

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství



Drobní savci jako hostitelé tasemnic

Bakalářská práce

Autor práce: Jan Magdálek

Vedoucí práce: doc. Ing. Ivana Jankovská, Ph.D.

© 2014 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Drobní savci jako hostitelé tasemnic" jsem vypracoval 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 autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 11.4. 2014

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval své vedoucí bakalářské práce, paní doc. Ing. Ivaně Jankovské, Ph.D., za její metodické vedení, cenné připomínky a čas, který mi v průběhu psaní této práce věnovala.

Drobní savci jako hostitelé tasemnic

Souhrn

Tato práce je pojata formou literární rešerše a pojednává o tasemnicích parazitujících u drobných savců, konkrétně u hlodavců (Rodentia). Hlodavci jsou častými definitivními hostiteli tasemnic čeledi Anoplocephalidae, Hymenolepididae a Catenotaenidae. Nedávno provedené molekulární a morfometrické analýzy, vedly k popisu několika kryptických druhů v rámci rodu *Paranoplocephala*, například u tasemnice *Paranoplocephala omphalodes*. Na základě morfologických znaků byl pro tasemnici *Anoplocephaloides variabilis* a příbuzné duhy založen nový rod (*Microcephaloides*). Tasemnice Rodu *Hymenolepis* jsou charakteristické přítomností rudimentárního rostella bez háček. Pro tasemnice z tohoto rodu, u kterých rostellum chybí, jako například *H. horrida* byl založen rod *Arostrilepis*. Genetická odlišnost tasemnic rodu *Arostrilepis* od r. *Hymenolepis* byla potvrzena. Do rodu *Rodentolepis* byly přeřazeny tasemnice r. *Hymenolepis*, se skolexem opatřeným háčky. Výlučnými parazity hlodavců jsou tasemnice z čeledi Catenotaeniidae. Jejich taxonomické určení je obtížné, jelikož u nich chybí rostellum i háčky a jsou celkově anatomicky uniformní. Hlodavci mohou být také mezihostiteli tasemnic čeledi Mesocestoididae a Taeniidae. V tělních dutinách hlodavců lze najít larvální stadia (Tetrahydria) tasemnic rodu *Mesocestoides*. Měchožil bublinatý (*Echinococcus multilocularis*) je drobná tasemnice z čeledi Taeniidae, která může u člověka způsobit závažné zoonotické onemocnění. Nejvýznamnějšími mezihostiteli Měchožila bublinatého (*Echinococcus multilocularis*) jsou v Evropě hraboš polní (*Microtus arvalis*) a hryzec vodní (*Arvicola terrestris*). Během studií reakce organismu myšovitých hlodavců (Murinae) na infekci tasemnicí bylo zjištěno, že makrofágy a dendritické buňky hostitele mají v průběhu infekce tasemnicí sníženou schopnost aktivace Th – lymfocytů, což vedlo k omezení zánětů a imunopatologických stavů, na nichž se tyto buňky podílejí.

Klíčová slova: tasemnice, parazit, hlodavci, mezihostitel, definitivní hostitel

Small mammals as tapeworm hosts

Summary

This work is conceived in the form of a compilation of literary and discusses the tapeworm parasitic in small mammals, particularly rodents. Rodents are frequent definitive hosts of tapeworms of the families Anoplocephalidae, Hymenolepididae and Catenotaenidae. Results of recent studies have led to description of several cryptic species in *Paranoplocephala* cestodes (e. g. in *Paranoplocephala omphalodes*). The new genera (*Microcephaloides*) was established on the basis of morphological features of cestode *Anoplocephaloides variabilis* and related species. Tapeworm *Hymenolepis* genus are characterized by the presence of rudimentary rostellum without hooks. Tapeworms of the genus *Hymenolepis*, which lacks rostellum, were transferred to the genus *Arostrilepis*. Genetic diversity of the genus *Hymenolepis* was confirmed. *Rodentolepis* genera includes all Hymenolepid tapeworms with armed scolex. Tapeworms of the family Catenotaeniidae are exclusive parasites of rodents. Taxonomy of these tapeworms is difficult to determine, since it lacks rostellum and hooks and are generally anatomically uniform. Rodents can also be intermediate hosts of tapeworms of the family Mesocestoididae and Taeniidae. In the body cavities of rodents can be found larval stages (tetrahydridium) of tapeworms of the genus *Mesocestoides*. *Echinococcus multilocularis* is a small tapeworm of the family Taeniidae that can cause serious zoonotic disease in humans. The most important intermediate hosts of *Echinococcus multilocularis* in Europe is common vole (*Microtus arvalis*) and water vole (*Arvicola terrestris*). Recent attempts to murine rodents showed that, macrophages and dendritic cells have during tapeworm infection decreased ability of activation of Th – lymphocytes. This result led to the reduction of inflammation and immunopathological conditions in which these cells participate.

Keywords: tapeworm, parasite, rodent, definitive host, intermediate host

Obsah

1 ÚVOD	8
2 CÍL PRÁCE	8
3 LITERÁRNÍ REŠERŠE	9
3.1 Hlodavci, jako definitivní hostitelé tasemnic	9
3.1.1 Tasemnice čeledi Anoplocephalidae	9
3.1.1.1 Tasemnice rodu <i>Paranoplocephala</i>	10
3.1.1.2 Tasemnice rodu <i>Paranoplocephala (sensu stricto)</i>	11
3.1.1.3 Tasemnice rodu <i>Paranoplocephala</i> parazitující u norníků (<i>Clethrionomys</i>)	15
3.1.1.4 Tasemnice rodu <i>Anoplocephaloides</i>	16
3.1.2 Tasemnice čeledi Hymenolepididae	19
3.1.2.1 Tasemnice rodu <i>Hymenolepis</i>	19
3.1.2.2 Tasemnice rodu <i>Arostrilepis</i>	20
3.1.2.3 Tasemnice rodu <i>Rodentolepis</i>	20
3.1.3 Tasemnice čeledi Catenotaeniidae	21
3.2 Hlodavci jako mezihostitelé tasemnic.....	23
3.2.1 Tasemnice rodu <i>Mesocestoides</i>	23
3.2.2 Tasemnice <i>Taenia taeniaeformis</i> a <i>Taenia crassiceps</i>	24
3.2.3 Měchožil bublinatý (<i>Echinococcus multilocularis</i>)	24
3.3 Působení tasemnic na organismus hostitele	27
3.3.1 Vliv měchožila bublinatého (<i>Echinococcus multilocularis</i>) na hostitele ...	27
3.3.2 Vliv tasemnice krysí (<i>Hymenolepis diminuta</i>) na organismus hostitele ...	28
3.3.2.1 Vliv tasemnice krysí na průběh zánětlivých onemocnění	29
3.3.3 Vliv tasemnice <i>Taenia crassiceps</i> na organismus hostitele	30
3.3.3.1 Vliv tasemnice <i>Taenia crassiceps</i> na autoimunitní onemocnění	31
4 ZÁVĚR.....	32
5 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	33
6 PŘÍLOHY	40

1 Úvod

Tasemnice (Cestoda) jsou skupinou organismů, které až na výjimky spojují dva znaky: protáhlé, páskovité tělo a absence zažívacího traktu. Jejich povrch těla je tvořen tegumentem, který slouží jako ochranný obal a absorpční plocha a umožňuje pobyt v trávicím traktu. Kromě tasemnice *Hymenolepis nana* mají nepřímý životní cyklus s jedním, či dvěma mezihostiteli, kterými mohou být jak bezobratlí, tak obratlovci, homoiotermní i endoiotermní živočichové. U ptáků a savců parazitují tasemnice řádu Cyclophyllidea. Hlodavci (Rodentia) jsou definitivní hostitelé tasemnic čeledi Anoplocephalidae, Hymenolepidae a Catenotaenidae. Za posledních deset let došlo u těchto tasemnic k četným změnám v taxonomii a k objevení několika nových druhů. Co se týče lidských onemocnění, riziko mohou představovat tasemnice čeledi Taenidae, zejména potom měchožil bublinatý (*Echinococcus multilocularis*), kterému hlodavci a výjimečně i člověk slouží jako mezihostitelé a který je původcem alveolární echinokokózy. Výsledky několika nedávno provedených studií vztahu myšovitých hlodavců (Murinae) a tasemnic naznačují, že infekce tasemnicí snižuje závažnost onemocnění v různých orgánech, včetně těch vzdálených od místa infekce. V této oblasti existuje velmi málo dat, ale ta která jsou k dispozici, podporují předpoklad, že analýza vztahu tasemnice a jejího hostitele přinese nové poznatky v léčbě zánětlivých a autoimunitních onemocnění (Hernandez et al., 2012).

2 Cíl práce

Cílem této práce bylo podle nejnovějších vědeckých poznatků zpracovat literární rešerši na téma: Drobní savci, jako hostitelé tasemnic. Konkrétně je zaměřena na tasemnice parazitující u hlodavců.

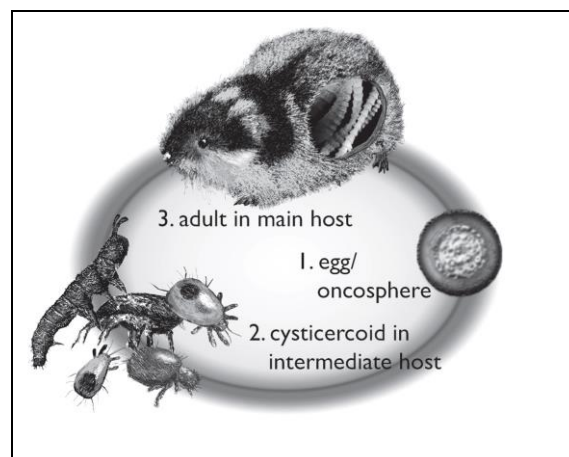
3 Literární rešerše

3.1 Hlodavci, jako definitivní hostitelé tasemnic

3.1.1 Tasemnice čeledi Anoplocephalidae

Tasemnice čeledi Anoplocephalidae jsou charakteristické skolexem opatřeným čtyřmi kruhovými přísavkami a absencí rostella. V rámci čeledi existují čtyři podčeledi: Anoplocephalinae, Linsztowinae, Thysanosominae a Inermicapsiferinae (Hoberg, 1999). S výjimkou podčeledi Inermicapsiferinae, jejíž zástupci se vyskytují pouze u afrických damanů, se jedná o kosmopolitně rozšířené parazity savců, ptáků a plazů. Z hlediska počtu druhů jsou hlodavci (Rodentia) nejvýznamnějšími hostiteli tasemnic z podčeledi Anoplocephalinae (Beveridge, 1994). Od příslušníků ostatních podčeledí se tyto tasemnice odlišují tubulární, případně retikulární (sí dělohou přetrvávající v gravidním článku a tvoří dva uznané rody: *Paranoplocephala* a *Anoplocephaloides* (Wickström et al., 2005). Všechny tasemnice parazitující u hlodavců, dříve řazené do rodu *Andrya* byly přeřazeny do rodu *Paranoplocephala* a rod *Andrya* v současnosti obsahuje pouze druhy parazitující u zajícovců (Haukisalmi et al., 2006). Gleason and Buckner (1979) uvádějí jako mezihostitele těchto tasemnic pancéřníky, půdní roztoče z podřádu Oribatei a chvostoskoky z řádu Collembola (obr. 1).

