

Uniwersytet w Białymstoku
Wydział Biologii

Eliza Kondzior

**Czynniki wpływające na poziom zarażenia ssaków drapieżnych
tasiemcem *Spirometra erinaceieuropaei*
w północno-wschodniej Polsce**

Rozprawa doktorska

Promotor: dr hab. Marta Kołodziej – Sobocińska

Białystok, 2023

Podziękowania

Pragnę podziękować: mojemu promotorowi – dr hab. Marcie Kołodziej-Sobocińskiej, pracownikom Instytutu Biologii Ssaków PAN: prof. Rafałowi Kowalczykowi, dr. hab. Tomaszowi Borowikowi, Ewelinie Hapunik, Iwonie, Ruczyńskiej, Dariuszowi Chileckiemu i Eugeniuszowi Bujko; Dorocie Ławreszuk z Nadleśnictwa Głęboki Bród, członkom Koła Naukowego Biologów Uniwersytetu w Białymstoku oraz praktykantom: Woody’emu Janssenowi, Patrycji Hennik, Weronice Hildebrand i Alice Comuzzi oraz licznym wolontariuszom za pomoc w zbieraniu materiału.

SPIS TREŚCI

1. STRESZCZENIE	4
2. ABSTRACT	5
3. WYKAZ SKRÓTÓW	6
4. WSTĘP	7
4.1. Choroby pasożytnicze w populacjach dziko żyjących ssaków drapieżnych	7
4.2. Zoonozy	7
4.3. Czynniki wpływające na zarażenie dzikich ssaków drapieżnych chorobami pasożytniczymi	10
4.3.1. Czynniki ekologiczne	10
4.3.2. Czynniki biologiczne	13
4.3.3. Czynniki antropogeniczne	13
4.4. Tasiemce z rodzaju <i>Spirometra</i>	14
4.5. Cykl życiowy <i>Spirometra erinaceieuropaei</i>	15
4.6. <i>Spirometra erinaceieuropaei</i> w Europie	16
4.7. Sparganoza	22
5. ZAŁOŻENIA I CEL PRACY	23
6. MATERIAŁ I METODY	24
6.1. Teren badań	24
6.2. Zbiór materiału	24
6.3. Sekcje zwierząt	26
6.4. Genetyczna identyfikacja larw	26
6.5. Analiza wieku żywicieli	27
6.6. Analiza diety żywicieli	29
6.7. Analizy statystyczne	30

7. WYNIKI	32
7.1. Parametry zarażenia sparganozą u badanych zwierząt	32
7.2. Struktura wieku i płci oraz skład diety jenotów i borsuków	34
7.3. Wpływ wybranych czynników biologicznych i środowiskowych na prawdopodobieństwo zarażenia <i>Spirometra erinaceieuropaei</i> u jenotów i borsuków	37
7.4. Wpływ wybranych czynników biologicznych i środowiskowych na intensywność zarażenia <i>Spirometra erinaceieuropaei</i> u jenotów i borsuków	42
8.DYSKUSJA	46
9. WNIOSKI	53
10. LITERATURA	54

1. STRESZCZENIE

Na choroby pasożytnicze u dzikich zwierząt wpływa szereg różnych czynników biologicznych, ekologicznych i antropogenicznych, które mogą znacząco oddziaływać zarówno na poszczególne osobniki, jak i na całe populacje. Jedną z coraz częściej stwierdzanych pasożytów w Europie jest sparganoza – choroba wywoływana przez drugie stadium larwalne (plerocerkoidy) tasiemców z rodzaju *Spirometra*.

Celem niniejszej rozprawy było zbadanie, które gatunki płazów, gadów i ssaków są zarażone *Spirometra erinaceieuropaei* na terenie północno-wschodniej Polski. Ponadto przeanalizowano, które czynniki biologiczne i ekologiczne wpływają na ekstensywność i intensywność zarażenia *S. erinaceieuropaei* u dwóch drapieżnych żywicieli paratenicznych: jenota azjatyckiego (*Nyctereutes procyonoides*) i borsuka europejskiego (*Meles meles*).

