

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie



Ondřej Zavadil

Mesocestoides spp. - spektrum druhů, hostitelů a životních cyklů

Mesocestoides spp. - the spectrum of species, hosts, and life cycle modes

Bakalářská práce

Vedoucí práce: prof. RNDr. Petr Horák, Ph.D.

Praha, 2024

Poděkování

Tímto bych rád poděkoval svému školiteli panu prof. RNDr. Petru Horákovi, Ph.D. za jeho vstřícný přístup, rady a zejména pak za jeho ohromnou trpělivost, kterou se mnou v průběhu vypracovávání bakalářské práce měl. Rovněž bych chtěl poděkovat za postřehy panu doc. Pavlu Munclingerovi Ph.D. Poděkování patří i mé rodině a přátelům, kteří mě v průběhu studia podporovali.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 29.4. 2024

Obsah

1. Úvod	1
2. Charakteristika a morfologie dospělců	2
2.1 Morfologie zralé proglotidy	2
2.2 Morfologie gravidní proglotidy	3
2.3 Morfologické anomálie	5
3. Charakteristika a morfologie tetrathyridií	5
3.1 Tetrathyridium <i>M. corti</i>	7
4. Životní cyklus a jeho variabilita	10
4.1 První mezipositel	10
4.2 Druhý mezipositel	11
4.2.1 Spektrum mezipositelů	11
4.2.2 Prevalence nákazy u mezipositelských obratlovců	12
4.3 Definitivní hostitel	13
4.3.1 Spektrum definitivních hostitelů	13
4.3.2 Prevalence nákazy u obratlovcích definitivních hostitelů	13
5. Alternativní hypotéza životního cyklu	14
6. Zástupci rodu	16
6.1 Druhy popsané na základě sekvencí DNA	17
6.2 Druhy popsané na základě morfologie	17
7. <i>Mesocestoides corti</i> syn. <i>M. vogae</i>	17
8. Závěr	21
9. Použitá literatura	22

Abstrakt

Tasemnice rodu *Mesocestoides*, které patří do řádu Cyclophyllidea, jsou parazity karnivorních obratlovců. Jejich larvální stádia tetrathyridia se vyskytují u širokého spektra tetrapodních mezipřehoditelů. V rámci rodu se vyskytuje anomální druh *Mesocestoides corti*, jehož tetrathyridia se v hostitelích rozmnožují asexuálním podélným dělením. O možnosti tohoto rozmnožování u ostatních druhů nejsou žádné zmínky. Laboratorní kmen *M. corti* je tak hojně využíván jako modelový organismus, který se díky své asexuální reprodukci dobře udržuje *in vivo* a *in vitro* podmínkách. V rodu se s určitostí vyskytují další čtyři druhy, které jsou popsány jak podle morfologických, tak dle molekulárních dat. Zbylé známé druhy jsou pojmenovány pouze na základě morfologie. Dospělci jsou charakterističtí svou raritní morfologií. Ta zahrnuje ventromediální polohu genitálního atria, párové vitellinní žlázy, a u gravidních proglotid, paruterinní orgán, ve kterém se nacházejí vajíčka s onkosférami. Životní cyklus nebyl dosud objasněn, ale předpokládá se, že zahrnuje tři hostitele. Alternativní hypotéza uvažuje o možnosti dvouhostitelského životního cyklu.

Klíčová slova: tasemnice, *Mesocestoides*, hostitel, asexuální rozmnožování, morfologie, životní cyklus

Abstract

Tapeworms of the genus *Mesocestoides*, which belong to the order Cyclophyllidea, are parasites of carnivorous vertebrates. Their larval stages of tetrathyridia are found in a wide range of tetrapod intermediate hosts. Within the genus, there is an anomalous species *Mesocestoides corti*, whose tetrathyridia reproduce in hosts by asexual longitudinal division. There is no mention of the possibility of such reproduction in other species. Thus, the laboratory strain of *M. corti* is widely used as a model organism that is well maintained under *in vivo* and *in vitro* conditions due to its asexual reproduction. Four other species are known to occur in the genus and are described by both morphological and molecular data. The remaining known species are named only on the basis of morphology. Adults are characterised by their rare morphology. This includes the ventromedian position of the genital atrium, the paired vitelline glands, and in gravid proglotids, developed paruterine organ, which contains eggs with oncospheres. The life cycle has not been yet explained, but it is assumed that the putative cycle involves three hosts. An alternative hypothesis considers the possibility of a two-host life cycle.

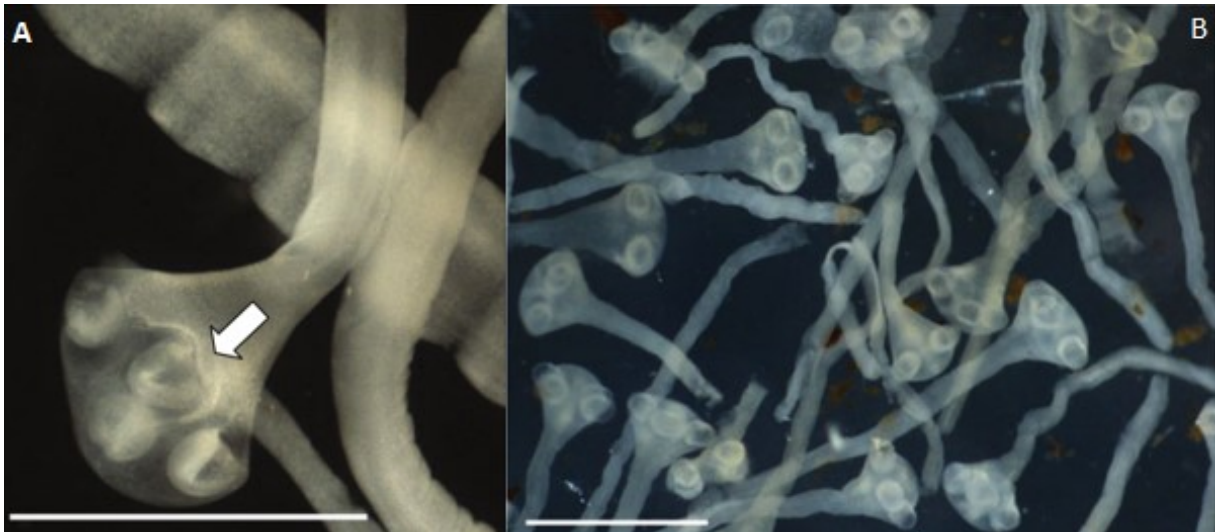
Key words: tapeworm, *Mesocestoides*, host, asexual reproduction, morphology, life cycle

1.Úvod

Řád Cyclophyllidea zahrnuje taxonomicky největší skupinu tasemnic, ve které se nacházejí významní parazité obratlovců včetně lidí. Do tohoto řádu jsou rovněž zařazeny tasemnice rodu *Mesocestoides* Vaillant, 1863, které sdílí některé vlastnosti s ostatními zástupci řádu Cyclophyllidea, avšak spektrem unikátních vlastností, které jsou pro tento rod charakteristické, se zcela odlišují od ostatních zástupců řádu. Anomálie, které se u těchto tasemnic vyskytují, vedou mnoho autorů k zamyšlení, zda by neměli být z řádu Cyclophyllidea přeřazeny do jiného, či zcela vlastního řádu. Ačkoliv je výskyt tasemnic rodu *Mesocestoides* popsán po celém světě, vyjma Austrálie a Antarktidy, a od jejich prvního popisu uběhlo více než 160 let, jejich kompletní životní cyklus a počet hostitelů v něm figurujících doposud není znám. V rámci rodu se vyskytuje ojedinělý druh *Mesocestoides corti* Hoeppli, 1925, který se prostřednictvím larev tetrathyridií rozmnožuje v mezihostitelích asexuálním podélným dělením, což z nich dělá ideální modelový organismus. Asexuální rozmnožování je však mnohými autory popisováno jako zcela přirozená strategie u tetrathyridií tohoto rodu. Významné odlišnosti jsou pozorovány i u dospělců, kteří mají atypické uspořádání vnější i vnitřní morfologie. Úkolem této práce je zmapování hypotéz možného životního cyklu a spektra hostitelů, kteří v něm figurují, dále sjednotit známé druhy, které se v rámci rodu vyskytují tak, aby bylo zřejmé, zda je modelový organismus *Mesocestoides corti* anomální v rámci rodu, a pokusit se přiblížit jeho nejasné taxonomické postavení. Cílem je taktéž popsat škálu morfologických unikátností, kterými se jedinci odlišují od ostatních z řádu Cyclophyllidea.

2. Charakteristika a morfologie dospělců

Délka dospělců tasemnic rodu *Mesocestoides* se pohybuje v rozpětí od několika milimetrů až po bezmála 60 cm, šířka přitom činní maximálně kolem 2,3 mm. Při těchto rozměrech strobila zahrnuje zhruba 10-1000 proglotid. Délka strobily, a tedy i počet proglotid, v průběhu infekce kolísá (Mueller 1930; Thompson a kol. 1982; Cho a kol. 2013). V přední části těla se nachází skolex, který má čtyři přísavky a je bez rostella (Obr.1, A) (Yamaguti 1959) Na skolex navazuje strobila, která je tvořena proglotidami (Obr.1 A, B). Nezralé proglotidy v blízkosti skolexu jsou spíše širší než delší a nemají vyvinutou pohlavní soustavu. Zralé proglotidy jsou čtvercového tvaru, popřípadě stále mírně širší než delší, a mají kompletně utvořenou pohlavní soustavu (Obr.2 A, B) (Cho a kol. 2013; Skirnisson a kol. 2016a). Gravidní proglotidy jsou delší než širší a jejich charakteristickou strukturou je dobře vyvinutý paruterinní orgán (Obr. 3 A, B) (Cho a kol. 2013).

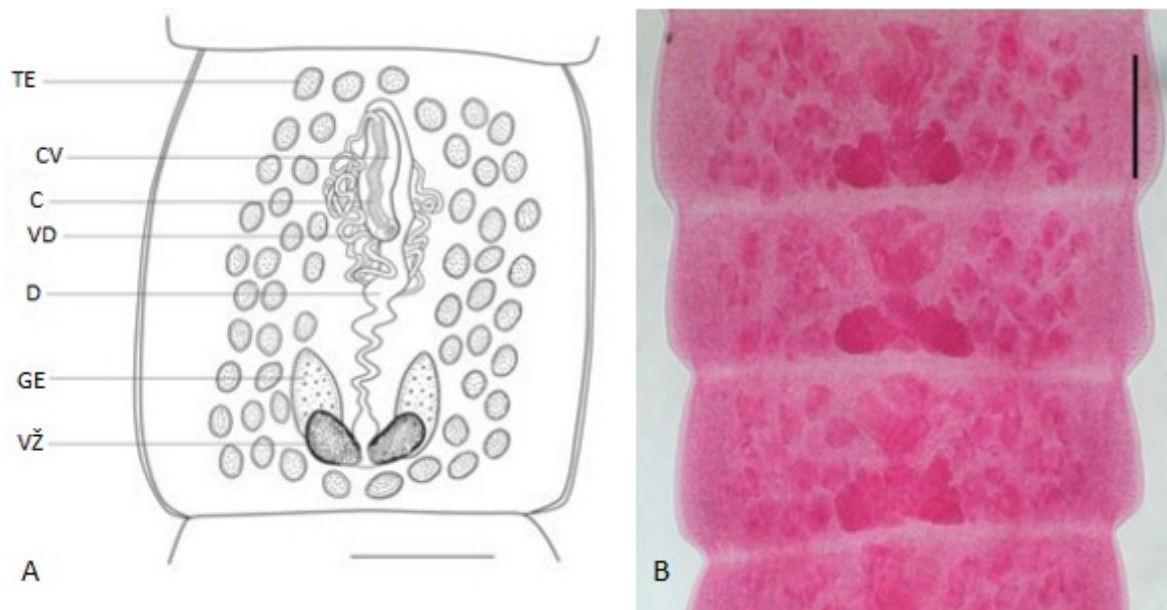


Obr.1 Fotografie z optického mikroskopu zobrazující vnější morfologii tasemnic druhu *Mesocestoides canislagopodis* (Rudolphi, 1810). A – Skolex a proglotidy dospělého, který byl získán z lišky polární *Vulpes lagopus* Linnaeus, 1758. Skolex má čtyři přísavky a je bez rostella. Každá přísavka je s vlastní podélnou štěrbinou (šipka). B – Vnější morfologie nevyvinutých exemplářů, které byly získány z tenkého střeva raroha loveckého *Falco rusticolus* Linnaeus, 1758. Měřítka znázorňují pro oba snímky 1 mm. (Skirnisson a kol. 2016a; upraveno)

2.1 Morfologie zralé proglotidy

Na ventromediální straně proglotidy se nachází genitální pór (Skirnisson a kol. 2016a), který se prolamuje v genitální atrium (Byrd a Ward 1943). Právě ventromediální poloha genitálního póru je jedna z morfologických anomálií tasemnic rodu *Mesocestoides* (Rausch 1994), protože u valné většiny tasemnic z řádu Cyclophyllidea se genitální pór nachází na laterální straně proglotidy

(Sapp a Bradbury 2020). Do genitálního atria ústí oválný cirrový váček, který obsahuje svalnatý cirrus (Hrčkova a kol. 2011; Skirnisson a kol. 2016a). Na cirrus navazuje kanálek vas deferens, který se větví na kanálky vas efferens. Ty přivádějí spermie z varlat (Byrd a Ward 1943). Varlata tvoří folikuly, které se nacházejí laterálně po obou stranách proglotidy a bývá jich přibližně 41-74 v jedné proglotidě (Cho a kol. 2013; Skirnisson a kol. 2016a). V blízkosti zadního okraje proglotidy se nacházejí dvoulaločná germaria, která jsou obklopena viteliními žlázami (Skirnisson a kol. 2016a). Párové viteliní žlázy jsou dalším znakem, který je specifický právě pro rod *Mesocestoides* (Hrčkova a kol. 2011). Děloha je jednoduchá, slepě zakončená trubice vinoucí se střední částí proglotidy (Yamaguti 1959).