obr. 1 Vývojový cyklus tasemnic z čeledi Anoplocephalidae



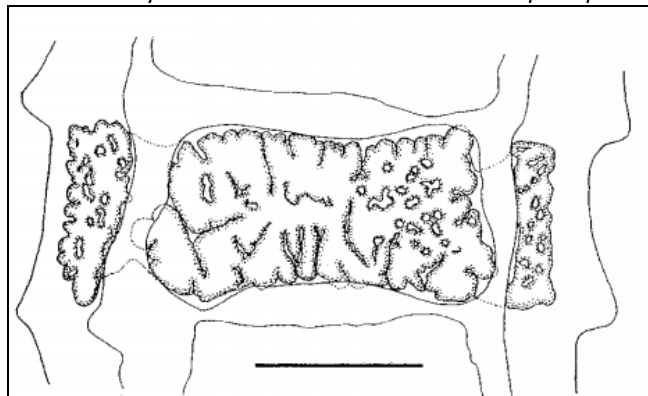
Přezato z: Wickström (2005)

3.1.1.1 Tasemnice rodu *Paranoplocephala*

Rod *Paranoplocephala* zahrnuje minimálně 35 druhů tasemnic, z nichž většina parazituje u hrabošovitých hlodavců (Arvicolinae) v Holarktické zoogeografické oblasti (Haukisalmi et al., 2002). Jedná se o druhy s relativně vysokou specializací na hostitele. Většinou jsou vázány na jeden nebo více hostitelských druhů (Haukisalmi et al., 2006). Zatímco druhy tasemnic parazitujících u lumíků rodu *Lemmus* a *Dicrostonyx* jsou poměrně dobře prozkoumány, u příbuzných hrabošů rodu *Microtus* a *Clethrionomys* zůstávají neznámé, nebo nepopsané druhy tasemnic (Haukisalmi et al., 2006). Díky nedostatku určujících znaků jako je přítomnost rostella a háčků je u tasemnic rodu *Paranoplocephala* také častý výskyt kryptických druhů (Baverstok et al., 1985).

Nedávno provedené molekulární analýzy (Wickström, 2005) a přehodnocení morfologických znaků (Haukisalmi and Wickström, 2005) vedly k novému klasifikačnímu systému, který jednoznačně odděluje tasemnice rodu *Paranoplocephala* od jejich příbuzných. V souladu s tímto systémem rod *Paranoplocephala* zahrnuje všechny druhy s retikulární dělohou parazitující u hlodavců a liší se od morfologicky podobného rodu *Andrya* rozsahem a polohou dělohy vůči varlatům a osmoregulačním kanálům (Haukisalmi and Wickström, 2005). Tasemnice rodu *Paranoplocephala* jsou charakterizovány dělohou dorsálně překrytou varlaty a ventrálně přesahující podélné osmoregulační kanály (obr. 1). U rodu *Andrya* se děloha nachází též ventrálně vůči varlatům, ale je osmoregulačními kanály ohraničena, nebo je lehce překrývá dorsálně (Haukisalmi, 2006).

Obr. 2 Plně vyvinutá děloha tasemnice r. *Paranoplocephala*



Převzato z: Haukisalmi et al. (2003)

Rod *Andrya* se u hrabošovitých hlodavců nevyskytuje, přestože mu bylo několik druhů hrabošů a lumíků v minulosti přiřazeno (Haukisalmi et al., 2006). Rod *Aprostotandrya* založený původně pro tasemnici *Paranoplocephala macrocephala* a různé druhy parazitující u hlodavců je v současnosti považován za mladší synonymum rodu *Paranoplocephala* (Wickström et al., 2005).

3.1.1.2 Tasemnice rodu *Paranoplocephala* (*sensu stricto*¹)

Monofyletismus² rodu *Paranoplocephala* s ohledem na druhy rodu *Anoplocephaloides* nebyl potvrzen (Wickström et al., 2005). Data z analýzy sekvencí mitochondriálního DNA ukázala, že uvnitř rodu *Paranoplocephala* (*sensu lato*³) existuje pouze jedna monofyletická skupina zahrnující tasemnici *Paranoplocephala omphalodes* a příbuzné druhy (*Paranoplocephala macrocephala* a *Paranoplocephala kalelai*) parazitující u palearktických a nearktických hrabošovitých hlodavců (Wickström et al., 2005). Tato skupina, která také zahrnuje tasemnici *Paranoplocephala jarelli* a nově popsáný druh *Paranoplocephala baltzlii* je nazývána *Paranoplocephala sensu stricto* (Haukisalmi et al., 2006). Většina druhů zařazených do *Paranoplocephala sensu stricto* jsou paraziti hrabošů rodu *Microtus*, a je pravděpodobné že tento klad tasemnic vzniknul alespoň z části společnou divergencí tasemnic s jejich hostiteli (Haukisalmi et al., 2006). Tasemnice rodu *Paranoplocephala* (*sensu stricto*) se nevyskytují u lumíků a u hrabošů rodu *Chionomys*, přestože tito hlodavci představují sesterskou skupinu rodu *Microtus* (Haukisalmi and Henttonen, 2005). Haukisalmi et al. (2006) předpokládají, že se tasemnice *Paranoplocephala* (*sensu stricto*) odštěpily od zbytku linie *Paranoplocephala* po hlavní diverzifikaci hostitelů z podčeledi hrabošovití (Arvicolinae).

¹ V užším slova smyslu

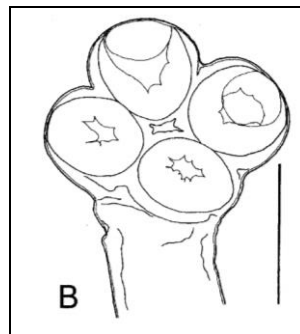
² Monofyletický taxon zahrnuje předka a všechny jeho potomky.

³ V širším slova smyslu

3.1.1.2.1 *Paranoplocephala omphalodes*

Tasemnice *Paranoplocephala omphalodes* byla v minulosti popisována, jako holarktický druh rozšířený od západní Evropy k Aljašce, např. Rausch (1994). Morfologickými znaky odpovídá popisu skupiny *Paranoplocephala (sensu stricto)*: robustní skolex, široká strobila, miskovité přísavky umístěné anteriorně (obr. 3) a rozšířené osmoregulační kanály (Haukisalmi et al., 2004).

Obr. 3 Skolex tasemnice *P. omphalodes*



Převzato z: (Haukisalmi et al., 2004)

Analýza mitochondriálního DNA ukázala, že tasemnice vykazující morfologické znaky *Paranoplocephala omphalodes* ve skutečnosti zahrnují čtyři monofyletické skupiny představující tři odlišné, hostitelsky specifické druhy, přičemž výskyt skutečné tasemnice *Paranoplocephala omphalodes* (skupina I) je omezen na hraboše polního (*Microtus arvalis*) a hraboše mokřadního (*Microtus agrestis*) v Evropě (Haukisalmi et al., 2004). Ve střední Evropě je považována za typického parazita hraboše polního (Tenora and Murai 1980), zatímco na území severní Evropy a západní Sibiře byla zaznamenána u hraboše mokřadního (Haukisalmi et al., 2004).

3.1.1.2.2 *Paranoplocephala jarelli*

Tato tasemnice, dříve považovaná za *P. omphalodes* byla popsána u hraboše severského (*Microtus oeconomus*) v severní Evropě a na Aljašce (Haukisalmi et al., 2006). Oproti tasemnici *P. omphalodes* je delší (96 - 235 mm), má menší skolex (0,55 – 1,18 mm), drobnější přísavky a na rozdíl od *P. omphalodes* testikulární pole této tasemnice zpravidla nepřesahuje antiporální osmoregulační kanál.

Tasemnice nalezené u hraboše severského (*Microtus oeconomus*) na Aljašce se morfologicky i geneticky liší od populací ze severní Evropy (Haukisalmi, 2004). U severoevropských populací je překrytí antiporálního osmoregulačního kanálu testikulárním polem výrazně méně časté, než u jedinců z Aljašského subkladu (Haukisalmi et al., 2006). Hostitel této tasemnice, hraboš severský (*Microtus oeconomus*) je poměrně nedávným kolonizátorem severozápadní části severní Ameriky (Burnhoff et al. 2003) a není sesterským taxonem pro severoamerické druhy hrabošů rodu *Microtus* (Jaarola et al, 2005). Výskyt tasemnice *Paranoplocephala jarelli* na Aljašce je tedy pravděpodobně mladšího původu a je důsledkem kolonizace tohoto území hrabošem severským (Haukisalmi et al., 2006). Pomocí molekulární analýzy bylo zjištěno, že tasemnice nalezené během studie prováděné na území Burjatské republiky tvoří monofyletickou skupinu sesterskou s Aljašským subkladem tasemnic *Paranoplocephala jarelli*. Tyto dvě větve pravděpodobně představují samostatné druhy (Haukisalmi et al., 2009).

3.1.1.2.3 *Paranoplocephala batzlii*

Další druh odhalený analýzou mtDNA uvnitř druhu *Paranoplocephala omphalodes* byl popsán, jako *Paranoplocephala batzlii* (Haukisalmi et al., 2006). Jedná se o parazita endemického hraboše polárního (*Microtus miurus*). Morfologicky se odlišuje od příbuzných druhů velikostí (až 245 mm), širokými osmoregulačními kanály (0,6 – 0,18 mm) a méně výrazným překrytím mezi varlaty a vaječníky (Haukisalmi et al., 2006).

Obr. 4 *Paranoplocephala batzlii*



Převzato [4.3. 2014] z : <<http://www.luomus.fi/fi/voitto-haukisalmi> >

3.1.1.2.4 *Paranoplocephala kalelai*

Tasemnice *Paranoplocephala kalelai* je běžným parazitem norníka šedavého (*Clethrionomys rufocanus*), méně častěji norníka rudého (*Clethrionomys glareolus*) ve Skandinávii (Haukisalmi et al., 2006). Oproti ostatním tasemnicím *Paranoplocephala* (*sensu stricto*) je strobila této tasemnice poměrně krátká (95 – 167 mm), články jsou úzké (0,98 – 2,06 mm) a drobnější je i skolex (0,6 – 0,97 mm). Navzdory odlišnému hostiteli se jedná o sesterský druh tasemnice *Paranoplocephala jarelli* (Haukisalmi et al. 2004). Divergence obou druhů pravděpodobně začala v západní Eurasii, přičemž tasemnice *P. jarelli* kolonizovala území východní Beringie spolu se svým hlavnímhostitelem, hrabošem severským (*Microtus oeconomus*), zatímco druh *Paranoplocephala kalelai* vznikl během přesunu z původního hostitele hraboše severského (*M. oeconomus*), nebo jeho předchůdce na norníka šedavého (Haukisalmi et al., 2007).