Larwy *S. erinaceieuropaei* znaleziono u 189 ssaków należących do 7 gatunków: 115 jenotów, 52 borsuków, 11 kun leśnych (*Martes martes*), 3 lisów (*Vulpes vulpes*), 3 tchórzów (*Mustela putorius*), 3 norek amerykańskich (*Neogale vison*) i 2 wydr europejskich (*Lutra lutra*) oraz u 9 gadów – wszystkie zarażone gady to zaskrońce zwyczajne (*Natrix natrix*). Nie stwierdzono różnic w prawdopodobieństwie zarażenia między borsukiem a jenotem, jednak u borsuka zaobserwowano znacznie wyższą intensywność zarażenia niż u jenota (odpowiednio: 35,4 larwy na osobnika i 4,2 larwy na osobnika). W przypadku obu gatunków żywicieli stwierdzono istotne różnice w częstotliwości występowania *S. erinaceieuropaei* między badanymi terenami: Puszcą Białowieską, Puszcą Knyszyńską, Puszcą Augustowską i Pojezierzem Mazurskim. Zaobserwowano również wzrost prawdopodobieństwa zarażenia wraz ze wzrostem udziału siedlisk wilgotnych na badanym obszarze. Częstość występowania sparganozy zmniejszała się wraz z upływem czasu trwania badań, jednak istotność zmian czasowych potwierdzono tylko w przypadku jenota. Prawdopodobieństwo zarażenia *S. erinaceieuropaei* wzrastało wraz z wiekiem zwierząt i wskaźnik ten był podobny dla obu gatunków, co sugeruje wielokrotne zarażenia.

Niniejsze badania ujawniły złożone czynniki, zarówno biologiczne, jak i środowiskowe, wpływające na rozprzestrzenianie i utrzymywanie się *S. erinaceieuropaei* u dzikich drapieżników. Podobna ekstensywność może sugerować podobne prawdopodobieństwo zarażenia, ale wyższa intensywność zarażenia u borsuka może być związana ze znacznie krótszą koewolucją tego gatunku z badanym pasożytem.

2. ABSTRACT

Parasitic diseases in wild animals can be impacted by biological, ecological and anthropogenic factors. One of the increasingly reported parasitoses in Europe is sparganosis, a disease caused by the second larval stage (plerocercoids) of tapeworms of the genus *Spirometra*.

The purpose of this dissertation was to investigate which species of amphibians, reptiles and mammals are infected with *Spirometra erinaceieuropaei* in northeastern Poland. Additionally, selected biological and ecological factors affecting the prevalence and intensity of *S. erinaceieuropaei* infection in two predatory paratenic hosts were analysed: the Asian raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) and the European badger (*Meles meles*). *Spirometra erinaceieuropaei* larvae were found in 189 mammals belonging to 7 species: 115 raccoon dogs, 52 badgers, 11 European pine martens (*Martes martes*), 3 red foxes (*Vulpes vulpes*), 3 European polecats (*Mustela putorius*), 3 American mink (*Neogale vison*), 2 European otters (*Lutra lutra*), and in 9 reptiles – all infected reptiles were grass snakes (*Natrix natrix*). There were no differences in the probability of infestation between badger and raccoon dog, but a significantly higher intensity of infection was observed in badger than in raccoon dog (35.4 larvae per individual and 4.2 larvae per ind., respectively). For both host species, significant differences were found in the prevalence of *S. erinaceieuropaei* between the study areas: Białowieża Forest, Knyszyn Forest, Augustów Forest, and Masurian Lake District. An increase in the probability of infection was also observed with an increase in the proportion of wet habitats in the study area. The prevalence of sparganosis decreased over time; however it was significant only for raccoon dogs. The probability of *S. erinaceieuropaei* infection increased with the age of the animals, with the rate being similar for both species, suggesting multiple infestations. There were no differences in the prevalence and intensity of infection between male and female hosts.

Complex biological and environmental factors were revealed in the study of *S. erinaceieuropaei* in wild predators. The studied species may have a similar probability of infection, but the badger may have a higher intensity due to its shorter coevolution with the parasite.