Obr.2 Morfologický náčrt a fotografie zralých proglotid *Mesocestoides litteratus* (Batsch, 1786) a *Mesocestoides lineatus* (Goeze, 1782). **A** – Náčrt proglotidy *M. litteratus*, na kterém je znázorněna pohlavní soustava. Te – varlata, CV – cirrový váček, C – cirrus, VD – vas deferens, D – děloha, GE – germariu, VŽ – viteliní žlázy (Hrčkova a kol. 2011; upraveno). **B** – Fotografie strobily zahrnující zralé proglotidy *M. lineatus* (Cho a kol. 2013; upraveno). Měřítka je pro oba snímky 200 μm .

2.2 Morfologie gravidní proglotidy

Pro gravidní proglotidy je hlavním charakteristickým znakem paruterinní orgán (Obr. 3 A, B), který je z hlediska morfologie charakteristickým znakem celého rodu *Mesocestoides* (Rausch 1994; Cho a kol. 2013). Paruterinní orgán je silnostěnné pouzdro oválného tvaru, které se vyvíjí až u pozdně zralých proglotid a vyskytuje se v zadní části proglotidy (Conn a kol. 1984; Conn 1987; Skirnisson a kol. 2016a). Lumen paruterinního orgánu je vystláno syncytiálním děložním

epitelem, který kontinuálně přechází z dělohy do paruterinního orgánu. Děloha se tedy přímo podílí na vývoji paruterinního orgánu (Conn 1987). V paruterinním orgánu se nachází buněčná matrix a vajíčka. Každé vajíčko zahrnuje plně vyvinuté larvální stádium hexakantu (Obr. 3 C), jenž je uzavřeno v tenké, dvouvrstvé onkosférické membráně a dobře vyvinutém embryoforu, který je pokryt plasmatickou membránou. Plasmatická membrána a embryofor obsahují četné invaginace, které vyplňuje matrixový extracelulární materiál. Na několika místech je embryofor spojen s buňkami matrixu. Matrix se skládá z buněk a extracelulárního materiálu, jejichž celkový objem je přibližně stejný. Buňky matrixu jsou protáhlé a tvoří vrstvy, které jsou zpravidla soustředně uspořádány okolo vajíček. Buňky jsou jaderné a obsahují četné mitochondrie. Jednotlivé buňky jsou mezi sebou propojeny drobnými desmozomy a spoji připomínající „gap junctions“. Vajíčka mají okolo sebe vždy přibližně stejnou vrstvu buněčného matrixu. To by mohlo znamenat, že jejich rozmístění není v paruterinním orgánu náhodné (Conn a kol. 1984). U gravidních proglotid se vajíčka s hexakanty z dělohy zcela přesunují do paruterinního orgánu. V této fázi gravidity u proglotid úplně zanikají varlata a děloha je značně potlačena či taktéž zaniká (Hrčkova a kol. 2011).



Obr.3 Morfologický náčrtek a fotografie gravidní proglotidy. Fotografie vajíčka s hexakantem.

A – Náčrtek gravidní proglotidy *M. canislagopodis* se zřetelným paruterinním orgánem a cirrovým váčkem. Měřítko 200 μm (Skirnisson a kol. 2016a; upraveno). **B** – Fotografie gravidní proglotidy *Mesocestoides*. sp. s vyvinutým paruterinním orgánem (Saari a kol. 2019, upraveno) **C** – Vajíčko s embryem hexakantu *M. lineatus*. Měřítko 10 μm (Cho a kol. 2013; upraveno).

2.3 Morfologické anomálie

Z hlediska morfologie dospělců jsou tedy tasemnice rodu *Mesocestoides* jedinečné svojí ventromediální polohou genitálního atria, vitelliními žlázami, které tvoří dva laloky, a paruterinním orgánem (Rausch 1994; Cho a kol. 2013), který by se dal označit jako typický spíše pro čeleď Paruterinidae Fuhrmann, 1907 (Georgiev a Korniyushin, 1994). Na základě mnoha unikátních vlastností, kterými se odlišují od ostatních cyclophyllidních tasemnic, byly tyto tasemnice klasifikovány do vlastní čeledi Mesocestoididae Fuhrmann, 1907, ve které se nacházejí pouze rody *Mesocestoides* a *Mesogyna* Voge, 1952 (Rausch 1994).

3. Charakteristika a morfologie tetrathyridií

Tetrathyridium je třetí larvální stádium ve vývoji tasemnic rodu *Mesocestoides*, které je zároveň pro tento rod jedinečné (Conn 1988). Autory (Rausch 1994) je však tetrathyridium často označováno jako druhé larvální stádium. Toto nejasné postavení vychází z důvodu, že dosud nebyl objasněn počet hostitelů v životním cyklu. Tetrathyridia bývají hruškovitého tvaru, který se v zadní části těla zužuje (Obr. 4, B) (Pedini a kol. 2009; Cho a kol. 2013). Velikost se u těchto tetrathyridií pohybuje od méně než půl milimetru až po více než dva milimetry, přičemž šířka zpravidla činí přibližně 60 % z celkové délky (Specht a Voge 1965; Jouet a kol. 2023). Z hlediska morfologie však nelze tento tělní plán vymezit pro všechna tetrathyridia. Jedinci mnohdy bývají rozmanitě pleomorfní (Obr. 4, A) (Jouet a kol. 2023), přičemž velikost u polycefalických forem může přesahovat až 1 cm² (Obr.6) (Novak 1972).

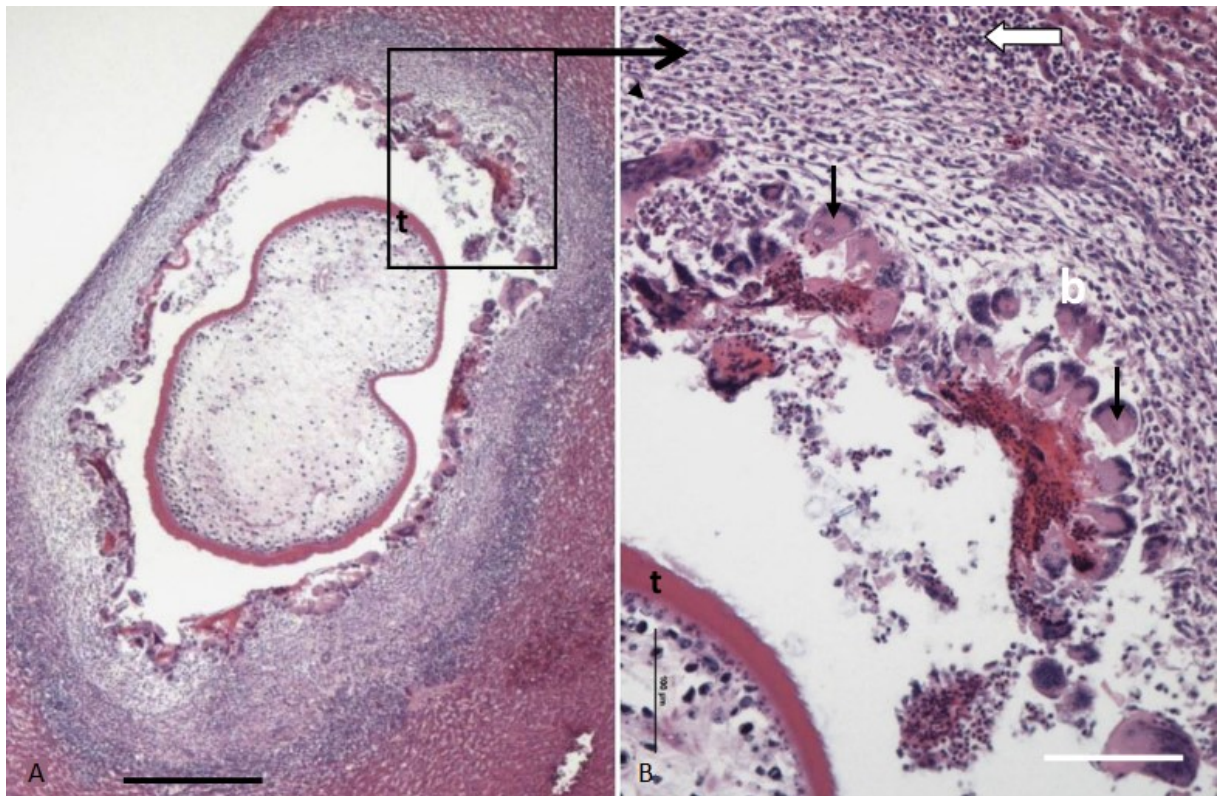


Obr.4 Fotografie tetrathyridií *M.canislagopodis* a *M. corti*. A – Tetrathyridia *M.canislagopodis*, která byla získána z tělní dutiny bělokura horského *Lagopus muta* (Montin, 1781). Měřítko 1 mm.

(Skirnisson a kol. 2016a, upraveno). **B** – Tetrathyridium *M.corti*, které započalo vývoj v dospělce, za skolexem je patrné zúžení (šipka). Měřítka 100 μm . (Camargo de Lima a kol. 2020, upraveno).

V přední části těla se nachází skolex se čtyřmi přísavkami (Obr. 4, B), který může být invaginovaný (Obr. 4, A) (Cho a kol. 2013). Povrch těla tvoří eozinofilní tegument, který je pokryt drobnými mikrotrichy (Pedini a kol. 2009). Mikrotrichy se dají rozdělit na dva typy. Jedny jsou filamentárního a druhé čepelovitého tvaru. Protože tasemnice přijímají potravu celým povrchem těla, předpokládá se, že filamentární mikrotrichy slouží právě k příjmu potravy a jejich úkolem je tedy zvětšovat povrch těla. Mohutnější čepelovité mikrotrichy zase mohou mít funkci lokomoční a můžou tak hrát důležitou roli při penetraci tkání (Hess a Guggenheim 1977). Tegument se skládá z distální cytoplasmy, bazální laminy a základních tegumentálních cytonů (Pospekhova a Kusenko 2023), jejichž vrstva se dá také nazvat jako perinukleární cytoplasma (Pedini a kol. 2009). Mezi cytony a bazální laminou se nachází vrstva subtegumentální svaloviny, která je zastoupena cirkulárními a hlouběji ležícími podélnými svazky (Pospekhova a Kusenko 2023). Cytony jsou skrze svalovinu propojeny cytoplasmatickými mosty s distální cytoplasmou (Pedini a kol. 2009).

V mezihostitelích se tetrathyridia vyskytují volně v peritoneální dutině anebo jsou enkapsulována v různých tkáních, zejména pak v jaterní (Obr.5 A, B) (Jouet a kol. 2023). Kapsule, jíž jsou tetrathyridia nacházející se v jaterním parenchymu obklopena, se dá rozdělit do tří vrstev. Vnější vrstva je tvořena především leukocyty a jinými zánětlivými buňkami. V zánětlivé zóně se však pravidelně nacházejí fibroblasty a kolagenní vlákna (Pospekhova a Kusenko 2023). Zánět zasahuje až do povrchu jater (Jouet a kol. 2023). Střední fibrilární vrstva je tvořena vícesměrnými svazky kolagenních vláken, v nichž se nacházejí granulocyty, především pak eozinofily, ale i makrofágy a plasmatické buňky. Tyto buňky jsou zpravidla v různých fázích degradace, ale mohou být i zcela neporušené. Kontaktní zóna zahrnuje vnitřní vrstvu kapsule a tegument s mikrotrichy včetně extracelulárního materiálu. Vnitřní zónu tvoří buňky hostitele, které jsou často poškozené a granulovaný materiál. Většina buněk v kontaktu se dle struktury granulí dá přisoudit eozinofilům, patrný jsou ale i makrofágy (Pospekhova a Kusenko 2023). V každé kapsuli se zpravidla nachází jedno tetrathyridium, vzácně se mohou objevit dvě tetrathyridia encystována v jedné kapsuli (Skirnisson a kol. 2016b). Autoři (Pospekhova a Kusenko 2023) svůj popis zakládají zejména na snímcích z transmisní elektronové mikroskopie. Z důvodu rozsáhlosti cytologického popisu je uváděno buněčné spektrum, které odpovídá snímku (Obr.5) autorů (Skirnisson a kol. 2016b), kteří využili optické mikroskopie.