3.1.1.2.5 *Paranoplocephala macrocephala*

Tento druh byl poprvé popsán poprvé u pytlonoše nížinného (*Geomys bursarius*), jako *Andrya macrocephala*. Na základě morfologických znaků, jako je síťovitá struktura časné dělohy byla přeřazena do rodu *Paranoplocephala* (Haukisalmi et al., 2003). Nyní je tato tasemnice považována za čistě Nearktický druh, přestože byla v minulosti popsána u několika druhů hrabošů (Arvicolinae) v Evropě a na Sibiři. Tasemnice dříve identifikované, jako *Paranoplocephala macrocephala* pravděpodobně ve skutečnosti představovaly druhy *P. omphalodes*, *P. gracilis* a *P. blanchardi* (Haukisalmi et al., 2003). Jedná se o parazita hrabošů rodu *Microtus*, a pytlonošů rodu *Geomys*. Jedince parazitující u hrabošů rodu *Microtus* a pytlonošů rodu *Geomys* není možné odlišit morfologicky a pravděpodobně se tedy jedná o jeden druh (Haukisalmi et al., 2003).

3.1.1.3 Tasemnice rodu *Paranoplocephala* parazitující u norníků (*Clethrionomys*)

Na území Holarktického regionu bylo nalezeno 6 druhů tasemnic rodu *Paranoplocephala* (*sensu lato*) parazitujících u norníků rodu *Clethrionomys*, z toho dva u norníka šedavého (*Clethrionomys rufocanus*) a čtyři u norníka tajgového, *Clethrionomys rutilus* (Haukisalmi et al., 2007b). Z těchto druhů jsou pouze tasemnice *Paranoplocephala buryatiensis*, *Paranoplocephala longivaginata* a *Paranoplocephala kalelai* přímo specializované na norníky rodu *Clethrionomys*. Tasemnice *Paranoplocephala gracilis* a *Paranoplocephala primordalis* jsou hostitelsky generalističtí parazité a kromě norníků parazitují v Evropě a Severní Americe také u hrabošů rodu *Microtus* (Haukisalmi et al., 2007b). Výskyt tasemnice *Paranoplocephala gracilis* byl například zaznamenán v tenkém střevě hraboše mokřadního (*Microtus agrestis*) na území Československa (Tenora and Murai, 1980) Pouze v jednom výjimečném případě se u norníka tajgového vyskytovala aljašská tasemnice *P. batzlii*, která je jinak považována za parazita hraboše severského (Haukisalmi et al., 2006).

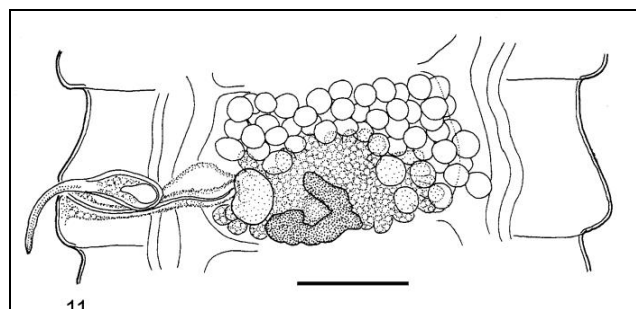
3.1.1.3.1 *Paranoplocephala buryatiensis*

Haukisalmi et al. (2007) popsali Tasemnici *Paranoplocephala buryatiensis* jako parazita specializovaného na norníka šedavého (*Clethrionomys rufocanus*), ačkoliv příležitostně byla nalezena i u hraboše východního (*Microtus fortis*). Vyskytuje se od území Burjatské republiky až k severovýchodní Sibiři a přestože přesná západní hranice výskytu není známa, nebyla stejně jako tasemnice *P. longivaginata* nikdy zaznamenána na území severní Evropy, navzdory přítomnosti populací jejich hostitelů (Haukisalmi et al., 2009a). Východní rozšíření je pravděpodobně ohraničeno řekami Kolyma a Omolon. V nejvýchodnějších částech Ruska a na Aljašce se *P. buryatensis*, ani *P. longivaginata* nevyskytují (Haukisalmi et al., 2006). Charakteristickým znakem tohoto druhu je stejně jako u *P. longivaginata* protáhlá pochva a cirrus přesahující cirrový váček až 1,5 krát (Obr. 5). Oproti tasemnici *Paranoplocephala longivaginata* se vyznačuje širšími články (1,7 – 2,9 mm) a celkově robustnější strobilou (Haukisalmi et al., 2007).

3.1.1.3.2 *Paranoplocephala longivaginata*

Tato tasemnice byla popsána u norníka tajgového (*Clethrionomys rutilus*) a sekundárně také u veverky obecné (*Sciurus vulgaris*) v Burjatsku a v sousední oblasti Amurskaya. Kromě Burjatska a přilehlých oblastí byla nalezena u norníka šedavého v severovýchodní části Sibiře. Výskyt této tasemnice v severozápadní Americe nebyl potvrzen (Haukisalmi, 2009a). Na základě výsledků analýzy mitochondriálního DNA (COI) a ribozomálního RNA 28S je *Paranoplocephala longivaginata* pravděpodobně sesterským druhem severoamerické tasemnice *Paranoplocephala primordalis*. (Wickström, 2005). Linie vedoucí k *P. buryatensis* a *P. longivaginata* se nejspíš oddělila od předchůdce *P. primordalis*, který zachoval vazbu na norníky rodu *Clethrionomys*. Tato divergence mohla být způsobena kolonizací Severní Ameriky zástupci rodu *Clethrionomys*, ke které na základě fosilních nálezů došlo zhruba před milionem let (Haukisalmi, 2007).

Obr. 5 zralý článek tasemnice *P. longivaginata*

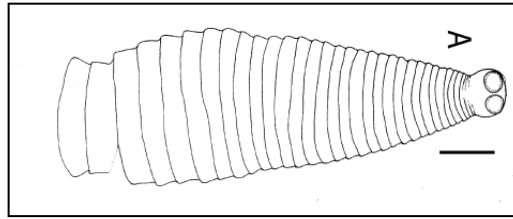


Převzato z: Haukisalmi et al. (2007)

3.1.1.4 Tasemnice rodu *Anoplocephaloides*

Tasemnice rodu *Anoplocephaloides* jsou charakteristické krátkou a širokou strobilou, jednou sadou genitálií v každém článku, antiporální pozicí varlat, nápadným skolexem s anteriorálně umístěnými přísavkami, viditelně odděleným od strobily (obr. 6) a tubulární časnou dělohou (Rausch, 1976). Od ostatních tasemnic se liší také lokalizací v těle hostitele. Zatímco většinu druhů tasemnic parazitujících u hlodavců lze najít v prvních dvou částech tenkého střeva (dvanáctníku a lačníku), tasemnice rodu *Anoplocephaloides* žijí v terminální části kyčelníku, nebo ve slepém střevě (Haukisalmi et al., 2009b).

Obr. 6 Strobila a skolex Tasemnice rodu *Anoplocephaloides*



Převzato z: (Haukisalmi et al., 2010)

Jedná se o hojně parazity eurasijských hrabošů z podčeledi Arvicolinae a severoamerických Pytlonošů čeledi Geomyidae (Haukisalmi et al., 2008). Tasemnice *Anoplocephaloides infrequens* a *Anoplocephaloides troeschi* jsou například parazité severoamerického pytlonoše nížinného (*Geomys bursarius*) a hraboše pensylvánského (*Microtus pensylvanicus*). U holarktických lumíků rodu *Lemmus* a severoamerického lumíka *Synaptomys borealis* parazitují druhy *Anoplocephaloides lemmi* a *Anoplocephaloides kontrimavichusi* (Haukisalmi et al., 2008). Jelikož jsou tyto tasemnice považovány za základní linii v rámci rodu *Anoplocephaloides*, stejně jako lumíci uvnitř kmene Arvicolinni, je pravděpodobné, že vznikly společnou diverzifikací se svými hostiteli (Haukisalmi et al., 2008).

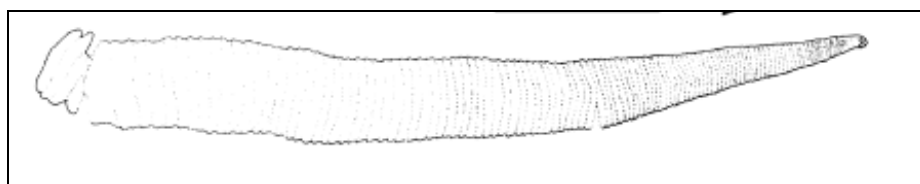
3.1.1.4.1 *Anoplocephaloides dentata*

Tasemnice *Anoplocephaloides dentata*, dříve označovaná, jako *Paranoplocephala brevis* je charakteristickým parazitem hrabošů rodu *Microtus* a *Chionomys* v Palearktické oblasti, s náhodným výskytem u norníků (*Clethrionomys*), myšic (*Apodemus*) a křečků rodu *Cricetulus* (Haukisalmi 2009a). Tasemnice *Anoplocephaloides dentata* parazitující u hlodavců v Palearktické oblasti byly dříve považovány za jeden druh s výjimkou *Anoplocephaloides dentatoides*, tasemnice žijící na ostrově Hokkaido, která se pravděpodobně oddělila během změny hostitele z hraboše rodu *Microtus* na norníka šedavého (*Clethrionomys rufocanus*) (Sato et al., 1993). Nedávné molekulární fylogenetické analýzy ukázaly, že druh *Anoplocephaloides dentata* je na území Holarktické oblasti ve skutečnosti složen z minimálně pěti více méně kryptických druhů, přičemž čtyři z nich se vyskytují v západní Eurasii a jeden na území Beringie (Haukisalmi et al., 2009a).

3.1.1.4.2 Rozdělení rodu *Anoplocephaloides*

Rod *Anoplocephaloides*, tak jak jej popsal (Rausch, 1976) obsahoval velké množství heterogenních skupin druhů, parazitujících u různých druhů hlodavců, ale také u zajícovců (Lagomorpha) a lichokopytníků (Perissodactyla). Proto časem došlo k rozdělení tohoto rodu na více specifických skupin, například Genov et al. (1990) založil pro zajícovce (Lagomorpha) rod *Leporidaotaenia*. Na základě morfologických znaků a molekulární analýzy mitochondriálního DNA navrhl Haukisalmi et al. (2009b) samostatný monofyletický rod *Microcephaloides* pro tasemnici *Anoplocephaloides variabilis* a příbuzné druhy parazitující u hrabošovitých (Arvicolinae) a slepcovitých (Spalacidae) hlodavců. Morfologicky se tasemnice rodu *Microcephaloides* liší od skupiny *Anoplocephaloides* užší a protáhlejší strobilou, menším skolexem s přísavkami umístěnými více po jeho stranách a přítomností krčku. Na rozdíl od tasemnic rodu *Anoplocephaloides* druhy rodu *Microcephaloides* parazitují ve dvanáctníku (Haukisalmi et al., 2009b).

Obr. 7 Tasemnice rodu *Microcephaloides*



Převzato z: (Haukisalmi et al., 2009b)

Z fylogenetického hlediska jsou rody *Anoplocephaloides* a *Microcephaloides* blízce příbuzné tasemnicím rodu *Paranoplocephala*, se kterými společně v rámci podčeledi Anoplocephalinae tvoří korunový klad specializovaný na hrabošovité hlodavce (Haukisalmi, 2008).