3. WYKAZ SKRÓTÓW

ASF – afrykański pomór świń

DB – Dolina Biebrzy

GAM – uogólniony model addytywny

GLM – uogólniony model liniowy

PA – Puszcza Augustowska

PB – Puszcza Białowieska

PK – Puszcza Knyszyńska

PM – Pojezierze Mazurskie

S. erinaceieuropaei – *Spirometra erinaceieuropaei*

4. WSTĘP

4.1. Choroby pasożytnicze w populacjach dziko żyjących ssaków drapieżnych

Przypuszcza się, że wszystkie organizmy na Ziemi są zaangażowane w interakcje żywiciel-pasożyt (Sorci i Garnier, 2019), a co najmniej 50% wszystkich roślin i zwierząt na którymś etapie swojego życia jest pasożytami (Bush i in., 2001). Zakłada się, że pasożyty występują we wszystkich sieciach pokarmowych (Marcogliese i Cone, 1997). W przypadku zwierząt drapieżnych częstym źródłem zarażenia jest mięso spożywanych ofiar lub padliny. Dzikie drapieżniki są narażone na wiele chorób pasożytniczych wywoływanych przez różne grupy pasożytów: nicienie (np. włośnica, toksokaroza), tasiemce (np. echinokokoza, difylobotrioza), przywry (np. alarioza, klonorchoza) i pierwotniaki (np. toksoplazmoza, babeszjoza) (Antolová i in., 2014; Hurníková i in., 2016; Pawłowski i in., 2001; Poepl i in., 2013; Sutor i in., 2014; Thompson, 2013). Pasożyty mogą wywierać istotny wpływ na swoich żywicieli oraz całe populacje między innymi poprzez: 1) zmianę behawioru gospodarza, np. gryzonie, będące żywicielami pośrednimi pierwotniaka *Toxoplasma gondii*, przestają bać się zapachu kota – żywiciela ostatecznego – przez co łatwiej mogą stać się jego ofiarą, a pasożyt może zakończyć swój cykl życiowy (Vyas i in., 2007); 2) wpływ na selekcję płciową – na podstawie sygnałów chemicznych samice wybierają do rozrodu samce o wysokiej odporności na pasożyty (Penn i Potts, 1998); 3) pogorszenie stanu zdrowia i kondycji fizycznej żywiciela, np. świerzbowce (*Sarcoptes* sp.) żyjące w warstwie rogowej naskórki wywołują reakcję alergiczną lub stan zapalny, powodujące silne swędzenie, które z kolei skłania zwierzę do drapania i gryzienia, a to prowadzi do uszkodzeń skóry, zwiększonej podatności na wtórne infekcje oraz łysienie, czego konsekwencją jest większa utrata ciepła i straty energii u chorych osobników (Almberg i in., 2012); 4) regulację liczebności populacji żywiciela – przykładem populacji, w której choroba pasożytnicza doprowadziła do krytycznego spadku liczebności populacji są lisy arktyczne (*Vulpes lagopus*) z Wyspy Miedzianej (Rosja), u których zarażenie szceniąt pasożytniczymi roztocami z gatunku *Otodectes cynotis* spowodowało ich wysoką śmiertelność (nawet to 96,4%), a całej populacji groziło wyginięcie (Goltsman i in., 1996; Møller, 2005).

4.2. Zoonozy

Dzikie ssaki drapieżne mogą również mieć wpływ na zdrowie ludzi, ponieważ są one rezerwuarem wielu chorób odzwierzęcych (zoonoz), w tym m. in. bąblowicy, włośnicy, toksoplazmozy, dirofilariozy (Antolová i in., 2014; Bagrade i in., 2016; Duscher i in., 2017;

Hurníková i in., 2016; Kołodziej-Sobocińska, 2019; Lassen i in., 2016; Laurimaa i in., 2016). Zoonozy mogą być przenoszone z dzikich zwierząt na ludzi na różne sposoby, na przykład przez połknięcie wydalanych przez żywicieli ostatecznych jaj pasożyta w wyniku bezpośredniego kontaktu z żywicielem ostatecznym lub przez wodę, glebę czy żywność zanieczyszczoną odchodami, przez ukąszenia owadów będących wektorami chorób, a także poprzez jedzenie mięsa dzikich zwierząt, w którym występują larwy pasożytów (Gundlach i Sadzikowski, 2004; Kołodziej-Sobocińska i in., 2016b; Laurimaa i in., 2016). Choroby odzwierzęce często wywołują poważne objawy, trudno się je diagnozuje oraz leczy.

Przykładem takiej choroby jest bąblowica wywoływana przez bąblowca wielojamowego (*Echinococcus multilocularis*). Do zarażenia dochodzi przez zjedzenie owoców lub warzyw, na których znajdują się jaja pasożyta, a okres inkubacji u ludzi trwa od 5 do 15 lat; w tym czasie stadium larwalne rozwija się i tworzy torbiele, dając najczęściej obraz kliniczny podobny do naciekowej neoplazji wątroby (Kadry i in., 2005). Objawami choroby są: żółtaczka cholestatyczna, bóle brzucha, zmęczenie i utrata masy ciała (Brunetti i in., 2010). W wielu przypadkach bąblowica jest błędnie diagnozowana jako nowotwór (Spahn i in., 2016). W przeszłości, u nieleczonych pacjentów, średnia przeżywalność po 10 latach od rozpoznania wynosiła tylko 29% (Ammann i Eckert, 1996). Pojawienie się odpowiedniej farmakoterapii zwiększyło ją do około 80% (Pawłowski i in., 2001).