Obr.5 Fotografie histologického řezu játry bělokura horského *Lagopus muta*, ve kterých je enkapsulováno tetrathyridium *M. canislagopodis*. **A** – Tetrathyridium (t) obklopené silným pláštěm zánětlivých buněk. Vnější okraj je tvořen převážně lymfocyty. Zánětlivá reakce zasahuje až do povrchu jater. Měřítko 500 μm . **B** – Detailní výřez smíšené zánětlivé oblasti zahrnující vícejaderné velké buňky (černá šipka), střední zónu tvořenou z lymfocytů, plasmatických buněk, heterofilů a fibroblastů. Vnější vrstva je převážně lymfocytální (bílá šipka). Měřítko 100 μm . (Skirnisson a kol. 2016b, upraveno)

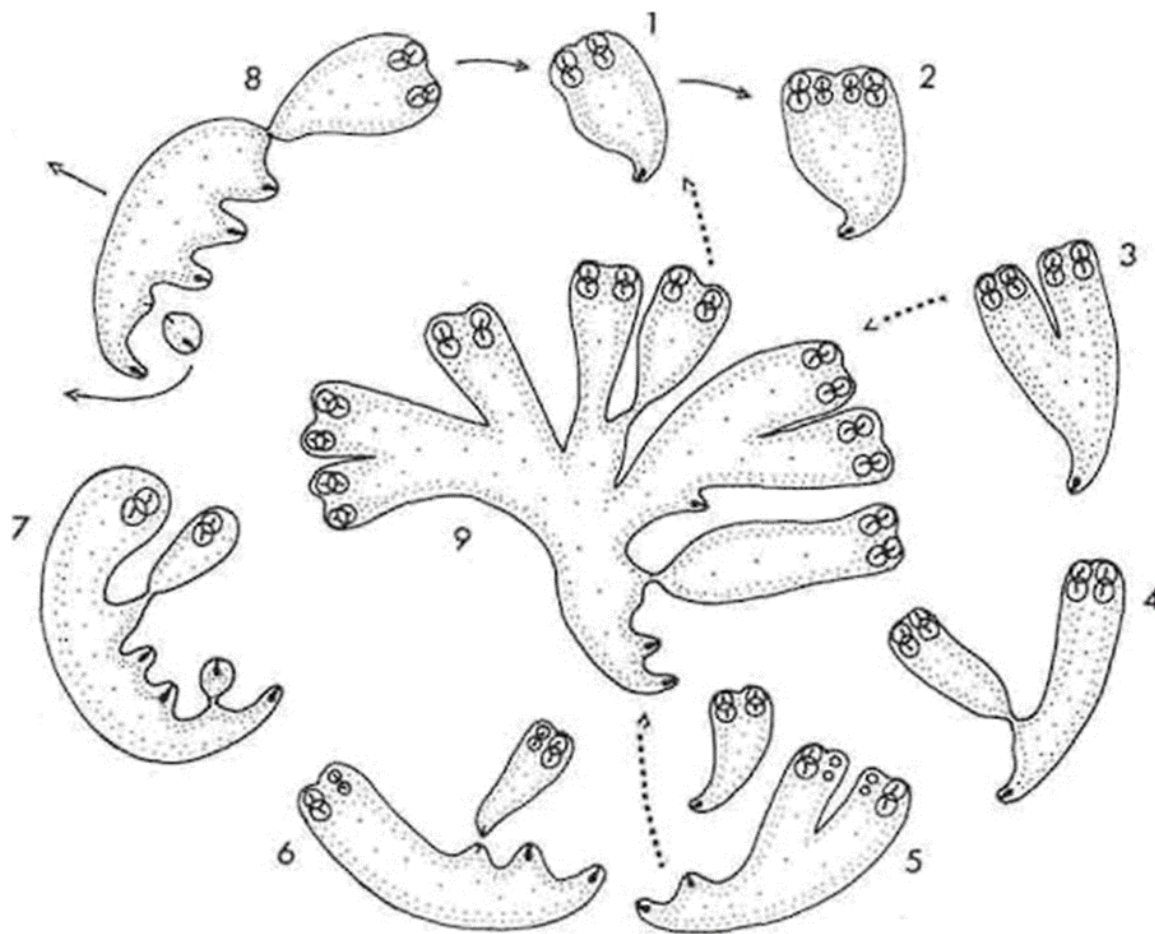
U dospělých mezihostitelů je zhruba polovina tetrathyridií enkapsulována a druhá polovina se volně pohybuje po tělní dutině. Zůstává záhadou, proč se některá tetrathyridia zapouzdřují a jakou výhodu mají tetrathyridia, která se volně pohybují po tělní dutině (Skirnisson a kol. 2016b). Autoři předpokládají, že zapouzdření představuje pro parazita jedinečnou strategii, jak uniknout před imunitní odpovědí hostitele a zvýšit tak své šance na přežití. Na druhou stranu, kapsule může mít negativní vliv na vstřebávání živin, navíc tetrathyridium ztratí možnost volného pohybu po peritoneální dutině.

3.1 Tetrathyridium *M.corti*

Jedinečnou vlastností se v rámci rodu *Mesocestoides* vyznačuje tetrathyridium *M. corti*. To má schopnost se v peritoneální dutině svých mezihostitelů asexuálně rozmnožovat. Asexuální reprodukce probíhá podélným dělením, které započne rozšířením přední části tetrathyridia,

následně se objeví podélná štěrbina, která prochází střední linií skolexu, patrná jsou rovněž primordia nových párů přísavek. Přísavky se dále vyvíjejí a podélná štěrbina se prohlubuje. Ve chvíli, kdy je vyvinuta nervová a vylučovací soustava, dochází k oddělení nového tetrathyridia (Novak 1972).

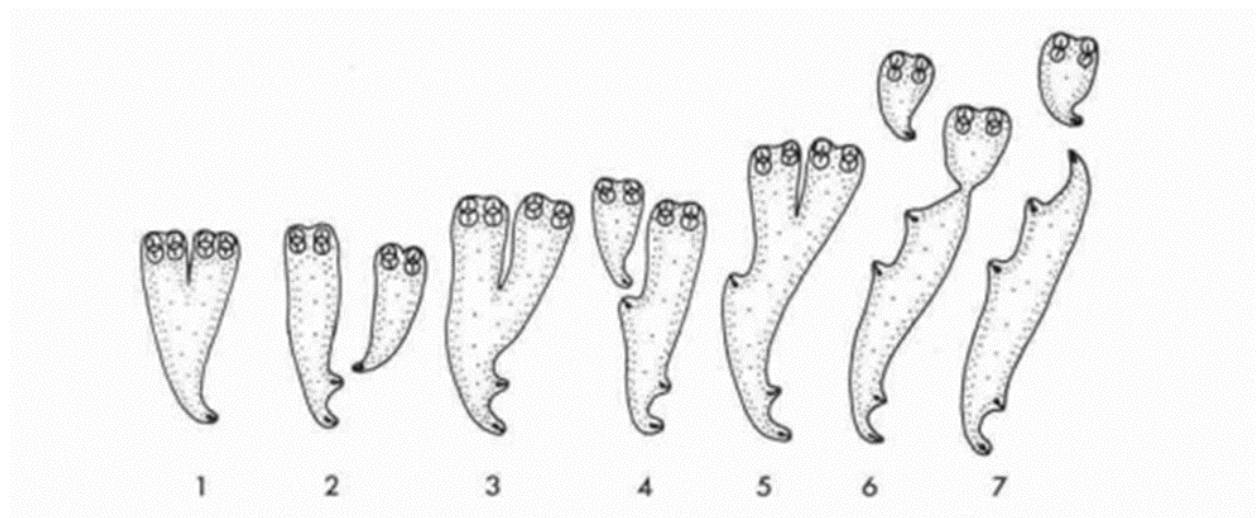
Dělení jedinců probíhá dvěma způsoby. Prvním způsobem je tvorba polycefalické formy tetrathyridia (Obr.6), ze které se podélně oddělují jedinci. Tato forma může mít až 22 skolexů. Tímto dělením vzniká dva a více jedinců (Novak 1972)



Obr.6 Schéma asexuálního rozmnožování polycefalické formy tetrathyridia *M. corti*. 1 – Základní tetrathyridium o velikosti 1–10 mm se čtyřmi přísavkami a jedním exkrečním pórem. 2 – Začátek podélného dělení. Tetrathyridium se rozšiřuje a zakládají se nové přísavky. 3 – Přísavky se dále vyvíjejí a podélná štěrbina mezi skolexy se prohlubuje. Tetrathyridium připomíná písmeno Y. 4 – Pokročilá fáze oddělování nového jedince. Nervová a vylučovací soustava je vyvinuta. Mezi tetrathyridii zůstává tenká stopka, která předznamenává dokončení oddělení nového jedince. 5 – Dceřiné tetrathyridium se odděluje (Novak 1972). Po odděleném tetrathyridiu zůstává pahýl, který byl autory (Specht a Voge 1965) popsán jako pupen, na jehož vrcholu zůstává funkční vylučovací pór (Hart 1967). Mateřské tetrathyridium dále roste a dochází k vývoji dalšího jedince. 6 – Nový

jedinec se odděluje a vzniklý pahýl se nachází před tím, jenž zbyl z prvního dělení. **7** – Dělení se urychluje, další jedinec může mít ve chvíli oddělení pouze dvě přísavky, které se vyvíjejí později. Na mateřském tetrathyridiu se mohou některé výrůstky prodlužovat a oddělovat jakožto acefalické fragmenty, které neregenerují skolex. **8** – V důsledku mnoha dělení vzniká dlouhá larva s mnoha pahýly, v tuto chvíli se odděluje tetrathyridium od zbytku těla. **9** – Rozetovitá polyacefalická forma tetrathyridia, která může mít až 22 skolexů (Novak 1972).

Druhým způsobem je podélné dělení mateřského tetrathyridia (Obr.7). Na mateřském tetrathyridiu začne vznikat nový jedinec, který se poté oddělí. Vznikají tak dvě tetrathyridia, přičemž na mateřském tetrathyridiu je patrný laterální pahýl po oddělení nového jedince. V dalším kroku se podélně oddělí mateřská část tetrathyridia z opačné laterální strany, která do té doby nebyla proliferativní. Po několika děleních, kdy se z obou stran tetrathyridia oddělí dostatek jedinců, se asexuální reprodukce zastaví a nové mateřské tetrathyridium opouští stávající zbytek těla. Vzniká tak nové tetrathyridium, které může započnout nové dělení a acefalický zbytek původního těla, na kterém jsou zřetelné četné pahýly po mnoha děleních (Novak 1972).