Tasemnice parazitující u afrických hlodavců: *Anoplocephaloides acanthocirrosa* a *Anoplocephaloides isomydis*, dříve řazené do rodu *Anoplocephaloides* byly přeřazeny do nového rodu *Afrobaeria*. Hlavní odlišnost spočívá v morfologii anteriorálních částí těla, strobily a skolexu. Zatímco tasemnice rodu *Anoplocephaloides* mají skolex oddělený od prvního článku strobily nápadným zaškrčením, u tasemnic rodu *Afrobaeria* je skolex nevýrazný a přechází ve strobilu bez patrného oddělení. (Haukisalmi, 2008).

3.1.2 Tasemnice čeledi Hymenolepididae

Tasemnice čeledi Hymenolepididae jsou všudypřítomní parazité ptáků, hlodavců, netopýrů a ostatních savců. Czaplinski & Vaucher (1994) uvádějí, že existuje 620 druhů těchto tasemnic zařazených do 34 rodů, z nichž osm jsou primární, nebo výluční parazité hlodavců. Tasemnice rodu *Hymenolepis sensu stricto* a *Rodentolepis* jsou nesporně rody s největším počtem druhů tasemnic parazitujících u hlodavců (Haukisalmi et al., 2010a).

3.1.2.1 Tasemnice rodu *Hymenolepis*

Tasemnice krysí (*Hymenolepis diminuta*) a příbuzné druhy, označované, jako *Hymenolepis sensu stricto* jsou charakterizované přítomností rudimentárního rostella bez háčků (Czaplinsky and Vaucher, 1994). Jejich osmoregulační kanály jsou propojené příčnou anastomozou, varlata jsou umístěná v jedné řadě a děloha je váčkovitá. Vajíčka těchto tasemnic jsou opatřena silným vnějším pláštěm (Mas – Coma and Tenora, 1997). Vývoj těchto tasemnic je nepřímý. Pro vývin v infekční cysticerkoid musí být vajíčka pozřena členovcem, například potěmníkem skladištním (*Tribolium confusum*), nebo potěmníkem moučným (*Tenebrio molitor*). V současnosti je do rodu *Hymenolepis* zařazeno 11 druhů parazitujících u hlodavců, ale pravděpodobně zde existuje řada nepopsaných kryptických druhů (Makarikov et al., 2013).

Například tasemnice *Hymenolepis diminuta* byla zaznamenána na celém světě u více než osmdesáti druhů hlodavců, ale je pravděpodobné, že se ve skutečnosti jedná o více různých druhů. Haukisalmi et al. (2010a) pomocí molekulární analýzy ribozomálního RNA zjistili, že skutečné tasemnice krysí (*Hymenolepis diminuta*) parazitující u hlodavců rodu *Rattus* jsou geneticky odlišné od morfologicky velmi podobných tasemnic nalezených u myšic rodu *Apodemus* (Haukisalmi et al., 2010a). Potvrdila se tak nezávislost druhů, jako je například *Hymenolepis hibernica* zaznamenaná u myšice křovinné (*Apodemus sylvaticus*) v Irsku, nebo *Hymenolepis pseudodiminuta*, parazitující u japonské myšice východní (*Apodemus speciosus*).

3.1.2.2 Tasemnice rodu *Aostrilepis*

Tento rod byl založen pro tasemnici *Hymenolepis horrida*, která byla popsána v Německu u potkana obecného (*Rattus norvegicus*). Od ostatních tasemnic rodu *Hymenolepis* se tasemnice rodu *Aostrilepis* liší úplnou absencí rostella (Mas Coma & Tenora, 1997). Molekulární analýza ribozomálního DNA potvrdila nezávislost a monofyletismus rodu *Aostrilepis* (Haukisalmi et al., 2010a). Výskyt tasemnice popsané, jako *Aostrilepis horrida* byl často zaznamenán u různých druhů hlodavců na území Holarktického regionu. Například (Haukisalmi et al., 2009a) jej během studie tasemnic v Burjatské republice našel u hrabošů rodu *Microtus*, u myšic rodu *Apodemus* a příležitostně u křečička daurského (*Cricetulus barabensis*). Aplikace molekulární analýzy ukázala, že v rámci komplexu *Aostrilepis horrida* existuje minimálně deset morfologicky nepříliš odlišných druhů (Haukisalmi et al., 2009a). Na území Palearktického regionu byly kromě *A. horrida* popsány: *Aostrillepis beringiensis*, parazitující u lumíků rodu *Lemmus* na poloostrově Čukotka, *A. microtis*, parazit hrabošů rodu *Microtus* z pohoří Altaj, záposibiřská *A. macrocirrosa* a tasemnice *A. tenuicirrosa* nalezená u norníků rodu *Clethrionomys* (Makarikov et al., 2011a). U norníků v jihovýchodní části Ruska se vyskytuje také *A. intermedia* (Makarikov et al., 2011b) a *A. Gulyaevi* (Makarikov, 2013). *Aostrilepis Janicki* byla popsána u Hryzce vodního ve Švýcarsku (Makarikov, 2013). Dále se ukázalo, že tři z těchto druhů považovaných původně za palearktické: *A. beringiensis*, *A. janickii* a *A. macrocirrosa* jsou výskytem rozšířené i na oblasti Východní Beringie (Makarikov et al., 2013). Na západním pobřeží severní ameriky byla popsána tasemnice *A. mariettavogae* u křečka kalifornského (*Peromyscus californicus*) a *A. schilleri* u pytlonošů rodu *Thomomys*. (Makarikov et al., 2013). Tyto druhy lze od sebe odlišit na základě tvaru a velikosti cirru, počtu varlat a podle hostitelského druhu. (Makarikov 2011a)

3.1.2.3 Tasemnice rodu *Rodentolepis*

Rod *Rodentolepis* byl založen pro všechny tasemnice čeledi Hymenolepididae se skolexem opatřeným háčky (Czaplinski & Vaucher, 1994). Nedávná molekulární analýza nepotvrdila monofyletismus tohoto rodu. Kromě pěti druhů parazitujících u hlodavců jsou do této skupiny zařazeny také druhy rodu *Stafylocystis* parazitující u rejsků (Soricidae) a *Vampirolepis*, tasemnice parazitující u netopýrů (Haukisalmi et al., 2010a).

Základní větev (*fraterna*) obsahuje tři druhy parazitující u hlodavců rozpoznatelné na základě tvaru háčků: *Rodentolepis fraterna* parazitující u myši (*Mus*), nepopsaný druh nalezený u křečička daurského (*Cricetulus barbensis*) na území Burjatské republiky, který se od tasemnice *R. fraterna* lišil delšími háčky (Haukisalmi et al., 2009b) a nepopsaný druh zaznamenaný u myšky drobné (*Micromys minutus*). Dalšími parazity hlodavců z tohoto rodu jsou tasemnice *Rodentolepis straminea* parazitující u myšic rodu *Apodemus* a *Rodentolepis microstoma*, parazit myši. Přestože nejsou blízce příbuzné, z morfologického hlediska se jedná o takřka identické druhy (Haukisalmi et al., 2010a), lze je rozlišit podle přítomnosti polárních filament, která se nacházejí ve vajíčkách *R. microstoma*, ale nikoliv u *A. straminea*. Tento znak se vyskytuje pouze u základní skupiny tasemnic parazitujících u myšovitých hlodavců a pravděpodobně sekundárně zanikl u odvozenějších linií, jako je *A. straminea* a u tasemnic parazitujících u rejsků a netopýrů (Haukisalmi et al., 2010a).

3.1.3 Tasemnice čeledi Catenotaeniidae

Tasemnice čeledi Catenotaenidae jsou výlučnými parazity hlodavců a vyskytují se u tří z pěti jejich podřádů: myšovci (Myomorpha), veverkočelistní (Sciuromorpha) a bobrovití (Castorimorpha). V současnosti existuje 17 druhů, jejichž zástupci nejčastěji parazitují u čeledi myšovití (Muridae) a křečkovití, Cricetidae (Haukisalmi et al., 2010b). Čeleď Catenotaeniidae je rozdělena do dvou podčeledí: Catenotaeniinae a Skrjabinotaeninae, která obsahuje rody *Skrjabinotaenia* a *Meggittina* (Tenora et al., 1980). Jako všechny tasemnice řádu Cylophylidea mají i tasemnice rodu *Catenotaenia* skolex opatřený čtyřmi kruhovými přísavkami. Varlata jsou početná a umístěná v kaudální části článků. Děloha je tubulární s mnoha postraními větvemi (Tenora et al., 1980). Taxonomické určení je náročné, neboť u těchto tasemnic chybí rostellum, háčky a celkově jsou anatomicky uniformní. Identifikace jednotlivých druhů byla v minulosti založena na počtu děložních větví, což vedlo k příliš širokému pojetí jednotlivých druhů a rozsáhlému spektru přiřazených hostitelských druhů. Například tasemnice *Catenotaenia pusilla* byla identifikována minimálně u 20 druhů hlodavců náležících do osmi rodů. (Haukisalmi et al., 2010b)

Tenora et al. (1992) navrhli jako určující znak tvar proglotidy. Tento přístup umožnil přesnější vymezení druhu *Catenotaenia pusilla*, který je nyní považován za parazita specializovaného na myš domácí (*Mus musculus*).

Haukisalmi et al. (2010b) provedli revizi taxonomie tasemnic rodu *Catenotaenia* v Eurasii a přinesl první fylogenetickou hypotézu na základě analýzy sekvencí ribozomálního RNA 28S. Analýza nepotvrdila rozdělení čeledi Catenotaeniidae na podčeledi Catenotaeniinae a Skrjabinotaeniinae. Místo toho se ukázalo, že hlavní rozdělení existuje mezi eurasijskými a bazálními Nearktickými druhy. Fylogenetická struktura a rozšíření Eurasijských tasemnic čeledi Catenotaenidae naznačuje, že vznikly u myšovitých hlodavců (Muridae), možná u myšic rodu *Apodemus*. Divergence eurasijských druhů rodu *Catenotaenia* následně probíhala souběžně s divergencí jejich hostitelských druhů s výjimkou druhu *Catenotaenia dendritica*, který vznikl nejspíš během změny hostitele z hlodavce čeledi myšovitých na veverka (Haukisalmi et al., 2010b). Korunový klad eurasijských tasemnic rodu *Catenotaenia* sestává pouze z druhů nalezených u křečkovitých (Cricetidae) hlodavců a ze tří terminálních druhů vyskytujících se pouze u hrabošovitých hlodavců. Celkem se na území Eurasie vyskytuje 7 odlišitelných linií, z nichž tři jsou nově popsány: *Catenotaenia microti* nalezená u hrabošů rodu *Microtus* z Kazachstánu, dále *Catenotaenia cricetuli* u křečička daurského a *Catenotaenia Apodemi* u myšice východosibiřské, obě nalezené na území Burjatské republiky (Haukisalmi et al., 2009a).

Monofyletismus byl potvrzen pouze u čeledi Skrjabinotaeniinae. U této Africké linie došlo k odštěpení druhů *Skrjabinotaenia* a *Meggittina*, tasemnic parazitujících u hlodavců z čeledi myšovití (Muridae) a Nesomyidae (Madagaskarské endemické druhy). Tyto tasemnice se pravděpodobně přesunuly na hlodavce čeledi Nesomyidae během kolonizace afrického kontinentu myšovitými hlodavci, což naznačuje i skutečnost, že se oblasti výskytu překrývají a tasemnice *Skrjabinotaenia* i *Meggittina* se vyskytují u obou rodů (Haukisalmi, 2010b).

