech, pro které jsou charakteristické nedostatečné strukturální podmínky, špatná hygiena a to, že trpí dopadem environmentálního znečištění (Zonta et al., 2007).

Hymenolepióza je kosmopolitní způsobovaná tasemnicemi rodu *Hymenolepis* a *Rodentolepis* (Hymenolepididae: Cyclophyllidea). Životní cykly těchto parazitů zahrnují člověka, krysy, potkany a myši jako definitivní hostitele a členovce jako mezihostitele. Onemocnění je častější v teplých a vlhkých oblastech a způsobuje klinické příznaky především u dětí. Krysy, potkani a myši fungují jako definitivní hostitelé u *Hymenolepis diminuta*. U lidí se vyskytuje jen výjimečně, jelikož k dokončení svého životního cyklu potřebuje členovce. *Rodentolepis nana* je lidským parazitem, přestože ho můžeme nalézt i u jiných savců. Odhaduje se, že je tímto druhem tasemnic celosvětově nakaženo 20 milionů lidí, především díky přímému přenosu. Nicméně, oba parazité sdílejí některé epidemiologické charakteristiky, jako vyšší prevalenci u dětí z přelidněných okrajových oblastí se špatnými hygienickými návyky a podmínkami.

Mezi městské hlodavce patří především myš domácí (*Mus musculus*), krysa obecná (*Rattus rattus*) a potkan (*Rattus norvegicus*). Jak *R. rattus*, tak i *R. norvegicus* jsou považováni za hostitele parazitických druhů, jež představují hygienické riziko. Navíc, druhy *Rattus* jsou hlavními definitivními hostiteli *H. diminuta* a občas i *R. nana* (Hernández Mazariegos, 2016).

Cílem studie Fitte et al. (2018) bylo prozkoumání dvou druhů tasemnic čeledi Hymenolepididae v městských hlodavcích, *Rattus rattus* a *Rattus norvegicus*, a analyzování faktorů které podporují jejich přítomnost v prostředí a které představují hygienické riziko. *Hymenolepis diminuta* a *Rodentolepis nana* byli nalezeni u *R. rattus* a *R. norvegicus* v různých poměrech. Byly zaznamenány hodnoty prevalence, průměrné abundance a průměrné intenzity a byly popsány nové morfometrické znaky, které doplnily již dříve známé informace. Nebyly nalezeny žádné významné rozdíly. Nicméně, výsledky odhalily že tyto parazité mají tendenci se vyvíjet v oblastech s nedostatečnými sociostrukturálními podmínkami a u vodních ploch. Studie Fitte et al. (2018) tak ukazuje, že určité oblasti na periferii Gran La Plata

(Argentina) podporují existenci hlodavců, kteří fungují jako přenašeči zoonóz a zdůrazňuje, že je třeba přijmout opatření k jejich minimalizaci tak, aby se předešlo riziku ohrožení zdraví lidí a zvířat.

Celkem bylo pro studii Fitte et al. (2018) zkoumáno 49 hlodavců: 21 krys (*R. rattus*) a 28 potkanů (*R. norvegicus*). Dva druhy tasemnic Hymenolepididae byly identifikovány jako vysoce související s městskými hlodavci a s nimi spojenými hygienickými riziky: *H. diminuta* a *R. nana*. Vzorky byly nejčastěji nalézány v přední části tenkého střeva. Morfologické a biometrické znaky obou parazitických druhů jsou porovnány na fotografiích, aby se usnadnila jejich identifikace.

*Hymenolepis diminuta* má skolex se čtyřmi kulatými přísavkami a vysouvatelným chobotkem (rostellum) bez háčků. Navíc má typický charakter reprodukčních orgánů a gravidních článků (proglotidů), které obsahují velké množství vajíček o průměru 0.08 × 0.07 mm. Onkosféra se šesti háčky je pokryta příčně pruhovanou vnější membránou a tenkou vnitřní membránou. Mezi onkosférou a vnějším pláštěm se netáhnou žádné polární filamenty.

*Rodentolepis diminuta* má skolex se čtyřmi malými, kulatými přísavkami a rostellum s věncem se 20-30 háčky. Dále rovněž vykazuje typický charakter reprodukčních orgánů a gravidních článků, ve kterých je velké množství vajíček o průměru 0.05-0.058 × 0.03 mm. Onkosféra se šesti háčky je pokryta tenkou, hyalinovou vnější membránou a silnou vnitřní membránou se ztluštěním s několika filamenty.

Ačkoli existují i další studie zabývající se těmito parazity, jen několik z nich poskytuje morfologický a biometrický popis. Ve studii Fitte et al. (2018) bylo pozorováno, že se diagnostická měření *H. diminuta* a *R. nana* shodují s měřením Guerreiro Martins et al. (2014).

Oba druhy tasemnic jsou kosmopolitními parazity, kteří mají širokou škálu prevalenčních hodnot v rozmezí od 80 % až téměř k nule. Tyto druhy byly zaznamenány v *R. rattus* a *R. norvegicus* v různých prostředích ale zejména v městských oblastech (Mafiana et al., 1997). Hymenolepiasis je častější v oblastech kde jsou špatné strukturální a socio-environmentální podmínky a kde je úzký kontakt mezi lidmi a hlodavci. Vysoké hodnoty prevalence *R. nana* a *R. norvegicus* jsou proto indikátory této koexistence mezi těmito hostiteli a lidmi, kteří jsou hlavními definitivními hostiteli (Mafiana et al., 1997).

Studie Fitte et al. (2018) ukazuje, že strukturální a environmentální podmínky určitých oblastí na periferii Gran La Plata (Argentina) podporují existenci hlodavců jak v domovech, tak mimo ně. V této souvislosti působí synantropní hlodavci jako přenašeči zoonóz, což odhaluje potřebu podniknout kroky k minimalizaci jejich přítomnosti, například instalací vodovodních a kanalizačních systémů, převzetím nových postupů při nakládání s odpadky a nastíněním různých vzdělávacích programů s cílem snížení rizika, které představují pro zdraví lidí a zvířat.



### 3.2.2 Měchožil bublinatý (*Echinococcus multilocularis*) a další druhy tasemnic

Základním předpokladem v teorii populační dynamiky parazitů je existence pozitivního vztahu mezi přenosovými rychlostmi parazitů a hustotou hostitelské populace. Předpokládá se, že tento vztah způsobí křivočaré asymptotické zvýšení množství parazitů se zvyšující se hustotou hostitele (Arneberg et al. 1998). Přestože byl zjištěn pozitivní vztah mezi množstvím parazitů a hustotou hostitelů u mnoha přímo přenášených helmintů, jen málo studií ale ukázalo takový vzorec i pro helminty, kteří mají ve svém životním cyklu mezihostitele. Tato neshoda mezi teorií a pozorováním v terénu může mít řadu důvodů, včetně špatných odhadů hustoty dostupných mezihostitelů a definitivních hostitelských druhů a je nezapočtena do variability v důsledku (1) zpoždění v dynamice populací parazitů ve vztahu k hostitelské populaci, (2) vnější (environmentální) faktory, (3) věková struktura hostitele a (4) imunitní reakce a další procesy závislé na hustotě parazitické populace. Ve vysoké Arktidě je nízký počet dostupných hostitelských druhů. Díky tomu jsou sítě přenosu parazitů relativně jednoduché, a proto může být jednodušší odhadnout vztah mezi hustotou hostitelů a množstvím parazitů. Na vysokých Arktických ostrovech Špicberkách je liška polární nejvyšším suchozemským predátorem a hlavním mrchožroutem. Vyskytují se zde pouze dva další suchozemské druhy savců, sob špicberský a hraboš východoevropský. Liška polární a sob špicberský jsou původními druhy vyskytujícími se na souostroví Špicberk. Naproti tomu, výskyt introdukovaného hraboše východoevropského je omezen na 8 km úsek na pobřeží hlavního ostrova Západní Špicberk (Fredga et al., 1990).

Liška polární je na Špicberkách známa jako přirozený definitivní hostitel tasemnice *Taenia krabbei*, která využívá soby jako mezihostitele. Kromě toho byly na Špicberkách v roce 1999 detekovány boubele měchožila bublinatého v populaci hraboše východoevropského. Obvyklý životní cyklus měchožila bublinatého je sylvatický a spojený s liškami (liškou obecnou, liškou polární) jako definitivními hostiteli. Na Špicberkách je riziko nákazy lišek polárních omezeno prostorovým rozsahem populace hrabošů východoevropských. To způsobuje prostorovou agregaci v rozšíření infikovaných lišek a při výzkumu měchožila bublinatého bylo zjištěno, že se infikované polární lišky vyskytují pouze v bezprostředním okolí populace hrabošů (Fuglei et al., 2008).

Nízká biodiverzita suchozemských obratlovců na Špicberkách dělá tamní parazitická společenství jednodušší a bez alternativních mezihostitelů. Údaje o střevních parazitech polárních lišek na Špicberkách jsou analyzovány. Uváděny jsou výsledky zkoumání střevních parazitů polárních lišek a zahrnují data od populace hrabošů východoevropských o prevalenci jimi přenášených tasemnic. Analýza Stein et al. (2010) se zaměřila na vztah mezi prevalencí parazitů, prostorovou strukturou šíření a množstvím dostupných mezihostitelů. Steina et al. (2010) zkoumali zejména důležitost vzdálenosti od místa odchyty lišek k oblasti obývané hraboši východoevropskými a sobí populace kolem lokalit odchyty lišek pro výskyt/prevalenci parazitů. Kromě toho byly zaznamenány vzorce infekce ve vztahu k věku hostitele a pohlaví.

Společenství střevních parazitů lišek polárních na souostroví Špicberk vysoké Arktidy bylo zkoumáno ve vztahu k početnosti a rozšíření mezihostitelů. Bylo nalezeno pět druhů tasemnic (měchožil bublinatý, *Taenia crassiceps*, *Taenia polyacantha*, *Taenia krabbei*

a poddruh škulovce širokého *Diborthriocephalus latus*), škrkavka dětská a jeden neidentifikovatelný druh vrtejše. Tasemnice měchožil bublinatý, *T. crassiceps*, *T. polyacantha* a *T. krabbei* vykazovaly v liščí populaci klesající prevalenci se zvyšující se vzdáleností od jejich prostorově omezené mezihostitelské populace hrabošů východoevropských. Kromě toho prevalence měchožila bublinatého byla ve vzorcích z populace hrabošů přímo úměrná jejich místní početnosti. Tasemnice *T. krabbei* využívá soby jako mezihostitele a jeho prevalence u samic lišek byla pozitivně spjata s četností sobů špicberských. Konečně, výskyt škrkavky dětské se také snižoval se zvyšující se vzdáleností od populace hrabošů, což je zjištění, které je v souladu s myšlenkou, že se hraboši účastní přenosu, s největší pravděpodobností jako rezervoároví hostitelé. Prevalence zbývajících druhů (poddruh škulovce širokého *Diborthriocephalus latus* a neidentifikovatelný druh vrtejše) byla velmi nízká. Stein *et al.* (2010) vyvozují šíření a počet mezihostitelských struktur gastrointestinálního parazitického společenství u lišky polární na souostroví Špicberek.

Výsledky Stein *et al.* (2010) ukazují, že prevalence střevních parazitů lišky polární na Špicberkách byla do značné míry určována množstvím a šířením mezihostitelů. Stein *et al.* (2010) zjistili (1) silný negativní vztah mezi prevalencí tasemnic přenášených hraboši (měchožil bublinatý, *T. crassiceps* a *T. polyacantha*), vzdáleností mezi místem, kde byly odchyceny lišky a populací hrabošů na souostroví; (2) u samic lišek pozitivní korelace mezi prevalencí *T. krabbei*, která využívá sobi jako mezihostitele, a odhadovanou četností sobů v oblasti, v níž byly lišky odchyceny; (3) v rámci populace hrabošů pozitivní vztah mezi prevalencí měchožila bublinatého a množstvím hrabošů. Navíc prevalence škrkavky dětské vykazovala negativní vztah k vzdálenosti od populace hrabošů. Je pravděpodobné, že hlístice byly převážně škrkavky šelmí, jenž jsou běžnými parazity u polárních lišek s v zásadě přímým životním cyklem ale se zjištěným využitím hlodavců jako rezervoárových hostitelů. Zvýšená prevalence v blízkosti populace hrabošů může tedy naznačovat, že jak přímé, tak i nepřímé přenosové cesty jsou na Špicberkách důležité, což již bylo prohlášeno i o škrkavce šelmí u lišek obecných ve Švýcarsku (Reperant *et al.*, 2007).

Zjištění Stein *et al.* (2010), že prevalence parazitů přenášených hraboši vykazuje pokles se zvyšující se vzdáleností od populace hrabošů je předpokladatelné, protože obdobný vzorec byl dříve zdokumentován koproantigenovými analýzami měchožila bublinatého na vzorcích trusu polárních lišek (Fuglei *et al.*, 2008). Přestože starší výzkum ukázal velmi rychlý pokles prevalence měchožila bublinatého a dosáhl nezjistitelných úrovní ve vzdálenosti 10 km od místa výskytu hrabošů, současná studie ukazuje, že infikované lišky se mohou rozšířit na dlouhé vzdálenosti během přibližně 3 měsíců, které měchožil bublinatý přežívá v jejich střevech (Kapel *et al.*, 2006). Z toho vyplývá, že na celých Špicberkách existuje riziko lidské nákazy měchožilem bublinatým a zejména lovci lišek by si měli být vědomi tohoto nebezpečí při manipulaci se svými úlovky.

Prevalence hraboši přenášených tasemnic u lišek neodrážela jejich prevalenci u mezihostitelů. V populaci hrabošů východoevropských byla celková prevalence měchožila bublinatého 19 %, zatímco *T. crassiceps* i *T. polyacantha* existovali za téměř nulové prevalence. Naproti tomu u populace lišky byly všechny tři druhy nalezeny v podobné prevalenci. Takovýto vzorec byl již dříve uveden na ostrově Svatého Vavřince (Rausch *et al.*, 1990). Rozdíl mezi druhy parazitů v prevalenci infekce u dvouhostitelských druhů může být způsoben rozdíly v míře demografie, rychlosti přenosu a jejich citlivosti na imunitní odpovědi hostitele. Tento vzorec

může být způsoben velmi vysokou konzumací hrabošů liškami (v případě, že jsou hraboši k dispozici), což může mít za následek vysokou pravděpodobnost nabytí všech 3 druhů tasemnic, a to i při nízkých mírách infekce v hraboších. V souladu s touto hypotézou je i zjištění Stein et al. (2010), že 50 % lišek infikovaných jednou z hrabošů přenášených tasemnic bylo infikováno také jedním ze dvou dalších druhů. Prevalence *T. polyacantha* byla u liščí populace mírně zvýšená ve srovnání s prevalencí měchožila zhoubného a *T. crassiceps*. To je pravděpodobně způsobeno vyšší průměrnou délkou života *T. polyacantha* v liškách (více než 2 roky) ve srovnání s měchožilem zhoubným (3 měsíce) a *T. crassiceps* (9 měsíců). Pokud jsou hraboši jako kořist nedostupní, kvůli např. rozptýlení lišek od jejich areálu, značné sněhové pokrývce nebo zhroucení jejich populace, infekce *T. polyacantha* pak v liškách přetrvá déle než ostatní dva druhy. Rovněž zvýšení prevalence *T. polyacantha* s věkem lišky podporuje myšlenku vyšší průměrné délky života v liškách.

Několik studií již dříve ukázalo, že prevalence nebo množství měchožila zhoubného klesá s věkem jeho definitivního hostitele (Rausch et al., 1990), což může naznačovat, že hostitel reaguje na infekci účinnou získanou imunitou. Jinde ale zase s věkem hostitele nebyly zjištěny žádné důkazy pro takové snížení prevalence druhů tasemnic (Anderson a Gordon, 1982). Nicméně ukazatelem toho, že takový průběh je důležitý pro škrkavky dětské, je zjištění výrazného snížení jejich prevalence s věkem hostitele, což je vzorec dříve uváděný pro *T. leonina* u lišek polárních (Rausch et al., 1990).

Výsledky Stein et al. (2010) ukazují, že komunitě střevních parazitů lišek polárních na Špicberkách dominovaly tasemnice, které využívají hraboše východoevropské (měchožil bublinatý, *T. polyacantha* a *T. crassiceps*) nebo sobi (*T. krabbei*) jako mezihostitele. Kromě toho byla běžná i škrkavka dětská s přímým životním cyklem, která pravděpodobně také využívá hraboše jako rezervoárové hostitele. Ostatní detekované druhy parazitů využívaly jako mezihostitele ryby nebo bezobratlé živočichy a byly vzácné (poddruh škulovce širokého *Diborthriocephalus latus* a vrtejš). Jak se dá očekávat od vysoké arktické polohy a vysokého stupně izolace, pozorované množství druhů parazitů lišek polárních na Špicberkách bylo nízké oproti populacím lišek v jiných částech jejich rozšíření jako jsou Aljaška, Island a Grónsko (Rausch et al., 1990). Prevalence základních parazitů však byla v rozmezí pozorovaném na jiných místech, kde byli přítomni mezihostitelé sobi a/nebo hlodavci.

### 3.2.3 *Soricina tripartia*

Mezi Hymenolepididae (Cestoda: Cyclophyllidea) rejsků (*Sorex*), existuje skupina druhů s hlavičkou (scolexem) bez háčků a se sériovým vývojem tělních článků (proglotidů). V současné době patří tyto tasemnice do rodů *Mathevolepis*, *Ditesstolepis*, *Skasskylepis*, *Ecrinolepis* a *Diorchilepis*.

Nicméně, obecný status *Soricinia tripartia*, jenž je často zaznamenáván u evropských rejsků, však zůstává nejasným. Żarnowski (1955) byl první, kdo objevil nový druh tasemnice u rejska obecného (*Sorex araneus*) v okolí Pulawy (Polsko), který byl zařazen mezi *Soricinia* jako *Soricinia tripartita*. Tasemnice rodu *Soricinia* mají však postupnou strobilaci a žádné

pozůstatky rostella, kdežto strobilizace *S. tripartita* je sériová a ve scolexu se nachází rudimentální rostellum.

Později, po několika přepsáních, byla tasemnice přesunuta do několika rodů, tj. do *Hymenolepis*, *Ecrinolepis* a *Ditestolepis*. Na rozdíl od *S. tripartita*, mají druhy *Hymenolepis* a *Soricinia* postupnou strobilaci. Druhy *Ditestolepis* a *Ecrinolepis* mají strobilaci sériovou, ale strobila *Ecrinolepis* a *Ditestolepis* se skládají pouze z hermafroditických proglotidů a strobila *Ecrinolepis* se skládají z hermafroditických a samčích proglotidů. Strobila *S. tripartita* mají hermafroditní a samčí proglotidy, ale každá série končí sterilním proglotidem. Fylogenetické analýzy tasemnic hymenolepidiae u hlodavců a rejsků za použití sekvencí parciálního 28S ribozomálního RNA genu ukázaly, že *S. tripartita* (označovaná jako *Ditestolepis tripartita*) nepatří do rodu *Soricinia* nebo *Hymenolepis*, ale do kmene *Ditestolepis*. Všechny čtyři studované druhy tohoto kmene (*Ditestolepis diaphana*, *Ditestolepis* sp., *D. tripartita* a *Spasskylepis ovaluteri*) mohou reprezentovat odlišné rody kvůli jejich vysoké genetické divergenci.

*Soricinia tripartia* je znovu popsán na základě vzorků hostitele rejska obecného (*Sorex araneus*) z Litvy, Lotyšska a Ruska (Karélie a Komijská republika – nové geografické záznamy) a dále rejsek kavkazský (*Sorex satunini*) a rejsek kavkazský trpasličí (*Sorex volnuchini*) z Ruska (Nalčická oblast na Kavkazu). Strobilní morfologie *S. tripartita* byla srovnána s ostatními tasemnicemi hymenolepidiae rejsků se scolexem bez háčků a hormadným vývojem proglotidů ve strobii, tj. druhy *Mathevolepis*, *Ditestolepis*, *Spasskylepis*, *Ecrinolepis* a *Diorchilepis*. Kornienko *et al.* (2014) konstatovali, že *S. tripartia* neodpovídá žádnému ze známých rodů. U *S. tripartia* se vyskytovali následující jedinečné znaky: heteronomní sériová strobilace s jedním nebo dvěma sterilními proglotidy na konci každé série ve strobile a celá kopulační část vagíny pokrytá četnými, jemnými ostny. Proto byl vytyčen nový rod *Gulyaevilepis*, s *Gulyaevilepis tripartita* jako jeho jediným druhem. Jelikož není známo, že by existoval modelový materiál *Soricinia tripartita*, byl vytvořen neotyp ze stejného hostitelského druhu a z lokality blízké původní lokalitě.

U rejsků tasemnice rodu Hymenolepidiae se skolexem bez háčků a sériovým vývojem proglotidů, tj. *Diorchilepis*, *Ditestolepis*, *Ecrinolepis*, *Mathevolepis* a *Spasskylepis* mají malou a jemnou strobilu. To komplikuje sběr a fixaci těchto tasemnic; kromě toho i vývoj a strukturální zvláštnosti zástupců těchto rodů ztěžují studium jejich morfologie. Po původním popisu *Soricinia tripartita* poskytl Vaucher (1971) podrobnější studii morfologie tohoto druhu. Všiml si velké podobnosti s *Ditestolepis diaphana* ale zařadil ho do rodu *Hymenolepis*, společně se všemi ostatními druhy tasemnic evropských rejsků. Gulyaev (1991) ale nepovažoval rod *Soricinia* za platný a umístil *S. tripartita* do *Ecrinolepis* jako *Ecrinolepis tripartita*.

Na rozdíl od toho ale byl *Soricinia* Czaplinskim a Vaucherem (1994) považován za platný, ale z diagnostiky rodu vyloučili sériovou strobilizaci. Vzhledem k tomu, že *S. tripartita* je ve své hrubé morfologii podobný *D. diaphana*, byl převeden do *Ditestolepis*. Toto obecné přiřazení zde však nebylo akceptováno, protože některé morfologické znaky *G. tripartita* se výrazně liší od znaků typických pro *Ditestolepis*.

*Gulyaevilepis* se od *Ditestolepisu* liší v jiném vývojem dělohy, v počtu varlat, v postavení kopulační části vagíny s četnými, jemnými ostny a v sériové heteronomní strobilaci. Navíc gravidní proglotidy *G. tripartita* netvoří kapsulu jako u *Ditestolepis*. Souhrnně řečeno, morfologické a molekulární údaje (Haukisalmi et al., 2010) poskytují dostatečnou podporu pro navržení *Gulyaevilepis* jako nového rodu Hymenolepididae.

### 3.3 Hlístice parazitující u drobných savců

#### 3.3.1 *Heligmosomum costellatum*

Hraboš polní je škůdcem na agroekosystémech střední Evropy. V této oblasti a prostředí se všeobecně vyskytují proměnlivé populace. Jako dominantní hlodavec nalézáný na polích je také důležitým hostitelským a rezervoárovým druhem různých patogenů a zřejmým cílem pro parazitologický výzkum (Erhardova, 1958). *Heligmosomum costellatum* je parazitická hlístice s přímým životním cyklem (bez mezihostitelů) se třemi volně žijícími larválními stádii a čtvrtou parazitární fází dospělé formy žijící v lumenu tenkého střeva Brown et al., 1994). Některé předchozí studie *H. costellatum* odhlalily nejen častý výskyt u hrabošů polních, ale také to, že *Heligmosomum* je jediným dosud pozorovaným rodem v populaci hrabošů polních ve střední Evropě.