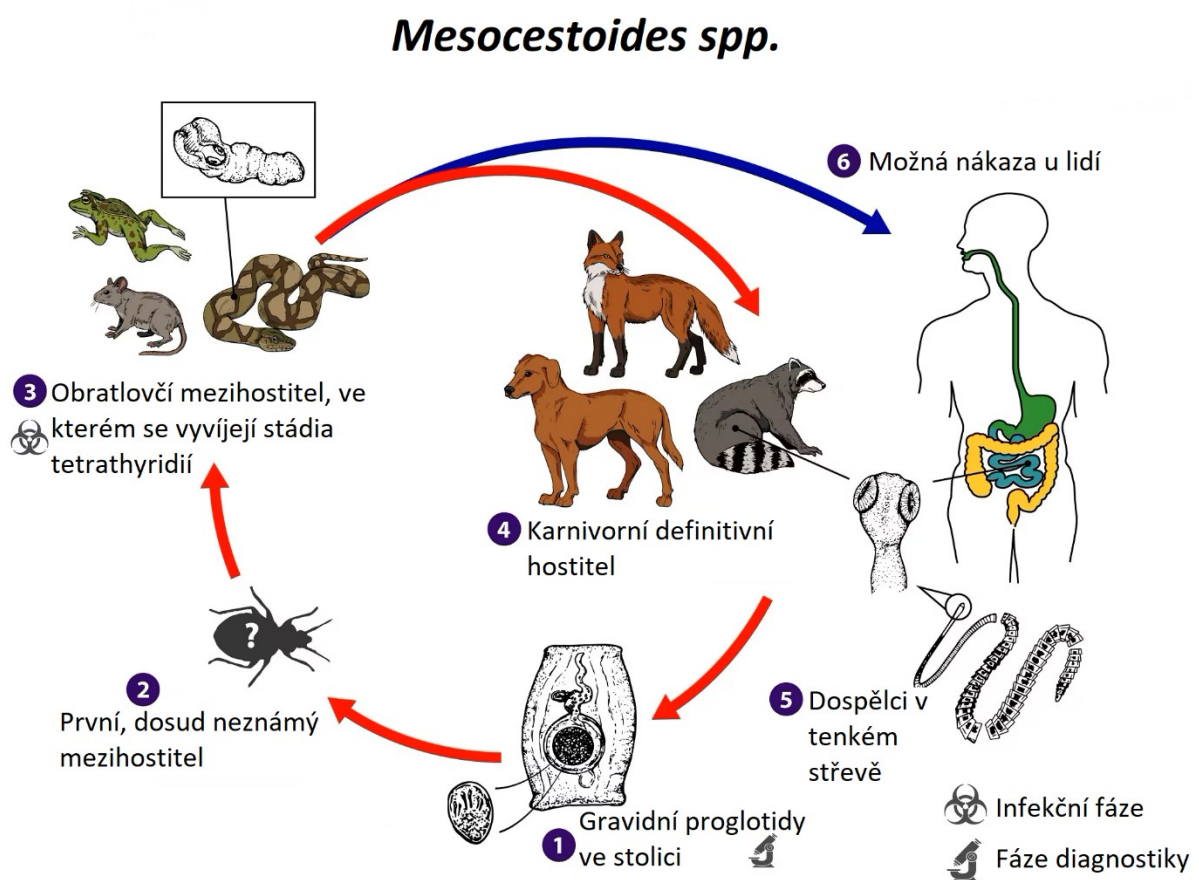
Obr.7 Schéma asexuálního rozmnožování tetrathyridia *M. corti* (Novak 1972). 1 – První dělení 2 – Oddělení dceřiného tetrathyridia. 3 – Druhé dělení. 4 – Oddělení mateřského tetrathyridia z neproliferativní strany, jenž se v tu chvíli stává proliferativní 5, 6 – Oddělení dalších jedinců. 7 – Oddělení nového mateřského tetrathyridia a pozůstatek acefalického zbytku těla s pahýly po dělení.

Je rovněž zjevné, že pro dokončení asexuální reprodukce je nutný kontakt jednotlivých tetrathyridií mezi sebou. Toto platí pro tetrathyridia, která mají již dva skolexy. U tetrathyridií, které mají pouze jeden skolex, není vzájemný kontakt faktorem, který by stimuloval asexuální

reprodukcí. Faktory, které by mohly indukovat asexuální množení u jednoduchých tetrathyridií jsou zatím neznámé a vyžadují další výzkum (Saito a kol. 2022).

4. Životní cyklus a jeho variabilita

Životní cyklus tasemnic rodu *Mesocestoides* nebyl dosud zcela objasněn a je stále předmětem diskuse (Jouet a kol. 2023). Předpokládaná hypotéza životního cyklu zahrnuje dva mezihostitele a definitivního hostitele. Tříhostitelský životní cyklus by tak byl unikátním napříč řádem Cyclophyllidea (Obr.8) (Rausch 1994).



Obr.8 Schéma předpokládaného životního cyklu *Mesocestoides* spp. (CDC 2019)

4.1 První mezihostitel

První mezihostitel by se měl nakazit pozřením vajíček obsahující hexakanty. Ta opouštějí definitivního hostitele se stolicí, umístěna v paruterinním orgánu terminálních proglotid (Conn a kol. 1984; Siles-Lucas a Hemphill 2002). Potíží však je, že první mezihostitel dosud nebyl identifikován. Jedná se pravděpodobně o bezobratlého živočicha (Webster 1949), respektive členovce (Padgett a Boyce 2005). Jako o konkrétních prvních mezihostitelích se uvažuje o

roztočích a mravencích. Původní návrh, který popisuje roztoče jako první mezihostitele u tasemnic rodu *Mesocestoides*, je však diskutabilní (McAllister a kol. 2018). Objev pocházel z kožešinové farmy, na které byly chovány lišky. U těchto lišek se vyskytovali dospělci tasemnic blíže identifikovaní jako *M. lineatus*. U roztočů podřádu Oribatei, kteří byli v této oblasti volně sesbíráni, byly nalezeny onkosféry a vyvíjející se larvy prvního stádia. Na základě tohoto nálezu bylo vystaveno 3000 roztočů vajíčkům tasemnic, u kterých byla po 125 dnech nalezena raná cysticerkoidní stádia. Z důvodu, že stádia cysticerkoidů nebyla zcela vyvinuta, tak nemohla být provedena modelová nákaza obratlovcích mezihostitelů (Soldatova 1944, cit. dle Rausch 1994). Nikdy však nebylo ověřeno, že by stádia těchto cestodů měla náležet právě tasemnicím rodu *Mesocestoides*, anebo zda náležela zcela jiným tasemnicím, které se vyskytovaly v této oblasti (McAllister a kol. 2018). U mravenců se dokonce podařilo pomocí PCR a sekvenčních metod detekovat DNA rodu *Mesocestoides*. Nicméně autoři studie, která se touto problematikou zabírala, nedokázali mravence jako první mezihostitele prokázat (Padgett a Boyce 2005). Kriticky by se dalo uvažovat o tom, že detekovaná DNA se v mravencích mohla ocitnout zcela náhodně, třeba předešlou konzumací části defekované proglotidy.

4.2 Druhý mezihostitel

Infikovaní první mezihostitelé jsou pozřeni druhým mezihostitelem, kterým bývají obratlovci ze skupiny Tetrapoda (Rausch 1994). U druhých mezihostitelů se vyvíjejí stádia tetrathyridií. Tetrathyridia v mezihostiteli aktivně migrují, penetrují střevní sliznici a volně se pohybují po organismu. Vyskytují se zejména volně v břišní dutině a enkapsulována v jaterním parenchymu, nicméně nalézají se taktéž v srdeční svalovině, plicích, mezenteriu, pobřišnici, podkoží a vzácněji v ledvinách, reprodukčních orgánech a střevech (Webster 1949; Skirnisson a kol. 2016b). Nevšední strategii zauímají v druhém mezihostiteli larvální stádia *M. corti*. Tato tetrathyridia záhy po penetraci střevní stěny aktivně zahajují asexulární reprodukci, čímž se stávají pro svůj rod zcela unikátními (Specht a Voge 1965; Etges 1991).

4.2.1 Spektrum mezihostitelů

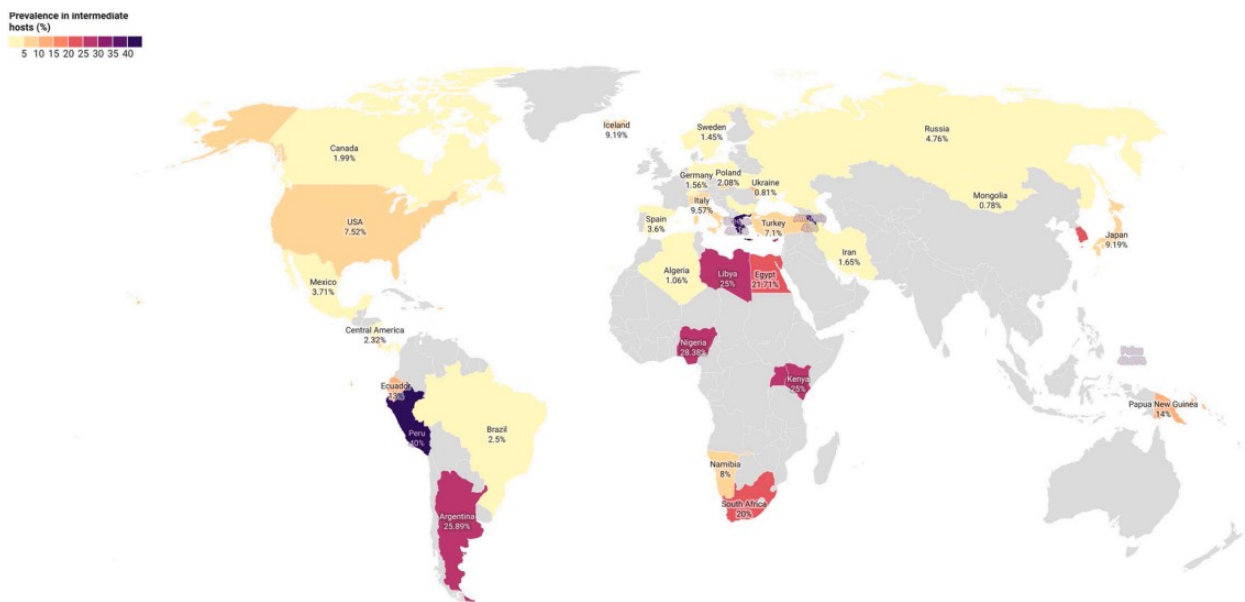
V rámci obratlovců je spektrum mezihostitelů rozmanité. Tetrathyridia byla nalezena u zhruba 200 druhů tetrapodů (Chertkova a Kosupko 1978, cit. dle Rausch, 1994). V řadách tetrapodních mezihostitelů se nacházejí zástupci tříd obojživelníků, plazů, ptáků a savců.

Tetrapodní mezihostitelé jsou zde uváděni skupinou obratlovců a příklady jedinců, u kterých byla nákaza potvrzena. Z třídy obojživelníků byla nákaza popsána u řádů ocasatých (Urodela) a žab (Anura). Zástupci jsou axolotl skvrnitý *Ambystoma maculatum* Shaw, 1802 a skokan volský *Rana*

catombeiana Shaw, 1802 (McAllister a kol. 2014, 2017). U třídy plazů dostupná literatura popisuje hostitele pouze z řádu šupinatých (Squamata). Tento řád má však široké hostitelské zastoupení u podřádů ještěřů (Sauria) a hadů (Serpentes). Příklady jsou ještěrka italská *Podarcis siculus* Rafinesque-Schmaltz, 1810 a užovka zelená *Ophedrys aestivus* Linnaeus, 1766 (McAllister a kol. 2013; Berrilli a Simbula 2020). Infikovaní ptáci jsou popsáni u podtřídy letců (Neognathae). Zástupci jsou orebice rudá *Alectoris rufa* Linnaeus, 1758 a špaček obecný *Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758 (Millán a kol. 2003; Literák a kol. 2004). U savců jsou hostiteli zejména zástupci řádů hmyzožravců (Eulipotyphla) a hlodavců (Rodentia). Příklady hostitelů jsou ježek západní *Erinaceus europaeus* Linnaeus, 1758 a myšice temnopásá *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 (Poglayen a kol. 2003; Zalesný a Hildebrand 2012). Mezi savci, u kterých byla prokázána tetrathyridióza, se také nacházejí primáti, kterými jsou například tamarin žlutoruký *Saguinus midas* Linnaeus, 1758 (Montalbano Di Filippo a kol. 2018) a kotul veverovitý *Saimiri sciureus* Linnaeus, 1758 (Tokiwa a kol. 2014). Z hlediska nákazy lidí není k dispozici žádná studie, která by popisovala možnost průběh lidské tetrathyridiózy.

4.2.2 Prevalence nákazy u mezihostitelských obratlovců

Zveřejněná data (Obr.9) ukazují, že z hlediska mezihostitelů se může souhrnná prevalence nakažených pohybovat až okolo 42 % (Jesudoss Chelladurai a Brewer 2021)



Obr.9 Souhrnná prevalence u mezihostitelů tasemnic rodu *Mesocestoides* ze zemí, které disponují daty o prevalenci (Jesudoss Chelladurai a Brewer 2021).

4.3 Definitivní hostitel

Za definitivní hostitele jsou považováni různí karnivoři, kteří se nakazí pozřením infikovaného druhého mezihostitele, ve kterém se nacházejí tetrathyridia (Rausch 1994). U definitivních hostitelů dochází k vývoji dospělců tasemnic, kteří se nacházejí v tenkém střevě svých hostitelů (Hrčkova a kol. 2011). Alternativní možností je, že tetrathyridia opět proniknou do tělních dutin a orgánů svých hostitelů a v případě *M. corti* se asexuálně rozmnožují (Specht a Voge 1965; Siles-Lucas a Hemphill 2002). Nákaza definitivního hostitele může rovněž vypadat tak, že některá tetrathyridia proniknou do peritoneální dutiny a některá dokončí vývoj v dospělce (Lanteri a kol. 2017).