3.2 Hlodavci jako meziphostitelé tasemnic

3.2.1 Tasemnice rodu *Mesocestoides*

Tasemnice rodu *Mesocestoides* jsou zástupci s výjimkou Austrálie kosmopolitně rozšířené čeledi Mesocestoididae a v dospělosti parazitují v tenkém střevě šelem. Charakteristickým znakem tohoto rodu je umístění genitálního póru ve středu ventrální části článku a rozdělení vaječníku a vitelinní žlázy do dvou laloků (Rausch, 1994). Životní cyklus těchto tasemnic vyžaduje dva meziphostitele. V prvním meziphostiteli, kterým je roztoč (Oribatei) vzniká cysticerkoid, který je následně pozřen druhým meziphostitelem, nejčastěji hlodavcem, ale také to mohou být plazi, obojživelníci, nebo ptáci. V tělních dutinách se formuje další larvální stadium, tetrahydrium, které je schopno nepohlavního množení. Tetrahydria těchto tasemnic byla zaznamenána u více než 200 druhů obratlovců (Zalesny and Hildebrand, 2011). Jelikož u těchto tasemnic chybí rostellum, je hlavním identifikačním znakem u dospělých stadií tvar cirrového vaku a pozice pohlavních orgánů (Literák et al., 2006). Určení druhu podle morfologických znaků tetrahydria u meziphostitele je téměř nemožné (Zalesny and Hildebrand, 2011). Velmi častým parazitem lišek obecných v Evropě je tasemnice *Mesocestoides litteratus* (Literák et al., 2006). Její zvýšený výskyt oproti ostatním druhům byl potvrzen například molekulární analýzou DNA larválních stadií tasemnic rodu *Mesocestoides* provedenou u několika druhů hlodavců v Polsku. (Zalesny and Hildebrand, 2011).

Obr. 8 Tetrahydridia tasemnice r. *Mesocestoides*



Upraveno [20. 3. 2014] dle<<http://www.studyblue.com/notes/n/parasitology-midterm/deck/3914602>>

3.2.2 Tasemnice *Taenia taeniaeformis* a *Taenia crassiceps*

Taenia taeniaeformis je celosvětově rozšířeným parazitem kočkovitých šelem. V Evropě byla zaznamenána u divokých i domácích koček, u psů a kunovitých šelem (Fuehrer, 2012). Jejím nejvýznamnějším mezihostitelem jsou hlodavci z podčeledí Murinae a Arvicolinae. Metacestody tvoří několika milimetrové žlutobílé cysty (*Cysticercus fasciolaris*), které se vyvíjejí v jaterní tkáni mezihostitele (Fuehrer, 2012). Tyto cysty obsahují 5 – 200 mm dlouhé a až 7 mm široké strobilocerky. Skolex je opatřen 26 – 38 háčky dosahující délky 250 - 400 μm . Myšovití a hrabošovití hlodavci jsou také mezihostiteli tasemnice *Taenia crassiceps*. Metacestody této tasemnice dosahují délky od jednoho do sedmi milimetrů a jejich skolex nese 28 – 39 háčků. Lokalizovány byly ve svalech, v podkoží, v břišní a hrudní dutině a výjimečně také v oku (Petavy et al., 2003). Larva tvoří měchýřkovitý útvar, ve kterém probíhá nepohlavní množení. Z hlediska lidského zdraví se nejedná o významné druhy, přestože bylo v minulosti zaznamenáno několik ojedinělých případů nakažení v rozvojových zemích. Těmito tasemnicemi tasemnicí se mohou nakazit lidé se sníženou imunitou (Terrazas, 2008).

3.2.3 Měchožil bublinatý (*Echinococcus multilocularis*)

Měchožil bublinatý (*Echinococcus multilocularis*) je drobná tasemnice z čeledi Taenidae. V dospělosti dosahuje délky pouze 1,2 – 4,5mm a její tělo je tvořeno čtyřmi až pěti články. Skolex je opatřen dvojitým věncem háčků. Dospělá tasemnice produkuje v tenkém střevě po dobu jednoho až čtyř měsíců vajíčka, která se s výkaly dostávají do vnějšího prostředí, kde jsou pozřeny mezihostitelem (Nonaka et al., 1996). Po pozření mezihostitelem onkosféra proniká střevní mukózou do žil, nebo lymfatických cév. Vyvíjí se především v játrech, ale může tvořit metastáze i v ostatních tkáních. Tvoří tzv. alveokok, strukturu tvořenou mnoha váčky, prorůstající okolní vazivovou tkáň. (Eckert et al., 2001). Na vnitřní zárodečné vrstvě alveokoku se tvoří protoskolexy. Produkce protoskolexů trvá 20 – 35 dní a infekce schopné lze najít za 40 – 60 dní (Eckert, 2001).

Výskyt a mezihostitelé měchožila bublinatého

Výskyt této tasemnice je omezen pouze na severní polokouli, lze ji najít v několika zemích střední a západní Evropy, v některých státech Severní Ameriky a také na území severní a centrální Eurasie. V Evropě je typický životní cyklus tohoto parazita spjatý s liškou obecnou (*Vulpes vulpes*) jako definitivním hostitelem a s hlodavci zejména čeledi hrabošovitých jako mezihostiteli (Eckert et al., 2001). Méně často bývají definitivními hostiteli i jiné psovitě, nebo kočkovité šelmy včetně domácích psů a koček. Eckert et al. (2001) uvádí jako nejvýznamnější mezihostitele v Evropě hryzce vodního (*Arvicola terrestris*) a hraboše polního (*M. arvalis*). Přestože lišky preferují drobné hraboše, změnil jídelníček v případě, že vzroste abundance hryzce vodního v prostředí (Weber and Aubrey, 1993). Během analýzy žaludků lišek odchycených v blízkosti Curychu byl Hryzec vodní nejčastěji nalezeným potenciálním mezihostitelem (Hofer et al., 2000). O prevalencích u hlodavců je k dispozici málo údajů, ale obecně jsou ve srovnání s liškami ze stejné oblasti (20 - 60 %) poměrně nízké, kolem 1 - 6 % (Hofer et al., 2000). Navzdory tomu byla ve Francii a Švýcarsku objevena vysoce endemická ohniska infekcí u hlodavců, kdy prevalence u hryzce vodního dosahovaly až 39 % (Hanosset et al., 2008).

Účelem studie prováděné Hanossetem et al. (2008) na území Valonska (Jižní Belgie) bylo získat data o prevalenci u lišky obecné a u potenciálních mezihostitelů. Bylo odchyceno celkem 990 lišek obecných *Vulpes vulpes* a 1249 hlodavců a hmyzožravců Náležících k druhům: Myšice křovinná (*Apodemus sylvaticus*), hryzec vodní (*Arvicola terrestris*), norník rudý (*Clethrionomys glareolus*), hraboš polní (*Microtus arvalis*), hraboš mokřadní (*M. agrestis*) a rejsek obecný (*Sorex araneus*). S ohledem na vysokou úroveň infekce u lišek, vysoké srážky a přítomnost potravy pro hraboše polního a hryzce vodního bylo překvapivé, že pouze 0,16 % drobných hlodavců bylo infikováno larvami a pouze dvě zvířata z 1249 odchycených náležela druhu *A. terrestris*. Nízká prevalence u hraboše polního může znamenat, že tento druh ve vybraných lokalitách nehraje podstatnou roli ve vývojovém cyklu *E. Multilocularis*. Její příčinou také může být vysoká mortalita u infikovaných jedinců. Naopak vysoká prevalence 11,7 % byla zaznamenána u ondatry pižmové. Pozitivní korelace mezi prevalencí u lišek a ondatry byla zaznamenána ve všech sledovaných lokalitách. Přežití vajíček *E. multilocularis* je závislé na klimatických podmínkách, zejména na srážkách a vlhkosti.

Ve vlhké půdě jsou vhodné podmínky pro persistenci parazita a právě taková stanoviště jsou obývána ondatrami (Hanosset et al., 2008). Navíc se tento druh dožívá vyššího věku, než hrabošovití hlodavci a u starších jedinců bylo procento infekce vyšší, než u juvenilních. Ondatry, jako hostitelé měchožila zhoubného byly v minulosti popsány na území Holandska a severního Německa, ale s nízkými prevalencemi. Matty et al. (2012) a Roming et al. (2011) navzdory tomu zaznamenali vysoké prevalence v endemických oblastech v Jihovýchodní Belgii (22,1 %) a v jižním Německu (26 – 42 %). Přestože se ondatra pižmová jeví jako vhodný mezihostitel pro měchožila zhoubného, v přirozených podmínkách není běžnou kořistí lišky obecné (Mathy et al., 2009). V Belgii jsou ondatry, jakožto škůdci loveny profesionálním týmy a mrtvá těla jsou nechávána na říčním břehu, kde jsou dostupné liškám a mohou tak hrát lokálně významnou roli v životním cyklu *E. multilocularis* (Hanosset et al., 2008). Výsledky studií přesto ukazují vysokou citlivost ondatery na tuto tasemnici, díky čemuž by mohly sloužit, jako bioindikátor při studiích epidemiologie této parazitické infekce (Hanosset et al., 2008).

Měchožil bublinatý ve městech

Alveolární echinokokóza je obecně považována za jedno z nejnebezpečnějších zoonotických onemocnění způsobených tasemnicí u člověka. Hlavním definitivním hostitelem a zdrojem nákazy pro člověka je liška obecná (*Vulpes vulpes*), přičemž s růstem populací v některých evropských zemích, zejména ve městech může vzrůstat riziko infekce. Nedávné studie městských lišek v Zurychu ukázaly, že hryzec vodní je nejčastější mezihostitel této tasemnice. Prevalence měchožila zhoubného v Zurychu dosahovaly 20 % procent u hryzce vodního, 47 % u městských lišek v zimních měsících a 67% u lišek v přilehlých oblastech. (Hofer et al., 2000). Objevení měchožila u městských lišek a hryzců pocházejících z vysoce endemických zdrojů ve veřejném parku přineslo důkazy o existenci parazitického cyklu v městských částech. Prevalenci tasemnice *Echinococcus multilocularis* je možné snížit pravidelným rozmísťováním návnad obsahujících praziquantel, účinné anthelmintikum působící proti dospělým tasemnicím. (Schwarzenbach, 2004) demonstroval, že kontaminace vajíčky tasemnice *Echinococcus multilocularis* v městských oblastech může být redukována na velmi nízkou úroveň pomocí návnad manuálně rozmísťovaných v měsíčních intervalech.

V rámci studie byly nastraženy návnady pro lišky obsahující parazitanquel v pěti blocích o velikosti 1km². Hraboši v těchto blocích byli porovnáváni s jedinci z pěti kontrolních bloků o stejné velikosti bez návnad. Ze 469 zvířat byla infekce pozorována u 41 (8,7 %) U sedmnácti infikovaných jedinců bylo nalezeno od 14 do 244400 protoskolexů z čehož vyplývá, že 3,6 % dospělých odchycených jedinců bylo infekce schopných. Množství infikovaných výkalů v blocích opatřených návnadami bylo nižší, než v kontrolních blocích, v důsledku čehož můžeme předpokládat výskyt méně vajíček tohoto a pravděpodobně i ostatních druhů tasemnic. Přesto nedošlo ke snížení míry infekce. Infikovaní hraboši přežijí několik měsíců a někteří z nich byli pravděpodobně infikováni před, nebo krátce po položení návnad. Vajíčka měchožila mohou přežít po 8 měsíců na podzim a v zimě a do tří měsíců v létě (Veit et al., 1995). Parazit tedy může přežít, i když je finální hostitel v ošetřené oblasti bez infekce, protože mezihostitelé zůstávají v kontaktu s infekce schopnými vajíčky (Schwarzenbach, 2004).