Výzkum Janova et al. (2010) byl soustředěn na kolísání populace hrabošů polních a dynamiku prevalence *H. costellatum* v průběhu 2 let. Cílem bylo zhodnotit závislost prevalence *H. costellatum* na dynamice populace hraboše polního, jakož i na váze, věku, pohlaví a podmínkách pro reprodukci hrabošů polních. Studie Janova et al. (2010) prevalence hlístice (*Heligmosomum costellatum*) u populace hraboše polního byla provedena v letech 2002 a 2003 v zemědělském regionu jižní Moravy v České republice. Byl zkoumán vliv data odchyty, tělesné hmotnosti, věku, pohlaví a pohlavní aktivity hraboše polního na prevalenci larev *H. costellatum* zapouzdřených ve stěně žaludku. Z 503 zkoumaných hrabošů bylo 27,6 % pozitivních na *H. costellatum*. Prevalence *H. costellatum* v populaci hrabošů polních byla ovlivněna hlavně váhou, datem odchyty, rokem a reprodukčním stavem, jakož i interakcemi mezi rokem a pohlavím a mezi rokem a reprodukčním stavem. Vliv věku byl slabý. Nejinfikovanějšími skupinami hrabošů polních byly starší, těžší již se rozmnožující samice odchycené od dubna do srpna a všichni hraboši odchycení v roce 2002. Obecně se zdá, že prevalence parazitů závisí na populačních parametrech hostitelského druhu. Studie prevalence *H. costellatum* u v jediné populaci hraboše polního však nestačila k úplnému popisu a vysvětlení interakce mezi hlísticemi a hostiteli. Janova et al. (2010) zjistili významný vztah mezi prevalencí *H. costellatum* a velikostí těla, věkem a reprodukčním stavem hraboše. Prevalence parazitů byla také ovlivněna rokem a datem odchyty zvířete.

Střevní parazit *H. costellatum* ve tkáňových vzorcích nepenetroval stěnu trávicí trubice. Byla pozorována velmi nízká úroveň mechanického poškození žaludeční sliznice, spolu s nepřítomnou nebo jen velmi mírnou zánětlivou reakcí. Histologicky byla pozorovány fokální eroze, hyperémie, mírné fibrózy sliznice a lymfocytární a eozinofilní zánětlivé infiltráty obklopující zapouzdřené parazity. Podobné patomorfologické léze byly nalezeny také ve střevech. U většiny infikovaných zvířat byl *H. costellatum* pozorován jako příklad parazita, který způsobuje dočasnou infekci s relativně nízkým patogenním dopadem na hostitele.

Obecně lze nepřítomnost zánětlivé nebo mírné reakce v hostitelské tkáni vysvětlit také krátkou dobou přichycení parazita k hostitelským buňkám. V případě použitých vzorků bylo toto vysvětlení ale nepravděpodobné, protože u žádného ze zkoumaných zvířat nebyla zaznamenána žádná silná korelace.

Demografické parametry hostitelské populace hrabošů ovlivnily výskyt *H. costellatum*. Vyšší prevalence *H. costellatum* byla pozorována u dospělých zvířat s vyšší tělesnou hmotností, u zvířat odchycených během reprodukčního období (od dubna do konce srpna) a v roce 2002. Je třeba uvést, že reprodukční stav, věk a datum (doba odchytu) dobře korelovaly s údaji o tělesné hmotnosti, protože reprodukčně aktivní zvířata jsou těžší.

Přestože velké množství hostitelů vede k vyšší prevalenci různých onemocnění, na podzim, kdy je nejvyšší výskyt populace hrabošů, byla zjištěna nižší prevalence *H. costellatum*. Předchozí studie (Kisielewska & Zubczewska, 1973) stanovily, že vyšší prevalence parazitů bývá v období rozmnožování, které ve střední Evropě končí zářím. Je ale také možné alternativní vysvětlení. Na podzim se populace hrabošů skládá převážně z mladých zvířat. Na druhé straně dospělí, kteří jsou sexuálně aktivní v první polovině reprodukční sezóny, většinou zahrnují přezimující zvířata.

Je známo, že v zimních měsících mají hraboši tendence sdílet hnízda. Infekce *H. costellatum* se proto může v této skupině snadno šířit. To odráží i vyšší prevalence u zvířat odchycených do srpna, kdy umírají poslední hibernující zvířata. Zjištění skutečného věku zvířat (na základě hmotnosti očních čoček) odhalilo, že věk měl jen okrajový vliv na prevalenci infekce *H. costellatum*. Toto zjištění však není průkazné, protože byly vyšetřeny pouze nepoškozené oční čočky z relativně malého počtu zvířat, u nichž byl věk určován. Kisielewska & Zubczewska (1973) pozorovali, že *H. costellatum* byl častější u starších (těžších) zvířat.

### 3.3.2 *Heligmosomoides polygyrus*

Patogenní hlístice jsou příčinou vysokých stupňů nakažení chorobami jak u člověka, tak i hospodářských zvířat. Infikována je více než 1 miliarda lidí, většina z nich žije v rozvojových zemích a způsobuje velkou lékařskou a ekonomickou zátěž (Hotez et al., 2008; Geary, 2012). Gastrointerstinální parazitické hlístice z čeledi Trichostrongylidae infikují pastviny hospodářských zvířat a nacházejí se po celém světě. Způsobují hubnutí, chudokrevnost nebo i smrt hostitelského zvířete, což má výrazný dopad na welfare zvířat a stejně tak i ekonomické následky pro zemědělce (Grencis, 2015). *Haemonchus contortus* je velmi obvyklým parazitem a s ohledem na světový zemědělský průmysl je i jedním z nejpatogennějších. Haemonchóza má za následek velké ztráty pro zemědělce, zejména pro ty, kteří žijí v teplejším podnebí (Gilleard, 2013). Náklady a dopady tohoto onemocnění rostou, přičemž parazita je nyní již možné najít i v zemích, kde se dříve nevyskytoval. Předpokládá se, že příčinou rozšíření je kombinace přepravy hospodářských zvířat, klimatických změn a rezistence vůči užívaným protihlístovým léčivům (Kaplan, 2004; Wolsenholme et al., 2004).

Zprávy o rezistenci hlístic vůči více protihlístovým léčivům u jednotlivých druhů parazitů rostou. Byly také již zdokumentovány případy rezistence hlístic vůči 3 různým protihlístovým léčivům (Papadopoulos et al., 2012). Schopnost parazitů přežít léčbu, která je obvykle účinná při doporučené dávce, je považována za hlavní hrozbu pro budoucí kontrolu nad touto

chorobu. Pro prevenci gastrointestinálních hlístů je k dispozici jen velmi málo vakcín a nové sloučeniny které zasáhnou jsou proto nezbytně nutné. Toto jen dokládá skutečnost, že za posledních 25 let byly nalezeny pouze 2 nové třídy antinematodických léčiv: cyclodepsipeptidy a aminoacetonitrily (Kaminsky et al., 2008).

Hlístice *Heligmosomoides polygyrus* je přirozený parazit hlodavců (Maizels et al., 2012). Provádí přímý a zcela enterický životní cyklus podobný veterinárně podstatným trichostrongylidním hlísticím, vstupující ústy, dozrávající ve střevě, kde produkuje vajíčka, která odchází s výkaly. Je cenným laboratorním modelem, protože může vytvářet chronickou infekci u různých kmenů myší. Cílem studie Robertson et al. (2018) bylo prozkoumat účinek marimastatu (antineoplastické léčivo užívané na onkologická onemocnění) na GI parazitickou infekci a zjistit, zda by účinky zaznamenané in vitro volně žijících, filariálních a trichostrongylidních hlísticích mohly být převedeny na in vivo modelu onemocnění *H. polygyrus*.

Během programu na objevování léčiv založených na struktuře byl známý protirakovinný marimastat odhalen jako účinný inhibitor enzymu v biogenezi pokožky hlístic. Robertsonem et al. (2018) bylo prokázáno, že zabíjí *Caenorhabditis elegans* a parazity ovcí *Haemonchus contortus* a *Teladorsagia circumcincta* prostřednictvím zcela nové specifické cesty, konkrétně inhibicí enzymů remodelace kutikuly, které paraziti potřebují pro vývojově nezbytný proces svlékání. Tento objev podnítil zkoumání účinku sloučeniny na parazity *Heligmosomoides polygyrus* na myších infikovaných hlísty. Denně bylo myším léčivo podáváno orálně sondou od dne infikování po dobu 2 týdnů. Druhá skupina dostala lék intraperitoneální implantací osmotické minipumpy po dobu 4 týdnů. Kontrolním skupinám byl v obou případech podán orálně sondou stejný objem vody. Počty vajíček a larev *H. polygyrus* ve výkalech ukázaly, že marimastat způsobil stálé a významné snížení počtu kladených vajíček a stálé, ale malé snížení zamoření dospělými červy při podávání každý den, počínaje prvním dnem infekce. Při podávání myším se zjištěnými infekcemi však lék neměl přílišný vliv na počet vajíček ani zamoření červy. Nezdá se tedy, že by byl marimastat vhodný jako antihelmitikum při gastrointestinálních nematodových infekcích, i když jiné metaloproteázy, jako je batimastat, se mohou ukázat jako účinnější.

Seskupení výsledků ze všech 3 experimentů odhalilo konzistentní a statisticky významné snížení počtu vajíček, ale nekonzistentní a zanedbatelné snížení počtu dospělých červů, když je marimastat podán myším během období larvální invaze a usazení. Kromě toho, ačkoli není usmrcení dospělých červů marimastatem evidentní, snížení počtu vajíček naznačuje, že dospělci, které léčivo nezabije i tak ale v tomto ohledu ovlivní.

Marimastat má škodlivé účinky na patogenní hlístice in vitro a ukazuje významné účinky na produkci vajíček hlístic na zvířecím modelu, za předpokladu, že se podává orálně od prvního dne infekce. Léčivo ve výzkumu Robertson et al. (2018) však nemělo žádný významný účinek na počet vajíček nebo helmintů při podávání myším se zjištěnými infekcemi nebo při podávání pomocí osmotické minipumpy. Nezdá se tedy, že by marimastat byl slibný jako anthelmintikum při gastrointerstinálních infekcích. Je známo, že se marimastat rychle metabolizuje u hlodavců, což může přispět k pozorovanému slabému účinku zabíjení helmintů

(Rasmussen a McCann, 1997). Příbuzná sloučenina batimastat je pomaleji metabolizována a v tomto konkrétním typu testu může vykazovat větší účinnost; tato a další příbuzné sloučeniny dříve vyvinuté pro zvýšení stability plazmy by proto měly být dále zkoumány (Hermant et al., 2017).

V poslední době řada srovnávacích studií zkoumala parazitismus ovlivněný pohlavím a dospěla k závěru, že u hostitelských obratlovců mají samci tendenci mít výrazně vyšší prevalenci a intenzitu parazitů než samice. Experimentální manipulace dále ukázaly, že infekce samců byla větší, když byli hostitelé uměle infikováni standardními počty infekčních stádií než u přirozeně infikovaných hostitelů (Schalk & Forbes, 1997). I když tento důkaz není průkazný pro všechny skupiny hostitelů a parazitů, směr je konzistentní: samci nesou vyšší úroveň infekce než samice. Nicméně tato zjištění však neposkytují nahlédnutí do důsledků této rozdílnosti na dynamiku infekce.

Jedním z důsledků ovlivňování parazitismu pohlavím u hostitelských obratlovců je to, že silně infikovaní samci mohou řídit dynamiku parazitů, i přesto, že úspěch přenosu bude záviset na jiných mechanismech, jako je chování náchylných hostitelů a prostorové rozložení infekčních stádií. Oproti této hypotéze někteří autoři tvrdí, že vzhledem k tomu, že pozorovaná pohlavní zaujatost je často relativně malá (obvykle <5 %), je nepravděpodobné, že by to mělo vysoký dopad na dynamiku parazitů (Wilson et al., 2002). Ať tak či onak, rozeznání funkční skupiny, která je významná pro řízení procesu infekce, by mohlo být klíčové pro pochopení toho, jak paraziti proudí hostitelskou populací.

Ferrari et al. (2004) zkoumali roli pohlaví hostitele v přenosu parazitů a odpověď na otázku: „Má pohlaví hostitele význam při ovlivňování dynamiky infekce u volně žijících populací zvířat?“ Komunita helmintů byla experimentálně redukována u samců nebo samic myšice lesní (*Apodemus flavicollis*) za pomoci anthelmintik v replikovaných odchyťových oblastech a následně byla pozorována prevalence a intenzita makroparazitů u neléčeného pohlaví. Pozornost byla zaměřena na dominantního parazita *Heligmosomoides polygyrus* a bylo zjištěno, že snižování parazitů u samců způsobilo konzistentní snížení parazitární intenzity u samic, odhadováno díky počtu vajíček ve výkalech, ale odstranění parazitů u samic nemělo významný vliv na parazity u samců. Toto zjištění naznačuje, že zodpovědní za vyvolání infekce parazity v hostitelské populaci jsou samci a samice hrají relativně triviální roli.

Ferrari et al. (2004) experimentálně manipulovali se zatížením parazity s ohledem na pohlaví v přirozené populaci myšic lesních a zjistili, že po snížení intenzity parazitů u samců, nastal pokles intenzity parazitů u samic. Na rozdíl od toho nebyl pozorován podobný účinek na samce, když byly na parazity léčeny samice.

Dynamika přenosu parazitů v hostitelské populaci Ferrari et al. (2004) zkoumali pomocí analýzy výkalů. Existují důkazy, že se jedná o spolehlivou techniku (Scott, 1988), mírně odlišné výsledky, které byly nalezené mezi flotací a McMasterovou metodou, tak byly pravděpodobně způsobeny jak různým množstvím vzorků výkalů dostupných pro tyto dva testy, tak rozdíly v citlivostech testů. V ideálním případě by byl zaznamenán celkový počet parazitů na jednotlivce, to by ale znamenalo zabití myši, což by vedlo k imigraci nových neléčených myší. Paraziti byli rovněž odstraněni pomocí systémového anthelmintického léčiva, které



ovlivnilo celou komunitu parazitů a jejich interakce, včetně klíšťat (Wahid et al., 1989). To mohlo ovlivnit povahu výsledků, nicméně rozdíly pozorované v redukcí parazitů mezi pohlavími byly jasné.

Dosud byly heterogenity v distribuci parazitů, jako je parazitismus ovlivněný pohlavím, spojeny s rozdíly v náchylnosti hostitele, a tedy s rozdíly v jeho zatížení parazity. Úloze vlivu pohlaví při přenosu parazitů byla věnována jen malá pozornost; ve skutečnosti tak vliv samců na poměry parazitů nevysvětluje rozdílné schopnosti pohlaví pro udržování infekce. Za absence empirických důkazů někteří autoři tíhli k vyzdvižení role vlivu pohlaví, zatímco jiní to odmítli, a označili ji za nedůležitou (Wilson et al., 2002). Jen hrstka studií zdůraznila význam identifikace funkčních skupin zodpovědných za přenos v populaci nebo byla schopná rozklíčovat jejich příspěvek k udržení populace parazitů (Anderson & May, 1991; Woolhouse et al., 1997; Perkins et al., 2003). Provedené experimenty ukazují, že se pohlaví hostitele odlišují nejen ve schopnosti modulace zavedení parazitů, ale také v jejich příspěvku do dynamiky přenosu, přičemž samci hrají při úspěšné infekci dominantní roli.

Tato zjištění vedou ke zpochybnění mechanismů, které mohou být spojovány s rolí samců při vytváření rozdílů v následných úrovních infekce u samic a ostatních samců. Experimenty neodhalují, jaký by mechanismus mohl být, což mohlo nastat v důsledku diferenciálního chování mezi pohlavími, které mohlo u jednoho z pohlaví vést ke zvýšenému vystavení přenosu. K přenosu může například dojít prostřednictvím groomingu a rozdíly v allogroomingu mezi pohlavími mohou mít za výsledek zvýšenou míru přenosu z jednoho pohlaví na další. Mimoto u infikovaných samců bylo pozorováno, že měli větší teritoria než samci neinfikovaní, což může ovlivnit míru kontaktu mezi infikovanými samci a náchylnými hostiteli (Brown et al., 1994a). V souladu s tím bylo již dříve zjištěno (Ims 1987a), že zatímco prostorové rozložení rozmnožujících se samic hrabošovitých hlodavců vycházelo z dostupnosti potravy, prostorová strategie rozmnožujících se samců odrážela dostupnost plodných samic. Proto rozmnožující se samice vykazují silnější prostorově-specifickou organizaci, což může vysvětlit nízkou míru přenosu, zatímco místní rozpětí samců měly tendenci se značně překrývat při vysoké početnosti, a naopak klesat při nízké početnosti (Ims, 1987b), což by mohlo vysvětlovat vyšší míru přenosu.

Další z možných mechanismů může působit prostřednictvím pohlavních rozdílů v imunologických odpovědích hostitelů tak, že u samců červi produkují plodná vajíčka ve vyšší míře než u samičích hostitelů. Imunologické rozdíly mezi pohlavími mohou ve skutečnosti přispět modulací plodnosti parazitických vajíček, velikosti parazitických červů a míry vývoje a přežití infekčních stadií se samci poskytujícími lepší prostředí pro růst a reprodukci parazitů než samice (Finkelman et al., 1997). Nicméně bylo již dříve poznamenáno, že závislost četnosti na velikosti červů může způsobit rozdílné reakce v jejich vývoji a plodnosti (Tompkins & Hudson, 1999). Z toho důvodu Ferrari et al. (2004) provedli gastrointestinální analýzy 111 jedinců odchycených z oblasti poblíže studovaného místa v létě 2001, ale nebyly zjištěny žádné významné rozdíly v prevalenci a průměrné intenzitě infekce *H. polygyrus* mezi pohlavími (prevalence 35,2 % u samců a 29,8 % u samic, tedy průměrná intenzita u samců 1,2 vs 7,5 u samic).

Je zajímavé, že když Ferrari et al. (2004) zkoumali distribuci EPG (počet úarazitických vajíček na gram) mezi pohlavími, bylo zjištěno, že 20 % z nejvíce infikovaných jedinců (představovaných z 62 % samci) zodpovídalo za 73 % z celkového počtu vyloučených vajíček. Toto zjištění je v souladu s předchozím pozorováním myšic lesních poblíž dané oblasti, které zkoumalo výskyt viru klíšťové encefalidity v jejich populaci a odhalilo, že více než 90 % potencionálního přenášení klíšťové encefalidity pochází právě od samců myšic lesních (Perkins et al., 2003). Tyto heterogenity mohou hrát velmi důležitou roli při ovlivňování velikosti parazitického reprodukčního čísla (R) a mají podstatné důsledky na selektivní léčbu jednotlivců v kontrolních programech.

V závěru Ferrari et al. (2004) zjistili upřednostňování samců v parazitickém přenosu a důkazy o tom, že to má podstatný dopad na dynamiku parazitů. Nejenže u pohlaví existují rozdíly v náchylnosti na infekci parazity, ale také ve schopnosti modulovat přenos tak, že za relativní většinu přenosu může být zodpovědná i relativně malá část hostitelské populace. Toto zjištění zkvalitňuje znalosti o dynamice parazitů a může být přínosné při plánování programů na regulaci parazitů kde je možná identifikace funkčních skupin.

### 3.3.3 *Trichinella* spp.

*Trichinella* spp., původci lidské a zvířecí trichinelózy, jsou rozšířeni u domácích zvířat i zvířat žijících v přírodě (Pozio, 2000). Ačkoli na určitých místech může být přítomna řada náchylných druhů volně žijících živočichů, ne všichni jsou pravděpodobně stejně důležití pro udržení životního cyklu parazita. Rozlišování mezi hostitelskými druhy, které pomáhají udržovat životní cyklus, a ostatními, které pouze stahují infiltrace, které již při přenosu nemají žádnou další roli, je důležité za účelem provádění monitoringu strategií a vytváření cílených kontrolních opatření (Haydon et al., 2002) pro omezení trichinelózy u domácích zvířat a lidské populace.

Infekce *Trichinella* přenášené lesními zvířaty byly často hlášeny v zemích střední Evropy (Chmurzyńska et al., 2013) a u volně žijících masožravců v Polsku (Cybulska et al., 2016), mezi nimiž je známo, že lišky obecné hrají klíčovou roli, jakožto rezervoáry pro tyto hlístice. Hlavní složkou potravy lišek a jiných místních masožravců jsou norníci rudí, jedni z nejrozšířenějších druhů hlodavců v evropských lesích. Norníci rudí jsou obecně považováni za všežravé, avšak příležitostně vybírají a konzumují tkáň nalezených mrtvých obratlovců (Gębczyńska, 1976). Proto mohou norníci rudí hrát roli při udržování sylvatického životního cyklu *Trichinella* spp., pokud je pro ně k dispozici infikovaná živočišná tkáň.

Cílem Grzybek et al. (2019) bylo posoudit prevalence protilátek proti *Trichinella* spp. u norníků rudých na třech geograficky oddělených, ale ekologicky podobných lesních lokalitách v Polsku a identifikovat jak vnitřní, tak vnější faktory, které primárně přispívají ke změnám séroprevalence *Trichinella* spp. u tohoto hlodavce.

Všechny tři sledované oblasti byly lesy s velmi podobnou strukturou habitatu a všechny byly pravidelně navštěvovány lovci, lesníky a turisty. Celková séroprevalence *Trichinella* spp. byla 1.52 %, ale prevalence byla z velké části soustředěna na jednom ze tří studijních míst a omezena na nejstarší jednotlivce. Séroprevalence *Trichinella* spp. se mezi pohlavími nelišila. Ačkoli se lokální prevalence 1.52 % může zdát nízká, je-li to extrapolováno na celonárodní

populaci norníků rudých ve vrcholných letech, možná s počtem stovek milionů zvířat, je pravděpodobné, že počet infikovaných norníků v celé zemi bude obrovský. Výsledky Grzybek *et al.* (2019) naznačují, že norníci rudí mohou být rezervoárem *Trichinella* spp. Séropozitivita u norníků rudých byla potvrzená také nálezem pozitivního jedince v relativně malém vzorku přezimovaných hlodavců zkoumaných v květnu 2018. Malí hlodavci obecně žijí krátce (průměrná délka života norníka rudého jsou tři měsíce) a tato krátká délka života vytváří omezení pro sérologické studie, jelikož protilátkové odpovědi vyžadují čas, aby se vyvinuly na své maximum. Tudíž celková prevalence založená na sérologii bude pravděpodobně podceňována kvůli falešně negativním jedincům, kteří neměli dost času na infekci a na vyvinutí dostatečně intenzivní specifické protilátkové odpovědi, která by umožnila detekci.