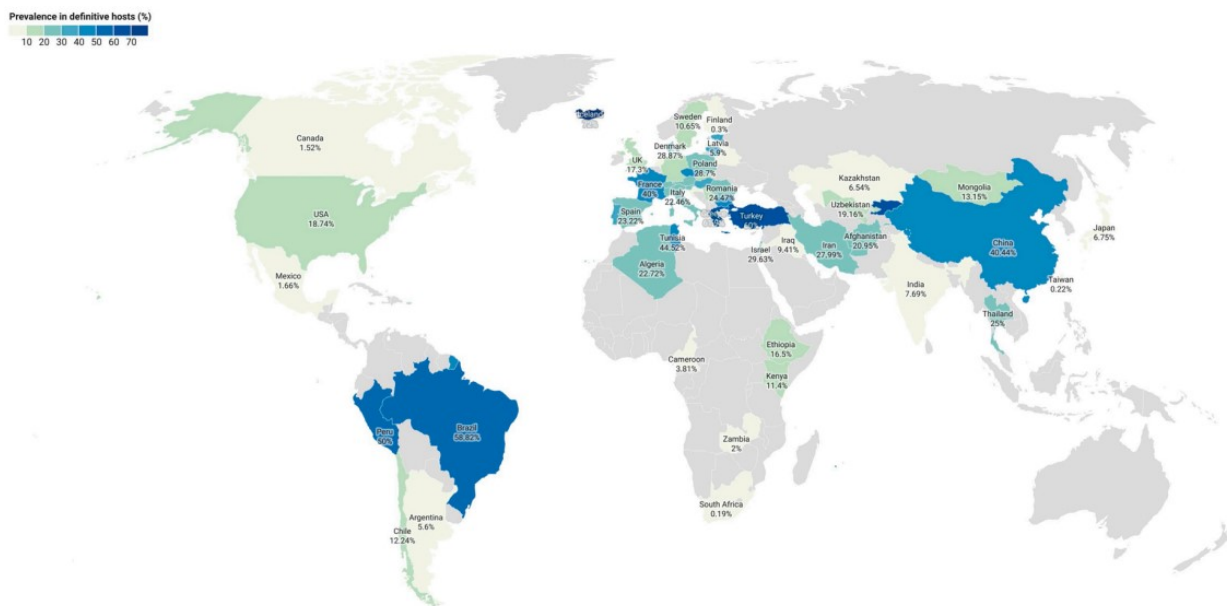
Pokud tasemnice infikují pouze střeva svých hostitelů, projevuje se nákaza jako nezávažná subklinická střevní porucha (Sykes 2023). Závažnější průběh má pro definitivního hostitele varianta, kdy jedinci prostupují skrze střevní stěny do peritoneální dutiny. U psích hostitelů, kterým je diagnostikována tetrathyridioza, se objevují příznaky slabosti, anorexie, letargie, tachypnoi, horečky, podráždění sliznic, zvětšeného břicha, zvracení a tachykardie (Carta a kol. 2021). U lidí se nákaza projevuje proglotidami ve stolici a průjmy. Lidé se zpravidla nakazí požitím syrových vnitřností. Je evidováno přes 25 případů nákaz u lidských pacientů (Fuentes a kol. 2003).

4.3.1 Spektrum definitivních hostitelů

Mezi časté definitivní hostitele patří predátoři z řádu šelmy (Carnivora) (Rausch 1994). Příklady jsou liška obecná *Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758 (Hrčkova a kol. 2011), sobol východní *Martes melampus* Wagner, 1841, psík mývalovitý *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834 (Sato a kol. 1999), skunk pruhovaný, *Memphitis memphitis* Schreber, 1776 (Neiswenter a kol. 2006), pes domácí *Canis familiaris*, 1758 (Skirnisson a kol. 2016a), kočka domácí *Felis catus* Linnaeus, 1758 (Loos-Frank 1980). Dospělci tasemnic byli ovšem raritně prokázáni také u dravých ptáků, jako je raroh lovecký *Falco rusticolus* (Christensen a kol. 2015), a u lidí (Fuentes a kol. 2003).

4.3.2 Prevalence nákazy u obratlovčích definitivních hostitelů

U definitivních hostitelů se prevalence může pohybovat až okolo 70 % (Obr. 10). Data pro Českou republiku ukazují, že prevalence dosahuje téměř 41 % (Jesudoss Chelladurai a Brewer 2021). Takto vysoké hodnoty však mohou být zkresleny. Karnivoři mají menší abundance, a tak mohou být ve výsledku absolutní počty nakažených dosti podobné mezihostitelům.



Obr.10 Souhrnná prevalence u definitivních hostitelů tasemnic rodu *Mesocestoides* ze zemí, které disponují daty o prevalenci (Jesudoss Chelladurai a Brewer 2021).

5. Alternativní hypotéza životního cyklu

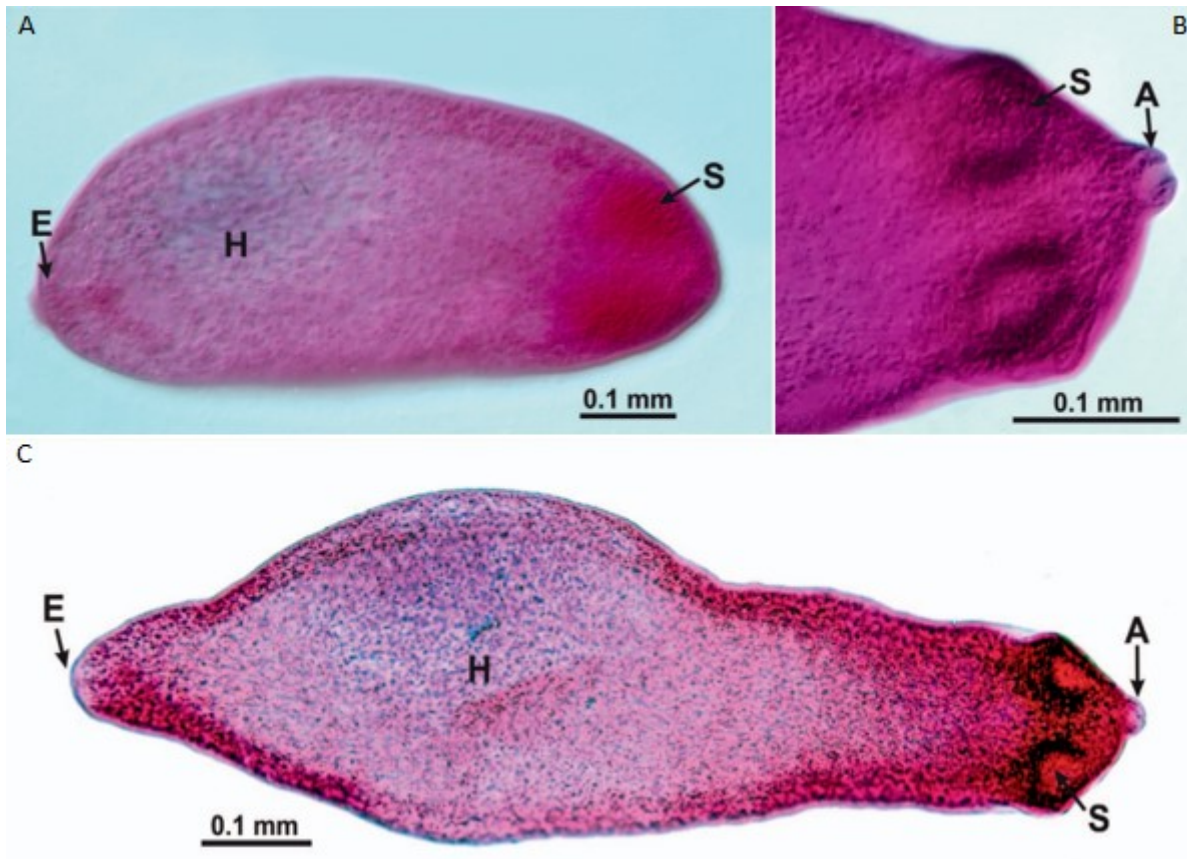
Ačkoliv mnozí autoři (Rausch 1994; Siles-Lucas a Hemphill 2002) popisují životní cyklus tasemnic rodu *Mesocestoides* jako minimálně tříhostitelský, není jeho přesný průběh a počet hostitelů dosud znám. Pravděpodobně nejuznávanější teorie, která popisuje prvního mezihostitele jako bezobratlého živočicha, který by měl být z podřádu Oribatei, nebyla nikterak prokázána, či opakovaně demonstrována (Padgett a Boyce 2005). Právě dosud neidentifikovaný bezobratlý mezihostitel je hlavní důvod, proč se uvažuje o možnosti alternativního průběhu životního cyklu u tasemnic rodu *Mesocestoides*. Tato hypotéza předpokládá, že by životní cyklus nezahrnoval bezobratlého mezihostitele, nýbrž docházelo by k přímé infekci obratlovčího hostitele, tak jako to mají například v rámci řádu Cyclophyllidea tasemnice z čeledi Taeniidae. Možnost průběhu celého životního cyklu v rámci dvou obratlovčích hostitelů podporují nálezy pre-tetrathyridiálních stádií, ale také řada teoretických obtíží při možné infekci bezobratlého mezihostitele (Loos-Frank 1991; McAllister a kol. 2018).

Jako pre-tetrathyridiální stádium (Obr.11) je označována posthexakantní larva, která již nese morfologické znaky hexakantu, jako jsou háčky a penetrační žlázy. Zároveň se ale nejedná o plně vyvinuté tetrathyridium. Pre-tetrathyridium nemá oproti tetrathyridiu kompletně utvořený skolex, z jehož rysů jsou v některých případech patry pouze zakládající se přísavky. V případě předpokládaného tříhostitelského cyklu, by tak v tomto stupni vývoje pre-tetrathyridium

postrádalo podstatné mechanismy, které jsou nezbytné k napadení zažívacího traktu obratlovčího hostitele, jenž by pozřel domnělého bezobratlého (McAllister a kol. 2018).

Úvahy autorů, kteří se zabývají možným dvouhostitelským životním cyklem, se zejména věnují obtížím a způsobu infekce u bezobratlého živočicha. Infekce bezobratlého živočicha by měla probíhat pozřením vajíček s hexakanty (Siles-Lucas a Hemphill 2002), která jsou uložena v paruterinním orgánu defekovaných proglotid (Conn a kol. 1984). Pokud nákaza probíhá tímto způsobem, znamená to, že by bezobratlý živočich musel pozřít celý paruterinní orgán, anebo se prokousat jeho silnými stěnami a relativně rychle pozřít vajíčka s hexakanty. Rychlé pozření je nezbytné z důvodu, že vajíčka postrádají zesílenou skořápku a jsou náchylná k vyschnutí. Ochranou funkci pravděpodobně přebírá samotný paruterinní orgán, který když byl v laboratorních podmínkách uložen do chladničky, udržel životaschopnost onkosfér po dobu minimálně čtyř týdnů (Conn a kol. 1984; Loos-Frank 1991). Otázka infekce bezobratlých se zabývá i množstvím vajíček, kterou by teoreticky měli pozřít. U hrabošů polních *Microtus arvalis* Pallas, 1778 se může vyskytovat 200 a více tetrathyridií *M.litteratus* stejné velikosti, a tedy pravděpodobně i stejného stáří (Loos-Frank 1980). Vyjma schopnosti asexuálního rozmnožování, které je pozorováno pouze u *M. corti* (Conn 1990), a možnosti vícenásobné infekce by to znamenalo, že veškerá tetrathyridia by pocházela právě z jednoho bezobratlého mezihostitele. V případě drobného členovce, jakým je roztoč, je nemožné, aby byl najednou infikován takovým počtem onkosfér. Takto rozsáhlá infekce by byla možná u větších bezobratlých. Ti by již ale nefigurovali v potravním řetězci herbivorů, mezi které se řadí i hraboši polní (Loos-Frank 1991).

Otázky ohledně existence bezobratlého mezihostitele a snahy o objasnění průběhu životního cyklu tasemnic rodu *Mesocestoides* vedly k publikaci studií (Webster 1949; Loos-Frank 1991; Padgett a Boyce 2004), jejichž úkolem byla přímá infekce obratlovčího mezihostitele. Za vhodné mezihostitele byli vybráni hlodavci, plazi a pes, kteří byli krmeni gravidními proglotidami, popřípadě přímo onkosférami druhů *M. latus*, *M. litteratus* a *M. lineatus*. Závěry všech těchto studií se shodovaly, u žádného z obratlovců se nepodařilo nalézt tetrathyridia, či jakákoliv jiná vyvíjející se stádia. Přímá infekce obratlovčího hostitele je tak stále alternativní hypotézou k předpokládanému životnímu cyklu, ve kterém je prvním mezihostitel členovec (Siles-Lucas a Hemphill 2002).



Obr.11 Fotografie pre-tetrathyridialních stádií *Mesocestoides* sp. vyjmutých z tělní dutiny scinka *Scincella lateralis* (Say, 1823). **A** – Snímek raného pre-tetrathyridia, u kterého jsou patrný zakládající se přísavky (**S**), na opačném konci těla se zakládá vylučovací pór (**E**). Oblast skolexu není rozlišitelná od zbytku těla (**H**). **B** – Snímek pre-tetrathyridia v pokročilém vývoji, na kterém je rozeznatelný zakládající se skolex a vyvinutá apikální přísavka (**A**). **C** – Fotografie pozdního pre-tetrathyridia, které má výrazněji vyvinuté tělo (**H**), kompletně vyvinutý vylučovací pór (**E**) a skolex (**S**) s apikální přísavkou (**A**) (McAllister a kol. 2018; upraveno).