Innym przykładem zoonozy jest włośnica wywoływana przez nicienie z rodzaju *Trichinella*. Do zarażenia dochodzi poprzez spożycie surowego lub niedogotowanego mięsa, głównie dzikich zwierząt, zawierającego larwy tego pasożyta. Wyróżnia się dwie fazy choroby: jelitową i mięśniową (Sidor i Andreyanov, 2020). Migracja larw w początkowej fazie zarażenia związana jest z pojawianiem się w organizmie chorego metabolitów pasożyta, co wywołuje reakcje alergiczne. Na tym etapie mogą wystąpić: gorączka, brak łaknienia, osłabienie, ból brzucha i mięśni, ból i duszność w klatce piersiowej, wysypka, obrzęki wokół oczu, krwotoki ze spojówek i siatkówki oraz krwotoki pod paznokciowe. W fazie mięśniowej larwy osiedlają się zazwyczaj w dobrze ukrwionych mięśniach, otorbiają się, a zarażenie przechodzi w fazę chroniczną z mniej dotkliwymi objawami, choć pacjenci mogą gorączkować, cierpieć z powodu bólu mięśni i duszności spowodowanej zajęciem przepony. Włośnicę leczy się antyhelmintykami, a czas trwania leczenia zależy od intensywności zarażenia. (Diaz i in., 2020; Malov i in., 2021).

Kolejnym przykładem zoonozy jest toksoplazmoza wywoływana przez pierwotniaka *Toxoplasma gondii*. Jest to jedna z najczęściej występujących chorób pasożytniczych u ludzi,

notowana u około jednej trzeciej światowej populacji. Do zarażenia dochodzi poprzez spożycie niedogotowanego mięsa zawierającego cysty tkankowe, kontakt z odchodami zarażonych zwierząt lub kontakt z glebą lub warzywami zanieczyszczonymi oocystami *T. gondii*. Wyróżnia się także toksoplazmozę wrodzoną – pasożyty mogą przenikać do płodu przez łożysko zarażonej matki. U osób o prawidłowej odporności ostre zarażenie przebiega zazwyczaj bezobjawowo, mogą pojawić się niespecyficzne objawy grypopodobne i powiększenie węzłów chłonnych, rzadziej choroby oczu. W przypadku płodów, zwłaszcza w pierwszym trymestrze ciąży, toksoplazmoza może powodować ciężkie uszkodzenia, wady wrodzone, a nawet poronienia i wewnątrzmaciczne obumarcie płodu (Dunay i in., 2018; Elsheikha i in., 2020; Saadatnia i Golkar, 2012).

Zoonozą jest również dirofilarioza, którą wywołują przenoszone przez komary nicienie z rodzaju *Dirofilaria*. U ludzi występują dwie postacie choroby: sercowo-płucna (wywoływana przez *Dirofilaria immitis*) oraz podskórna (wywoływana najczęściej przez *Dirofilaria tenuis* i *Dirofilaria repens*). Dorosłe samice komarów, podczas żerowania na zarażonym kręgowcu, pobierają krew zawierającą larwy nicieni (mikrofilarie). Następnie, podczas żerowania komara, mikrofilarie dostają się do kolejnego żywiciela, skąd wędrują do tkanki podskórnej lub do serca i tętnicy płucnej, gdzie osiągają dojrzałość i rodzą larwy uwalniane następnie do krwi obwodowej. Człowiek bywa żywicielem przypadkowym, dlatego nicienie rzadko osiągają dojrzałość, a co za tym idzie – we krwi nie występują mikrofilarie. Postać sercowo-płucna jest u ludzi bardzo rzadka. Choroba najczęściej objawia się podskórnymi guzkami, które mogą być bolesne i przemieszczać się. (Żarnowska-Prymek i in., 2008)

Zoonozą jest również sparganoza wywoływana przez tasiemce z rodzaju *Spirometra*, będąca tematem niniejszej rozprawy doktorskiej i która została szerzej omówiona w dalszej części pracy (Kuchta i in., 2021).