Přestože se potrava norníků rudých skládá hlavně z bylin, kořínků, kůry, semen a některých bezobratlých, je také známo, že někdy mohou svou stravu obohatit o svalovou tkáň savců v případě, že je dostupná, a to obvykle z mršin (Butet a Delettre, 2011). Prevalence *Trichinella* spp. u lišek obecných v Polsku je vysoká (10 %), a stažené mršiny lišek a dalších masožravců zanechaných po honech v lesích tak vytváří rizikový faktor pro šíření infekcí *Trichinella* u volně žijících hlodavců a ostatních náchylných divokých zvířat. Kromě toho je u hlodavců dobře znám kanibalismus, zejména v souvislosti s agresivním chováním spojeným s dominancí a hierarchií, ochranou hnízd a soupeřením o partnery (Ylönen a Horne, 2002), což také může přispět k šíření infekce *Trichinella* spp. když je parazit v populaci hlodavců enzootickým.

Další možností je přenos z divokých prasat (*Sus scrofa*), o nichž je také známo, že jsou intenzivně infikováni svalovcem stočeným (*Trichinella spiralis*) a *T. britovi*. Rózycki *et al.* (2016) uvedl, že prevalence mezi lety 2009 a 2013 byla až 5,2 % u divokých prasat které byly zastřeleny lovci ve Varmijsko-mazurské vojvodství (oblasti, v níž byla umístěna i pozdější výzkumná místa). Potrava divokých prasat může zahrnovat různé hlodavce včetně norníků, takže přenos z norníků rudých a naopak je teoreticky možný, i když dosud neexistují žádné studie zaměřené na tuto přenosovou cestu.

Anti-*Trichinella* spp. protilátky byly zjištěny u pouhých 1,52 % testovaných norníků rudých, a to může na první pohled značit, že infekce *Trichinella* spp. jsou relativně vzácné v jejich volně žijící populaci v severním Polsku, což dále svědčí o menší úloze tohoto druhu jako rezervoáru *Trichinella* spp. v regionu. V přepočtu na národní měřítko bude ale obraz pravděpodobně zcela odlišný. Přestože skutečný počet norníků rudých, u nichž je pravděpodobné, že přenášejí infekce, je obtížné přesně odhadnout, jednoduchý výpočet může poskytnout představu o teoreticky možných číslech. Polské lesy pokrývají přibližně 29,4 % polského území (9177 tisíc hektarů) a populace norníků rudých se pravděpodobně vyskytují v tisících/hektar ve vrcholné části roku, a v národním měřítku v mnoha milionech. Pokud údaje odrážejí celostátní tendence, je pravděpodobné, že počet norníků rudých, kteří jsou v Polsku skutečně infikováni, bude obrovský. Je zřejmé, že k objasnění situace je třeba dalších dlouhodobých sledování v dalších regionech země i celé Evropy. Světová organizace pro zdraví zvířat doporučuje posouzení volně žijících hlodavců za účelem snížení vystavování domácích zvířat a lidí infekcím *Trichinella*. To by však mělo být prováděno s péčí a respektem k životnímu prostředí. Výsledky studií proto nemají jen značný přínos pro veterinární

a zdravotnické služby v Polsku, ale mají význam i pro další evropské regiony, kde populace norníka rudého vrcholí ve velkém množství v konkrétních letech a kde je známo, že jsou *Trichinella* spp. enzootické v tamnější sylvatické divočině.

### 3.3.4 *Trichuris arvicolae*

Podle definic mají paraziti škodlivé účinky na fitness hostitele. Jak teoretické, tak experimentální důkazy naznačují, že parazity indukované snižování plodnosti hostitele a/nebo jeho přežití může mít hlavní vliv na dynamiku hostitelské populace (Anderson a May, 1979). Paraziti dokonce mohou i řídit demografické cykly hostitele (Hudson et al., 2002). Pochopení dynamiky hostitelské populace proto vyžaduje pečlivou znalost parazitů a jejich vlivu na hostitelskou fitness.

V několika z regionů Francie, zejména ve Franche-Comté (na východě), vykazují populace hrabošů polních (*Microtus arvalis*) výrazné víceleté výkyvy (Delattre et al., 1999). Role parazitů v této komplexní dynamice byla sotva pozorovatelná. Relevantním kandidátem je monoxenní hlístice, tenkohlavec *Trichuris arvicolae*, který je přítomný ve slepých střevech různých druhů hrabošů. Biologické znalosti o této hlístici dosud pocházely od blízce příbuzného druhu tenkohlavce, *T. muris*, který parazituje na myšovitých hlodavcích (Feliu et al., 2000). Vysoké zatížení *T. muris* způsobuje několik patologických stavů, jako je anémie nebo zažívací potíže. U myši byl dále nedávno prokázán jasný negativní dopad na jejich reprodukci. Myši domácí infikované *T. muris* vykazovaly snížené počty vrhů, méně mláďat na vrh, nebo mláďata s nižší hmotností při odstavu (Porcherie, 2005).

Deter et al. (2007) experimentálně zkoumali vliv *T. arvicolae* na reprodukci jeho hostitele. Byla pozorována doba první reprodukce, velikost vrhu a hmotnost mláďat u infikovaných i neinfikovaných samic hraboše polního.

Studie Deter et al. (2007) demonstruje možnost experimentálně manipulovat s infekcemi *T. arvicolae* na jednom z jeho přirozených hostitelů, hraboši polním. Nabízí novou příležitost porovnat studie související s lidským makroparazitem, tenkohlavcem lidským (*Trichuris trichiura*) s hlodavčími hostitelsko-parazitickými modely, jako je myš domácí-*T. muris* (Blackwell a Else, 2002; Cliffe a Grencis, 2004).

Výsledky Deter et al. (2007) ukazují, že hlístice *T. arvicolae* mírně ovlivňuje plodnost samic hrabošů polních. Hmotnost mláďat při narození a odstavu závisí na velikosti vrhu, jak již bylo popsáno v literatuře o myších a hraboších polních (Reading, 1966). S ohledem na tuto závislost bylo prokázáno, že infikované samice měly první vrh s mláďaty s nižší hmotností než samice neinfikované. Ačkoli tento rozdíl není významný při odstavu v laboratoři, mohl by mít následky v přírodě a ovlivňovat přežití vrhu nebo budoucí reprodukci těchto mláďat. Váha při narození a odstavu je spojena s přežitím mladých a zejména u samic ovlivňuje sexuální zrání a rozmnožování (Ylonen et al., 2004).

Tyto změny mohou být následkem vyvíjení imunitních odpovědí na infekci, což zmenšuje energii dostupnou pro reprodukci a následně i reprodukční úsilí hostitele. Tento pokles množství energie přidělené na reprodukci také může být řízeno přímo parazitem, a může tak zabraňovat reprodukci hostitele a posléze zvýšit jeho šanci na přežití (Heins et al.,

2004). Rozlišování mezi těmito alternativními vysvětleními vyžaduje lepší znalost energetických nákladů parazitismu a posouzení kompromisů mezi reprodukcí, imunitou a přežitím vyvolaných infekcí *T. arvicolae*.

Přestože *T. muris* u myši významně ovlivňuje dobu do narození prvního vrhu, velikost vrhu, celkovou hmotnost mláďat po odstavu a přežití vrhu (Porcheire, 2005), *T. arvicolae* u hraboše polního neměl významný vliv na tyto reprodukční znaky. Tento výsledek není způsoben negativním dopadem parazitů vyvážený negativním vstupem energie, protože mezi infikovanými a neinfikovanými hraboši nebyly pozorovány žádné rozdíly ve spotřebě potravy a vody. Alternativně by rozdíly v chování nebo imunitní reakce vyvolané parazitismem mohly vést k různým energetickým výdajům. Nedávno bylo Magnanouem et al. (2006) prokázáno, že zamoření krys obecných helmintem motolicí jaterní vedlo k vyšším energetickým požadavkům (klidový metabolický výdej) a vyvolalo kompromisy s imunitou. Proto, i když je energetický vsup podobný u infikovaných i zdravých samic, infikované samice jistě investují více energie do imunity a pak méně do reprodukce, ačkoliv účinky nemusí být vidět, pokud jsou vyváženy větším množstvím klidových aktivit. Experimentální model poskytuje příležitost pro budoucí testování měření bazálních nebo klidových metabolických poměrů a behaviorálními studii.

Prevalence *T. arvicolae* může u hrabošů polních v přírodě dosáhnout 30 %. Tato vysoká úroveň prevalence může na hostitelské populaci vyvolat silný regulační účinek, bez ohledu na sílu negativních dopadů tohoto parazita na jeho hostitele. Teoretické práce ukázaly, že paraziti s vlivem na plodnost jejich hostitele pravděpodobněji destabilizují hostitelsko-parazitickou dynamiku než ti, kteří mají vliv na přežití svých hostitelů (May a Anderson, 1978). Proto se *T. arvicolae* může podílet na víceletých výkyvech populací hlodavců jež jsou jeho hostiteli. To musí být experimentálně testováno v terénu za použití odchytu a/nebo anthelminitcké léčby, jak již bylo popsáno ve studiích bělokura skotského (Hudson et al., 1998).

### 3.3.5 Vliv parazitismu na predaci hostitele

Řada studií ukázala, že nepřiměřeně velké množství z kořisti predátorů bývá infikováno parazity (Van Dobben, 1952; Holmes & Bethel, 1972; Vaughan & Coble, 1975; Temple, 1987). V některých z těchto studií není jasné, zda byli paraziti bezprostřední nebo definitivní příčinou smrti. Někdy paraziti významně mění vzhled nebo chování hostitele, aby se usnadnil přenos na konečného hostitele (Giles, 1983), zatímco v jiných případech patologie vede ke smrti hostitele i parazita. Mnohé studie predace ukazují, že predátoři mají sklon hledat výnosnější kořisti a jednoduše řečeno, může pro ně být výhodné vybrat z populace slabší jedince (Mech, 1970; Schaller, 1972; Temple, 1987). Protože mnoho parazitických infekcí vede k nemocnosti hostitele, měli by být hostitelé s velkým množstvím parazitů náchylnější k predaci (Anderson, 1979).

Stejně jako mnoho ptáků hnízdících na zemi je i bělokur skotský (*Lagopus lagopus scoticus*) při inkubaci ohrožen predací, a proto přistupuje k rozmanitým způsobům adaptace, aby napadení zabránil. Po většinu roku vydává bělokur pach, který trénovaný lovecký pes

zachytí na vzdálenosti až 50 metrů. Samice bělokura ale během jarního inkubačního období přestávají produkovat cekální výměšky a psi je tak dokáží lokalizovat pouze na vzdálenost menší než 0-5 m (St. John, 1878). Tato redukce emise pachu je spojená se změnou funkce ptačího slepého střeva, která se jeví jako adaptace pro snížení možné detekce. Je známo, že se parazitická hlístice *Trichostrongylus tenuis* zavrtává hluboko do sliznice slepého střeva, což způsobuje narušení řasy a krvácení. Tato patologie může bránit regulaci emise pachu, a tak zvýšit náchylnost těžce infikovaných inkubujících ptáků na savčí predátory, kteří pomocí pachů loví.

Hudson et al. (1992) zkoumali populační dynamické interakce predátora, kořisti a parazita u bělokura s *T. tenuis* za využití hierarchického postupu, který zahrnoval empirická data, kontrolovaný experiment a matematické modelování. Nejprve předložili údaje o populaci, které naznačovaly, že predátoři z populace selektivně odstraňují silně infikované bělokury a že populace bělokurů vystavované snížené predaci jsou červi více zatíženy. Dále zkoumali experimentální data shromážděná na individuální úrovni, aby otestovali, zda infekce bělokura *T. tenuis* usnadnila hledání ptáků trénovaným psům. Srovnali úspěšnost psů při hledání hnízd samic s přirozenou úrovní infekce a zvířat s experimentálně sníženou infekcí. Nakonec zkoumali dynamické důsledky selektivní predace u bělokura s *T. tenuis* pomocí modelu vyvinutého Dobson & Hudson (1992). Tento model byl využit k diskuzi o rozdílech mezi empirickými vzory pozorovanými v této studii a studiích populací bělokura a parazitů v jiných oblastech.

Experimenty a pozorování popsané Hudson et al. (1992) naznačují, že predátoři inklinují k lovení neúměrně vysokého počtu bělokurů značně infikovaných parazity. Studií nebylo zjištěno, zda byli tito bělokuři loveni kvůli infekci nebo v důsledku změněného sociálního chování, jak navrhuje Jenkins et al. (1963, 1964) a Watson (1985). Experimentální práce však ukázala, že jsou paraziti důležití při určování přežití v tomto systému.

Experiment využívající trénovaných psů k hledání hnízd bělokurů ukázal, že nalezení inkubujících samic bělokura se sníženým zatížením parazity bylo méně pravděpodobné než nalezení kontrolovaných ptáků s přirozeným infikováním. Ačkoli fyziologický mechanismus řízení emise pachu není pochopen, bylo zjištěno, že samice bělokura s vysokým zatížením červy měly relativně velká slepá střeva, která tak během inkubace mohla emitovat více pachu. Alternativní možností je, že paraziti během inkubace soupeří o samičí rezervy, takže samice častěji opouští hnízda, což vede k tomu, že poblíž hnízd silně parazitovaných samic zůstane více pachu. Ať tak či onak, paraziti způsobují, že inkubující samice jsou zranitelnější vůči predaci. Vzhledem k tomu, že všechny tyto samice byly chyceny ve stejné oblasti a byly léčeny bez ohledu na sociální postavení, studie Hudson et al. (1992) naznačuje, že paraziti mohou u bělokurů nepřímo omezit šance na přežití. Velikost snášky v hnízdech nalezených psi byla významně menší než u hnízd nalezených lidmi, což byl pravděpodobně důsledek poklesu schopnosti bělokurů se rozmnožovat zapříčiněného parazity, jak prokazují Hudson (1986a) a Hudson et al. (1992).

Nepřímý vliv predátorů na populaci parazitů má podstatné dynamické důsledky jak pro parazity, tak pro jejich hostitele. Vzhledem k tomu, že parazitující červi nejsou v hostitelské

populaci náhodně rozmístění, ale vykazují agregovanou distribuci, tak bude mít odstranění několika výrazně infikovaných jedinců z populace bělokura podstatně větší vliv na velikost populace parazitů a sníží se tak dlouhodobý vliv parazitů na počty hostitelů. Model demonstruje, že to může snížit regulační roli parazitů, a tak zvětšit velikost hostitelské populace. Toto je zajímavý příklad neintuitivní dynamiky, kterou mohou vykazovat jednoduché ekologické systémy.

Výsledky experimentální studie Hudson et al. (1992) se liší od předchozí studie Moss et al. (1990), jejíž autoři došli k závěru, že „více roupů ve slepém střevě u slepice nezvyšuje pravděpodobnost, že budou usmrceny predátory“. Jejich studie však na samicích bělouků zaznamenala vysokou úroveň predace a relativně nízké zatížení červi. Model popsán Hudson et al. (1992) naznačuje, že by vysoká úroveň predace měla mít tendenci vytvářet nižší zatížení parazity. Při vysoké úrovni predace jsou jednotlivci s těžšími parazitárními infekcemi rychle odstraněni z populace, což vede k poklesu pozorovaného průměrného zatížení. Další limitací studie Moss et al. (1990) je, že úroveň infekce helminty byly stanoveny nepřímou na základě počtu vajíček ve výměšcích slepého střeva. V související studii zjistil Hudson & Dubson (nepublikováno) vysokou variabilitu produkce vajíček *T. tenuis* u bělouků. Tento výsledek byl dále zmaten tendencí ke snížené produkci vajec *per capita* při vysokém zatížení červi. To by znemožnilo přesné odhady intenzity červů bez velkého počtu vzorků slepého střeva. Parazitologové obecně považují odhady intenzity červů založené na těchto technikách za silně zkreslené.

Studie Hudson et al. (1992) určitým způsobem kvantifikovala interakci parazitismu a predace v terénních poměrech; takové studie přirozeně zahrnují několik vzájemně se ovlivňujících faktorů představujících obtíže při výkladu dat. V tomto ohledu by se budoucí výzkum v této oblasti měl zaměřit na provádění faktoriálních experimentů, které manipulují úrovní parazitismu a predace. Regulování přirozených nepřátel je jednou z elementárních principů myslivosti. Ačkoli je tradiční myslivost soustředěna na predátory, studie diskutované Hudson et al. (1992) naznačují, že paraziti mohou být při určování produktivity populací lesní zvěře také důležití (Hudson, 1986a,b; Hudson, Newborn & Dobson, 1992; Dobson & Hudson, 1992). Začlenění těchto interakcí do schémat myslivosti bude podstatnou metodou pro pozdější stanovení jejich důležitosti u jiných druhů volně žijících živočichů.

### **3.3.6 Regulace populací drobných savců vybranými druhy hlístic**

Regulace populace souvisí s její tendencí zvětšovat či zmenšovat se v případě, že se dostane pod nebo nad určitou úroveň. Každý proces, který ovlivňuje porodnost a úmrtnost v závislosti na hustotě populace, má tedy potenciál regulovat obyvatelstvo. Makroparazité tedy teoreticky mohou ovlivnit množství hostitelů. Dopad parazitů na rozmnožování a přežití populací volně žijících zvířat je stále uznávanější. Studie o dopadu parazitů na jejich hostitelskou populaci navíc naznačují, že paraziti mohou hrát klíčovou roli v řízení populačních cyklů (zvláštní případ regulace) u hmyzu a obratlovců (Grenfell, et al. 1998). U mnoha parazitárních nemocí je známo, že se u hostitelů vyvíjí imunitní odpověď,

kteřá u nich může eliminovat nebo snížit počet přítomných parazitů. Například infekce střevními hlísticemi vyvolávají hluboké patologické změny ve střevech, které jsou spojeny s vyloučením parazitů. Přestože bylo provedeno několik studií o imunitě, vliv imunitní odpovědi na regulaci hostitelské populace se málokdy zohledňuje (Austin and Anderson 1996; Woolhouse 1992).

Porozumění regulaci populace volně žijících živočichů představuje důležité téma, zejména pokud uvažíme populace vnímané jako škůdci na zemědělství nebo veřejném zdraví, což je i případ tří druhů hrabošovitých: hryzce vodního, hraboše polního a norníka rudého. Populace těchto tří druhů hrabošů mohou v Evropě působit pravidelné epidemie. Tyto epidemie vedou nejen k velkým ekonomickým nákladům pro zemědělství a lesnictví, ale také způsobují zvýšené riziko pro lidské zdraví (echinokokóza, hemoragická horečka, renální selhání) díky rezervoárnímu stavu hrabošů. Příčiny epidemií nejsou dostatečně známy, ačkoli byly vyvolány predátory, změnami úrovní potravy nebo parazity. Ve všech třech těchto druzích hrabošů byl krom jiných různých makroparazitů často nalézán i jednohostitelský gastrointestinální parazit *Trichuris arvicolae*. Tato hlístice pravděpodobně reguluje populace svých hostitelů, protože silné zatížení může vyvolat patologie (anémie, trávicí obtíže). Jasně negativní dopad těchto parazitů na zdraví jejich hostitelů byl pozorován na myších (Porcherie, 2005). Myši domácí infikované *Trichuris muris* (druh blízce příbuzný s *T. arvicolae*) vykazovaly nižší počet vrhů, nižší počet mláďat na vrh a s menší hmotností při odstavu. Experimentální pozorování potvrdily negativní vliv *T. arvicolae* na reprodukční úspěch hraboše polního (May and Anderson, 1978).

Deter et al. (2008) vyvinuli matematické modely pro zkoumání populační dynamiky *T. arvicolae* u tří druhů hrabošů. Hlavním cílem bylo zjistit, zda interakce mezi *T. arvicolae* a hraboši mohou generovat cykly či populaci hrabošů regulovat. Porovnání výsledků modelu pro tři hostitelské druhy vykazující různé biologické vlastnosti dává možnost odhalit rozdíly v dopadu *T. arvicolae* na populační dynamiku jeho hostitele. Vycházelo se z rovnic vytvořených Andersonem a Mayem (1978) a Maymem a Andersonem (1978) pro populační dynamiku parazitických červů a jejich hostitelů. Model byl modifikován a rozšířen tak, aby integroval imunitu hostitele a důsledky imunitní odpovědi na zdraví hostitele.

Cílem studie Deter et al. (2008) bylo zjistit, zda parazitické hlístice mohou regulovat nebo vyvoláním demografických cyklů destabilizovat populace svých hostitelů. Prostřednictvím modelů populačních dynamik byly zkoumány tři hostitelsko-parazitické systémy. Zmíněnými hostiteli jsou hryzec vodní, hraboš polní a norník rudý a parazitickou hlísticí je *Trichuris arvicolae*. Jsou vyvinuty tři matematické modely založené na diferenciální rovnici, které zahrnují imunitu hostitele a existenci kompromisu mezi imunitou a přežitím hostitele. Pomocí parametrů odhadnutých z terénních dat a laboratorních pozorování všechny tyto modely ukazují, že *T. arvicolae* může vyvolat regulaci hostitelské populace, ale nikoli demografické cykly. Regulační účinek hlístice je jednoznačný u hryzce vodního (zmenšení velikosti hostitelské populace o 50,2 %), méně zjevný u hraboše polního (5,9 %) a ještě méně patrný u norníka rudého (1,4 %). Jsou diskutovány důležité biologické parametry, které



je třeba v takových modelech zohlednit. Dále je třeba experimentálně potvrdit regulační potenciál hlístice a výdaje spojené s imunitní odpovědí proti této hlístici.

Modely Deter et al. (2008) silně podporují regulační účinek *T. arvicolae* na populaci hrabošů, zejména hryzce vodního. Zdá se, že *Trichuris arvicolae* není schopen vyvolat cykly, i když je možné, že přemnožení hrabošů může být tímto parazitem omezeno.

V neposlední řadě je třeba uvažovat o evolučních procesech. Parazité rovněž čelí životními kompromisům mezi perzistencí (tj. přežitím hostitele) a plodností, vzhledem k tomu, že větší zneužívání hostitele pravděpodobně zvýší rychlost přenosu, ale sníží životnost hostitele, a tedy i čas, který je možný pro přenos (Galvani, 2003). Maximální přenos je obecně dosahován parazity se střední rychlostí růstu a střední virulencí.