3.3 Působení tasemnic na organismus hostitele

3.3.1 Vliv měchožila bublinatého (*Echinococcus multilocularis*) na hostitele

Ne každý kontakt s touto tasemnicí vede nutně k infekci parazitem. V raných stádiích infekce záleží úspěch vyvíjejícího se larválního stadia na jeho odolnosti vůči obranné reakci imunitního systému hostitele (Gottstein, 1992). Nejdůležitější roli v imunitní reakci na parazita pravděpodobně hrají T - lymfocyty. Rezervoárem těchto cytotoxických buněk je u savců slezina, jejíž hmotnost v reakci na infekci parazitem roste (John, 1995).

Během studie prováděné Schwarzenbachem et al. (2004) v Curychu a přilehlých přírodních areálech byla zaznamenána klesající hmotnost sleziny u hryzců vodních (*Arvicola terrestris*) z oblastí, kde byla snížena kontaminace vajíčky měchožila zhoubného pomocí paraziquantelových návnad. Naopak u hryzců odchycených v kontrolních oblastech, kde nebyly umístěny návnady, byla hmotnost sleziny prokazatelně vyšší.

Lišily se také frekvence napadení roztoči, přičemž jedinci infikovaní měchožilem byli roztoči napadeni méně často, než neinfikovaní. Protože buněčná imunita je důležitá při obraně proti roztočům, potvrzují tyto výsledky hypotézu, že výskyt jednoho parazita, v tomto případě měchožila zhoubného může vést k aktivaci buněčné imunity a současně posílit imunitní reakci na jiného parazita (Schwarzenbach et al., 2004).

V souvislosti s vrozenou imunitou bylo zjištěno, že *E. granulosus* je schopen inhibice komplementu (C3), díky čemu se vyhne poškození (Breijo et al., 2008). Dále se ukázalo, že makrofágy mají v průběhu infekce oslabenou schopnost stimulovat proliferaci Th - lymfocytů v systému specifické imunitní reakce. Mejri and Gottstein (2006) tuto sníženou schopnost aktivace T - lymfocytů spojují s nízkou expresí stimulačních proteinů CD80 a CD86 na povrchu makrofágů. Podobně jako u makrofágů byl zaznamenán nedostatek aktivačních molekul CD80, CD8 a MHC II u dendritických buněk izolovaných z peritonea infikovaných myší (Mejri et al. 2011). Na základě těchto poznatků je možné spekulovat o tom, zda jsou tyto sub populace makrofágů a dendritických buněk následkem infekce tasemnicí *Echinococcus* spp. a mají schopnost potlačit aktivaci T buněk a omezit tak záněty a imunopatologické stavy, na nichž se tyto buňky podílejí (Hernandez et al., 2012).

3.3.2 Vliv tasemnice krysí (*Hymenolepis diminuta*) na organismus hostitele

Inbreední kmeny laboratorních myší BALB/c a C57BL/6 vylučují červy po 9 – 14 dnech od primární infekce. V případě sekundární infekce je parazit vyloučen již po 2 – 4 dnech, díky imunologické paměti (Hernandez et al., 2012). Imunitní reakce na parazita je u myši realizovaná zejména prostřednictvím T-lymfocytů typu TH2. Tyto buňky specifické imunity produkují interleukiny (zejména IL-4, IL-5 a IL-13), což jsou bílkoviny stimulující růst a diferenciaci B-lymfocytů, buněk zodpovědných za tvorbu účinných protilátek. Dále dochází k hyperplazii pohárkových buněk produkujících mucinozní hlen ve vnitřních orgánech, což vede k vypuzení helminta (McKay, 2010).

Vypuzení parazita je kriticky závislé na aktivátoru transkripce, proteinu (STAT)-6, který hraje klíčovou roli v produkci interleukinu IL – 4. Přesný základ rozdílu v reakci potkanů a myši není zřejmý a spektrum činností imunitního systému je u obou druhů velmi podobné s tím, že jejich rozsah je u potkanů menší. (McKay, 2010).

3.3.2.1 Vliv tasemnice krysí na průběh zánětlivých onemocnění

Hunter et al. (2005) testoval průběh zánětu střev po předchozím napadení tasemnicí *H. diminuta* u laboratorních myši. Byla provedena intrarektální aplikace di - nitrobenzen sulfonové kyseliny (DNBS), což způsobilo akutní zánět střev s maximální závažností během druhého až třetího dne od aplikace. Myši infikované tasemnicí *H. diminuta* osm dní před aplikací DNBS byly před zánětem chráněny se stejným, nebo vyšším účinkem, než při aplikaci protizánětlivých léčiv (Hunter et al., 2005). Protizánětlivý efekt měla ale pouze životaschopná infekce. Aplikace mrtvých a poškozených cysticerkoidů orální sondou neměla na průběh střevního zánětu vliv. Ve střevech myši s vyřazeným aktivátorem transkripce STAT6 byl pozorován vývoj dospělých jedinců a zároveň u nich propukl zánět, z čehož vyplývá, že pro inhibici střevního zánětu je nezbytné, aby byl parazit vyloučen (Hunter et al., 2005). U myši s vyřazenými pomocnými lymfocyty CD4⁺ sice došlo k vyloučení tasemnice, ale nikoliv k inhibici zánětu vyvolanému působením DNBS. V průběhu infekce *H. diminuta* byla také zaznamenána zvýšená produkce Interleukinu IL – 10, hlavního tlumivého cytokinu. Neutralizace interleukinu IL - 10 redukovala protizánětlivý účinek infekce tasemnicí (Hunter et al., 2005).

Fenotyp nove vznikajících makrofágů (AMM)⁴ ovlivňují interleukiny IL - 4 a IL – 13, jejichž produkce je typická pro TH2 lymfocyty spojené s parazitární infekcí. Tyto makrofágy jsou zapojovány do obnovy tkání po zranění a jsou považovány za protizánětlivé (Gordon and Martinez, 2010). Ve střevech myši infikovaných tasemnicí *H. diminuta* byl zaznamenán zvýšený projev těchto makrofágů a je tedy pravděpodobné, že mohli hrát významnou roli v potlačení zánětu. (Hunter et al., 2010).

⁴ Alternatively activated macrophages

Pro potvrzení těchto předpokladů byli peritoneální makrofágy *in vitro* diferencovány do AMM a myši, kterým byly následně podány byly chráněny před zánětem střev vyvolaným di – nitrobenzen sulfonovou kyselinou (Hunter et al., 2010). Tyto analýzy identifikovaly buňky, které mohou potlačovat zánět střev, což by mohlo posloužit při hledání nových metod pro léčbu zánětlivých onemocnění (Hernandez et al., 2012).

Kromě analýzy mechanismů, kterými tasemnice ovlivňují průběh střevních zánětlivých onemocnění byly zkoumány i scénáře jiných onemocnění. Shi et al. (2011) aplikovali FCA (Freund's komplete adjuvant) do kolenního kloubu potkanů, což způsobilo monoarthritis. U myši infikovaných tasemnicí 8 dní před intra - artikulární injekcí FCA byl otok kloubu prokazatelně nižší. Protizánětlivý efekt byl srovnatelný s léčivý, jako jsou dexametazon, nebo indomethacin. Ochrana proti účinku FCA mohla být zajištěna přesunem Th - lymfocytů typu CD4⁺ ze sleziny v reakci na parazita. Navíc experimenty s jedinci s vyřazeným interleukinem 10 potvrzují roli tohoto interleukinu v anti – artritickém účinku (Shi et al., 2011).

3.3.3 Vliv tasemnice *Taenia crassiceps* na organismus hostitele

Na základě podobnosti antigenů byly metacestody tasemnice *T. crassiceps* použity, jako vhodný laboratorní model v pokusech při vývinu vakcíny proti lidské tasemnici dlouhočlenné (*T. solium*). Při aplikaci metacestod injekční metodou do břišní dutiny myši je zahájena buněčná, cytotoxická imunitní odpověď typu TH1, ale s postupem času se infekce stává chronickou, přičemž převažuje reakce typu TH2 charakterizovaná syntézou interleukinů IL-4, IL-13 a protilátek IgC1 a IgE (Shahin, 2007). Na rozdíl od většiny ostatních parazitů využívá u myši nedostatek klíčových faktorů pro transkripci, které řídí tvorbu Th – lymfocytů, jmenovitě STAT4 a STAT6. (Rodriguez et al., 2004). Je také známo, že infekce tasemnicí *T. crassiceps* vyvolává jen slabou proliferaci buněk ve slezině, což je součástí její strategie pro přežití (Terrazas, 2008). Analýza průběhu imunitní reakce po aplikaci *T. crassiceps* do břišní dutiny ukázala nepřetržité snižování lymfocytů s receptory CD4, CD8 a CD19 a apoptozu v populaci eozinofilních leukocytů (Zepeda et al., 2010).

3.3.3.1 Vliv tasemnice *Taenia crassiceps* na autoimunitní onemocnění

Pozorování buněk, které by mohly být zapojeny do imunomodulačních systémů spouštěných během infekce, vedlo k popisu subpopulací makrofágů typu AAM se schopností ovlivňovat lymfocyty TH2 a vyvolávat imunosupresi. (Terrazas et al., 2005). Pozorováním interakcí mezi tasemnicí *T. crassiceps* a jejím hostitelem byl ověřován předpoklad, zda může mít infekce tasemnicí vliv autoimunitní onemocnění a alergie. Diabetes typu 1 je autoimunitním onemocněním, při kterém jsou vlastním imunitním systémem napadány B- lymfocyty slinivky břišní. U myši lze vyvolat diabetes typu 1 pomocí nízkých dávek streptozotocinu. Espinoza et al. (2010) demonstrovali, že množství glukózy v krvi a celkové projevy diabetes typu 1 byly nižší u myši, které byly delší dobu (6 týdnů) infikované tasemnicí *T. crassiceps*. Tento efekt byl spojen s rostoucí úrovní interleukinu IL – 4 a naopak klesající úrovní bílkoviny TNF α . Analýza břišní dutiny také ukázala zvýšený výskyt molekul RELM α , Ym – 1 (PDL1) a CDL206 u makrofágů, což jsou znaky potvrzující přítomnost makrofágů typu AAM (Espinoza et al., 2010).

Reyes et al. (2011) také testovali schopnost tasemnice ovlivnit výsledky experimentální autoimunitní encefalomyelitidy (zánět mozku a míchy). Encefalomyelitida byla vyvolána senzibilizací myelinového oligodendrocytového proteinu. Myši, které byly osm týdnů před tím infikovány tasemnicí *Taenia crassiceps*, byly prokazatelně chráněny proti onemocnění. Ve slezině infikovaných myši docházelo k mírné proliferaci v reakci na senzibilizaci encefalogenických peptidů, vyšší produkci interleukinu IL – 4 a překvapivě vysokou produkci IL – 17, což naznačuje imunitní reakci typu TH2 a TH17, zatímco imunitní buňky u jedinců neinfikovaných tasemnicí vykazovaly reakci typu TH1 a TH17, jenž je typický pro autoimunitní onemocnění centrální nervové soustavy, jako je například skleróza (Reyes et al., 2011).