6. Zástupci rodu

Autoři ve své literatuře často neurčují nálezy tasemnic rodu *Mesocestoides* jakožto konkrétní druhy, nýbrž zařazují tyto tasemnice jako přesněji nepojmenované *Mesocestoides* sp. Odůvodněním je, že popis tasemnic rodu *Mesocestoides* byl tradičně založen na základě morfologických znaků dospělců a intermediálních stádií. Tyto znaky jsou ovšem často u těchto tasemnic velmi složitě rozeznatelné a byly využívány navzdory neznámé rodově morfologické variabilitě, nízké hostitelské specifitě a rozsáhlému geografickému rozšíření (Skirnisson, a kol. 2016a). Pouze hrstka známých druhů je podložena jak morfologickým výzkumem, tak pomocí molekulárních nástrojů, které mapují zejména DNA. Výsledkem je, že v rámci rodu dochází často

k synonymizaci jedinců, či dokonce k jejich záměnám (Skirnisson a kol. 2016a; Jesudoss Chelladurai a Brewer 2021).

6.1 Druhy popsané na základě sekvencí DNA

Známé druhy, které jsou podloženy jak morfologickými popisy, tak publikovanými sekvencemi DNA jsou: *M. corti* Hoeppli, 1925 (syn. *M. vogae*, Etges 1991), *M. litteratus* Batsch, 1786 (syn. *M. leptothylacus*, Loos-Frank 1980), *M. lineatus* (Goeze, 1782) Railliet 1893, *M. melesi* Yanchev a Petrov, 1985, *M. canislagopodis* (Rudolphi 1810) (Krabbe 1865). Z hlediska molekulárních metod je nejpodrobněji popsán druh *M. corti*, u kterého je kompletně známý mitochondriální genom.

6.2 Druhy popsané na základě morfologie

Dalšími publikovanými zástupci, u kterých již nejsou dostupné sekvence jsou: *M. ambiguus* Vailant, 1863, *M. utricullifer* Walter, 1866, *M. elongatus* Leuckart, 1879, *M. longistriatus* Setti, 1879, *M. bassarisci* MacCullum, 1921, *M. mesorchis* Cameron, 1925, *M. caestus* Cameron, 1925, *M. variabilis* Mueller, 1927, *M. latus* Mueller, 1927, *M. tenuis* Meggit, 1931, *M. manteri* Chandler, 1942, *M. kirbyi* Cahndler, 1944, *M. jonesi* Ciodla 1955, *M. carnivoricolus* Grundmann 1956 a *M. paucitesticulus* Sawada a Kugi, 1983 (Jesudoss Chelladurai a Brewer 2021). Je však otázkou, zda všechny tyto druhy budou do budoucna platné. Například roku 1955 došla Marrieta Voge v rámci přezkoumání rodu k závěru, že *M. variabilis* a *M. manteri* jsou synonymní s *M. corti* (Voge 1955 cit. dle Etges 1991). Ovšem je více než pravděpodobné, že postavení těchto jedinců do synonymity bylo založeno opět na základě morfologických podobností. Pro objasnění taxonomie tohoto rodu by tak bylo velice užitečné získání genetických sekvencí z archivovaných jedinců (Jesudoss Chelladurai a Brewer 2021). V rámci literatury jsou popsány i další druhy rodu *Mesocestoides*. Důvodem k jejich neuvedení je to, že tyto záznamy jsou fragmentární a jejich popis je často uveden v jiné než anglicky publikované literatuře.

7. *Mesocestoides corti* syn. *M. vogae*

Nejvíce zkoumaným zástupcem v rámci rodu je druh *M. corti*, který je často označován jako *M. vogae*, případně jako *M. corti* syn. *M. vogae*. Již z uvedeného vyplývá, že taxonomické postavení tohoto druhu je poněkud nejasné. Vzhledem k významu tohoto druhu pro poznání celé skupiny se pokusím tento taxonomický problém podrobněji přiblížit.

Druh *M. corti* byl prvně pojmenován a popsán roku 1925 Dr. Hoepplim. Své jméno nese po Dr. Cortim, z jehož sbírek si Hoeppli opatřil exempláře tasemnic. Corti vzorky získal již roku 1909 z myši domácí *Mus musculus* Linnaeus, 1758 v oblasti Colorado Springs, přičemž se mu podařilo

nasbírat kolem sta jedinců, kteří se nacházeli ve střevě a měřili od čtyř do osmi centimetrů. (Hoepli 1925; Etges 1991). O čtyřicet let později Marrieta Voge a David Specht popsali asexuálně se rozmnožující tetrathyridia, která našli u ještěrky *Sceloporus occidentalis biseriatus* Hallowell, 1854. Tato tetrathyridia dále v roztoku chloridu sodného injikovali do laboratorních myší, u kterých bylo již po několika dnech patné, že larvy, které se vyskytovaly zejména v oblasti jaterního parenchymu, a pak volně v břišní dutině, se asexuálně podélně dělí. Infikovanou jaterní tkáň byly dále krmeny kočky domácí, u kterých byla po několika týdnech provedena pitva. Ta prokázala nález drobných, ne více jak centimetr dlouhých stadií tasemnic. Dle vzhledu skolexu a proglotid byli tito jedinci s jistou dávkou opatrnosti identifikováni jako *M. corti*. Autoři zároveň dodávají, že nedokončený vývoj v dospělce může být spjat s nevhodně zvoleným definitivním hostitelem, kterým kočky chované v laboratorních podmínkách dozajista mohou být (Specht a Voge 1965; Voge 1967). Navíc dle jejich předchozího výzkumu jsou přesvědčeni, že samotná velikost není rozhodujícím kritériem, podle kterého by se měly mezi sebou rozeznávat jednotlivé druhy rodu *Mesocestoides* (Voge 1955 cit. dle Specht a Voge 1965). Pro navazující studii, jejíž úkolem bylo zmapování přirozeného vývoje dospělců z tetrathyridií *M. corti*, byli vybráni jakožto vhodní karnivorní hostitelé psi. Tasemnice u psů dospělého stádia dosáhly, ale po osmnácti dnech byla průměrná délka strobily pouhých 10,1 mm a po padesáti dnech dokonce jen kolem 2,4 mm. A ani souběžná kultivace *in vitro* nevedla k zisku jedinců, kteří by se alespoň rámcově svými rozměry přibližovali k původnímu Cortiho nálezu. Průměrná délka po padesáti dnech činila 12,2 mm (Hoepli 1925; Thompson a kol. 1982).

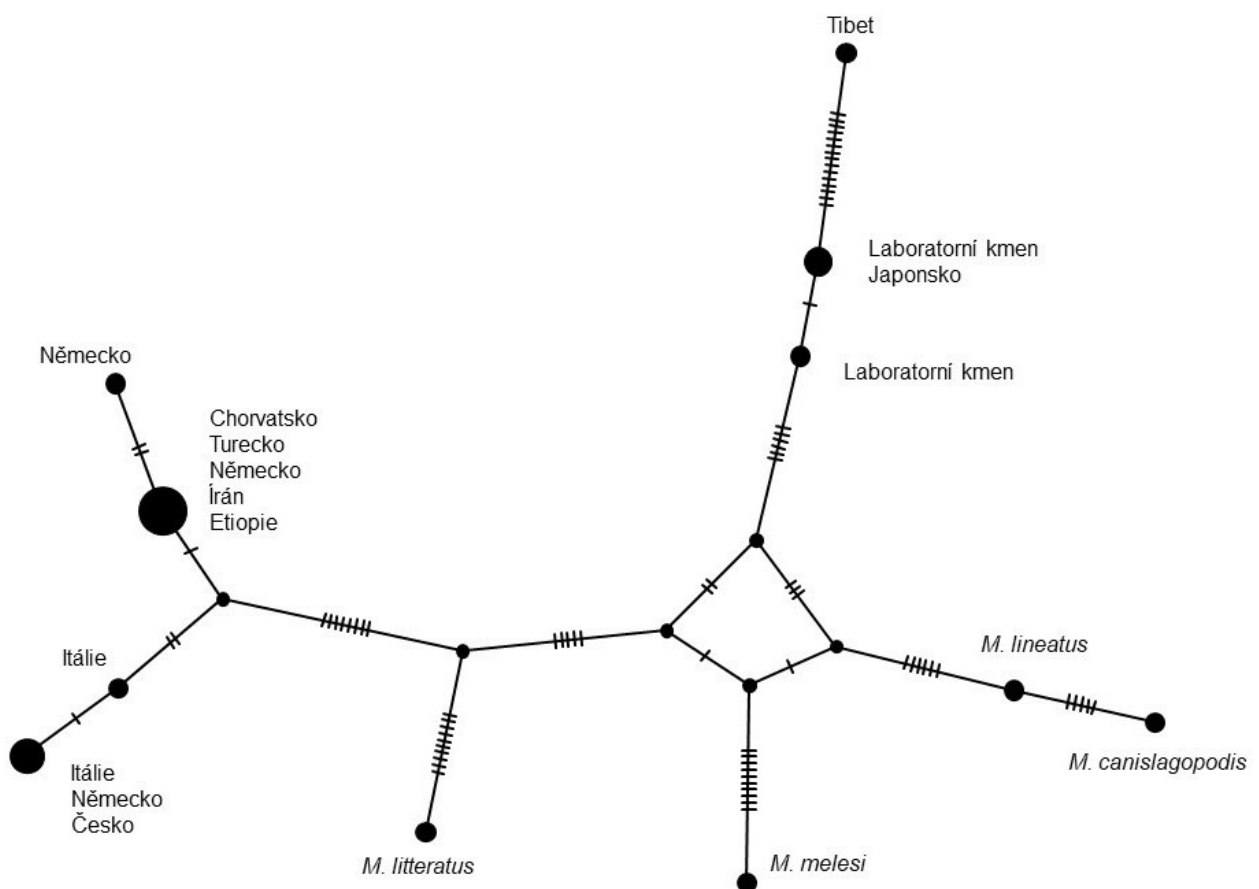
Nad velikostí dospělců se pozastavují i další autoři, kteří původní nález sta jedinců o rozměrech 4-8 cm, u živočicha tak malého jako je myš domácí, považují přinejmenším za překvapující. Tento fakt ale ponechávají, stejně jako mnoho jiných autorů, bez většího komentáře či spekulací (Beaver 1989; Etges 1991). Spekulace se ale týkají hostitelské specifity. Důvodem je, že od prvotního objevu nebyla myš identifikována jako hostitel, ve kterém by byli nalezeni dospělci *M. corti*, a proto se o myších jako přirozených hostitelích tohoto druhu vážně pochybuje. V úvahu připadá teorie, která zahrnuje předpoklad, že Cortim nalezená myš byla abnormální ve smyslu imunodeficiency, a tak u ní mohla tetrathyridia dokončit vývoj v dospělce (Beaver 1989). Výše zmíněná simulační nákaza, ve které byla tetrathyridia *M. corti* trubičkou vpravena do žaludků myší potvrzuje, že myši nefigurují mezi definitivními hostiteli u těchto tasemnic. Tetrathyridia se po hodině a půl vesměs všechna přesunula z žaludku do tenkého střeva, kde se přichytila ke stěně sliznice. Po pěti hodinách se již žádné z tetrathyridií v žaludku nevyskytovalo a po dvaceti hodinách bylo zřetelné, že larvy penetrují stěny tenkého střeva a nacházejí se volně v břišní dutině

anebo jsou přichyceny ke stěně jater. Tetrathyridia tak zjevně ve střevech myší nedokončují vývoj v dospělce (Specht a Voge 1965).

Nepřesné interpretace se týkají i asexuálního podélného dělení, které je mnohými autory často bráno jako samozřejmost v životní strategii rodu *Mesocestoides*. Z rodu *Mesocestoides* je dosud znám jen jediný druh asexuálně se množících tetrathyridií. Může se tedy jednat jen o pouhou anomálii, která může pramenit z evoluční adaptace na nedostatek vhodných hostitelů (Conn 1990; Etges 1991). Pokud má být asexuální reprodukce brána jako přirozená strategie, je třeba provést nálezy asexuálně se rozmnožujících tetrathyridií dalších druhů u přirozeně infikovaných hostitelů. Tato tetrathyridia je pak nutné uložit do parazitologických sbírek pro možnost budoucího výzkumu. Asexuálně se rozmnožující tetrathyridia byla po dlouho dobu zaznamenána pouze u prvotního kalifornského nálezu. Právě absence opakovaného nálezu, asexuálně se rozmnožujících tetrathyridií vedla prof. Etgese k zavedení zcela nového pojmenování *Mesocestoides vogae* Etges, 1991, které se užívá pro asexuálně se množící tetrathyridia objevená Spechtem a Voge (Etges 1991). Aktuálně se tak v literatuře nachází pro tento druh původní pojmenování *M. corti* a novější pojmenování *M. vogae*. Autoři však dávají tato jména do synonymity, a tak nejčastější název, který se v literatuře vyskytuje je *M.corti* syn. *M. vogae*, který se objevuje i v nejnovějších studiích (Crotti a kol. 2023). Problémem je, že z hlediska literatury není dostupná jediná studie, která by tato pojmenování oficiálně postavila do synonymity. A dle mnou nastudované literatury taková studie dosud ani nevznikla. A tak je název *M. corti* syn. *M. vogae* uznávaný nejen pro Hoefflim popsané dospělce tasemnic, ale také pro asexuálně se množící tetrathyridia objevená Spechtem a Voge, a to přesto, že dosud není známo, zda se skutečně jedná o jedince téhož druhu.