Rola dzikich drapieżników w przenoszeniu chorób odzwierzęcych została szeroko opisana i obejmuje zarówno rodzime, jak i obce gatunki inwazyjne. Gatunki inwazyjne pełnią ważną rolę w rozprzestrzenianiu chorób, ponieważ mogą przenosić własne pasożyty i nabywać nowe podczas kolonizacji nowych terytoriów (Kelly i in., 2009; Stricker i in., 2016). Nic nie wiadomo na temat roli gatunków inwazyjnych w rozprzestrzenianiu się sparganozy, a bardzo niewiele na temat udziału rodzimych gatunków ssaków mięsożernych w utrzymywaniu się tej choroby w Europie.

4.3. Czynniki wpływające na zarażenie dzikich ssaków drapieżnych chorobami pasożytniczymi

4.3.1. Czynniki ekologiczne

Do tej grupy zalicza się takie czynniki jak: rodzaj i dostępność pokarmu, drapieżnictwo, behavior żywicieli, wielkość i zagęszczenie populacji, migracje oraz warunki klimatyczne i środowiskowe.

Cykl życiowy wielu gatunków pasożytów jest ściśle związany z interakcjami w sieci pokarmowej, toteż źródło pożywienia jest ważnym czynnikiem w przenoszeniu pasożytów (Dobson i in., 2008). Drapieżniki i padlinożercy mogą zjadać zarówno same pasożyty, jak i ich żywicieli, dlatego interakcje pomiędzy nimi i ofiarami są kluczowymi czynnikami determinującymi przenoszenie wielu pasożytów (Kołodziej-Sobocińska, 2019; Raoul i in., 2010; Rohr i in., 2015). Jeśli drapieżnik lub padlinożerca jest żywicielem dla danego pasożyta, ofiara może stanowić źródło zarażenia, co powoduje rozprzestrzenianie się pasożyty, jak na przykład w przypadku włośnicy (Bień i in., 2016). Jeżeli zwierzę nie jest i nie może być żywicielem, do zarażenia nie dochodzi, a zjedzony pasożyt ginie, jak np. w przypadku krwio pijnego nicienia *Ashworthius sidemi*, który bytuje w trawieńcu przeżuwaczy, np. żubrów (*Bison bonasus*) i po spożyciu przez drapieżnika nie rozwinię się w jego organizmie (Drózd i in., 2003).

Ważnym czynnikiem związanym z dietą jest sezonowa dostępność pokarmu, np. u norki amerykańskiej (*Neogale vison*) i szopa pracza (*Procyon lotor*) stwierdzono większą liczebność nicienia *Aonchotheca putorii* w przewodzie pokarmowym wiosną, co może wynikać z dostępności dżdżownic będących żywicielami pośrednimi tego pasożyta (Butterworth i Beverley-Burton, 1980; Kołodziej-Sobocińska i in., 2018a).

Ze względu na wysokie koszty pasożytnictwa ponoszone przez żywicieli, istnieje silna presja na unikanie zarażenia pasożytami. Jedną ze strategii unikania jest zjawisko nazywane „*landscape of disgust*” – niektóre gatunki rezygnują ze spożywania padliny drapieżników i innych padlinożerców, zwłaszcza gatunków spokrewnionych, zaś roślinożercy unikają żerowania w pobliżu padliny, by uniknąć ryzyka zarażenia (Curtis, 2014; Jennelle i in., 2009; Moleón i in., 2017; Olson i in., 2016; Selva i in., 2005; Weinstein i in., 2018; Moleón i Sánchez-Zapata, 2021). Inną strategią jest spożywanie pokarmów, które zmieniają środowisko wewnętrzne potencjalnych żywicieli na niekorzystne dla pasożytów lub wybieranie pokarmów zawierających substancje przeciwpasożytnicze powodujące „oczyszczenie” organizmu z pasożytów (Lozano, 1991), np. zaobserwowano, że pawiany

(*Papio* sp.) żyjące na obszarach o wysokim ryzyku zarażenia przywrami z rodzaju *Schistosoma* spożywają liście i jagody kolibła egipskiego (*Balanites aegyptic*), zawierające substancje toksyczne dla pasożytów (Phillips-Conroy, 1986).