4 Závěr

Hlodavci se mohou stát definitivními hostiteli tasemnic z řádu Cyclophylidea pozřením mezihostitele, jímž je zpravidla členovec. Některé druhy těchto tasemnic je obtížné od sebe rozlišit na základě morfologických znaků, neboť u nich chybí determinační znaky, jako jsou rostellum a háčky. Řada více, či méně kryptických druhů byla odhalena pomocí molekulární analýzy DNA. Došlo také k přeřazení některých druhů do nových rodů. Poznatky o taxonomii těchto tasemnic mimo jiné pomáhají objasnit evoluční historii jejich hostitelů.

Z hlediska lidského zdraví jsou významnější tasemnice, které využívají hlodavce jako mezihostitele. Riziko představuje zejména měchožil bublinatý (*Echinococcus multilocularis*). Jeho mezihostitelem se výjimečně může stát i člověk. Prevalence tohoto parazita u hlodavců je obecně nízká, avšak v poslední době byl zaznamenán růst jeho výskytu u lišek a hlodavců v okolí některých měst. Snížení kontaminace prostředí vajíčky této tasemnice je možné například opakovaným rozmísťováním návnad s antihelmintiky.

Infekce tasemnicí vyvolává v organismu hostitele specifickou imunitní reakci. Během pokusů na hlodavcích bylo zjištěno, že tato reakce může kromě účinku na parazita vést k potlačení některých zánětlivých a autoimunitních onemocnění. Využití tohoto poznatku v léčbě lidských onemocnění bude pravděpodobně předmětem dalších studií.

5 Seznam použité literatury

BAVERSTOCK, P. R., ADAMS, M., BEVERIDGE, I. 1985. Biochemical differentiation bile duct in cestodes and their marsupial hosts. *Molecular Biology and Evolution*. 2. (321–337).

BEVERIDGE, I. 1994. Family Anoplocephalidae Cholodkovsky, 1902. In: Khalil, L. F., Jones, A., Bray, R. A. (eds). *Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates*. CAB International. (315–366). ISBN: 0851988792.

BREIJO, M., ANESETTI, G., MARTINEZ, L., SIM, R. B., FERREIRA, A. M., 2008. *Echinococcus granulosus*: the establishment of the metacestode is associated with control of complement-mediated early inflammation. *Experimental Parasitology*. 118. (188–196).

CZAPLINSKI, B. & VAUCHER, C. (1994). Family Hymenolepididae Ariola, 1899. In: Khalil, L. F., Jones, A., Bray R. A. (eds). *Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates* (751). CAB International. ISBN: 0851988792

ECKERT, J., GEMMELL, M., MESLIN, F., PAWLOWSKI, Z. S. 2001. WHO/OIE Manual on Echinococcosis in Humans and Animals: A Public Health Problem of Global Concern. World Health Organization for animal health. 286. ISBN: 92-9044-522-X

ESPINOZA-JIMENEZ, A., RIVERA-MONTOYA, I., CARDENAS-ARREOLA, R., MORAN, L., TERRAZAS, L. I. 2010. *Taenia crassiceps* infection attenuates multiple low-dose streptozotocin induced diabetes. *Journal of Biomedicine and Biotechnology*. 850541.

FUEHRER, G. P., SIEHS, C., SCHNEIDER, R., AUER, H. 2012. Morphometrical analysis of *Taenia taeniaeformis* and *Taenia crassiceps* in the common vole (*Microtus arvalis*) and the water vole (*Arvicola terrestris*) in Vorarlberg, Austria. *HELMINTHOLOGIA*. 49. (3). (169 –173).

GLEASON, L. N., BUCKNER R. L. 1979. Oribatid mites as intermediate host of certain anoplocephalid cestodes. *Transactions of the Kentucky academy of Science* 40. (27 – 32).

GOTTSTEIN, B. 1992. *Echinococcus multilocularis* infection: immunology and immunodiagnosis. *Advances in parasitology* 31. (321 – 380).

HANOSSET, R., SAEGERMAN, C., ADANT, S., MASSART, L., LOSSON, B. 2008. *Echinococcus multilocularis* in Belgium : Prevalence in red foxes (*Vulpes vulpes*) and in different species of potential intermediate hosts. *Veterinary Parasitology*. 151. (212 – 217).

HAUKISALMI, V., HENTTONEN, H. 2003. What is *Paranoplocephala macrocephala* (Douthitt, 1915) (Cestoda: Anoplocephalidae)? *Systematic Parasitology*. 54. (53–69).

HAUKISALMI, V., WICKSTRÖM, L. M., HENTTONEN, H., HANTULA, J., GUBÁNYI, A. 2004. Molecular and morphological evidence for multiple species within *Paranoplocephala omphalodes* (Cestoda, Anoplocephalidae) in *Microtus* voles (Arvicolinae). *Zoologica Scripta* 33. (277–290).

HAUKISALMI, V., HENTTONEN, H., HARDMAN, L., M. 2006. Taxonomy and diversity of *Paranoplocephala* spp. (Cestoda: Anoplocephalidae) in voles and lemmings of Beringia with a description of three new species. *Biological journal of the Linnean society*. 89. (277 – 299).

HAUKISALMI, V., HARDMAN, L., M., HARDMAN, M., LAAKKONEN, J., NIEMIMAA, J., HENTTONEN, H. 2007. Morphological and molecular characterisation of *Paranoplocephala buryatiensis* n. sp. And *P. longivaginata* Chechulin & Gulyaev, 1998 (Cestoda: Anoplocephalidae) in voles of the genus *Clethrionomys*. *Systematic Parasitology*. 66. (55 – 71).

HAUKISALMI, V. 2008 Review of *Anoplocephaloides* species from African rodents with the proposal of *Afrobaeria* n. g. (Cestoda: Anoplocephalidae) *Helmintologia*. 45. (2). (56 – 53).

HAUKISALMI, V., HENTTONEN, H., HARDMAN, L. M., HARDMAN, M., LAAKKONEN, J., MURUEVA, G., NIEMIMAA, J., SHULUNOV, S., VAPALAHTI, O. 2009a. Review of tapeworms of rodents in the Republic of Buryatia, with emphasis on anoplocephalid cestodes. *Zookeys*. 8. (1 – 18).

HAUKISALMI, V. 2009b. A taxonomic revision of the genus *Anoplocephaloides* Baer, 1923 *sensu* Rausch (1976), with the description of four new genera (Cestoda: Anoplocephalidae). *Zootaxa*. 2057. (1–31).

HAUKISALMI, V., HENTTONEN, H., HARDMAN, L. M., FORONDA, P., FELIU, C., LAAKONEN, J., NIEMIMAA, J., LEHTONEN, T. 2010a. Systematic relationships of Hymenolepidid cestodes of rodents and shrews inferred from sequences of 28S ribosomal RNA. *Zoologica skripta* 39. (6). (631 – 641).

HAUKISALMI, V., HARDMAN, L., M. HENTTONEN, H. 2010b. Taxonomic review of the genus *Catenotaenia* Janicky, 1904 in Eurasia and molecular phylogeny of the Catenotaeniidae (Cyclophyllidea). *ZOOTAXA* 2849. (1 – 33).

HERNANDEZ, R., J., L., LEUNG, G., MCKAY, D., M. 2012. Cestode regulation of inflammation and inflammatory diseases. *International journal for Parasitology* 43. (233-243).

HOBERG, E. P., JONES, A., BRAY, R. A. 1999. Phylogenetic analysis among the families of the Cyclophyllidea (Eucestoda) based on comparative morphology, with new hypotheses for co-evolution in vertebrates. *Systematic Parasitology* 42. (51-73).

HOFER S., GLOOR, S., MULLER, U., MATHIS, A. HEGGLIN, D., DEPLAZES, P. 2000. High prevalence of *Echinococcus multilocularis* in urban red foxes (*Vulpes vulpes*) and voles (*Arvicola terrestris*) in the city of Zurich, Switzerland. *PARASITOLOGY*, 120. (135 – 142).

HUNTER, M. M., WANG, A., HIROTA, C. L., MCKAY, D. M. Neutralizing anti-IL-10 antibody blocks the protective effect of tapeworm infection in a murine model of chemically-induced colitis *Journal of Immunology*. 174. (7368–7375).

JAAROLA, M., MARTÍNKOVÁ, N., GÜNDÜZ, I., BRUNHOFF, C., ZIMA, J., NADACHOWSKI, A., AMORI, G., BULATOVA, N. S., CHONDROPOU, L. B., FRAGUEDAKIS, T. S., GONZÁLEZ, E. J., LÓPEZ M. J., KANDAUROV, A. S., KEFELIOGLU, H., D. A., LUZMATHIAS, M., VILLATE, I., SEARLE, J. B. 2005. Molecular phylogeny of the vole genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33. (647–663).

JOHN, J. I. 1995. Parasites and the avian spleen. *Biological Journal of the Linnean Society*. 54. (87 – 106).

LITERAK, I., TENORA, F., LETKOVA, V., GOLDOVA, M., TORRES, J., OLSON, P. D. 2006. *Mesocestoides litteratus* (Batsch, 1786) (Cestoda: Cyclophyllidea: Mesocestoididae) from the red fox: morphological and 18S rDNA characterization of European isolates. *Helminthologia* 43. (191–195).

MAKARIKOV, A. A., GULYAEV, V. D., KONTRIMAVICHUS, V. L. 2011a. A re-description of *Arostrilepis horrida* (Linstow, 1901) and de-scriptions of two new species from Palaearctic microtine rodents, *Arostrilepis macrocirrosa* sp. n. and *A. tenuicirrosa* sp. n. (Cyclophyllidea: Hymenolepididae). *Folia Parasitologica*. 58. (108–120).

MAKARIKOV, A. A., KONTRIMAVICHUS, V. L. 2011b. A redescription of *Arostrilepis beringiensis* (Kontrimavichus et Smirnova, 1991) and descriptions of two new species from Palearctic microtine rodents, *Arostrilepis intermedia* sp. n. and *A. janickii* sp. n. (Cestoda: Hymenolepididae). *Folia Parasitologica*. 58. (289–301).

MAKARIKOV, A., TKACH, V. 2013. Two new species of *Hymenolepis* (Cestoda: Hymenolepididae) from Spalacidae and Muridae (Rodentia) from eastern Palearctic. *Acta Parasitologica*. 58. (1). (37–49).

MAS-COMA, S., TENORA, F. 1997. Proposal of *Arostrilepis* n. gen. (cestoda: Hymenolepidae). *Researches and Reviews in Parasitology*. 57. (93–101).