### 3.4 Ostatní zoonotické infekce drobných savců

#### 3.4.1 Infekce přenášené ektoparazity (členovci)

Hlodavci jsou důležitými hostiteli (rezervoáry) pro velké množství zoonotických patogenů. Schmidt et al. (2014) zkoumali výskyt 11 virových, bakteriálních a parazitických činitelů v populacích hlodavců v Rakousku, včetně tří různých hantavirů, viru lymfocytární choriomeningitidy, orthopoxviru, *Leptospira* spp., *Borrelia* spp., *Rickettsia* spp., *Bartonella* spp., *Coxiella burnetii* a *Toxoplasma gondii*. V roce 2008 bylo ve dvou venkovských oblastech Dolního Rakouska odchyceno 110 hlodavců čtyř druhů: 40 norníků rudých (*Clethrionomys glareolus*), 29 myšic lesních (*Apodemus flavicollis*), 26 myšic křovinných (*Apodemus sylvaticus*) a 15 hrabošů polních (*Microtus arvalis*). Byla odebrána tekutina z hrudní dutiny a vzorky plic, sleziny, jater, mozku a z kůže ušního boltce. Pomocí RT-PCR/PCR vybraných vzorků tkáně jsme detekovali hantaviry, viru lymfocytární choriomeningitidy, orthopoxviry, *Leptospira*, *Borrelia*, *Rickettsia*, *Bartonella* spp., *C. burnetii* a *T. gondii*, nukleové kyseliny Tula hantaviru, *Leptospira* spp., *Borrelia afzelii*, *Rickettsia* spp. a různé druhy *Bartonella*. Serologická vyšetření byla prováděna u hantavirů, viru lymfocytární choriomeningitidy, orthopoxviru a *Rickettsia* spp. Zde byly ukázány protilátky specifické pro Dobrava-Belgrade hantavirus, Tula hantavirus, virus lymfocytární choriomeningitidy, orthopoxvirus a virus rickettsiázy. Puumala hantavirus, *C. burnetii* a *T. gondii* nebyly detekovány jak RT-PCR/PCR, tak ani serologickými metodami. Kromě toho byly u devíti zvířat tří druhů hlodavců z různých míst odchytů prokázány četné infekce až se třemi patogeny. Závěrem lze říci, že tyto výsledky ukazují, že hlodavci v Rakousku mohou být hostiteli několika zoonotických patogenů. Naše pozorování vyvolává důležité otázky týkající se interakcí různých patogenů v hostiteli, protiopatřeních imunitních systémů hostitelů, dopadu interakce mezi hostitelem a patogenem na fitness hostitele a šíření infekčních činitelů mezi divokými hlodavci a od nich k ostatním zvířatům a lidem.

V posledních dekádách se zdá, že se zvyšuje výskyt lidských chorob způsobených zoonotickými viry, bakteriemi a parazity spojenými s drobnými savci (Meerburg et al., 2009). V Evropě hovoříme o Puumala viru (PUUV) spojeném s norníkem rudým (*Myodes glareolus*), různých genotypech viru Dobrava-Belgrade (DOBV) s rozmanitými hostitelskými druhy myšic (*Apodemus*) a možná i Tula viru (TULV), kteří způsobují krvácivou horečku se selháním ledvin

(renální syndrom/selháním – HFRS) různé závažnosti. U některých dalších virových činitelů, jako je virus lymfocytární choriomeningitidy (LCMV) a cowpox virus (CPXV – virus kravských neštovic) který patří k rodu *Orthopoxvirus* (OPV), je role populace hlodavců střední Evropy neznámá. LCMV u lidí způsobuje infekce různé závažnosti, od asymptotického onemocnění po těžkou meningitidu a dále sporadické infekce CPXV byly popsány u lidí, domácích zvířat a zvířat v zoo (Essbauer et al., 2010).

U bakteriálně indukovaných zoonóz je leptospiróza nově se objevujícím onemocněním globálního významu s proměnlivou závažností symptomů. Ohniska jsou často spojena se zemědělskou prací nebo volnočasovými aktivitami zahrnujícími sladkou vodu. *Bartonella henselae* je nejdůležitějším patogenním druhem *Bartonella* v Evropě. Je přenášena kočkami a způsobuje zanícení kočičích škrábanců a vzácně endokarditidu, bacilární giomatózu a jaterní hepatitidu u imunodeficientních pacientů (Kaiser et al., 2011). U mnoha druhů *Bartonella* spp. není patogenita známa (např. *B. taylorii*, *B. doshiae*, *B. birtlesii*), ale některé prokazatelně způsobují endokarditidu, bakteriémii a neuroretinitidu (*B. grahamii*, *B. tamiae*). *Coxiella burnetii* může způsobovat bolestivé infekce, např. Q horečku jejímž typickým příznakem je pneumonie. Hlavními zdroji těchto infekcí jsou infikovaní přežvýkavci, u kterých může parazit způsobit potrat a neplodnost. Ostatní savci, včetně hlodavců, jsou však náchylní k infekci *C. burnetii* a mohou přispívat k jejímu přenosu (Meerburg a Reusken, 2011).

Hlodavci jsou též považováni za důležité rezervoáry různých bakterií přenášovaných členovci (Hoogstraal 1967, Stanek a Strle, 2003). *Borrelia afzelii*, spirochéta nejčastěji způsobující lymfskou boreliózu v Evropě ve svém cyklu zahrnuje hlodavce a klíšťata *Ixodes ricinus*. *Borrelia bavariensis*, *B. spielmanii* a *B. burgdorferi* jsou též spojováni s hlodavci, ale obecně infikují méně pátravých klíšťat. Rickettsióza je v Evropě stoupajícím problémem, ale studie o jejích rezervoárech v hlodavcích jsou vzácné. Výzkum hlodavců nedávno identifikoval *Rickettsia felis* a *R. helvetica* v hlodavcích v jihovýchodním Německu (Schex et al., 2011).

Molekulární a serologický výzkum 110 hlodavců z Dolního Rakouska ukázal, že bylo 50 zvířat infikováno alespoň jedním patogenem, včetně hantavirů, *Leptospira* spp., *B. afzelii*, *Rickettsia* spp. a různých druhů *Bartonella*. V souladu s těmito výsledky byly v Rakousku hlášeny lidské nákazy několika z těchto patogenů, tj. CPXV, stejně tak významný OPV, *Leptospira* spp., *Borrelia* spp. a *Rickettsia* skupiny SFG (Stanek et al., 2009, Glatz et al., 2010). Schmidt et al. (2014) potvrdili, že myšice křovinné v Rakousku jsou citlivé na vir lymfocytární choriomeningitidy (LCMV) nebo blízce příbuzné arenaviry jak již bylo zjištěno u myšic křovinných ve Španělsku (Ledesma et al., 2009). Na rozdíl od předchozích výzkumů v Evropě (Kallio-Kokko et al., 2006) nenalezli Schmidt et al. (2014) náznaky infekce LCMV u myšic lesních, norníků rudých a hrabošů polních.

Podíl *Leptospira*-pozitivních hlodavců a přítomnost některých *Leptospira* druhů u různých druhů hlodavců je v souladu s předchozími studiemi. Detekce čtyř různých druhů *Bartonella* spp. ve studii Schmidt et al. (2014) potvrdili přítomnost těchto bakterií ve střední Evropě. *B. taylorii* byl nejčastěji detekovaným druhem bez zjevné specifity hostitele. Na rozdíl od toho *B. grahamii* Schmidt et al. (2014) našli pouze u myšic křovinných, ačkoli byla prokázána u mnoha jiných drobných lesních savců (Holmberg et al., 2003). *B. doshiae* byl detekován pouze u norníků rudých, potvrzující předchozí pozorování ve Slovinsku (Knap

et al., 2007). V souladu se svým prvním popsáním u *Apodemus* spp. (Bermond et al., 2000), *B. birtlesii* byl nalezen jen u myšic křovinných.

Téměř 15 % Schmidt et al. (2014) zkoumaných hlodavců bylo infikováno *Borelia afzelii*. Ačkoli specifické hlodavčí genospecie mohou být lépe přizpůsobeny konkrétnímu druhu, ve vzorcích nebyla pozorována žádná specifičnost. Přítomnost DNA *Borrelia* v kůži neprokáže stav rezervoáru (míru nakažení/stav vývojového cyklu), ale prokazuje kontakt s infikovaným klíštětem. To může platit pro hraboše polního, ve kterém byla detekována DNA ptačí *B. garinii*. Informace o úloze hlodavců v životním cyklu různých druhů *Rickettsia* jsou omezené. Epidemiologická data, převážně založená na hledání klíšťat, odhalila přítomnost několika druhů skupiny SFG v Rakousku (Blaschitz et al., 2008; Dobler et al., 2008). Detekce rickettsiové DNA a protilátek specifických pro rickettsii v naší studii potvrdily dříve zjištěné výsledky pro hlodavce v Bavorsku (Schex et al., 2011).

Hlodavci jsou hostiteli širokého spektra zoonotických patogenů. Činidla přenášená hlodavci mohou být na člověka přenosná přímým kontaktem s nimi nebo jejich exkrementy či prostřednictvím kousnutí a nepřímo i vektory členovců včetně klíšťat, blech a roztočů. Mezi hlavní bakterie spojené s hlodavci patří druhy *Anaplasma*, *Borrelia*, *Bartonella*, *Coxiella*, *Ehrlichia*, *Francisella*, *Leptospira* a *Rickettsia*. Nakažení *Leptospira* a *Borrelia* jsou z této skupiny hlášeny nejčastěji. Chorvatsko má s průměrným ročním výskytem infekce 1,7 na 100 000 obyvatel jednu z nejvyšších zaznamenaných hodnot případů lidské leptospirózy na světě (Topic et al., 2010). Nakažení boreliemi má za následek dvě odlišná onemocnění přenášená klíšťaty, lymskou boreliózu a revmatickou horečku (Rheumatic fever, RF). Obě jsou endemické v Chorvatsku, přičemž většina případů boreliózy byla hlášena na severozápadě země. Horečka Q působená *Coxiella burnetii* je endemická v částech jižního Chorvatska (Milotic et al., 2001). O *Rickettsia*, *Anaplasma* a *Ehrlichia* existují jen omezená data. V Chorvatsku byly hlášeny případy anaplazmózy i rickettsií ale o ehrlichioze je jen málo údajů. Nákazy *Francisella tularensis*, původcem tularémie jsou v Chorvatsku hlášeny občas, zejména ale v údolí Sava v centrální části země. *Bartonella* spp. jsou hemotropní bakterie detekované u mnoha savců, převážně hlodavců (Kosoy et al., 2012). Mnoho druhů a poddruhů *Bartonella* cirkuluje v evropských hlodavcích, ačkoli patogenita většiny z těchto druhů je dosud neurčena. Kromě toho, rozmanitost *Bartonella* spp. přítomných v chorvatských hlodavcích zatím zkoumána nebyla.

S hlodavci v Chorvatsku jsou nejčastěji spojené hantaviry. Patří mezi ně viry Doubrava (DOBV) a Puumala (PUUV), které se podílejí na hemoragické horečce s renálním syndromem a nepatogenní viry Tula (TULV) a Saaremaa (Markotic et al., 2002). Hlodavci mohou být také infikováni flaviviry, ortopoxviry a virem lymfocytární choriomeningitidy (LCMV). Pokud je však známo, neexistují žádné zveřejněné zprávy o zkoumání těchto virů na území Chorvatska. Chorvatští hlodavci jsou také rezervoáry parazitů protozoálních parazitů *Apicomplexa*, včetně *Toxoplasma* a *Babesia* které se projevují zejména u jedinců se slabou imunitou toxoplazmózou a babeziózou.

Tokarz et al. (2016) sledovali zoonózy přenášené hlodavci v Chorvatsku. Výzkum čítal 242 hlodavců a drobných savců včetně 43 norníků rudých (*Myodes glareolus*), 131 myšic lesních (*Apodemus flavicollis*), 53 myšic temnopásých (*Apodemus agrarius*), 3 myšice křovinné (*Apodemus sylvaticus*), 6 rejsků obecných (*Sorex araneus*), 4 hrabošů polních

(*Microtus arvalis*), 1 hraboše mokřadního (*Microtus agrestis*) a 1 plšika lískového (*Muscardinus avellanarius*) odchycených na osmi místech v Chorvatsku během osmi let. Multiplexní MassTag polymerázová řetězová reakce (PCR) byla použita pro detekci *Borrelia*, *Rickettsia*, *Bartonella*, *Babesia*, *Ehrlichia*, *Anaplasma*, *Francisella tularensis* a *Coxiella burnetii*. Jednotlivé testy PCR byly použity pro detekci viru *Leptospira*, viru lymfocytární choriomeningitidy, orthopoxvirů, flavivirů, hantavirů a *Toxoplasma gondii*. Z hlodavců bylo 52 (21,5 %) infikováno *Leptospira*, 9 (3,7 %) *Borrelia miyamotoi*, 5 (2 %) *Borrelia afzelii*, 29 (12 %) *Bartonella*, 8 (3,3 %) *Babesia microti*, 2 (0,8 %) *Ehrlichia*, 4 (1,7 %) *Anaplasma*, 2 (0,8 %) *F. tularensis*, 43 (17,8 %) hantavirusy a 1 (0,4 %) orthopoxvirem. Jiní původci nebyli nalezeni. Mnohočetné nákazy byly nalezeny u 32 hlodavců (13,2 %): duální infekce u 26 (10,7 %), trojitě infekce u 4 (2,9 %) a čtyřnásobné infekce u 2 (0,8 %). Výsledky Tokarz et al. (2016) ukazují, že hlodavci v Chorvatsku mají široký rozsah bakterií a virů, které jsou pro člověka patogenní.

*Leptospira* spp. a hantaviry byly ve studii Tokarz et al. (2016) nejčastěji detekované lidské patogeny. Vysoká převaha hlodavců pozitivních na *Leptospira* paralelizuje s nedávnými studiiemi v Chorvatsku, které odhalily nakažení *Leptospira* u více než 20 % hlodavců. Většina hlodavců pozitivních na *Leptospira* zde zaznamenaných byly druhu *Apodemus*. V jiné práci, *Leptospira* spp. byla nalezena u 13 z 28 *A. flavicollis* odchycených v lese Žutica (Tadin et al., 2012). *Leptospira interrogans*, *L. kirschneri* a *L. borgpetersenii* byly indetifikovány jako druhy *Leptospira* ve studii Tokarz et al. (2016), stejně jako předchozích studiích chorvatských hlodavců (Turk et al., 2003; Striof et al., 2014). Hantavirus a *Leptospira* také představovaly nejčastější koinfekce. Dříve Tokarz et al. (2016) prokázali koinfekce obou činitelů u lidí i hlodavců, což poukazuje na potenciální riziko současného přenosu těchto patogenů. V poslední době byla koinfekce hantavirů a *Leptospira* klinicky podceňována.

Rod *Bartonella* čítá přes 30 pojmenovaných druhů. Přibližně 20 je přizpůsobeno pro volně žijící hlodavce a šest z nich bylo dokumentováno u lidí (Buffet et al., 2013). Zjistili jsme výskyt šesti domnělých druhů přítomných v chorvatských hlodavcích. Naše data poskytují pohled na rozmanitost *Bartonella* v Chorvatsku a celkovou vysokou genetickou rozmanitost tohoto druhu po celém světě. Rozsah lidských nákaz spojených s *Bartonella* přenášenými hlodavci není znám, protože údaje o výskytu zoonotických lidských infekcí *Bartonella* v Evropě nejsou k dispozici. I přes relativně vysokou převahu infikovaných hlodavců však na základě stávajících zpráv o infekcích způsobených *Bartonellou* přenášenou hlodavci se předpokládá, že riziko inifkování člověka je nízké.

Tokarz et al. (2016) uvádí první důkaz o *Borrelia miyamotoi* v Chorvatsku a prokazují myši *Apodemus* jako rezervoáry, stejně jako v podobné studii ze Švýcarska (Burri et al., 2014). *Borrelia miyamotoi* je nově se vyskytující patogen přenášený klíšťaty a fylogeneticky zařazený do skupiny RF *Borrelia*. Původně byl nalezen v Asii a následně v Severní Americe a Evropě. Nedávná studie ho navíc prokázala jako potencionální příčinu meningoencefalitidy (Hovius et al., 2013).

Prevalence 1,7 % infekce *Anaplasma* spp. ve studii 1,7 %, byla detekována pouze na dvou místech ve středním Chorvatsku (oblasti Papuk a Žutica) mezi *A. flavicollis* a *M. glareolus*. *Anaplasma* spp. byla dříve hlášena u drobných hlodavců jinde v Evropě (Bown

et al., 2003), ale v Chorvatsku ne. *Ehrlichia* spp. byly nalezeny jen u dvou hlodavců (0.8 %) rodu *Apodemus* na dvou místech (Ivanić-Brad a Mikanovci).

### 3.4.2 Paraziti původních a introdukovaných druhů

Studie napříč řadou rostlinných a živočišných taxonů uvádějí, že během invaze a usazování do nového prostředí introdukované druhy unikají řadě svých parazitů (Torchin et al., 2003; Torchin a Mitchell, 2004). Druhy sice poté narážejí na nové parazity a hromadí je, ty ale ne vždy nahradí parazity ztracené. Invazivní druhy celkově zůstávají méně parazitované než jak stejné druhy ve svém původním prostředí, tak ekologicky podobné původní druhy v nové lokalitě.

Počet parazitických druhů, které introdukované druhy získají, může do značné míry záviset na složení původní hostitelské komunity. Paraziti mají obvykle větší úspěšnost infekce u úzce příbuzných hostitelů, protože mají podobné fyziologické a imunologické vlastnosti a prostředí bohatá na hostitelské druhy jsou také prostředí bohatá na druhy parazitů (Hechinger a Lafferty, 2005; Thielges et al., 2011). Prostředí druhově bohatá, zejména prostředí s četnými blízce příbuznými hostitelskými druhy nebo druhy ekologicky podobnými těm napadaným tedy pravděpodobně poskytne introdukovaným druhům více příležitostí k získání nových parazitů.

Norník rudý byl poprvé zaznamenán v Irsku poblíž Listowelu v hrabství Kerry v roce 1964, ačkoliv introdukován byl pravděpodobně mnohem dříve (Stuart et al., 2007). S použitím genových sekvencí mitochondriálního cytochromu b byl zjištěn těsný genetický vztah mezi norníky rudými introdukovanými do Irska a norníky rudými v Německu. Toto naznačuje, že malá populace norníků rudých byla přepravena do Irska spolu se stroji pro zemní práce na vodní elektrárně na řece Shannon, což posouvá datum introdukování z předešlých odhadů na konec dvacátých let. Norník rudý nyní obývá přibližně třetinu jihozápadního Irska a nadále rozšiřuje své území rychlostí od 1,79 do 2,5 km/rok (Montgomery et al., 2012).

Irsko má jen málo rozmanité společenství savců s pouze třemi druhy malých hlodavců žijících v zemi: potkan, myšice křovinná a myš domácí. Zejména žádní hrabošovití nejsou původně irskými druhy. Norník rudý je však mezi hrabošovitými hlodavci neobvyklý a vykazuje ekologické vlastnosti spíše podobné myšovitým. Na rozdíl od ostatních druhů hrabošů, které se vyskytují na otevřených prostranstvích, jsou norníci rudí silně spojeni s oblastmi s hojnou vegetací a vykazují preference potravy, které jsou někde mezi hmyzožravými/semenožravými myšovitými a býložravými hrabošovitými druhy (Kikkawa, 1964). Norníci rudí mají proto podobné ekologické vlastnosti jako původní irské myšice křovinné, které se vyskytují po boku norníků na celém jimi obsazeném území v Irsku. Pravděpodobnost, že budou dva druhy sdílet parazity vychází nejen z podobnosti funkce jejich fylogenetiky, ale i z jejich podobnosti ekologické a druhy hlodavců, které sdílejí podobné ekologie mohou rovněž mít podobné parazitické komunity (Begon et al., 1999).

Loxton et al. (2016) testovali hypotézu, že invazi do nového prostředí následuje redukce diverzity helmintů, a tedy i zatížení invazivního hostitele. Byla prověřena střevní helmintová komunita do Irska introdukovaného norníka rudého a porovnána s helmintovou

komunitou ekologicky podobné myšice křovinné, stejně jako s již publikovanými studiiemi fauny helmintů norníků rudých v jejich původních oblastech po celé Evropě.

Loxton et al. (2016) zjistili, že do Irsku introdukovaní norníci rudí nesou relativně nízký počet druhů helmintů, a to jak ve srovnání s ekologicky podobnými hostiteli žijícími s norníky rudými sympatricky, tak s hostiteli konspecifickými žijícími ve svém přirozeném prostředí. Je známo, že v celé Evropě norníci rudí nesou mezi 3 a 14 druhy helmintů. Například nízký záznam z Německa (Klimpel et al., 2007a) pocházel od malého vzorku zvířat (29) z městského prostředí, což může odpovídat za nízkou zaznamenanou druhovou diverzitu. Loxton et al. (2016) analyzoval 177 zvířat během dvou let ve dvou lokalitách a bylo zjištěno, že norníci rudí v Irsku jsou infikováni pouze třemi druhy helmintů.

Nízká druhová rozmanitost helmintů u invazivních norníků rudých je pravděpodobně způsobena jak ztrátou původních helmintů během translokace a usazování, tak nedostatkem původních helmintů získaných od hostitelů v Irsku. Například norníci rudí v Evropě jsou často infikováni *Heligmosomum mixtum* (Behnke et al., 2008), ale tento parazit nebyl nikdy nalezen u norníků rudých v Irsku. *Heligmosomum mixtum* možná chyběl u zakládající populace, nebo se mu nepodařilo se etablovat. Diverzita haplotypů irských norníků rudých naznačuje, že zakládající populace byla malá nebo prošla zúžením během rozšiřování území. Vzhledem k tomu, že velikost vzorku hostitele koreluje s množstvím druhů parazitů a vzhledem k velmi rozptýlenému charakteru parazitů, malé zakládající populace budou hostit pouze malý poměr parazitů nalezených v původní parazitické komunitě. Parazité, kteří se vyskytují u zakládající populace, mohou být ztraceni během fází etablování a rozšiřování území invazivních druhů. Epidemiologické modely naznačují, že existuje určitá hranice množství hostitelů, pod kterou parazit nedokáže sám přežít a mnoho spolu introdukovaných parazitů tak vyhyne ještě před dosažením požadované hranice pro zachování.

A konečně, možnosti, kdy mohou v Irsku norníci rudí narazit na nové druhy helmintů jsou limitovány, jelikož zde nejsou žádní další hrabošoviti a vyskytují se tam pouze tři druhy hlodavců žijících v zemi. To stejně naznačuje nízká druhová diverzita střevních helmintů u invazivních veverek Pallasových v Argentině zjištěná (Gozzi et al., 2014), kterou může způsobovat nedostatek sympatrických veverkovitých hlodavců nebo omezené množství ekologicky podobných (arboreálních) savců. Introdukované druhy však mohou získat nové parazity, pokud původní hostitelé nesou parazity s nízkou hostitelskou specificitou, a zejména pokud hostitel sdílí podobné ekologické vlastnosti.

Všichni tři helminté zaznamenaní u irských norníků rudých s nimi mohly být do Irsku spoluintrodukovány. *Aspiculuris tianjinensis* je na společnou invazi nejsilnějším kandidátem. Nebyl zaznamenan u myšice křovinné v žádné studii, ale byl zaznamenan u norníků rudých v jejich původním výskytu. Nedávno bylo také prokázáno, že *Aspiculuris tianjinensis* je jiným druhem než *Aspiculuris tetraptera*, který parazituje na myších domácích (Behnke et al., 2015). Tasemnice *Taenia martis* vyžaduje dva hostitelské druhy, aby dokončila svůj životní cyklus. Mezi mezihostitelé patří různé druhy hlodavců a mezi konečné hostitele v Evropě patří jezevci lesní a lišky obecné. Protože jak jezevci, tak i lišky se v Irsku vyskytují, jeden nebo oba tyto druhy mohou působit jako definitivní hostitel *T. martis* umožňující její zavedení do této země. Do teď *T. martis* nebyla zaznamenaná v obecných parazitologických studiích lišek a jezevců,

ačkoliv ve studii (Wolfe et al., 2001) byly nálezy *Taenia* příliš degradovány na to, aby se daly identifikovat na druhové úrovni.