Z hlediska výskytu byly tasemnice tohoto druhu dlouho označovány striktně jako tasemnice Nového světa (Sapp a Bradbury 2020). V posledních letech se však začaly objevovat nálezy *M. corti* syn. *M. vogae* i na území Evropy, Blízkého východu a Asie (Aypak a kol. 2009; Yildiz a Tong 2011; Kashiide a kol. 2014; Sindičić a kol. 2021). Vzhledem k recentním nálezům *M.corti* syn. *M. vogae* mimo území Spojených států jsme provedli srovnání sekvencí *M. corti* z území Chorvatska, Turecka a Japonska s laboratorním kmenem *M. corti*, u kterého se předpokládá, že se jedná o totožnou linii, která byla před padesáti devíti lety objevena a popsána Spechtem a Voge. Použili jsme sekvenci mitochondriální malé ribozomální podjednotky 12s, která byla dostupná pro větší počet vzorků z přírody. V rámci nukleotidové databáze GenBank byly pomocí nástroje BLAST vyhledány nejpodobnější sekvence odpovídající chorvatskému nálezu *M.vogae*. Ten je publikován jakožto první případ peritoneální a pleurální metacestodózy způsobené *M.vogae* u evropské kočky divoké *Felis silvestris silvestris* Schreber, 1777 (Sindičić a kol. 2021).

Jako nejpodobnější vyšly sekvence jedinců označených jako *M. corti*, *M. vogae* nebo *Mesocestoides* sp., které budou dále uváděny podle jejich geografického původu (včetně chorvatské sekvence) a sekvence druhů *M. litteratus*, *M. lineatus*, *M. melesi*, *M. canislagopodis*. Alignment sekvencí byl zarovnán na délku 280 párů bází. Vztahy sekvencí jsou zobrazeny pomocí haplotypové sítě (Obr.11) zkonstruované metodou statistické parsimonie (Templeton a kol. 1992). Síť byla zkonstruována v programu PopArt (Leigh a Bryant 2015). Metoda se snaží zobrazit vztahy sekvencí pomocí co nejjednoduššího propojení, snaží se tedy při propojení sekvencí do sítě minimalizovat počet mutací, kterými se sekvence liší.



Obr. 11 Grafické znázornění vztahů zkoumaných sekvencí jednotlivých tasemnic rodu *Mesocestoides*. Příčné čárky na spojnicích ukazují počet mutací, kterými se sekvence liší. Velikost kroužků označuje počet stejných sekvencí. Nejmenší kroužky označují hypotetické sekvence nutné ke zkonstruování sítě. Unikátní kódy (accession numbers), pod kterými lze vyhledat sekvence v genetické bance: Chorvatsko, (MT974335.1), (Sindičić a kol. 2021), Turecko (HM011122.1), (Yildiz a Tong 2011), Německo (MH992719.1), Írán (MT580964.1), Etiopie (MH924025.1), Německo (KP941431.1), Itálie (MH992714.1), Itálie (MH992715.1), Německo

(MH992709.1), Česko (MK239660.1), (Heneberg a kol. 2019), *M. litteratus* (MN505210.1), *M. melesi* (MN505209.1), (Bajer a kol. 2020), *M. lineatus* (EF567417.1), (Wirtherle a kol. 2007), *M. canislagopodis* (KT232152.1), (Skirnisson a kol. 2016a), laboratorní kmeny (AP017667.1, LC102498.1), Japonsko (AB848990.1), (Kashiide a kol. 2014), Tibet (NC_061204.1).

Sekvence z Evropy, Íránu, Etiopie a Turecka tvoří kompaktní klastr. Tento klastr je však zjevně odlišný od volně žijících i laboratorních kmenů z Japonska. Rozdíl zmíněného klastru a laboratorních kmenů se zdá být řádově stejný jako vzájemný rozdíl různých popsanych druhů rodu. Sekvence z Tibetu se překvapivě významně liší od všech ostatních sekvencí. Vzor sítě odráží vzájemnou podobnost sekvencí, která lze alternativně vyjádřit procenty shody. Pokud porovnáme vůči chorvatskému izolátu laboratorní kmeny, tak se shodují pouze v 91 %, respektive 90 %. Rozdíl v těchto sekvencích je tedy bezmála 10 %. K tomu je třeba podotknout, že pokud porovnáme chorvatskou sekvenci se známými druhy rodu *Mesocestoides*, tak výsledný rozdíl v sekvencích je také 10 %, přesněji 91 % u *M. litteratus*, 90 % pro *M. melesi*, 90 % u *M. canislagopodis* a 91 % u *M. lineatus*. Značně větší shodu nacházíme, pokud porovnáme chorvatskou sekvenci se sekvencemi z Evropy, Turecka, Etiopie a Íránu, u nichž nacházíme podobnost v rozpětí od 98 % až po 100 %. Z těchto dat a vzoru haplotypové sítě by se tedy dalo usuzovat, že tyto sekvence by mohly patřit do prozatím nepojmenovaného druhu vyskytujícího se v oblasti západu Starého světa (Evropa, Afrika, západní část Asie). Tibetský izolát, který se od chorvatského vzorku liší 92 % a současně se výrazně liší i od laboratorních kmenů, by mohl být dalším druhem.

Navzdory rozporuplným informacím a nevyřešeným otázkám ohledně nálezů, pojmenování a výskytu, je však *M. corti* hojně využíván laboratořemi po celém světě a výzkum na jeho základě vedl ke stovkám publikací, které se například zabývají tumor supresivními účinky těchto tasemnic v rámci helmintické terapie (Schreiber a kol. 2024). Schopnost jednoduchého podélného a vícenásobného podélného dělení z něj dělají unikátní modelový organismus, který se velice snadno udržuje v *in vivo* podmínkách laboratorních zvířat. Na jeho rozšíření má jistě vliv i štědrost objevitelů, kteří ho ku prospěchu vědy poskytli (Novak 1972; Conn 1990; Etges 1991).

8. Závěr

Tato práce na základě literatury shrnuje poznatky o rodu tasemnic *Mesocestoides*, o nichž jsou dodnes dostupné pouze kusé znalosti a informace. Morfologie dospělců a tetrathyridií je natolik unikátní, že pochybnosti mnohých autorů, kteří si nejsou jisti jejich příslušností v rámci řádu Cyclophyllidea, mohou do budoucna vést k jejich přeřazení. Počet hostitelů, který je třeba pro

dokončení vývoje ze stádia hexakantu až pod dospělé, je dosud neznámý. Obě hypotézy životního cyklu, které zahrnují tři, respektive dva hostitele, mohou být platné. Dokud se však nepodaří v laboratorních podmínkách napodobit a následně volně v přírodě pozorovat skutečný průběh životního cyklu, tak zůstane životní cyklus tasemnic rodu *Mesocestoides* stále nevyřešenou enigmou. Skutečnost, že otázka životního cyklu nebyla dosud vyřešena, působí poněkud kuriózně v kontextu širokého výskytu a počtu mezihostitelů a definitivních hostitelů, u kterých se tyto tasemnice vyskytují. Zveřejněná, téměř celosvětová data o prevalenci naznačují, že se jedná o poměrně běžného parazita volně žijících i domácích obratlovců, a to raritně včetně člověka. V tuto chvíli je s jistotou popsáno pouze pět druhů. Popsaná škála druhů je mnohem širší, nicméně vzhledem k nízké morfologické variabilitě se dá téměř s jistotou říct, že mnozí z nich budou synonymními nebo kryptickými druhy. Pro poznání rodu by bylo vhodné provést podrobnou taxonomickou revizi založenou na celogenomových datech jedinců. Laboratorní kmen označovaný jako *M. corti* syn. *M. vogae* je díky asexuální reprodukci ideálním modelovým organismem. Není však dosud jasné, zda je asexuální reprodukce unikátní vlastností pouze tohoto druhu, či zda se může běžně vyskytovat v přírodě i u jiných zástupců. Z přírodních populací je pozorován pouze jediný případ asexuální reprodukce. Nelze ovšem vyloučit, že za specifických podmínek může být asexuální reprodukce u tetrathyridií jiných druhů znovu objevena. Zdá se pravděpodobné, že název *M. corti* syn. *M. vogae* je používán pro dva druhy současně. Lze tedy shrnout, že laboratorní kmen *M. corti* syn. *M. vogae* má unikátní vlastnosti a nejasné fylogenetické postavení. Je však otázkou, nakolik se dají poznatky tohoto laboratorního kmenu zobecnit pro poznání celého rodu *Mesocestoides*.

9. Použitá literatura

- Aypak, S., Aysul, N., Ural, K., Birincioglu, S., Atasoy, A., Derincegöz, O., ... a Karagenç, T. (2012). Türkiye’de Bir Köpekte *Mesocestoides corti*’ye (Syn. *M. vogae*) Bağlı Yaygın Peritoneal Larval Cestodiasis. *Kafkas Univ Vet Fak Derg*, 18, 885-8.
- Bajer, A., Alsarraf, M., Dwuznik, D., Mierzejewska, E. J., Kotodziej-Sobocińska, M., Behnke-Borowczyk, J., ... a Behnke, J. M. (2020). Rodents as intermediate hosts of cestode parasites of mammalian carnivores and birds of prey in Poland, with the first data on the life-cycle of *Mesocestoides melesi*. *Parasites a vectors*, 13, 1-10.
- Beaver, P. C. (1989). *Mesocestoides corti*: Mouse Type Host, Uncharacteristic or Questionable? In *Source: The Journal of Parasitology* 75, 815.

- Berrilli, E., a Simbula, G. (2020). First molecular identification of the tapeworm *Mesocestoides litteratus* from an Italian wall lizard (*Podarcis siculus*). *Infection, Genetics and Evolution*, *81*, 1567-1348.
- Byrd, E. E., a Ward, J. W. (1943). Observations on the segmental anatomy of the tapeworm, *Mesocestoides variabilis* Mueller, 1928, from the opossum. *The Journal of Parasitology*, *29*, 217-226.
- Camargo de Lima, J., Floriani, M. A., Debarba, J. A., Paludo, G. P., Monteiro, K. M., Moura, H., Barr, J. R., Zaha, A., a Ferreira, H. B. (2020). Dynamics of protein synthesis in the initial steps of strobilation in the model cestode parasite *Mesocestoides corti* (syn. *vogae*). *Journal of Proteomics*, *228*.
- Carta, S., Corda, A., Tamponi, C., Dessì, G., Nonnis, F., Tilocca, L., Cotza, A., Knoll, S., Varcasia, A., a Scala, A. (2021). Clinical forms of peritoneal larval cestodiasis by *Mesocestoides* spp. in dogs: diagnosis, treatment and long term follow-up. *Parasitology Research*, *120*, 1727–1735.
- CDC. (2019) DPDx - Laboratory Identification of Parasites of Public Health Concern. [online: cit. 2024-04-29] Dostupné z: <https://www.cdc.gov/dpdx/mesocestoidiasis/index.html>.
- Conn, D. B. (1987). Fine Structure, Development, and Senescence of the Uterine Epithelium of *Mesocestoides lineatus* (Cestoda: Cyclophyllidea). *Transactions of the American Microscopical Society*, *106*, 63–73.
- Conn, D. B. (1988). Fine structure of the tegument of *Mesocestoides lineatus* tetrathyridia (Cestoda:Cyclophyllidea). *International Journal for Parasitology*, *18*, 133–135.
- Conn, D. B. (1990). The Rarity of Asexual Reproduction among *Mesocestoides* Tetrathyridia (Cestoda). *Source: The Journal of Parasitology*, *76*, 453–455.
- Conn, D. B., Etges, F. J., a Sidner, R. A. (1984). Fine Structure of the Gravid Paruterine Organ and Embryonic Envelopes of *Mesocestoides lineatus* (Cestoda). *Source: The Journal of Parasitology*, *70*, 68–77.
- Crotti, S., Spina, S., Cruciani, D., Bonelli, P., Felici, A., Gavaudan, S., Gobbi, M., Morandi, F., Piseddu, T., Torricelli, M., a Morandi, B. (2023). Tapeworms detected in wolf populations in Central Italy (Umbria and Marche regions): A long-term study. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, *21*, 11–16.