- MATHY, A., HANOSSET, R., ADANT, S., LOSSON, B. 2012. The carriage of larval *Echinococcus multilocularis* and other cestodes by the muskrat (*Ondatra zibethicus*) along the ourthe river and its tributaries (Belgium) *Journal of Wildlife Disease*. 45. (279–287).
- MCKAY, D. M., 2010. The immune response to and immunomodulation by *Hymenolepis diminuta*. *Parasitology* 137. (385–394).
- MEJRI, N., GOTTSTEIN, B. 2006. Intraperitoneal *Echinococcus multilocularis* infection in C57BL/6 mice affects CD40 and B7 costimulatory expression on peritoneal macrophages and impairs peritoneal T cell activation. *Parasite Immunology*. 28. (373–385).
- MEJRI, N., MULLER, N., HEMPHILL, A., GOTTSTEIN, B. 2011. Intraperitoneal *Echinococcus multilocularis* infection in mice modulates peritoneal CD4+ and CD8+ regulatory T cell development. *Parasite International* 60. (45–53).
- NONAKA , N., UDA, M., YAGI, K., ITO, T. OOI, H. K., OKU, Y., KAMYIA, M. 1996. Time course of coproantigen excretion in *Echinococcus multilocularis* in foxes and gulden hamsters. *International Journal for Parasitology*. 26. (1271 – 1278).
- PÉTAVY, A. F., TENORA, F., DEBLOCK, S. 2003. Co-occurrence of metacestodes of *Echinococcus multilocularis* and *Taenia taeniaeformis* (Cestoda) in *Arvicola terrestris* (Rodentia) in France. *Folia Parasitologica*. 50. (2). (157 – 158).
- RAUSCH, R. L. (1976) The genera *Paranoplocephala* Lühe, 1910 and *Anoplocephaloides* Baer, 1923 (Cestoda: Anoplocephalidae) with particular reference to species in rodents. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*. 51. (513–562).
- RAUSCH, R. L. 1994a. Transberingian dispersal of cestodes in mammals. *International Journal for Parasitology*. 24. (1203–1212).
- RAUSCH, R. L. 1994b. Family Mesocestoididae Fuhrmann, 1907. In: Khalil, L. F., Jones, A., Bray, R. A. (eds.). *Keys to the cestode parasites of vertebrates*. CAB International. (309-314).

- REYES, J. L., ESPINOZA-JIMENEZ, A. F., GONZALEZ, M. I., VERDIN, L., TERRAZAS, L. I., 2011. *Taenia crassiceps* infection abrogates experimental autoimmune encephalomyelitis. *Cellular Immunology*. 267. (77–87).
- ROMIG, T., KOHNKE, S., ZIEGLER, T., WRONNA, N., ELLIGER, A., DINKEL, A., HÜTTNER, M., PEGEL, U. Mackenstedt Feral coypu (*Myocastor coypus*) and muskrats (*Ondatra zibethicus*) as intermediate hosts of *Echinococcus multilocularis* and other cestode larvae in southern Germany. XXIV World Congress of Hydatidology p. 216.
- SHI, M., WANG, A., PRESCOTT, D., WATERHOUSE, C. C., ZHANG, S., MCDOUGALL, J. J., SHARKEY, K. A., MCKAY, D. M., 2011. Infection with an intestinal helminth parasite reduces Freund's complete adjuvant-induced mono-arthritis in mice. *Arthritis Rheum*. 63. (434–444).
- SCHWARZENBACH, G. A., HEGGLIN, D., STIEGER, C., DEPLAZES, P., WARD, P. I. 2003. An experimental field approach to parasitism and immune defence in voles. *Parasitology*. 129. (93 – 99).
- TENORA, F., MAS-COMA, S., MURAI, É., FELIU, C. (1980) The system of cestodes of the suborder Catenotaeniata Spassky, 1963. *Parasitologica Hungarica*. 13. (39–57).
- TENORA, F., MURAI, É. (1980). The genera *Anoplocephaloides* and *Paranoplocephala* (Cestoda), parasites of Rodentia in Europe. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungarica*. 26. (263–284).
- TENORA, F., HÖNIGOVÁ, M., ASAKAWA, M. (1992) Systematic and taxonomical statut of *Catenotaenia* Janicki, 1904, (Cestoda). *Acta Universitatis Agriculturae Brno*. 40. (221–228).
- TERRAZAS, L. I., MONTERO, D., TERRAZAS, C. A., REYES, J. L., RODRIGUEZ-SOSA, M. 2005. Role of the programmed death-1 pathway in the suppressive activity of alternatively activated macrophages in experimental cysticercosis. *International Journal for Parasitology*. 35. (1349–1358).

TERRAZAS, L. I. 2008. The complex role of pro- and anti-inflammatory cytokines in cysticercosis: immunological lessons from experimental and natural hosts. *Current topics in medicinal chemistry*. 8. (383–392).

VEIT, P., BILGER, B., SCHAD, V., SCHÄFER, J., Frank, W., LUCIUS, R. 1995. Influence of environmental factors on infectivity of *Echinococcus multilocularis* eggs. *Parasitology*. 110. (79 – 86).

WEBER, J. M., AUBRY, S. 1993. Predation by foxes *Vulpes vulpes*, on the fossorial form of the water vole *Arvicola terrestris* in western Switzerland. *Journal of Zoology, London*. 229. (553 – 559).

WICKSTRÖM L. M., HAUKISALMI. V., VARIS, S., HANTULA, J., HENTTONEN, H. 2005. Molecular phylogeny and systematics of anoplocephaline cestodes in rodents and lagomorphs. *Systematic Parasitology* 62. (83–99).

ZALESNY, G., HILDEBRAND, J. 2011. Molecular identification of *Mesocestoides* spp. from intermediate hosts (rodents) in central Europe (Poland). *Parasitology Research*. 110. (1055– 1061).

ZEPEDA, N., SOLANO, S., COPITIN, N., FERNANDEZ, A. M., HERNANDEZ, L., TATO, P., MOLINARI, J. L. 2010. Decrease of peritoneal inflammatory CD4+, CD8+, CD19+ lymphocytes and apoptosis of eosinophils in a murine *Taenia crassiceps* infection. *Parasitology research* 107. (1129–1135).

6 Přílohy

Tabulka 1: Přehled druhů v práci uváděných tasemnic s autorem a rokem popisu

Latinský název	Druh popsán
<i>Aostrilepis beringiensis</i>	Kontrimavichus & Smirnova, 1991
<i>Aostrilepis gulyaevi</i>	Makarikov, Galbreath, Hoberg, 2013
<i>Aostrilepis horrida</i>	Linstow, 1901
<i>Aostrilepis intermedia</i>	Makarikov, Kontrimavichus, Vytautas, 2011
<i>Aostrilepis janickii</i>	Makarikov, Kontrimavichus, Vytautas, 2011
<i>Aostrilepis mariettavogae</i>	Makarikov, Gardner et Hoberg, 2012
<i>Aostrilepis Schilleri</i>	Makarikov, Gardner et Hoberg, 2012
<i>Aostrilepis tenuicirrosa</i>	Makarikov, Gulyaev, Kontrimavichus, 2011
<i>Afrobaeria acanthocirrosa</i>	Baer, 1924
<i>Afrobaeria isomydi</i>	Setti, 1892
<i>Anoplocephaloides Dentatata</i>	Galli, Valerio, 1905
<i>Anoplocephaloides dentatoides</i>	Sato, Kamiya, Tenora, 1993
<i>Anoplocephaloides infrequens</i>	Douthitt, 1915
<i>Anoplocephaloides troeschi</i>	Rausch, 1946
<i>Anoplocephaloides lemmi</i>	Rausch, 1952
<i>Catenotaenia dendritica</i>	Goeze, 1782
<i>Catenotaenia microti</i>	Smith, 1954
<i>Catenotaenia cricetuli</i>	McIntosh, 1941
<i>Catenotaenia Apiemi</i>	Rausch, 1951
<i>Catenotaenia pusilla</i>	Goeze, 1782
<i>Echinococcus multilocularis</i>	Leuckart, 1863

Pokračování Tab. 1

<i>Hymenolepis diminuta</i>	Rudolphi, 1819
<i>Hymenolepis hibernia</i>	Montgomery, 1987
<i>Hymenolepis pseudodiminuta</i>	Tenora, Asakawa et Kamiya, 1994
<i>Mesocestoides literratus</i>	Batsch, 1786
<i>Microcephaloides variabilis</i>	Douthitt, 1915
<i>Paranoplocephala batzlii</i>	Haukisalmi, 2006
<i>Paranoplocephala blanchardi</i>	Moniez, 1891
<i>Paranoplocephala buryatiensis</i>	Haukisalmi, Hardman, Hardman, Laakonen, Niemimaa, 2006
<i>Paranoplocephala Gracilis</i>	Tenora, Murai, 1980
<i>Paranoplocephala jarrelli</i>	Haukisalmi, 2006
<i>Paranoplocephala macrocephala</i>	Douthitt, 1915
<i>Paranoplocephala primordalis</i>	Douthitt, 1915
<i>Paranoplocephala kalelai</i>	Tenora, Haukisalmi, Henttonen, 1985
<i>Paranoplocephala longivaginata</i>	Gulyaev, Chechulin, 1998
<i>Paranoplocephala omphalodes</i>	Hermann, 1783
<i>Paranoplocephala primordalis</i>	Douthitt, 1915
<i>Rodentolepis fraterna</i>	Stiles, 1906
<i>Rodentolepis microstoma</i>	Dujardin, 1845
<i>Rodentolepis straminea</i>	Goeze 1782
<i>Taenia crassiceps</i>	Zeder, 1800
<i>Taenia taeniaeformis</i>	Batsch, 1786

Tabulka 2: Přehled v práci uváděných druhů hlodavců s autorem a rokem popisu.

Český název	Latinský název	Druh popsán
Hraboš mokřadní	<i>Microtus agrestis</i>	Linnaeus, 1761
Hraboš polní	<i>Microtus arvalis</i>	Pallas, 1778
Hraboš čínský	<i>Microtus maximowiczii</i>	Schrenk, 1859
Hraboš východní	<i>Microtus fortis</i>	Buchner, 1889
Hraboš polární	<i>Microtus miurus</i>	Osgood, 1901
Hraboš severský	<i>Microtus oeconomus</i>	Pallas, 1776
Hryzec vodní	<i>Arvicola terrestris</i>	Linnaeus, 1758
Křečík daurský	<i>Cricetulus barabensis</i>	Pallas, 1773
Myš domácí	<i>Mus musculus</i>	Linnaeus, 1758
Myšice východosibiřská	<i>Apodemus peninsulae</i>	Thomas, 1907
Myšice křovinná	<i>Apodemus sylvaticus</i>	Linnaeus, 1758
Myšice východní	<i>Apodemus speciosus</i>	Temminck, 1884
Myška drobná	<i>Micromys minutus</i>	Pallas, 1771
Norník tajgový	<i>Clethrionomys rutilus</i>	Pallas, 1779
Norník rudý	<i>Clethrionomys glareolus</i>	Schreber, 1780
Norník šedavý	<i>Clethrionomys rufocanus</i>	Sundeval, 1846
Ondatra pižmová	<i>Ondatra zibethicus</i>	Link, 1795
Pytlonoš nížinný	<i>Geomys bursarius</i>	Shaw, 1800
Potkan obecný	<i>Rattus norvegicus</i>	Berkenhout, 1769
Veverka obecná	<i>Sciurus vulgaris</i>	Linnaeus, 1758