Zatímco požadavek na více než jeden hostitelský druh může snížit pravděpodobnost zavedení introdukovaného parazita do nového prostředí, helminté s nepřímými životními cykly mohou být introdukováni, pokud mají širokou specifitu hostitele a nedávný přehled literatury k danému tématu ukázal, že mnoho parazitů s nepřímými životními cykly spoluintrodukuje (Lymbery et al., 2014). *Taenia martis* byla v poslední studii zaznamenána u myšic křovinných, ačkoli v předchozích studiích myšic křovinných v Irsku zaznamenána nebyla, a to ani u populací myšic křovinných testovaných souběžně v lokalitách za invazivní frontou norníků rudých. Jedná se pravděpodobně o první záznam *T. martis* u malých hlodavců v Irsku. *Taenia martis* je pravidelně zaznamenávána u norníků rudých v Evropě. Navíc, větší prevalence a intenzita *T. martis* u norníků rudých a nedostatek záznamů o tomto helmintu u irských myšic křovinných naznačuje, že norníci rudí působí jako rezervoáry infekce *T. martis*, která se pak přenáší na myšice křovinné.

Poslední helmint zaznamenán u norníků rudých v Irsku, *Aonchoteca murissylvatici* byl u myšic křovinných nalezen v současných i přechodných studiích (Montgomery and Montgomery, 1989) myšic prováděných v lokalitách za invazivní frontou norníků rudých v Irsku. Proto na rozdíl od *A. tianjinensis* a *T. martis* existují důkazy o tom, že se *A. murissylvatici* v Irsku vyskytovala ještě před introdukcí norníka rudého. Z tohoto důvodu je obtížnější vyloučit možnost, že by do Irsku introdukovaní norníci rudí získali *A. murissylvatici*. *Aonchoteca murissylvatici* je běžná hlístice jak myšovitých, tak hrabošovitých hlodavců, která má u těchto skupin i u méně příbuzných hlodavců široké spektrum hostitelů. Parazitologické průzkumy v Evropě a Irsku zaznamenávají pro *A. murissylvatici* u myšic křovinných nižší prevalenci a intenzitu než u norníků rudých, což svědčí o tom, že jsou norníci rudí vhodnějšími hostiteli (O'Sullivan et al., 1984; Pisanu et al., 2009).

Paraziti s nepřímými životními cykly nejsou schopni spoluintrodukovat s invazivními hostiteli, pokud jejich mezihostitelé nebo definitivní hostitelé v nové lokalitě chybí nebo pokud podmínky prostředí nejsou vhodné pro jejich volně žijící vývojové fáze (Torchin a Mitchell, 2004; Thielges et al., 2008). To odráží i nízký počet druhů helmintů s nepřímými životními cykly u introdukovaných norníků rudých v Irsku.

Nízká diverzita parazitů u introdukovaných hostitelů byla navržena pro vysvětlení úspěchu invazivních druhů. Hypotéza úniku před nepřáteli předpokládá, že snížení regulace přirozenými nepřáteli (včetně parazitů) vede ke zvýšení šíření a početnosti invazivních hostitelů. V Irsku bylo Montgomery et al. (2012) zjištěno, že přítomnost norníků rudých negativně ovlivnila početnost myšic křovinných. Dále bylo zjištěno, že ačkoliv mají oba sdílení parazité vyšší prevalenci u norníků rudých, celková intenzita a početnost je vyšší u myšic křovinných, což bylo zjištěno i v populacích u kterých jsou oba druhy považovány za původní.

### 3.4.3 Populační cykly a parazitismus

Populační cykly hrabošovitých hlodavců fascinují populační ekology už od doby, kdy je Elton téměř před sto lety v roce 1924 pozoroval poprvé, a přesto jsou mechanismy těchto cyklů stále neznámé. Některými pravděpodobnými hnacími mechanismy jsou třeba změna klimatu, hojnost zdrojů, predátoři, paraziti a interaktivní efekt mnohonásobných

hnacích mechanismů. Hraboši horští vykazují časté populační cykly, které mohou kolísat od 300 do <25 zvířat/hektar (Smith a Merrick, 2001). Žijí krátce (6-12 měsíců) s až čtyřmi vrhy mláďat za rok, což jim dává potenciál pro explozivní růst. Jsou také infikováni řadou parazitů, kteří mohou dosáhnout vysoké prevalence v populacích, a to včetně tasemnic, hlístic a prvoků. Ačkoli dopady parazitní infekce na fitness nebyly u hrabošů horských nikdy hodnoceny, je známo, že tyto taxony parazitů snižují fitness hostitele u mnoha druhů obratlovců prostřednictvím snižování tělesné kondice, přežití a reprodukčního úspěchu, čímž se vytváří potenciál pro účinky na hostitelské populační cykly (Scott a Lewis, 1987).

Pochopení dopadu parazitů na hostitelskou populaci může vést k základnímu porozumění regulace populace a může pomoci snahám o ochranu a správu volně žijících živočichů. Pokles populace může být způsoben nebo zhoršen infekčními chorobami, jak dokládá například ohrožení d'áblů mědvedovitých přenášením rakoviny obličeje, klesající populace obojživelníků kvůli chytridiomykóze nebo populace hominidů trpící Ebolou a dalšími chorobami jenž se nově objevují. Obecněji paraziti mohou mít regulační i destabilizující účinky na dynamiku hostitelských populací obratlovců. Avšak jen několik studií přímo prokázalo parazity jako činitele zesilující cykly hostitelské populace. Patří mezi ně klasický příklad bělokurů skotských a jejich cekálních hlístic na skotských rašeliništích (Dobson a Hudson 1992; Hudson et al. 1998), divoké ovce Soay a gastrointestinální hlístice na souostroví St. Kilda (Wagner, 1845) a křečci dlouhoocasí a jejich gastrointestinální helminti na východu Severní Ameriky (Pedersen a Greives, 2008).

Vztah mezi hojností hostitelů a přenosem parazitů je v epidemiologii klíčovým. Aby paraziti mohli své hostitele regulovat, musí se jejich přenos s hojností hostitelů zvýšit (Anderson a May, 1978). V přírodních systémech však může životní historie parazita, způsob přenosu, získání hostitele, chování a klima skrýt vztah mezi hojností hostitelů a prevalencí parazitů nebo dokonce způsobit vztah negativní. Například zvýšená velikost dosahu (Ostfeld et al., 1985) nebo teritoriální vyloučení (Boonstra et al., 1998) při nízkých četnostech by mohli vést k tomu, že budou jednotlivci pátrat po potravě ve větších vzdálenostech, čímž se zvýší jejich ohrožení parazity v prostředí. Kromě snižování hojnosti naznačují matematické modely tři podmínky, za kterých mohou paraziti vyvolávat cykly u populací hostitelů: (1) zpožděná závislost početnosti na přijímání parazitů, (2) střední až nízký stupeň agregace parazitů mezi hostiteli a (3) negativní účinky parazitismu na hostitelskou plodnost nebo přijímání mláďat.

Paraziti mohou ovlivnit i být ovlivňováni dynamikou hostitelské populace a rostoucí počet studií na toto téma podporuje roli parazitů při vyvolávání nebo zesilování cyklů hostitelské populace. Byly zkoumány prognostiky gastrointestinálního parazitismu na volně žijících cyklických hraboších horských, aby se určilo, zda byly záznamy v souladu s teorií implikující parazity v populačních cyklech. Byla vzorkována tři místa v centrálním Coloradu po dobu víceletého cyklu a byla zaznamenána prevalence a intenzita přímo přenášených Eimerií a nepřímo přenášených tasemnic u celkem 267 hrabošů. Byly zjištěny významné souvislosti mezi stavem infekce hostitele, jednotlivými rysy (pohlaví, věk a neprodukční stav) a proměnnými populace (oblast, doba odchyty a početnost populace), včetně pozitivní asociace mezi početností hostitelů a prevalencí tasemnic a negativní asociace mezi početností hostitelů a prevalencí Eimerií. Intenzita tasemnic a Eimerií pozitivně korelovala s věkem hostitele, jeho reprodukčním stavem a početností populace, ale žádný parazit nebyl spojen se zhoršenou kondicí hostitele. Zjištění Winternitz et al. (2012) naznačují, že jsou u tohoto



přirozeného hostitele paraziti běžní, ale určení jejich potencionálu ovlivnit cykly hrabošů horských vyžaduje budoucí experimentální studie a dlouhodobé sledování, aby se určily zdravotní důsledky infekce a dopad odstranění parazitů na dynamiku hostitele.

Celkově výsledky Winternitz et al. (2012) ukázaly, že se početnost hrabošů horských v průběhu let dramaticky změnila a poskytla jen omezenou oporu pro spojení mezi dynamikou populací hostitele a parazitismem. Důkazy podporující asociaci mezi tasemnicemi a populačními cykly hrabošů horských zahrnovaly zpožděnou závislost na početnosti při získávání tasemnic, přičemž se zdá, že paraziti následovali početnost hostitele s 2-týdenním časovým zpožděním. Výsledky také ukázaly, že agregace tasemnic byla v průběhu roku (2009) slabší s nejvyšší prevalencí hostitele a parazitů, a že reprodukčně aktivní dospělci měli tasemnic více, což tasemnicím otevřelo dveře k tomu, aby negativně ovlivnily reprodukční schopnost hostitele. Intenzita Eimerií se v jedné analýze zvýšila s početností hostitele, ale samostatná analýza ukázala, že prevalence Eimerií v čase T+1 se s početností hostitele snižovala, což naznačuje, že byla buď větší úmrtnost infikovaných zvířat nebo že při vysoké početnosti hostitele je nižší přenos Eimerií. Důležité je, že WInternitz et al. (2012) nenalezli důkazy o negativních účincích parazitismu tasemnicí nebo Eimerií na tělesný stav hostitele prostřednictvím hostitelské fitness.

Opora pro regulační a destabilizační účinky parazitů na hostitelskou populaci byla omezena na relativně malý počet intenzivních terénních studií, včetně prací o ovcích Soay, bělokurech skotských a křečích dlouhoocasých (Gulland, 1992; Hudson et al., 1998; Pedersen a Greives, 2008). Jedním z faktorů, který tyto systémy sdílejí je důkaz, že individuální a populační dopady na parazity přímo rostou s velikostí hostitelské populace. I přes tyto často citované příklady mnoho jiných terénních studií neprokázalo žádnou souvislost mezi prevalencí parazitů a početností hostitele. Například byly nalezeny žádné nebo negativní vztahy mezi početností hostitele a prevalencí střevních parazitů u fossoriálních hryzců vodních, norníků rudých, myšic křovinných a křečků dlouhoocasých (Deter et al., 2006; Haukialmi a Henttonen, 1990; Montgomery a Montgomery, 1988; Schwab, 1992). Fenton et al. (2002) v metaanalýze napříč experimentálními studii ukázali, že vztah mezi přenosovou rychlostí parazitů a početností hostitele může být buď pozitivní nebo negativní, s negativními vztahy mezi početností hostitele pravděpodobně v důsledku jejich prostorové struktury.

Je důležité si uvědomit, že existuje mnoho faktorů, které by mohly komplikovat vztah mezi početností hostitele a přenosem a následky parazitů. Zejména, mnoho tasemnic má nepřímé životní cykly, které spoléhají na přítomnost jednoho nebo více mezihostitelů. Ve srovnávací studii Arneberg (2001) zaměřené na 44 druhů savců a tři řády hlístic bylo zjištěno, že početnost hostitelské populace korelovala s prevalencí parazitů pouze u parazitů s přímými životními cykly. Je známo, že jako své mezihostitele využívají tasemnice pozorované Winternitz et al. (2012) volně žijící pancířníky. Tito roztoči se pravděpodobně hojně vyskytují v habitatu hrabošů, a protože v prostorové analýze nebyly pozorovány žádné shromažďování prevalence, nemusejí být limitujícím krokem v přenosu parazitů. Ve skutečnosti se intenzita tasemnic ve studii zvyšovala se zvyšující se početností hrabošů a parazitismus vrcholil v momentě, kdy počet hrabošů začal klesat, což je v souladu s myšlenkou, že prevalence a intenzita tasemnic může sledovat početnost hostitele.

Bylo překvapující, že Winternitz et al. (2012) nenalezli žádný důkaz o pozitivním vztahu mezi prevalencí Eimerií a početností hostitele, vzhledem k tomu, že většina kokcií se přenáší přímo (bez mezihostitelů) a mají krátkou generační dobu. Je možné, že přenos Eimerií silněji závisí na početnosti lokálního hostitele ve velmi malých prostorových měřítkách, na rozdíl od celkové početnosti hostitele. V souladu s touto myšlenkou lokalita ovlivnila pravděpodobnost infekce Eimerií na individuální úrovni, přičemž konkrétní místa odběru vzorků měla trvale vyšší prevalenci, což naznačuje, že heterogenita krajina může ovlivnit četnost parazitů. Kromě toho vztah mezi Eimerií a početností hostitele může být pozměněn věkem hostitele; konkrétně prevalence mohla být zředěna neinfikovanými novorozenci mláďaty vstupujícími do populace souvisle vnímavých starších mláďat a dospělců, což vysvětluje, proč se prevalence Eimerií po zvýšení početnosti hostitele snižuje. Intenzita Eimerií v roce 2009 pozitivně souvisela s početností hostitele, což může naznačovat sníženou odolnost vůči reprodukci parazitů při vysoké početnosti hostitele. Pokud by se úmrtnost infikovaných hostitelů zvýšila s větší intenzitou infekce, mohlo by to způsobit negativní vztah mezi prevalencí Eimerií a početností hostitele.

Ve studii Winternitz et al. (2012) tělesná kondice hostitele v období jeho vysoké hojnosti neklesala, což bylo prokázáno i u jiných druhů, kde paraziti zvýšili úbytek hostitele (Gulland, 1992; Pedersen a Greives, 2008). Zejména je očekáván negativní vztah mezi početností populace a stavem hostitele, kdy zvýšené slučování vede k nedostatku zdrojů, což může způsobit chronický stres, zvýšenou náchylnost k parazitům a zhroucení populace po období vysoké početnosti (Charbonneau et al., 2008). Nedostatek důkazů o poklesu stavu hostitele, který pozorovali Winternitz et al. (2012), by mohl naznačovat, že hraboši nezaznamenali během své fáze s vysokou početností žádný nedostatek zdrojů ani sociální stres, což by mohlo nastat, pokud by jiné faktory (jako je predace) udržovaly početnost výrazně pod únosností prostředí. Také nebyly zjištěny žádné změny ve věkové struktuře nebo poměru pohlaví ve vztahu k početnosti populace hostitele a průměrný stav zůstal relativně konstantní během všech let a ve všech intervalech odchytu.

Je podstatné, že Winternitz et al. (2012) našli malou podporu negativních účinků parazitů na individuální stav hostitele. Obecně se předpokládá, že negativní účinky gastrointestinálních helmintů jsou zprostředkovávány energetickou bilancí hostitele, kdy existuje zvýšený metabolický požadavek kvůli konkurenci v hostitelských zdrojích a obranným reakcím hostitele. Nedostatek negativních účinků střevních parazitů na stav nebo plodnost byl také pozorován u hryzců vodních, hrabošů polních, norníků rudých, zajíců měnivých (*Lepus americanus*) a v dalších studiích (Deter et al., 2006; Laakkonen et al., 1998; Tenora et al., 1979; Keith et al., 1985). Překvapivě byla nalezena pozitivní souvislost mezi intenzitou tasemnic a stavem dospělých hrabošů. Podobné asociace byly pozorovány i v jiných hostitelsko-parazitických systémech a mohly být způsobeny rozdíly v ohrožení parazity ve vztahu k hledání potravy nebo jinému chování. Například Halvorsenem (1986) bylo zjištěno, že těžcí, dominantní sobi byli silněji infikováni gastrointestinálními hlísticemi, pravděpodobně díky většímu přístupu ke kontaminovaným pastvinám a vyšší míře přijímání hlístic se zvýšeným příjmem potravy a přezkoumáním laboratorních studií Cromptonem (1987) zkoumajícím účinky potravy hostitelů z řad malých savců na biologii parazitů bylo zjištěno, že zavedení, růst a rozmnožování tasemnic mohou být ovlivněny výživovým stavem hostitele. Hraboši horší

v lepším stavu mohli efektivněji shánět potravu, což vedlo k většímu vystavení infekci tasemnic a většímu množství nutričních zdrojů na podporu udržování parazitů. Navíc, těžší zvířata v lepším kondičním stavu se mohla s větší pravděpodobností rozmnožovat, a to mohlo vést k upřednostnění reprodukce nad imunitní obranou, což je činilo zranitelnými vůči chronickým infekcím. Důležité je také podotknout, že zde naměřené indexy stavu nemusí být spolehlivým zástupcem individuálního fitness. Jako takové mohou být při určování vazeb mezi fitness hostitele a parazitismem účinnější i jiné metody, jako je rodičovská analýza, opětovné odhady přežití a experimentální manipulace se zatížením parazity v terénu.

Pravděpodobnost přenosu i imunologická vnímavost na parazity jsou důležitými určujícími faktory infekce a každý z nich může zásadně záviset na individuálních vlastnostech hostitele, kterými jsou například věk a pohlaví. Studie Winternitz et al. (2012) ukázala, že prevalence tasemnic u samců byla vyšší než u samic, pravděpodobně v důsledku potlačování imunitní odpovědi na androgeny (testosteron) nebo na základě behaviorálních rozdílů mezi pohlavími, které mohly způsobit rozdílné ohrožení. Kromě toho byla prevalence tasemnic vyšší u dospělců, pravděpodobně kvůli častějšímu krmení mimo hnízdo a stálému vystavování parazitům po celý život. Na druhé straně, prevalence Eimerií byla vysoká pro všechny věkové třídy i pro obě pohlaví, což svědčí o vysoké účinnosti jejich přenosu (uvnitř i vně hnízda). Vysoká prevalence Eimerií u dospělců dále naznačuje, že jsou zvířata po opakovaném vystavení nákaze k infekci náchylnější. Navíc zjištění relativně vysoké prevalence parazitů tasemnic a Eimerií u dospělých hrabošů naznačuje, že paraziti pravděpodobně nejsou eliminováni imunitní odpovědí hostitele, jak by se dalo vyvodit ze vztahu mezi věkem a infekcí, kde se prevalence nebo intenzita s věkem hostitele nejprve zvýšila a poté snížila.

Populace hrabošů horských jsou užitečným přirozeným systémem pro zkoumání potencionálních dopadů parazitismu, protože jejich rychlé výkyvy v početnosti hostitele mohou poskytnout pozadí pro zkoumání interakcí mezi hostiteli a parazity. Studie Winternitz et al. (2012) se jako taková přidala k rostoucím pracím zaměřujícím se podmínky, za kterých paraziti ovlivňují dynamiku hostitele a typy parazitů, kteří tak pravděpodobně činí. Studie Winternitz et al. (2012) ukázala, že větší množství parazitů (intenzita tasemnic a bohatost na střevní druhy parazitů), byla nalézána u zvířat větších, starších a s větší kondicí, a že jeden typ parazitů (tasemnice) pozitivně sledoval změny v početnosti hostitelů, zatímco Eimeria byly s početností hostitele spojeny negativně. Nebyl nalezen žádný důkaz, že paraziti negativně ovlivňují tělesný stav nebo reprodukční schopnost hostitele. Ačkoli velké množství studií na hostitelsko-patogenní systémy našlo slabé důkazy, že paraziti ovlivňují stav nebo populační dynamiku hostitele, observačně asociační studie nemohou jasně prokázat, že paraziti nemají žádný účinek na své hostitele, mohou spíše navrhnout plodné hypotézy pro testování experimentálními studiemi. Než se dojde k závěru, že mají paraziti minimální vliv na cykly hostitelských populací, je pro ekology studující populační biologii interakcí mezi zvířetem a parazitem klíčovou výzvou provedení pečlivé analýzy subletálních dopadů infekce, například experimentální manipulací s parazitárním zatížením. Rostoucí počet studií zaměřených na léčbu odhaluje škodlivé dopady parazitů, kteří byli dříve považováni za benigní.

Hlodavci jsou nejrozšířenější a největší skupinou malých savců na světě. Mohou nést několik veterinárně i medicínsky významných helmintů. Hlodavci dále hrají důležitou roli jako rezervoároví hostitelé pro přenašeče nemocí přenášených vektory, jako leishmanióza, toxoplazmóza, toxokaróza, giardióza a kryptosporidióza.

Cílem studie Yousefi et al. (2014) bylo zjistit prevalenci a intenzitu helmintích přenašečů u myšic křovinných a myší domácích s důrazem na zoonotické druhy helmintů, a to poprvé v příměstských oblastech íránského města Hamadán.

Nejvíce hlodavců žije ve specifických habitatech. V předměstské oblasti města Hamadán Yousefi et al. (2014) našli dva druhy hlodavců, myš domácí a myšic křovinnou. Obecně myš domácí žije v domech, sýpkách a stodolách a myšice křovinná obývá travnatá pole, zemědělské půdy a na podzim a v zimě i lidská obydlí.

Aspekty helmintích infekcí u obou hlodavců byly téměř stejné, například 6 druhů helmintů se vyskytovalo u obou. U zkoumaných druhů hlodavců nebyla pozorována žádná významnost mezi pohlavím a infikováním helminty.

Mnoho autorů spojuje fluktace početností populací rezervoárních hlodavců s variabilitou počtů nových lidských případů nebo s vypuknutími choroby. V Indii byla pozorována souvislost mezi infekcí tasemnice dětské a množstvím myší, přičemž celkový počet infikovaných lidí v Indii byl asi 40 milionů a 500 milionů celkem ve světě (Wiwanitkit, 2004). V Íránu je tasemnice dětská (*Hymenolepis nana*) u lidí poměrně běžná ale tasemnice krysí (*Hymenolepis diminuta*) byla nalezena u jednoho případu v Mašhadu, u pěti případů v obcích Minabu a také u 16 měsíčního kojence v Teheránu (Mowlavi, 2008).

Motolice Plagiorchiida se schopností přenosu na člověka jsou významné pro veřejné zdraví. Jejich životní cyklus je nepřímý a mezi hostitele patří druhy z plovatkovitých, vodní larvy hmyzu a sladkovodní ryby (Velasquez, 1964). První případ přirozené lidské infekce *Plagiorchis muris* byl zaznamenán v Japonsku a hlášený případ infekce byl rovněž i v Korejské republice (Hong, 1996). Na druhé straně, *Cysticercus fasciolaris* je boubelem tasemnice kočičí u hlodavců a infikovaných koček a tasemnice kočičí byla pozorována u koček v Teheránu, Moghanu, Širázu a Bandar Anzali.