- Etges, F. J. (1991). The Proliferative Tetrathyridium of *Mesocestoides vogae* sp. n. (Cestoda). *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 58, 181–185.
- Fuentes, M. V., Galán-Puchades, M. T., a Malone, J. B. (2003). Short report: a new case report of human *Mesocestoides* infection in the United States. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 68, 566–567.
- Georgiev, a Korniyushin. (1994). Family Paruterinidae Fuhrmann, 1907 In *Keys to cestode parasites of vertebrates* (ed. Khalil, L. F., Jones, A. and Bray, R. A.), 559-584 CAB International, Wallingford, UK.
- Hart, J. L. (1967). Studies on the nervous system of tetrathyridia (Cestoda: *Mesocestoides*). *The Journal of Parasitology*, 53, 1032-1039.
- Heneberg, P., Georgiev, B. B., Sitko, J., a Literák, I. (2019). Massive infection of a song thrush by *Mesocestoides* sp. (Cestoda) tetrathyridia that genetically match acephalic metacestodes causing lethal peritoneal larval cestodiasis in domesticated mammals. *Parasites and Vectors*, 12, 1–9.
- Hess, E., a Guggenheim, R. (1977). A study of the microtriches and sensory processes of the tetrathyridium of *Mesocestoides corti* Hoenpli, 1925, by transmission and scanning electron microscopy. *Zeitschrift für Parasitenkunde*, 53, 189-199.
- Hoenpli, R. J. C. (1925). *Mesocestoides corti*, a new species of cestode from the mouse. *The Journal of Parasitology*, 12, 91-96.
- Hrčková, G., Miterpáková, M., O'Connor, A., Šnábel, V., a Olson, P. D. (2011). Molecular and morphological circumscription of *Mesocestoides* tapeworms from red foxes (*Vulpes vulpes*) in central Europe. *Parasitology*, 138, 638–647.
- Cho, S. H., Kim, T. S., Kong, Y., Na, B. K., a Sohn, W. M. (2013). Tetrathyridia of *Mesocestoides lineatus* in Chinese snakes and their adults recovered from experimental animals. *Korean Journal of Parasitology*, 51, 531–536.
- Christensen, N. D., Skirnisson, K., a Nielsen, Ó. K. (2015). The Parasite Fauna of the Gyrfalcon (*Falco rusticolus*) in Iceland. *Journal of Wildlife Diseases*, 51, 929–933.
- Jesudoss Chelladurai, J. R. J., a Brewer, M. T. (2021). Global prevalence of *Mesocestoides* infections in animals – A systematic review and meta-analysis. *Veterinary Parasitology*, 298.

- Jouet, D., Snæþórsson, A. Ö., a Skírnisson, K. (2023). Wood mouse (*Apodemus sylvaticus* L.) as intermediate host for *Mesocestoides canislagopodis* (Rudolphi, 1810) (Krabbe 1865) in Iceland. *Parasitology Research*, 122, 2119–2134.
- Kashiide, T., Matsumoto, J., Yamaya, Y., Uwasawa, A., Miyoshi, A., Yamada, K., Watari, T., a Nogami, S. (2014). Case report: First confirmed case of canine peritoneal larval cestodiasis caused by *Mesocestoides vogae* (syn. *M. corti*) in Japan. *Veterinary Parasitology*, 201, 154–157.
- Lanteri, G., Di Caro, G., Capucchio, M. T., Gaglio, G., Reina, V., Lo Giudice, C., Zanet, S., a Marino, F. (2017). Mesocestoidosis and multivisceral tetrathyridiosis in a European cat. *Veterinari Medicina*, 62, 356–362.
- Leigh, J. W., a Bryant, D. (2015). POPART: Full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 1110–1116.
- Literák, I., Olson, P. D., Georgiev, B. B., a Špakulová, M. (2004). First record of metacestodes of *Mesocestoides* sp. in the common starling (*Sturnus vulgaris*) in Europe, with an 18S rDNA characterisation of the isolate. *Folia Parasitologica*, 51, 45–49.
- Loos-Frank, B. (1980). The common vole, *Microtus arvalis* Pall. as intermediate host of *Mesocestoides* (Cestoda) in Germany. *Zeitschrift für Parasitenkunde*, 63, 129-136.
- Loos-Frank, B. (1991). One or two intermediate hosts in the life cycle of *Mesocestoides* (Cyclophyllidea, Mesocestoididae)? *Parasitol research*, 77, 726–728.
- McAllister, C. T., Connior, M. B., Bursey, C. R., Trauth, S. E., Robison, H. W., a Conn, D. B. (2014). Six new host records for *Mesocestoides* sp tetrathyridia (cestoidea: Cyclophyllidea) from amphibians and reptiles of arkansas, U.S.A. *Comparative Parasitology*, 81, 278–283.
- McAllister, C. T., Tkach, V. V., a Conn, D. B. (2018). Morphological and Molecular Characterization of Post-Larval Pre-Tetrathyridia of *Mesocestoides* sp. (Cestoda: Cyclophyllidea) from Ground Skink, *Scincella lateralis* (Sauria: Scincidae), from southeastern Oklahoma. *Journal of Parasitology*, 104, 246–253.
- McAllister, C. T., Trauth, S. E., a Conn, D. B. (2017). First report of *Mesocestoides* sp. tetrathyridia (Cestoda: Cyclophyllidea) from the American bullfrog, *Rana catesbeiana* (Anura: Ranidae). In *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*, 97, 15-20.

- McAllister, C. T., Trauth, S. E., a Plummer, M. V. (2013). A new host record for mesocestoides sp. (Cestoidea: Cyclophyllidea: Mesocestoididae) from a rough green snake *Opheodrys aestivus* (Ophidia: Colubridae) in Arkansas, U.S.A. *Comparative Parasitology*, 80, 130–133.
- Millán, J., Gortazar, C., a Casanova, J. C. (2003). First occurrence of *Mesocestoides* sp. in a bird, the red-legged partridge, *Alectoris rufa*, in Spain. *Parasitology Research*, 90, 80–81.
- Montalbano Di Filippo, M., Meoli, R., Cavallero, S., Eleni, C., De Liberato, C., a Berrilli, F. (2018). Molecular identification of *Mesocestoides* sp. metacestodes in a captive gold-handed tamarin (*Saguinus midas*). *Infection, Genetics and Evolution*, 65, 399–405.
- Mueller, J. F. (1930). Cestodes of the genus *Mesocestoides* from the opossum and the cat. *American Midland Naturalist*, 12, 81–90.
- Neiswenter, S. A., Pence, D. B., a Dowler, R. C. (2006). Helminths of sympatric striped, hog-nosed, and spotted skunks in west-central Texas. *Journal of Wildlife Diseases*, 42, 511–517.
- Novak, M. (1972). Quantitative studies on the growth and multiplication of tetrathyridia of *Mesocestoides corti* Hoeppli, 1925 (Cestoda: Cyclophyllidea) in rodents. *Canadian Journal of Zoology*, 50, 1189–1196.
- Padgett, K. A., a Boyce, W. M. (2004). Life-history studies on two molecular strains of *Mesocestoides* (Cestoda: Mesocestoididae): Identification of sylvatic hosts and infectivity of immature life stages. *Journal of Parasitology*, 90, 108–113.
- Padgett, K. A., a Boyce, W. M. (2005). Ants as first intermediate hosts of *Mesocestoides* on San Miguel Island, USA. *Journal of Helminthology*, 79, 67–73.
- Pedini, V., Diaferia, M., Veronesi, F., Dall’Aglia, C., Mercati, F., Pascucci, L., a Scocco, P. (2009). Ultrastructural details of tetrathyridia of *Mesocestoides* spp. From a naturally infected dog. *Journal of Applied Animal Research*, 36, 45–48.
- Poglayen, G., Giannetto, S., Scala, A., Garippa, G., Capelli, G., Scaravelli, D., Brianti, E., a Reeve, N. J. (2003). Helminths found in hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) in three areas of Italy. *Veterinary Record*, 152, 22–24.
- Pospekhova, N. A., a Kusenko, K. V. (2023). Tegument Ultrastructure and Morphology of the Capsule Surrounding the Tetrathyridia of the Genus *Mesocestoides* Vaillant, 1863 in the Liver of the Root Vole. *Doklady Biological Sciences*, 511, 213–221.

- Rausch, R. L. (1994). Family Mesocestoididae Fuhrmann, 1907. In Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates (ed. Khalil, L. F., Jones, A. and Bray, R. A.), 309–314. CAB International, Wallingford, UK.
- Saari, S., Näreaho, A., and Nikander, S. (2018). *Canine parasites and parasitic diseases*. Academic press. 287.
- Saito, T., Asami, S., Sakakibara, H., Iwatake, Y., Hayashi, K., Kitoh, K., and Takashima, Y. (2022). Contact between *Mesocestoides vogae* tetrathyridia induces their division. *Parasitology International*, 90,
- Sapp, S. G. H., and Bradbury, R. S. (2020). The forgotten exotic tapeworms: a review of uncommon zoonotic Cyclophyllidea. *Parasitology*, 147, 533–558.
- Sato, H., Ihama, Y., Inaba, T., Yagisawa, M., and Kamiya, H. (1999). Helminth fauna of carnivores distributed in north-western Tohoku, Japan, with special reference to *Mesocestoides paucitesticulus* and *Brachylaima tokudai*. *Journal of Veterinary Medical Science*, 61, 1339–1342.
- Schreiber, M., Macháček, T., Vajs, V., Šmídová, B., Majer, M., Hrdý, J., Tolde, O., Brábek, J., Rösel, D., and Horák, P. (2024). Suppression of the growth and metastasis of mouse melanoma by *Taenia crassiceps* and *Mesocestoides corti* tapeworms. *Frontiers in Immunology*, 15.
- Siles-Lucas, M., and Hemphill, A. (2002). Cestode parasites: Application of in vivo and in vitro models for studies on the host-parasite relationship. *Advances in Parasitology*, 51, 133–230.
- Sindičić, M., Kurilj, A. G., Martinković, F., Bujanić, M., Lukač, M., Reckendorf, A., Hydeskov, H. B., Pisano, S. R. R., Gross, S., and Konjević, D. (2021). First description of peritoneal and pleural metacestodosis caused by *Mesocestoides vogae* in a European wild cat (*Felis silvestris silvestris*). *Parasitology Research*, 120, 2275–2279.
- Skirnisson, K., Jouet, D., Ferté, H., and Nielsen, Ó. K. (2016a). Occurrence of *Mesocestoides canislagopodis* (Rudolphi, 1810) (Krabbe, 1865) in mammals and birds in Iceland and its molecular discrimination within the *Mesocestoides* species complex. *Parasitology Research*, 115, 2597–2607.
- Skirnisson, K., Sigurðardóttir, Ó. G., and Nielsen, Ó. K. (2016b). Morphological characteristics of *Mesocestoides canislagopodis* (Krabbe 1865) tetrathyridia found in rock ptarmigan (*Lagopus muta*) in Iceland. *Parasitology Research*, 115, 3099–3106.

- Specht, D., a Voge, M. (1965). Asexual Multiplication of Mesocestoides Tetrathyridia in Laboratory Animals. Source: *The Journal of Parasitology*, 51, 268–272.
- Sykes, J. E. (2023). *Greene's Infectious Diseases of the Dog and Cat*. Elsevier - Health Sciences Division. 1818.
- Templeton, A. R., Crandall, K. A., a Sing, C. F. (1992). A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics*, 132, 619–633.
- Thompson, R. C. A., Sue, L. J., a Buckley, S. J. (1982). In vitro development of the strobilar stage of *Mesocestoides corti*. *International Journal for Parasitology*, 12, 303-314.
- Tokiwa, T., Taira, K., Yamazaki, M., Kashimura, A., a Une, Y. (2014). The first report of peritoneal tetrathyridiosis in squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Parasitology International*, 63, 705–707.
- Voge, M. (1967). Development in vitro of *Mesocestoides* (Cestoda) from oncosphere to young tetrathyridium. *The Journal of Parasitology*, 78-82.
- Webster, J. D. (1949). Fragmentary Studies on the Life History of the Cestode *Mesocestoides latus*. Source: *The Journal of Parasitology*, 35, 83–90.
- Wirtherle, N., Wiemann, A., Ottenjann, M., Linzmann, H., van der Grinten, E., Kohn, B., Gruber, A. D., a Clausen, P. H. (2007). First case of canine peritoneal larval cestodosis caused by *Mesocestoides lineatus* in Germany. *Parasitology international*, 56, 317–320.
- Yamaguti, S. (1959). *Systema helminthum*. Vol. II. The cestodes of vertebrates. New York a London: Interscience Publishers, Inc. 860.
- Yildiz, K., a Tong, S. (2011). Canine peritoneal larval cestodosis in a dog. *Tierärztliche Praxis Ausgabe K: Kleintiere/Heimtiere*, 39, 448-450.
- Zaleśny, G., a Hildebrand, J. (2012). Molecular identification of *Mesocestoides* spp. from intermediate hosts (rodents) in central Europe (Poland). *Parasitology Research*, 110, 1055–1061.