Parazitologové uznávají základní role lokality, sezónnosti a klimatu, jakož i stáří hostitele, pohlaví a podmínek pro rozmnožování při ovlivňování vystavení a náchylnosti hostitelů vůči parazitickým infekcím. Existuje stále více důkazů, že interakce mezi parazity mohou také hrát významnou roli při ovlivňování vnímavosti hostitelů na infekci (Hochberg a Holt, 1990). Přestože tato zjištění naznačují, že bychom měli brát v úvahu celé společenství parazitů, abychom pochopili dynamiku jednotlivých druhů, výsledky z předešlých studií nejsou vždy konzistentní (Behnke et al., 2001; Poulin, 2001). Studie v řízených laboratorních podmínkách nejen identifikovaly silné parazitární infekce, ale také rozpletly některé podílející se molekulární mechanismy (Curry et al., 1995; Maizels et al., 2004). Tyto experimenty se obvykle provádějí s vysokými dávkami parazitů nebo s kmeny parazitů a hostitelů, které byly vybrány pro laboratorní účely a vykazovaly vysoké reakce. Jedním z důsledků laboratorních podmínek je, že výsledky nemusí být relevantními pro epidemiologii přirozených volně žijících hostitelsko-parazitických systémů. V případě, že jsou takové reakce relevantní, očekávali bychom, že se to odrazí v dynamice komunit parazitů volně žijících hostitelů. Proti tomuto očekávání srovnávací studie terénních dat ale odhalily, že rozdíly v distribuci a početnosti

parazitárních komunit jsou způsobeny především změnami v ohrožení hostitele a charakteristikách habitatu (Christensen, 1987). Dle těchto výsledků hrají parazitární interakce u volně žijících živočichů triviální roli.

Parazitické interakce mohou být synergické (pozitivní) nebo antagonistické (negativní). K synergické interakci dochází, když parazitický druh zvyšuje své fitness (délku života, reprodukční výsledky) jako důsledek přítomnosti jiného druhu, zatímco antagonistické interakce vedou k redukci fitness jednoho z parazitických druhů v reakci na přítomnost ostatních druhů. Takové interakce mohou vznikat z různých mechanismů, od přímé soutěže o zdroje po nepřímé účinky zprostředkované hostitelem, včetně aktivní role imunitního systému nebo pasivního účinku metabolických sloučenin produkovaných parazity a dostupných prostřednictvím hostitele (Sousa, 1992).

K ověření účinku *Heligmosomoides polygyrus* v přírodních systémech Ferrari et al. (2009) sledovali numerickou odpověď klíštěte obecného (*Ixodes ricinus*) u volně žijících myšic lesních (*Apodemus flavicollis*). Zaměření se na klíště obecné bylo z důvodu možného sledování hojnosti klíšťat na sériově odchytných myšicích bez invazivních technik. Dále umělé infikování klíštětem obecným u myšic lesních identifikovalo progresivní potlačení ochranné reakce, které vedlo ke zvýšené náchylnosti hostitele. Nejprve Ferrari et al. (2009) provedli rozsáhlou průřezovou studii v různých populacích myšic a bylo zkoumáno, jak byl vztah mezi infikováním klíšťaty a *H. polygyrus* ovlivněn faktory prostředí ale i charakteristikami hostitele (rozmnožování, pohlaví a věk). Za druhé Ferrari et al. (2009) provedli experimentální ovládání (snižování/zvyšování) hojnosti *H. polygyrus* u myšic a následně byly sledovány změny v infikování klíšťaty. Byla testována hypotéza, že *H. polygyrus* bude vykazovat potlačující účinky na hostitelskou reakci, podobně jako druh blízce příbuzný, *Heligmosomoides bakeri*, což povede k vyššímu napadení hostitele klíštětem obecným.

Volně žijící zvířata jsou obvykle infikována komunitou parazitických druhů, které se mohou vzájemně ovlivňovat a měnit jak náchylnost hostitele, tak přenos parazitů. Byl testován předpoklad, že zvýšení hojnosti gastrointestinální hlístice *Heligmosomoides polygyrus* by zvětšilo infikování klíštětem obecným u volně žijících myšic lesních. Rozsáhlým průřezovým výzkumem pomocí odchytnů oproti predikci odhalili Ferrari et al. (2009) negativní vztah mezi *H. polygyrus* a klíštětem obecným. Experimentální redukce infekce hlísticemi anthelmintickou léčbou vedla ke zvýšení zamoření klíšťaty, což naznačuje, že tato negativní asociace byla jednou z příčin a následků. K napadení klíšťaty také přispěly vlastnosti hostitele (rozmnožování a věk) a proměnné prostředí. I když byly tyto výsledky v rozporu s predikcí, stále podporují hypotézu, že interakce mezi parazitickými druhy mohou utvářet dynamiku komunity parazitů v přírodních systémech. Laboratorní modely se mohou chovat odlišně od přirozených populací a je diskutován mechanismus generující negativní asociaci.

Ferrari et al. (2009) provedli rozsáhlé průřezové monitorování populací a intenzivní experimentální manipulaci s jedinci volně žijících myšic lesních a byla zkoumána hypotéza, kdy zvýšení hojnosti *H. polygyrus* mělo zvýšit zamoření koinfekcí klíštěte obecného. *H. polygyrus* byl vybrán, jelikož experimenty s laboratorním modelem *H. bakeri* identifikovaly potlačení imunitně zprostředkovaných mechanismů dospělými stádii parazitů, což by mělo mít pozitivní účinek na další koinfekční parazity. Bylo předpokládáno, že se *H. polygyrus* bude chovat

podobně jako *H. bakeri*. Vybráno bylo také klíště obecné, protože předešlá studie odhalila, že úrovně zamoření byly negativně spojeny s náchylností hostitele, a protože se dala sledovat reakce tohoto ektoparazita bez invazivních technik. Pokud *H. polygyrus* ovlivňuje zamoření klíšťaty, může to mít potencionálně významný dopad na dynamiku jimi přenášených chorob v myší populaci. Například je klíště obecné je vektorem zoonotické infekce, která způsobuje klíšťovou encefalitidu a změny v dynamice klíšťat by tak mohly mít zásadní vliv na dynamiku této virové infekce (Randolph, 2000).

Průřezovou studií Ferrari et al. (2009) zjistili, že existuje negativní vztah mezi těmito dvěma druhy parazitů a experimentální odstranění *H. polygyrus* vedlo ke zvýšení klíšťat obecných. Tato zjištění byla v rozporu s predikcí založenou na studiu *H. bakeri*, ovšem manipulace v terénu ukázala, že to byl spíše důsledek infekce *H. polygyrus* ovlivňující klíště obecné (*Ixodes ricinus*) než naopak. Srovnávací terénní studie odhalila, že habitat a schopnost hostitele se rozmnožit zapříčinili 24 %, respektive 8 % variace v zamoření klíšťaty; samotná infekce hlísticemi zapříčinila 2 %, ale její účinek byl dále zvýšen na 4 % při interakci se schopností hostitele se rozmnožit a na 3 % při interakci s věkem. Navzdory nízkému statistickému přínosu se zdálo, že *H. polygyrus* má ve srovnání s charakteristikami habitatu významný vliv na zamoření klíšťaty.

Mladší, nerozmnožující se jednotlivé myši vykazovaly nejsilnější interakce mezi *H. polygyrus* a klíštětem obecným, přičemž klíště obecné klesalo s rostoucí hojností *H. polygyrus* a to bylo více patrné u nerozmnožujících se myší než rozmnožujících a mezi mladšími spíše než staršími jedinci. Schopnost rozmnožovat se a věk hostitele mohly pozměnit interakci mezi hlísticemi a klíštětem a dále tak ovlivnit dynamiku koinfekce. Ve skutečnosti bylo zjištěno, že hojnost *H. polygyrus* byla způsobena hlavně schopností se rozmnožovat, věkem a habitatem hostitele, zatímco klíště obecné mělo jen okrajový přínos. Toto zjištění naznačuje, že *H. polygyrus* může působit jako dominantní druh ve vnitřní komunitě parazitů a pravděpodobně moduluje dynamiku ostatních parazitických druhů.

Negativní vztah mezi *H. polygyrus* a klíštětem obecným byl Ferrari et al. (2009) identifikován v rozsáhlé průřezové studii a experiment s anthelmintickou manipulací potvrdil, že tento vztah se vyskytuje jako mechanismus příčiny a účinku, tj. *H. polygyrus* způsobuje změny v populaci klíštěte obecného. Bohužel, struktura experimentu neposkytovala příležitost objasnit mechanismy vytvářející pozorovaný vzorec. Je možné vyloučit hypotézu, že to bylo způsobeno přímým konkurenčním bojem o prostor, protože tyto dva paraziti žijí na jiných částech hostitelského těla. Vyloučena byla také možnost přímé kompetice o zdroje, protože klíšťata a *H. polygyrus* jsou závislá na rozdílných trofických prvcích, přičemž první je specializován na sání krve a druhý se živí střevní tkání. Dále lze vyloučit alternativní vysvětlení s potenciální rolí chování hostitele při interakcích s parazity. *H. polygyrus* může být přijímán prostřednictvím groomingu který je využíván i při regulaci zamoření klíšťaty (Hernandez a Sukhdeo, 1995). Proto myšice, co o srst pečují více budou mít méně klíšťat a budou potencionálně přijímat více infekčních larev *H. polygyrus*, než méně aktivní jedinci. Je také možné, že rozdíly mezi samci a samicemi v pohybové aktivitě a stejně tak i rozdíly během jejich životních cyklů (rozmnožující vs nerozmnožující se nebo rozptylující se mladí vs teritoriální dospělci) mohou přispět ke změnám v náchylnosti. Důkazy o mechanismu příčin a následků,

jako je manipulace se zatížením *H. polygyrus* a zamoření klíšťaty však naznačují, že interakce parazitů a chování hostitele jsou mechanismy nezávislými.

Počáteční předpoklad, že se *H. bakeri* a *H. polygyrus* chovají stejně, nemusí být správný. Rozdíl může být způsobený tím, že *H. bakeri* byl neúmyslně vybrán i přes to, že se ukázal být více imunosupresivním než jeho přirozený protějšek, nebo tím, že jeho larvální stádia stimulují imunitní reakci, která potlačuje imunosupresivní schopnosti dospělců. Tato možná rozdílnost vyžaduje další šetření. Jednou hypotézou je, že *H. polygyrus* a klíště obecně interagují prostřednictvím hostitele, a to buď imunitní odpovědí, nebo uvolňováním toxických produktů, které mohou potencionálně ovlivnit ostatní druhy (Behnke et al., 2001). V současné době nejsou důkazy, které by tyto hypotézy vyvracely. Dále bylo zjištěno, že nehnízdící myšice a mladí jedinci měli méně klíšťat, ale více *H. polygyrus* a proto lze předpokládat, že jsou interakce modulovány reprodukčním stavem a věkem hostitele. Reprodukce a věk mohou být spojeny také se silou imunitní odpovědi hostitele. Předchozí studie jiných systémů zjistily kompromis v rozdělování energie mezi imunitním systémem a hostitelskou reprodukční schopností s nedostatkem zdrojů a účinnější imunitní reakcí během období rozmnožování. Věk může také ovlivnit náchylnost hostitele a dobu vystavení infekčním stádiím a přispět k rozvoji požadované imunitní odpovědi (Woolhouse, 1998). Dvoutýdenní postupné infikování larvami *H. polygyrus* mohlo také u některých jedinců zvětšit imunitní reakci proti této hlístici, což mohlo způsobit selhání v dávkování červů a velkou variabilitu jejich EPG pozorovaného u myši. V tomto smyslu absence významné změny v zamoření klíšťaty u postupně infikovaných myši může být výsledkem velké variability imunitních odpovědí mezi jednotlivými hostiteli. Tento závěr je podpořen předchozími experimentálními laboratorními infekcemi, kde různé myši kmeny, kterým byl podáván *H. polygyrus*, vykazovaly různé odpovědi, přičemž některé byly i zcela rezistentní vůči opětovným infekcím v důsledku úplné ochranné imunitní reakce (Behnke et al., 2003).

Paraziti podle definice využívají své hostitele pro vývoj a replikaci. Často se také předpokládá, že infekce hostitele negativně ovlivňuje konzumováním jeho zdrojů a přímým poškozováním jeho tkání. Paraziti mohou hostiteli rovněž škodit nepřímo, a to stimulováním nákladných imunitních odpovědí nebo změněním jeho schopnosti pohybu, shánění potravy nebo sociálního chování. Tyto infekcemi vyvolané změny individuálního zdraví mohou v konečném důsledku ovlivnit fitness a životaschopnost populace. Měření tělesného stavu se dlouho používá k odvození dopadů parazitismu na výživový stav zvířete nebo na celkovou pohodu. Pokud tělesný stav odráží zdraví hostitele, pak je zkoumání vztahu mezi tělesným stavem a infekcí vhodným způsobem měření dopadu parazitů na jejich hostitele (Beldomenico et al., 2008a).

Aby se zachytily složky zdraví hostitele lze tělesný stav vyhodnotit různými způsoby. Ve studiích volně žijících živočichů bylo k měření tělesného stavu použito nejméně 17 indexů, bez konsensu o tom, který je nejlepší. Hodnoty nejčastěji odrážejí jeden ze tří aspektů hostitele: energetický stav, robustnost nebo kvalitu a celkové zdraví. Například protože se přebytečná energie ukládá jako tuk, některé indexy tělesného stavu se zaměřují na měření interních nebo externě viditelných tukových úložišť, nebo používají kvalitativní skóre založená na absenci kostních výčnělků k indikování robustnosti nebo celkového zdraví (Gerhart et al., 1996). Mnoho měření tělesného stavu hodnotí morfometrické proměnné, jako jsou hmotnost nebo velikost (nebo složené ukazatele podobné indexům tělesné hmotnosti), aby bylo možné

odvodit energii přidělenou na růst a přežití. V jiných případech vědci používají fyziologické míry založené na genové expresi, imunitní obraně nebo hladinách makronutrientů nebo enzymů v krvi k indikování výživového stavu a celkového zdraví (Wilder et al., 2016). Měření tělesného stavu se tedy velmi liší v závislosti na pozorovaném organismu a praktických úvahách (např. kvantitativní nebo kvalitativní, invazivní nebo externí), ale cílem všech měření stavu je posoudit zdraví a fitness na základě jednoho nebo více zástupců proměnné.

Sánchez et al. (2018) uvádějí přehled mechanismů, které řídí vztahy mezi tělesným stavem a infekcí a shrnují nejčastěji používané hodnoty tělesného stavu u volně žijících zvířat. Provedli fylogenetickou metaanalýzu 553 hostitelsko-parazitických záznamů ze 187 publikovaných studií (zahrnujících převážně taxony obratlovců), aby prozkoumali vztah mezi tělesným stavem a infekcí a identifikovali ekologické a metodologické faktory proměnlivosti. Výsledky naznačují celkový negativní vztah mezi tělesným stavem a infekcí, odhalují heterogenitu v projevech a síle vztahů napříč studiemi a naznačují, že termoregulace hostitele a přístup k měření tělesného stavu předpovídají variace ve vztazích mezi tělesným stavem a infekcí.

Negativní vztahy mezi tělesným stavem a infekcí jsou obvykle považovány za důsledek využití hostitelských zdrojů parazity. Jeden nápadný příklad lze nalézt u losů v Kanadě, kde zamoření klíšatou může způsobit oslabující ztrátu krve, a to až do bodu úmrtí (Botzler & Brown 2014). Kromě toho může infekce omezit hledání zdrojů, například snížením hostitelova kognitivního výkonu nebo zhoršením jeho pohybu, jak je pozorováno u tenkohlavci infikovaných opic guaréz pláštíkových (*Colobus guareza*), které ve srovnání se zdravými opicemi trávily více času odpočinkem a méně pohybem (Ghai et al., 2015). Anorexie vyvolaná infekcí byla také pozorována u několika interakcí mezi hostitelem a parazitem a mohla by odrážet behaviorální a fyziologické reakce hostitele na infekci.

Boj s infekcí může vyvolat negativní vztah mezi tělesným stavem a infekcí, pokud je mobilizace obrany hostitele nákladná. V souvislosti s vytvořením imunitní obrany existuje řada životních nebo energetických nákladů, ačkoli důkazy o nákladech na imunitu u volně žijících populací jsou smíšené. Netopýři v Severní Americe infikovaní syndromem bílého nosu se z hibernace probouzejí častěji než neinfikovaní netopýři; toto přerušování hibernace pravděpodobně umožňuje netopýřům vyvolat imunitní odpověď proti houbě způsobující syndrom, ale také infikovaným netopýřům spotřebovává tukové zásoby (Verant et al., 2014). Endotermům mohou při boji s infekcí vynaložit další energetické náklady kvůli své potřebě aktivní termoregulace a vysokým nákladům na systémovou zánětlivou reakci. V opačném směru kauzality mohou zvířata ve špatném tělesném stavu zažít zhoršení imunologického vývoje, udržování a fungování, což může zvýšit náchylnost k infekci (Klasing, 2007). Zhoršená imunitní obrana by mohla vést k vyššímu parazitárnímu zatížení nebo delšímu trvání infekce, což by vytvořilo smyčku zpětné vazby, která posiluje negativní vztah mezi tělesným stavem a infekcí.

Podmínky prostředí mohou ovlivnit jak hostitelův tělesný stav, tak infekci způsobu, které vyvolávají negativní vztah v případě absence přímých efektů. Při nedostatku zdrojů mnoho zvířat rozšiřuje své teritorium, což může zvýšit možnost setkání s infekčními stádii v prostředí. Výživově stresovaná zvířata se také mohou shlukovat na místech se zdroji, kde přemíra zvířat a konkurence poskytnou lepší příležitost pro přímý přenos parazitů.



Stresující podmínky prostředí mohou také odhalit negativní vztahy mezi tělesným stavem infekcí, například dlouhodobý výzkum ovcí Soay naznačuje, že během drsných zim, které jsou spojeny s nedostatkem potravy, limitují parazitní hlístice přežití ovcí, částečně proto, že ovce s těžkou infekcí červi nejsou schopny dostatečně ukládat lipidy a bílkoviny a vyhladovějí tak k smrti (Gulland, 1992).

V některých situacích může chování hostitele způsobit pozitivní vztah mezi tělesným stavem a infekcí. Krmení často vede k pozření enviromentálně přenosných stadií parazitů nebo infikované kořisti; hostitelé s vysokým příjmem potravy by tedy mohli být současně v lepším tělesném stavu a přijímat více parazitů. Pozice jednotlivce v sociální hierarchii a dominantní chování může současně zlepšit tělesný stav i zvýšit množství parazitů. Dominance může být spojena s vysokými koncentracemi cirkulujícího testosteronu, které mohou snížit určité imunitní obrany a zvýšit náchylnost k infekcím a dominantní jedinci také bývají v lepším tělesném stavu, protože mají přístup k více zdrojům a ve vyšší kvalitě. Dominantní jedinci mají navíc často větší kontakt s konspecifiky, což by mohlo zvýšit jejich riziko získání nakažlivých patogenů. Tento jev může být zvláště výrazný u vysoce sociální druhů, jako jsou primáty (Altizer et al., 2003).

Kastrace hostitelů parazity může odvádět zdroje od reprodukce směrem k většímu růstu, což vede k pozitivním vztahům mezi tělesným stavem a infekcí. Parazitární kastrátoři, jakými jsou například mezistupně motolic, běžně infikují bezobratlé hostitele a mohou i přes vyšší růst dramaticky snížit jejich fitness. Přidělení zdrojů k rychlému růstu namísto imunitním funkcím může také zvýšit náchylnost hostitele na infekci a jedná se o strategii, o které se předpokládá, že ji používá mnoho druhů s rychlým způsobem života („R strategové“) (Sheldon & Verhulst 1996). Na úrovni jednotlivých druhů mohou jednotlivci, kteří investují více do nákladných obranných funkcí lépe odolávat infekci, ale rostou pomaleji a vytvářejí pozitivní vztahy mezi tělesným stavem a infekcemi.

Hostitelé v dobrém tělesném stavu mohou lépe tolerovat vysoké zatížení patogeny, přičemž tolerance je definována jako schopnost hostitele udržovat si v přítomnosti infekce fitness. Například africký buvol infikovaný mírně škodlivým střevním červem nevykazoval při infekci zhoršení fitness, když byl v jinak dobrém tělesném stavu (Budischak et al., 2018). Pokud hostitelé ve špatném tělesném stavu trpí vysokou úmrtností za přítomnosti infekce a hostitelé v dobrém tělesném stavu lépe snášejí vyšší zatížení parazity, mohlo by to vyvolat pozitivní vztah mezi infekcí a tělesným stavem na úrovni populace, navzdory negativním účinkům parazitů na jednotlivce. Ačkoli mechanismy, které udávají toleranci vůči infekci v přírodních systémech nejsou dosud dobře známy, faktory prostředí, jako je dostupnost potravy, mohou zprostředkovat toleranci a vyvolat pozitivní kovarianci mezi tělesným stavem a infekcí (Medzhitov et al., 2012). Například experimentálně nedokrmované kapybary byly ve špatném tělesném stavu, ale byly odolnější vůči parazitickým helmintům, což vedlo k nižší zátěži helminty ve srovnání s dostatečně krmenými zvířaty. Jedna interpretace tohoto zjištění je, že kapybary tolerují parazitární červy, když je potravy dostatek, ale investují do obrany, když je potrava omezená, což naznačuje, že obranné strategie hostitele (tolerance/rezistence) by mohly být hlavní hnací silou vztahu mezi infekcí a tělesným stavem.

Měření tělesného stavu hostitele při studiích o parazitismu u volně žijících zvířat bylo v posledních několika desetiletích populární a zůstává běžným, s cílem vyvodit důsledky infekce na zdraví hostitele. Přehled a zjištění Sánchez et al. (2018) ukazují, že navzdory obecnému předpokladu negativních důsledků infekce parazity na tělesný stav hostitele byla u populací volně žijících živočichů pozorována široká škála asociací, od silně pozitivních po silně negativní, a tyto rozdílné výsledky mohou být atributem pro rozlišení základních mechanismů. Sánchez et al. (2018) popsali biologická vysvětlení všech přímých efektů (pozitivních, negativních, nulových) a metaanalýzami kvantitativně podpořily tuto heterogenitu.

Mezi znaky hostitele byla termoregulace jedinou proměnnou, která soustavně předpovídala velikost dopadu; vztahy mezi tělesným stavem a infekcí byly obecně silněji negativní u endotermů než u ektodermů. V souboru dat o stavu binární infekce byly častěji zaznamenávány negativní vztahy mezi tělesným stavem a infekcí u endotermů infikovaných ektoparazity nebo mikroparazity. Celkově by tyto účinky mohly odrážet silnější náklady na zvládnutí infekce u teplotokrevných zvířat, která již vynakládají metabolické výdaje na regulaci tělesné teploty (Rynkiewicz, et al. 2015). Kromě toho mohou paraziti vykazovat rychlejší vývoj s vyšší replikací a přežitím u endotermů, kteří mají konzistentně teplé vnitřní prostředí.

Vztahy mezi tělesným stavem a infekcí mohou záviset také na sezónních nebo dlouhodobých změnách v dostupnosti zdrojů, fenologii rozmnožování nebo jiných faktorech. Infekce měla například výraznější účinky na tělesnou hmotnost datlů karolínských v období rozmnožování, kdy byly infekce Haematozoy nejrozšířenější a kdy zvířata silně investovala do produkce potomků a rodičovské péče (Schrader et al., 2003). Proto Sánchez et al. (2018) podporují studie, které zachycují rozdíly v sezónnosti zdrojů a reprodukce a zkoumají, zda a jak tyto faktory ovlivňují vztahy mezi tělesným stavem a infekcí.

Populace hrabošů jsou náchylné k víceletým výkyvům známým jako cykly a obvykle jsou děleny do 4 fází. Hypotézy o jediném faktoru navržené k vysvětlení těchto výkyvů poskytují pouze částečné odpovědi. Postupně se utvořila shoda kolem vícefaktorových hypotéz přisuzujících tyto cykly kombinaci vnitřních a vnějších procesů, včetně stárnutí populace, které je v některých klíčových bodech demografického cyklu považováno za nápomocné (Lidicker, 1988). Vzhledem k tomu, že jsou jejich jednání specifická, patří predace a parazitismus mezi faktory, o nichž se předpokládá, že nejlépe vysvětlují posuny ve věkové struktuře populace. Parazitismus je v této souvislosti často zmiňován (Keymer a Dobson, 1987), ale zřídka studován, přestože se týká většiny potenciálních regulačních faktorů (především predace, podvýživy a stresu) nebo interakcí s nimi.

Hypotéza, že paraziti jsou jedním z faktorů regulujících populace zvířat, je zastaralá (Nicholson, 1933). Mnoho novějších studií naznačuje, že paraziti ovlivňují různé aspekty života hrabošů, zejména jejich míru přežití a rozmnožování (Boonstra et al., 1980; Scott & Dobson, 1989). Jen málo studií však tvrdí, že jsou paraziti nápomocni při regulaci populace hrabošů (Descoteaux a Mihok, 1986). Kromě toho se výzkum vztahu mezi parazitismem a populacemi hrabošů doposud obecně soustřeďoval na dopad parazitických druhů jednajících individuálně. Studie působení parazitické komunity jsou vzácné (Kisielewska a Zubczewska, 1973), ačkoli logicky se jedná o úroveň organizace, na níž by měl být postaven jakýkoli přístup o regulačním dopadu parazitismu.

Vliv parazitismu na populační dynamiku je částečně určován numerickými reakcemi parazitů během populačních výkyvů jejich hostitelů. Populace hrabošů kolísá ve víceletých cyklech, což umožňuje studovat tyto reakce během následných fází růstu populace, hojnosti a úpadu. Cerqueira et al. (2006) zkoumali, jak se během šestiletého populačního cyklu hryzce vodního vyvinula komunita helmintů (5 druhů hlístic a 7 druhů tasemnic). K měření numerické odezvy parazitní komunity byly použity dva indexy. Byla uvedena korelace mezi úrovní intenzity parazitů a fázemi populačního cyklu hrabošů. Oba indexy byly trvale vyšší během fáze před poklesem a během poklesu u samců i samic hrabošů. Numerická odezva parazitární komunity naznačuje, že populace mohou být parazitismem regulovány a že studie tohoto mechanismu by měly poskytnout jak cyklický i necyklický charakter hostitelské populace, tak reakci co nejširšího souboru místní komunity parazitů.

Výsledky Cerqueira et al. (2006) ukazují korelaci mezi parazitismem a fázemi cyklu hrabošů. Nedostatek podobností u lokalit může naznačovat oblastní rozdíly v parazitismu. Analýzy však ukázaly velmi významný vliv fáze bez účinku nebo s jen slabým účinkem oblasti na parazitismus. Zdá se také, že pohlaví hostitele nemá na parazitismus žádný vliv. Numerická odezva parazita vykazuje ve srovnání se změnami hustoty populace hrabošů relativně dlouhou časovou prodlevu. Hodnoty indexů byly vyšší během fáze před poklesem a během poklesu, zatímco populace hrabošů začala růstovou fází o 1 nebo dokonce o 2 či 3 roky dříve. V souladu s tím jsou úrovně intenzity parazitů často vyšší v době, kdy hustota populace hrabošů překročila své vrcholy. Tato zjištění ukazují, že intenzita parazitů v cyklické populaci nezávisí pouze na hustotě hostitelské populace, i když se někdy provádí pokusy o korelaci obou (Arneberg, 2002), ale také a možná především na fázi cyklu hostitelské populace. V populacích hrabošů se proto znalost cyklického či necyklického charakteru studovaných populací stává předpokladem pro analýzu variací parazitismu s hustotou populace.

## **4 Materiály a metodika**

V práci byly helmintologicky vyšetřovány gastrointestinální trakty (GIT) odchycených 29 ks drobných savců. Odchyty probíhaly ve dvou ročních obdobích (na jaře a na podzim) v lokalitě Krušných hor.

### **4.1 Popis oblasti odchyty**

Krušné hory se nacházejí na severozápadě České republiky a drobní savci zde byli odchytáni vždy na jaře a v létě ve stejných oblastech: smrčina Fláje, smrčina Jiřetín a bučina Zámeček. Jednalo se především o mýtiny a místa podél potoků.

### **4.2 Získávání vzorků**

Drobní savci byli odchytáni do pastí rozložených do bodové sítě. Body byly od sebe vzdálené 10 metrů a na každém bodě byly kladeny dvě běžné, sklápovací pasti. Jako návnada byl použit opražený, nastříhaný knot, který byl napuštěný tukem se zapraženou moukou.

U chycených jedinců bylo určováno pohlaví (♀ samice/♂ samec), a byli zařazováni do druhu. Posléze byli do následného zpracování uchováni v mrazících boxech.

### 4.3 Zpracování vzorků

Při pitvě byl vyjmut GIT do zkumavek. Vzorky byly fixovány pomocí 4% formalínu. Z fixáže pak byly při zpracování jednotlivé trakty vyjmuty a rozděleny na žaludek, tenké, slepé a tlusté střevo, přičemž každá část se zpracovávala na vlastní Petriho misce. Orgány byly vždy rozstříženy a obsah proprán v kádince s vodou. Následně se obsah a sliznice prohlížely, napřed pod binokulární lupou a poté pod mikroskopem.

V případě, že byl vzorek na helminty pozitivní, byli helminti spočítáni a někteří i zaliti do média v podobě Swan či CMCP-10, popřípadě nabarveni pomocí borax-karmínu.

## 5 Výsledky

### 5.1 Červen 2018

Při říjnovém odchyty nebyla u žádného zvířete nalezena parazitární infekce. Bylo chyceno 11 zvířat a převažovali samice (7) oproti samcům. Konkrétní chycené druhy a data odchyty jsou společně s dalšími hodnotami zanesená do následující tabulky.

Tabulka 1: Odchyty v červnu 2018

Poř.č./Č.protokolu	Druh savce	Pohlaví savce	Označení savce	Datum odchyty	Nálezy
1/7	myšice lesní	♀ březí	SE1	09.06.2018	Bez nálezu
2/12	myšice lesní	♂	SD1	08.06.2018	Bez nálezu
3/13	myšice lesní	♀ březí	SA2	09.06.2018	Bez nálezu
4/14	rejsek obecný	♂	SA1	10.06.2018	Bez nálezu
5/26	rejsek obecný	♀ březí	SE2	08.06.2018	Bez nálezu
6/41	myšice lesní	♀	SE1	08.06.2018	Bez nálezu
7/43	myšice lesní	♂	SA1	09.06.2018	Bez nálezu
8/44	norník rudý	♀ březí	SC1	09.06.2018	Bez nálezu
9/45	norník rudý	♀ březí	SC1	08.06.2018	Bez nálezu
10/46	myšice lesní	♂	SD1	09.06.2018	Bez nálezu
11/54	norník rudý	♀	SC3	08.06.2018	Bez nálezu

## 5.2 Říjen 2018

Výsledky z říjnového odchyty byly z pohledu výzkumu příznivější. Bylo odchyceno celkem 18 zvířat a 13 z nich bylo na GI (gastrointestinální) parazity pozitivní. Co se týče pohlaví savců, stejně jako v červnu dominovali samice, kterých bylo o dvě více, než samců (10 samic, 8 samců). Konkrétní chycené druhy savců, zjištěné druhy parazitů a data odchyty jsou společně s dalšími hodnotami zanesená do následující tabulky.

Tabulka 2: Odchyty v říjnu 2018

Poř.č./Č. protokolu	Druh savce	Pohlaví savce	Označení savce	Datum odchyty	Nálezy
1/15	rejsek obecný	♀	B104	6.10.2018	tasemnice (tenké střevo)
2/16	rejsek obecný	♀	B25	7.10.2018	tasemnice (tlusté střevo, játra, tenké střevo)
3/17	rejsek obecný	♀	B21-1122	5.10.2018	roup (tlusté střevo), Tasemnice (tenké střevo)
4/18	norník rudý	♀ březí	BZ 1	7.10.2018	hlístice ♀ (tenké střevo)
5/19	rejsek obecný	♀	B14	7.10.2018	tasemnice (tenké střevo)
6/20	norník rudý	♀	č. 9	9.10.2018	tasemnice (tenké střevo), krevsající hlístice (tenké střevo), tenkohlavec ♀, ♂ (slepé střevo)
7/21	hraboš mokřadní	♂	č. 8	9.10.2018	roup (tlusté a tenké střevo)
8/22	rejsek obecný	♂	B23	6.10.2018	tasemnice <i>Soricinia diaphana</i> (tenké střevo)
9/23	rejsek obecný	♂	SF 2	6.10.2018	tasemnice (játra)
10/24	rejsek obecný	♂	B116-1123	5.10.2018	tasemnice (tenké střevo)
11/25	rejsek obecný	♀	B109	7.10.2018	tasemnice (tenké střevo)
12/28	rejsek malý	♀	B13	6.10.2018	bez nálezu
13/32	rejsek obecný	♂	C54	7.10.2018	hlístice (tenké střevo)
14/33	myšice lesní	♀	SJ 1	6.10.2018	bez nálezu
15/34	hraboš mokřadní	♂	VP 1	6.10.2018	bez nálezu
16/35	myšice lesní	♂	SJ 2	7.10.2018	bez nálezu
17/37	norník rudý	♂	SF 1	6.10.2018	krevsající hlístice (tenké střevo)
18/38	myšice lesní	♀ březí	SE 756	5.10.2018	bez nálezu

## 6 Diskuze

Helmitofaunou u drobných savců se zabývalo již několik studií (Schmidt et al, 2014; Tokar et al., 2016; Hořčíčková et al., 2019).

V této práci byla zjišťována míra nákazy drobných savců během dvou odchytů (v červnu a říjnu 2018). Celkem bylo chyceno 29 zvířat, přičemž 11 v červnu a 18 v říjnu. V červnovém odchytu však nebylo žádné odchycené zvíře pozitivní na GI parazity. V říjnu ale bylo 9 z 18 drobných savců pozitivních na tasemnice. To pro tasemnie za říjen činí prevalenci 50 %. Pokud bychom počítali celkovou prevalenci tasemnic u drobných savců za rok 2018, prevalence by se snížila na 32,22 %. To je více, než uvádí Fitte et al. (2018), který pracoval se 49 hlodavci, z nichž bylo 20,4 % napadeno alespoň jednou tasemnicí.

## 7 Závěr

- Teoretická část práce byla zpracovaná formou rešerše dle nejnovějších vědeckých poznatků na téma Paraziti drobných savců ve vztahu k druhu hostitele. Byla zaměřená především na savce z řad hlodavců a hmyzožravců.
- V praktické části byla zjišťována míra napadení drobných savců z oblasti Krušných hor během dvou ročních období, na jaře na podzim roku 2018. Hypotéza, že se napadení střevními helminty bude u druhů hostitelů lišit byla potvrzena, nikoliv však z hlediska statistiky, jelikož byl pro statistické šetření malý počet a zároveň velký rozptyl druhů savců. Je třeba zdůraznit, že se diametrálně lišila míra prevalence v ročních obdobích. Zatímco na podzim činila prevalence 72,22 %, kdy bylo na GI parazity pozitivních 13 z celkem 18 odchycených drobných savců, na jaře byla prevalence nulová, žádný z 11 chycených drobných savců nebyl GI parazity infikován.
- Drobní savci, především pak hlodavci a hmyzožravci, jsou přítomni takřka všude kolem nás a je potřeba na ně nahlížet jako na jedny z nejvýznamnějších přenašečů parazitických onemocnění přenosných na člověka.



## 8 Literatura

- Almeria S, Ferrer D, Pabon M, Castilla J, Manas S. 2002. Red foxes (*Vulpes vulpes*) are a natural intermediate host of *Neospora caninum*. *Veterinary Parasitology* **107**:287–294.
- an oak-hornbeam forest. *Acta Theriologica* **21**:223–236.
- Anderson RM, May RM. 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions. *The Journal of Animal Ecology* **47**:219–247.
- Anderson, RM, Gordon DM. 1982. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology* **85**:373–398.
- Arneberg, P, Skorping A, Grenfell BT, Read AF. 1998. Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proceedings of the Royal Society of London* **265**:1283–1289.
- Aubert D, Ajzenberg D, Richomme C, Gilot-Fromont E, Terrier ME, de Gevigney C, Game Y, Maillard D, Gibert P, Dardé ML, Villena I. 2010. Molecular and biological characteristics of *Toxoplasma gondii* isolates from wildlife in France. *Veterinary Parasitology* **171**:346–349.
- Bajer A, Bednarska M, Pawelczyk A, Behnke JM, Gilbert FS and Sinski E. 2002. Prevalence and abundance of *Cryptosporidium parvum* and *Giardia* spp. in wild rural rodents from the Mazury Lake District region of Poland. *Parasitology* **125**:21–34.
- Bajer A, Caccio S, Bednarska M, Behnke JM, Pieniazek NJ and Sinski E. 2003. Preliminary molecular characterization of *Cryptosporidium parvum* isolates of wildlife rodents from Poland. *Journal of Parasitology* **89**:1053–1055.
- Bartova, E, Sedlak K, Pavlik I, Literak I. 2007. Prevalence of *Neospora caninum* and *Toxoplasma gondii* antibodies in wild ruminants from the countryside or captivity in the Czech Republic. *Journal of Parasitology* **93**:1216–1218.
- Bermond D, Heller R, Barrat F, Delacour G. 2000. *Bartonella birtlesii* sp. nov., isolated from small mammals (*Apodemus* spp.). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* **50**:1973–1979.
- Blaschitz M, Narodoslavsky-Gfoller M, Kanzler M, Walochnik J. 2008. First detection of *Rickettsia helvetica* in *Ixodes ricinus* ticks in Austria. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* **8**:561–563.
- Bown KJ, Begon M, Bennett M, Woldehiwet Z, Ogden NH. 2003. Seasonal dynamics of *Anaplasma phagocytophila* in a rodent-tick (*Ixodes trianguliceps*) system, United Kingdom.
- Breugelmans M, Naessens A, Foulon W. 2004. Prevention of toxoplasmosis during pregnancy—an epidemiologic survey over 22 consecutive years. *Journal of Perinatal Medicine* **32**:211–214.
- Brown ED, Macdonald DW, Tew TE, Todd IA. 1994. *Apodemus sylvaticus* infected with *Heligmosomoides polygyrus* (Nematoda) in an arable ecosystem: epidemiology and effects of infection on the movements of male mice. *Journal of Zoology* **234**:623–640.
- Budis H, Pilarczyk B, Cabaj W, Moskwa B. 2016. The occurrence of *Trichinella*
- Buffet JP, Kosoy M, Vayssier-Taussat M. 2013. Natural history of *Bartonella*-infecting rodents in light of new knowledge on genomics, diversity and evolution. *Future Microbiology* **8**:1117–1128.

Burri C, Schumann O, Schumann C, Gern L. 2014. Are *Apodemus* spp. mice and *Myodes glareolus* reservoirs for *Borrelia miyamotoi*, *Candidatus Neoehrlichia mikurensis*, *Rickettsia* Butet A, Delettre YR. 2011. Diet differentiation between European arvicoline and Buxton D, Maley SW, Pastoret PP, Brochier B, Innes EA. 1997. Examination of red foxes (*Vulpes vulpes*) from Belgium for antibody to *Neospora caninum* and *Toxoplasma gondii*. *Veterinary Record* **141**:308–309.

Cerqueira D, Delattre P, De Sousa B, Gabrion C, Morand S, Quere J P. 2006. Numerical response of a helminth community in the course of a multi-annual abundance cycle of the Water Vole (*Arvicola terrestris*). *Parasitology* **134**:705–711.

Cook AJ, Gilbert RE, Buffolano W, Zufferey J, Petersen E, Jenum PA, Foulon W, Semprini AE, Dunn DT. 2000. Sources of *Toxoplasma* infection in pregnant women: European multicentre case–control study. European Research Network on Congenital Toxoplasmosis. *The BMJ* **321**: 142–147.

Cybulska A, Kornacka A, Bień J, Goździk K, Kalisińska E, Łanocha-Arendarczyk N, cycles of *Trichinella*. *Veterinary Parasitology* **93**:241–262.

Čondlová Š, Horčíčková M, Sak B, Květoňová D, Hlásková L, Konečný R, Stanko M, McEvoy J, Kváč M. 2018. *Cryptosporidium apodemi* sp. n. and *Cryptosporidium ditrichi* sp. n. (Apicomplexa: Cryptosporidiidae) in *Apodemus* spp. *European Journal of Protistology* **63**:1–12.

De Craeye S, Speybroeck N, Ajzenberg D, Dardé ML, Collinet F, Tavernier P, Van Gucht S, Dorny P, Dierick. 2011. *Toxoplasma gondii* and *Neospora caninum* in wildlife: common parasites in Belgian foxes and Cervidae?. *Veterinary Parasitology* **178**:64–69.

Deter J, Cosson J-F, Chaval Y, Charbonnel N, Morand S. 2007. The intestinal nematode *Trichuris arvicolae* affects the fecundity of its host, the common vole *Microtus arvalis*. *Parasitology Research* **101**:1161–1164.

Deter J, Charbonnel N, Cosson J-F, Morand S. 2008. Regulation of vole populations by the nematode *Trichuris arvicolae*: insights from modelling. *European Journal of Wildlife Research* **54**:60–70.

Dobler G, Essbauer S, Terzioglu R, Thomas A. 2008. Prevalence of tick-borne encephalitis virus and rickettsiae in ticks of the district Burgenland, Austria. *Wiener Klinische Wochenschrift* **120**:45–48.

*Echinococcus multilocularis* in experimentally infected foxes, dogs, raccoon dogs and cats. *International Journal for Parasitology* **36**:79–86.

*Emerging Infectious Diseases* **9**: 63–70.

Erhardova B. 1958. Parasitic worms of Czechoslovakian rodents. *Československá Parasitologie* **5**:27–103.

Essbauer S, Pfeffer M, Meyer H. Zoonotic poxviruses. 2010. *Veterinary Microbiology* **140**:229–236.

Ferrari N, Cattadori IM, Nespereira J, Rizzoli A, Hudson PJ. 2004. The role of host sex in parasite dynamics: field experiments on the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis*. *Ecology Letters* **7**:88–94.

- Ferrari N, Cattadori IM, Rizzoli A, Hudson PJ. 2009. *Heligmosomoides polygyrus* reduces infestation of *Ixodes ricinus* in free-living yellow-necked mice, *Apodemus flavicollis*. *Parasitology* **136**:305-316.
- Filippucci, MG, Macholan M, Michaux, JR. 2002. Genetic variation and evolution in the
- Fitte B, Robles MR, Dellarupe A, Unzaga JM, Navone GT. 2018. *Hymenolepis diminuta* and *Rodentolepis nana* (Hymenolepididae: Cyclophyllidea) in urban rodents of Gran La Plata. *Journal of Helminthology* **92**:549-553.
- Fredga K, Jaarola M, Ims RA, Steen H, Yoccoz NG. 1990. The 'common vole' in
- Fuglei E, Stien A, Yoccoz NG, Ims RA, Eide NE, Prestrud P, Deplazes P, Oksanen A. 2008. Spatial distribution of *Echinococcus multilocularis*, Svalbard, Norway. *Emerging Infectious Diseases* **14**:73–75.
- Galvani AP. 2003. Epidemiology meets evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **18**:132–139.
- Gębczyńska Z. 1976. Food habits of the bank vole and phenological phases of plants in genus *Apodemus* (Muridae: Rodentia). *Biological Journal of the Linnean Society* **75**:395–419.
- Gilleard JS. 2013. *Haemonchus contortus* as a paradigm and model to study anthelmintic drug resistance. *Parasitology* **140**:1506–1522.
- Glatz M, Richter S, Ginter-Hanselmayer G, Aberer W. 2010. Human cowpox in a veterinary student. *The Lancet Infectious Diseases* **10**:288.
- Grencis, RK. 2015. Immunity to helminths: Resistance, regulation, and susceptibility to gastrointestinal nematodes. *Annual Review of Immunology* **33**:201–225.
- Grenfell B, Wilson K, Finkenstädt BF, Coulson TN, Murray S, Albon SD, Pemberton JM, Clutton-Brock TH, Crawley MJ. 1998. Noise and determinism in synchronised sheep dynamics. *Nature* **394**:674–677.
- Grzybek M, Cybulska A, Tołkacz K, Alsarraf M, Behnke-Borowczyk J, Szczepaniak K, Strachecka A, Paleolog J, Moskwa B, Behnke JM, Bajer Anna. 2019. Seroprevalence of *Trichinella* spp. infection in bank voles (*Myodes glareolus*) – A long term study. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* **9**:144-148.
- Guerreiro Martins NB, Robles M del R and Navone GT. 2014. Distribución geográfica de cestodes Hymenolepididae de *Oxymycterus rufus* (Rodentia – Cricetidae) en Argentina. *Revista Argentina de Parasitología* **2**:16–24.
- Haydon DT, Cleaveland S, Taylor LH, Laurenson MK, 2002. Identifying reservoirs *helvetica*, *R. monacensis* and *Anaplasma phagocytophilum*? *Ticks and Tick-borne Diseases* **5**:245–251.
- Hermant P, Bosc D, Piveteau C, Gealageas R, Lam B, Ronco C, Roignant M, Tolojanahary H, Jean L, Renard PY. 2017. Controlling plasma stability of hydroxamic acids: A medchem toolbox. *Journal of Medicinal Chemistry* **60**:9067–9089.
- Hernández Mazariegos WC. 2016. Determinación de la presencia de *Hymenolepis nana* e *Hymenolepis diminuta* en roedores sinantrópicos, en la comunidad Los Lirios, Masagua, Escuintla, Guatemala [PhD thesis]. Universidad de San Carlos, Guatemala.
- Holmberg M, Mills JN, McGill S, Benjamin G. 2003. *Bartonella* infection in sylvatic small mammals of central Sweden. *Epidemiology & Infection* **130**:149–157.

- Hoogstraal H. 1967. Ticks in relation to human diseases caused by Rickettsia species. Annual Review of Entomology **12**:377–420.
- Horčíčková M, Čondlová Š, Holubová N, Sak B, Květoňová D, Hlásková L, Konečný R, Sedláček F, Clark M, Giddings C, McEvoy J, Kváč M. 2019. Diversity of Cryptosporidium in common voles and description of Cryptosporidium alticolis sp. n. and Cryptosporidium microti sp. n. (Apicomplexa: Cryptosporidiidae). Parasitology **146**:220-233.
- Hotez, PJ, Brindley PJ, Bethony JM, King CH, Pearce EJ, Jacobson J. 2008. Helminth infections: The great neglected tropical diseases. Journal of Clinical Investigation **118**:1311–1321.
- Hovius JW, de Wever B, Sohne M, Brouwer MC, Coumou J, Wagemakers A, Oei A, Knol H, Narasimhan S, Hodiamont CJ, Jahfari S, Pals ST, Horlings HM, Fikrig E, Sprong H, van Oers MH. 2013. A case of meningoencephalitis by the relapsing fever spirochaete Borrelia miyamotoi in Europe. The Lancet **382**:658.
- Hudson PJ, Dobson AP, Newborn D. 1992. Do Parasites make Prey Vulnerable to Predation? Red Grouse and Parasites. The Journal of Animal Ecology **61**:681-692.
- Hurkova L, Modry D. 2006. PCR detection of Neospora caninum, Toxoplasma gondii and Encephalitozoon cuniculi in brains of wild carnivores. Veterinary Parasitology **137**:150–154.
- Chmurzyńska E, Różycki M, Bilska-Zajac E, Nöckler K, Mayer-Scholl A, Pozio E, Cencek T, Karamon J. 2013. Trichinella nativa in red foxes (Vulpes vulpes) of Germany and Poland: possible different origins. Veterinary Parasitology. **198**:254–257.
- Jakubek EB, Brojer C, Regnersen C, Ugglá A, Schares G, Bjorkman C. 2001. Seroprevalences of Toxoplasma gondii and Neospora caninum in Swedish red foxes (Vulpes vulpes). Veterinary Parasitology **102**:167–172.
- Jakubek EB, Farkas R, Palfi V, Mattsson JG. 2007. Prevalence of antibodies against Toxoplasma gondii and Neospora caninum in Hungarian red foxes (Vulpes vulpes). Veterinary Parasitology **144**:39–44.
- Janecek E, Mietze A, Goethe R, Schnieder T. 2012. Bartonella spp. infection rate and B. grahamii in ticks. Emerging Infectious Diseases **18**:1689–1690.
- Janova E, Skoric M, Heroldova M, Tenora F, Fictum P, Pavlik I. 2010. Determinants of the prevalence of Heligmosomum costellatum (Heligmosomidae: Trichostrongyloidea) in a common vole population in southern Moravia, Czech Republic. Journal of Helminthology **84**:410-414
- Kaiser PO, Riess T, O'Rourke F, Linke D. 2011. Bartonella spp.: Throwing light on uncommon human infections. International Journal of Medical Microbiology **301**:7–15.
- Kaiser PO, Riess T, O'Rourke F, Linke D. 2011. Bartonella spp.: Throwing light on uncommon human infections. International Journal of Medical Microbiology **301**:7–15.
- Kallio-Kokko H, Laakkonen J, Rizzoli A, Tagliapietra V, 2006. Hantavirus and arenavirus antibody prevalence in rodents and humans in Trentino, Northern Italy. Epidemiology & Infection **134**:830–836.
- Kaminsky R, Gauvry N, Schordertweber S, Skripsky T, Bouvier J, Wenger A, Schroeder F, Deaseules Y, Hotz R, Goebel T. 2008. Identification of the aminoacetonitrile derivative monepantel (AAD 1566) as a new anthelmintic drug development candidate. Parasitology Research **103**:931–939.

Kapel, CMO, Torgerson PR, Thompson RCA, Deplazes P. 2006. Reproductive potential of Kaplan RM, Vidyashankar AN. 2012. An inconvenient truth: Global worming and anthelmintic resistance. *Veterinary Parasitology* **186**:70–78.

Kaplan RM. 2004. Drug resistance in nematodes of veterinary importance: A status report. *Trends in Parasitology* **20**:477–481.

Kisielewska K, Zubczewska Z. 1973. Intestinal helminths as indexes of reproduction dynamics in the host population – common vole. *Acta Theriologica* **18**:241–246.

Knap N, Duh D, Birtles R, Trilar T. 2007. Molecular detection of Bartonella species infecting rodents in Slovenia. *FEMS Immunology & Medical Microbiology* **50**:45–50.

Kornienko SA, Binkiene R. 2014. Redescription and systematic position of Soricinia tripartita Zarnowski, 1955 (Cestoda: Cyclophyllidae), a cestode species parasitic in shrews of the genus Sorex, including erection of Gulyaevilepis gen. n. *Folia Parasitologica* **61**:141–147.

Kosoy M, Hayman DT, Chan KS. 2012. Bartonella bacteria in nature: where does population variability end and a species start? *Infect Genet Evol* **12**:894–904.

Ledesma J, Fedele CG, Carro F, Lledo´. 2009. Independent lineage of Lymphocytic Choriomeningitis Virus in wood mice (Apodemus sylvaticus), Spain. *Emerging Infectious Diseases* **15**:1677–1680.

Leptospira, and Babesia in Croatia. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* **12**:388–392.

Loxton KC, Lawton C, Stafford P, Holland CV. 2016. Reduced helminth parasitism in the introduced bank vole ( Myodes glareolus ): More parasites lost than gained. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* **5**:175–183.

Lv C, Zhang L, Wang R, Jian F, Zhang S, Ning C, Wang H, Feng C, Wang X, Ren X, Qi M and Xiao L. 2009. Cryptosporidium spp. in wild, laboratory, and pet rodents in China: prevalence and molecular characterization. *Applied and Environmental Microbiology* **75**:7692–7699.

Mafiana C, Osho M, Sam-Wobo S. 1997. Gastrointestinal helminth parasites of the black rat (Rattus rattus) in Abeokuta, southwest Nigeria. *Journal of Helminthology* **71**:217–220.

Maizels RM, Hewitson JP, Murray J, Harcus YM, DAYER B, Filbey KJ, Grainger JR, Mcorley HJ, Reynolds LA, Smith KA. 2012. Immune modulation and modulators in Heligmosomoides polygyrus infection. *Experimental Parasitology* **132**:76–89.

Markotic A, Kuzman I, Babic K, Gagro A, Nichol S, Ksiazek TG, Rabatic S, Dekaris D. 2002. Double trouble: hemorrhagic fever with renal syndrome and leptospirosis. *Scandinavian Journal of Infectious Diseases* **34**:221–224.

May RM, Anderson RM. 1978. Regulation and stability of host parasite population interactions II. Destabilizing processes. *The Journal of Animal Ecology* **47**:249–267.

Meerburg BG, Reusken CBEM. 2011. The role of wild rodents in spread and transmission of Coxiella burnetii needs further elucidation. *Wildlife Research* **38**:617–625.

Meerburg BG, Singleton GR, Kijlstra A. 2009. Rodent-borne diseases and their risks for public health. *Critical Reviews in Microbiology* **35**:221–270.

Milotic I, Miletic B, Morovic M. 2001. Clinical, epidemiological and epizootic features of Q fever in the northern coastal part of Croatia from 1989 to 1998. *Acta Medica Croatica* **55**:53–57.

murine rodents. *Acta Theriologica* **56**:297.

of infection: a conceptual and practical challenge. *Emerging Infectious Diseases* **8**:1468–1473.

Panadero R, Paineira A, Lopez C, Vazquez L, Paz A, Diaz P, Dacal V, Cienfuegos S, Fernandez G, Lago N, Diez-Banos P, Morrondo P. 2010. Seroprevalence of *Toxoplasma gondii* and *Neospora caninum* in wild and domestic ruminants sharing pastures in Galicia (Northwest Spain). *Research in Veterinary Science* **88**:111–115.

Papadopoulos E, Gallidis E, Ptochos S. 2012. Anthelmintic resistance in sheep in Europe: A selected review. *Veterinary Parasitology* **189**:85–88.

Pozio E. 2000. Factors affecting the flow among domestic, synanthropic and sylvatic Rasmussen HS, Mccann PP. 1997. Matrix metalloproteinase inhibition as a novel anticancer strategy: A review with special focus on batimastat and marimastat. *Pharmacology and Therapeutics* **75**: 69–75.

Rausch RL, Fay FH, Williamson FSL. 1990. The ecology of *Echinococcus multilocularis* (Cestoda, Taeniidae) on St Lawrence Island, Alaska. II. – Helminth populations in the definitive host. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* **65**:131–140.

Reperant LA, Hegglin D, Fischer C, Kohler L, Weber J-M, Deplazes P. 2007. Influence of Robertson E, Harcus Y, Johnston CJC, Page AP, Walkinshaw MD. 2018. Demonstration of the Anthelmintic Potency of Marimastat in the *Heligmosomoides polygyrus* Rodent Model. *Journal of Parasitology* **105**:705-709.

Różycki M, Kubica M, Bilska-Zajac E, Chmurzyńska E, Karamon J, Cencek T. 2016. Trichinosis in North-Western part of Poland. Is the parasitosis evading control? *Zycie Weterynaryjne* **91**: 364–368.

Sánchez CA, Becker DJ, Teitelbaum CS, Barriga P, Brown LM, Majewska AA, Hall RJ, Altizer S, Davies J. 2018. On the relationship between body condition and parasite infection in wildlife: a review and meta-analysis. *Ecology Letters* **21**:1869-1884.

Schex S, Dobler G, Riehm J, Muller J. 2011. *Rickettsia* spp. In wild small mammals in Lower Bavaria, South-eastern Germany. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* **11**:493–502.

Schmidt S, Essbauer SS, Mayer-Scholl A, Poppert S, Schmidt-Chanasit J, Klempa B, Henning K, Schares G, Groschup MH, Spitzenberger F, Richter D, Heckel G, Ulrich RG. 2014. Multiple Infections of Rodents with Zoonotic Pathogens in Austria. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* **14**:467-475.

Sobrino R, Dubey JP, Pabon M, Linarez N, Kwok OC, Millan J, Arnal MC, Luco DF, Lopez-Gatius F, Thulliez P, Gortazar C, Almeria S. 2008. *Neospora caninum* antibodies in wild carnivores from Spain. *Veterinary Parasitology* **155**:190–197.

Spitsbergen identified as *Microtus epiroticus* by chromosome analysis. *Polar Research* **8**: 283–290.

spp. in red foxes (*Vulpes vulpes*) in different regions of Poland: current data. *Vector-Borne Zoonotic Diseases* **16**:717–721.

Stanek G, Fingerle V, Hunfeld KP, Jaulhac B. 2009. Lyme borreliosis: Clinical case definitions for diagnosis and management in Europe. *Current Opinion in Infectious Diseases* **22**:450–454.

Stanek G, Strle F. 2003. Lyme borreliosis. *The Lancet* **362**:1639–1647.

Stein A, Voultiainen L, Haukisalml V, Fuglei E, Mørk T, Yoccoz NG, Ims RA, Henttonen H. 2010. Intestinal parasites of the Arctic fox in relation to the abundance and distribution of intermediate hosts. *Parasitology* **137**:149-157.

Stenger BLS, Horčíčková M, Clark ME, Kváč M, Čondlová S, Khan E, Widmer G, Xiao L, Giddings CW, Pennil C, Stanko M, Sak B, McEvoy JM. 2017. *Cryptosporidium* infecting wild cricetid rodents from the subfamilies Arvicolinae and Neotominae. *Parasitology* **24**:1-9.

Stritof Majetic Z, Galloway R, Ruzic Sabljic E, Milas Z, Mojcec Perko V, Habus J, Margaletic J, Pernar R, Turk N. 2014. Epizootiological survey of small mammals as *Leptospira* spp. reservoirs in eastern Croatia. *Acta Tropica* **131**:111–116.

Sturdee AP, Chalmers RM and Bull SA. 1999. Detection of *Cryptosporidium* oocysts in wild mammals of mainland Britain. *Veterinary Parasitology* **80**:273–280.

Tadin A, Turk N, Korva M, Margaletic J, Beck R, Vucelja M, Habus J, Svoboda P, Zupanc TA, Henttonen H, Markotic A. 2012. Multiple co-infections of rodents with hantaviruses, Telfer S, Clough HE, Birtles LR, Bennett M. 2007. Ecological differences and coexistence in a guild of microparasites: *Bartonella* in wild rodents. *Ecology* **88**:1841–1849.

Tokarz R, Tadin A, Markotic A, Margaletic J, Turk N, Habus J, Svoboda P, Vucelja M, Desai A, Jain K, Lipkin WI. 2016. Molecular Survey of Zoonotic Agents in Rodents and Other Small Mammals in Croatia. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **94**:466-473.

Topic MB, Habus J, Milas Z, Tosev EC, Stritof Z, Turk N. 2010. Human leptospirosis in Croatia: current status of epidemiology and clinical characteristics. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* **104**:202–206.

Tranas J, Heinzen RA, Weiss LM, McAllister MM. 1999. Serological evidence of human infection with the protozoan *Neospora caninum*. *Clinical and Diagnostic Laboratory Immunology* **6**:765–767.

Turk N, Milas Z, Margaletic J, Staresina V, Slavica A, Riquelme-Sertour N, Bellenger E, Baranton G, Postic D. 2003. Molecular characterization of *Leptospira* spp. strains isolated from small rodents in Croatia. *Epidemiology and Infection* **130**:159–166.

urbanization on the epidemiology of intestinal helminths of the red fox (*Vulpes vulpes*) in Geneva, Switzerland. *Parasitology Research* **101**:605–611.

Vítovec J, Hamadejová K, Landová L, Kváč M, Květoňová D and Sak B. 2006. Prevalence and pathogenicity of *Cryptosporidium suis* in pre- and post-weaned pigs. *Journal of Veterinary Medicine B* **53**:239–243.

voles: does the mother recognise a killer? *Acta Ethologica* **4**:97–101.

Wanha K, Edelhofer R, Gabler-Eduardo C, Prosl H. 2005. Prevalence of antibodies against *Neospora caninum* and *Toxoplasma gondii* in dogs and foxes in Austria. *Veterinary Parasitology* **128**:189–193.

Winternitz JC, Yabsley MJ, Altizer SM. 2012. Parasite infection and host dynamics in a naturally fluctuating rodent population. *Canadian Journal of Zoology* **90**:1149-1160.

Wolstenholme AJ, Fairwather I, Prichard R, Von Samson-Himmelstjerna G, Sangster NC. 2004. Drug resistance in veterinary helminths. *Trends in Parasitology* **20**:469–476.

Ylönen H, Horne TJ. 2002. Infanticide and effectiveness of pup protection in bank

- Yousefi A, Eslami A, Mobedi I, Rahbari S, Ronaghi H. 2014. Helminth Infections of House Mouse (*Mus musculus*) and Wood Mouse (*Apodemus sylvaticus*) from the Suburban Areas of Hamadan City, Western Iran. *Iranian Journal of Parasitology* **9**:511-518.
- Zeida J. 1971. Differential growth of three cohorts of the bank vole, *Clethrionomys glareolus*, Schreb. 1780. *Zoologické Listy* **20**:229–245.
- Zhou L, Fayer R, Trout JM, Ryan UM, Schaefer 3rd FW and Xiao L. 2004. Genotypes of *Cryptosporidium* species infecting fur-bearing mammals differ from those of species infecting humans. *Applied and Environmental Microbiology* **70**:7574–7577.
- Zonta ML, Navone GT and Oyhenart EE. 2007. Parasitosis intestinales en niños de edad preescolar y escolar: situación actual en poblaciones urbanas, periurbanas y rurales en Brandsen, Buenos Aires, Argentina. *Parasitología Latinoamericana* **62**:54–60.



## 9 Samostatné přílohy

Tabulka 3: Přehled v práci uvedených druhů bakterií s autorem a rokem popisu.

Latinský název	Druh popsán
<i>Bartonella tamiae</i>	Kosoy, 2008
<i>Bartonella grahamii</i>	Birtles, 1995
<i>Bartonella birtlesii</i>	Bermond 2000
<i>Bartonella doshiae</i>	Birtles 1995
<i>Bartonella henselae</i>	Regnery, 1992
<i>Bartonella taylorii</i>	Birtles 1995
<i>Borrelia afzelii</i>	Canica, 1994
<i>Borrelia burgdorferi</i>	Johnson, 1984
<i>Borrelia miyamotoi</i>	Fukunaga, 1995
<i>Borrelia bavariensis</i>	Margos, 2013
<i>Borrelia afzelii</i>	Canica, 1994
<i>Borrelia spielmanii</i>	Richter, 2006
<i>Coxiella burnetii</i>	Derrick, 1939
<i>Francisella tularensis</i>	McCoy, Chapin, 1912
<i>Leptospira borgpetersenii</i>	Yasuda, 1987
<i>Leptospira interrogans</i>	Stimson, 1907
<i>Leptospira kirschneri</i>	Ramadass, 1992
<i>Rickettsia felis</i>	Bouyer, 2001
<i>Rickettsia helvetica</i>	Beati, 1993

Tabulka 4: Přehled v práci uvedených druhů parazitů s autorem a rokem popisu.

Latinský název	Druh popsán
<i>Aonchotheca murissylvatici</i>	Diesing, 1851
<i>Ascaris lumbricoides</i>	Linnaeus, 1758
<i>Aspicularis tetraptera</i>	Nitzsch, 1821
<i>Aspicularis tianjinensis</i>	Liu, Bu, Zhang, 2012
<i>Caenorhabditis elegans</i>	Maupas, 1900
<i>Coxiella burnetii</i>	Derrick, 1939
<i>Cryptosporidium parvum</i>	Tyzzar, 1912
<i>Cryptosporidium suis</i>	Ryan, 2004
<i>Cryptosporidium alticolis</i>	Horcickova, 2019
<i>Cryptosporidium andersoni</i>	Lindsay, 2000
<i>Cryptosporidium microti</i>	Horcickova, 2019
<i>Cryptosporidium muris</i>	Tyzzar, 1907
<i>Cryptosporidium occultus</i>	Kvac, 2018
<i>Cryptosporidium proliferans</i>	Kvac, 2016
<i>Cryptosporidium scrofarum</i>	Kvac, 2012
<i>Cryptosporidium ubiquitum</i>	Fayer, Santin, Macarasin, 2010

<i>Cysticercus fasciolaris</i>	Rudolphi, 1808
<i>Dibothriocephalus latus</i>	Linnaeus, 1758
<i>Ditestolepis diaphana</i>	Cholodkowsky, 1906
<i>Ditestolepis tripartita</i>	Zarnowski, 1955
<i>Echinococcus multilocularis</i>	Leuckart, 1863
<i>Fasciola hepatica</i>	Linnaeus, 1758
<i>Haemonchus contortus</i>	Rudolphi, 1803
<i>Heligmosomoides polygyrus</i>	Dujardin, 1845
<i>Heligmosomum costellatum</i>	Dujardin, 1845
<i>Heligmosomum mixtum</i>	Schulz, 1929
<i>Hymenolepis diminuta</i>	Rudolphi, 1819
<i>Hymenolepis diminuta</i>	Rudolphi, 1819
<i>Hymenolepis nana</i>	von Siebold, 1852
<i>Ixodes ricinus</i>	Linnaeus, 1758
<i>Neospora caninum</i>	Dubey, Carpenter, Speer, Topper, Uggla, 1988
<i>Rodentolepis nana</i>	Von Siebold, 1852
<i>Soricinia tripartita</i>	Żarnowski, 1955
<i>Spasskylepis ovaluteri</i>	Schalldybin, 1964
<i>Taenia crassiceps</i>	Zeder, 1800
<i>Taenia krabbei</i>	Moniez, 1879
<i>Taenia polyacantha</i>	Leuckart, 1856
<i>Taenia taeniaeformis</i>	Batsch, 1786
<i>Taenia martis</i>	Zeder, 1803
<i>Teladorsagia circumcincta</i>	Stadelman, 1894
<i>Toxascaris leonina</i>	Linstow, 1902
<i>Toxoplasma gondii</i>	Nicolle, Manceaux, 1908
<i>Trichinella britovi</i>	Pozio, La Rosa, Darwin, Murrell, Lichtenfels, 1992
<i>Trichinella spiralis</i>	Owen, 1835
<i>Trichostrongylus tenuis</i>	Mehlin, 1846
<i>Trichuris arvicolae</i>	Feli, 2000
<i>Trichuris muris</i>	Schrank, 1788
<i>Trichuris trichiura</i>	Linnaeus, 1771

Tabulka 5: Přehled v práci uvedených druhů savců a ptáků s autorem a rokem popisu.

Český název	Latinský název	Druh popsán
bělokur Skotský	<i>Lagopus lagopus scoticus</i>	Latham, 1787
buvol africký	<i>Syncereus caffer</i>	Sperman, 1779
dábel medvědovitý	<i>Sarcophilus harrisii</i>	Boitard, 1841
daňek evropský	<i>Dama dama</i>	Linnaeus, 1758
datel karolínský	<i>Melanerpes carolinus</i>	Linnaeus, 1758
prase divoké	<i>Sus scrofa</i>	Linnaeus, 1758
hraboš horský	<i>Microtus montanus</i>	Peale, 1848
hraboš polní	<i>Microtus arvalis</i>	Pallas, 1778
hraboš východoevropský	<i>Microtus levis</i>	Miller, 1908
hraboše mokřadního	<i>Microtus agrestis</i>	Linnaeus, 1761
hryzec vodní	<i>Arvicola amphibius</i>	Linnaeus, 1758
jelen evropský	<i>Cervus elaphus</i>	Linnaeus, 1758
krysa obecná	<i>Rattus rattus</i>	Linnaeus, 1758
křeček dlouhoocasý	<i>Peromyscus maniculatus</i>	Wagner, 1845
liška polární	<i>Alopex lagopus</i>	Linnaeus, 1758
liška obecná	<i>Vulpes vulpes</i>	Linnaeus, 1758
myš domácí	<i>Mus musculus</i>	Linnaeus, 1758
myšice křovinná	<i>Apodemus sylvaticus</i>	Linnaeus, 1758
myšice temnopásá	<i>Apodemus agrarius</i>	Pallas, 1771
myšice lesní	<i>Apodemus flavicollis</i>	Melchior, 1834
norník rudý	<i>Clethrionomys glareolus</i>	Schreber, 1780
gueréza pláštíková	<i>Colobus guereza</i>	Rüppell, 1835
hraboš pensylvánský	<i>Microtus pennsylvanicus</i>	Ord, 1815
plšík lískový	<i>Muscardinus avellanarius</i>	Linnaeus, 1758
potkan	<i>Rattus norvegicus</i>	Berkenhout, 1769
rejsek kavkazský	<i>Sorex satunini</i>	Ognev, 1922
rejsek kavkazský trpasličí	<i>Sorex volnuchini</i>	Ognev, 1922
rejsek obecný	<i>Sorex araneus</i>	Linnaeus, 1758
sob špicberský	<i>Rangifer tarandus platyrhynchus</i>	Vrolik, 1829
srnec obecný	<i>Capreolus capreolus</i>	Linnaeus, 1758
veverka Pallasova	<i>Callosciurus erythraeus</i>	Pallas, 1779
zajíc měnivý	<i>Lepus americanus</i>	Erxleben, 1777