Zwierzęta mogą zarażać się pasożytami występującymi w środowisku poprzez kontakt z wektorami, czyli organizmami biernie przenoszącymi pasożyty, np. komarami przenoszącymi m. in. nicienie *Dirofilaria immitis* oraz *D. repens*, muchówkami (*Musca* sp.) przenoszącymi m. in. nicienie *Thelazia* sp. czy kleszczami z rodzaju *Ixodes*, które mogą przenosić np. pierwotniaki wywołujące babeszjozę (*Babesia* sp.) (Filip-Hutsch i in., 2022; Lindenfors i in., 2007; Suleśco i in., 2016; Vannier i Krause, 2020). W związku z tym, że w wielu przypadkach transmisja pasożytów zależy od gatunków transportujących (np. owadów-wektorów, żywicieli pośrednich i przypadkowych/transportowych), ważną rolę odgrywają siedliska umożliwiające ich występowanie. Samice komarów, będące wektorami wielu pasożytów, składają jaja w wodzie, gdzie rozwija się stadium larwalne, zatem ich występowanie w środowisku jest silnie związane z obecnością zbiorników wodnych, a także z odpowiednią temperaturą (Bartlow i in., 2019). Podobnie jest w przypadku sparganozy – początkowe stadia rozwoju tasiemca (pierwsze stadium larwalne – procerkoidy) wymagają obecności widłonogów (*Copepoda* sp.), które są organizmami wodnymi oraz silnie związanych ze środowiskiem wodnym płazów, w których rozwija się drugie stadium larwalne – plerocerkoidy (Liu i in., 2015).

Ponadto wykazano, że rozprzestrzenianie się pasożytów jest możliwe tylko wtedy, gdy liczba żywicieli przekracza próg krytyczny, określany jako liczba podatnych żywicieli wymagana, aby choroba pasożytnicza mogła utrzymać się w danej populacji (Anderson i May, 1979; McCallum, 2001). Jeżeli liczebność populacji nie przekracza wartości progowej, wprowadzenie jednego (lub więcej) zarażonego osobnika nie wywoła epidemii. W populacjach już dotkniętych chorobą, zarażenie będzie utrzymywać się tak długo, jak długo liczebność populacji będzie przekraczać wartość progową. Logiczne wydaje się również założenie, że liczba kontaktów między żywicielami rośnie wraz z ich zagęszczeniem, jednak zależność ta często bywa zakłócona poprzez cechy behawioralne żywiciela, np. terytorialność, unikanie dużych skupisk lub wręcz odwrotnie – tworzenie dużych skupisk w okresie rozrodczym (Côté i Poulin, 1995; Cross i in., 2009). Wielkość populacji często jest zależna od stanu zdrowia poszczególnych osobników. Populacje osłabione i o wyższej śmiertelności zmniejszają się, co spowalnia transmisję pasożytów. Jednocześnie takie populacje są bardziej podatne na choroby pasożytnicze, gdyż obniżona kondycja, gorszy stan

zdrowia i osłabione reakcje immunologiczne sprzyjają występowaniu i rozprzestrzenianiu się chorób (Kołodziej-Sobocińska, 2019; Sugiura i in., 2018).

Ważnymi środowiskowymi aspektami transmisji pasożytów są konkurencja i drapieżnictwo, które mogą wpływać na poziom zarażenia, poprzez regulację zagęszczeń populacji i gatunków wektorowych. To z kolei zwiększa prawdopodobieństwo kontaktu pomiędzy osobnikami tego samego lub wielu gatunków, a tym samym zwiększa prawdopodobieństwo zarażenia (McCallum, 2001; Raffel i in., 2010). Taki wzorzec wykazano w badaniach nad świerzbowcem (*Sarcoptes scabiei*) w populacjach drapieżników zamieszkujących Puszczę Białowieską (PB). Żerowanie m.in. wilków (*Canis lupus*) i rysi (*Lynx lynx*) na padlinie średnich drapieżników, takich jak lisy rude (*Vulpes vulpes*) czy jenoty azjatyckie (*Nyctereutes procyonoides*), było jedną z cech behawioralnych wpływających na występowanie świerzbu (Kołodziej-Sobocińska i in., 2014b).

Zasięg terytorium pojedynczego osobnika jest również czynnikiem istotnym – większy areal osobniczy naraża zwierzę na większą różnorodność pasożytów, z którymi może mieć kontakt (Mohr i Stumpf, 1964). Istotną rolę odgrywają tu również migracje sezonowe. Wykazano, że migracja może obniżać ekstensywność zarażenia poprzez śmierć osłabionych i chorych osobników w trakcie wędrówki. Z drugiej strony długodystansowe migracje pozwalają unikać pasożytów poprzez ucieczkę z siedlisk, w których liczba pasożytów jest wysoka, a zatem stan zdrowia populacji żywicieli poprawia się wraz z wcześniejszym rozpoczęciem migracji i pokonywaniem większych odległości. Taką zależność obserwowano np. w częściowo udomowionych stadach reniferów tundrowych (*Rangifer tarandus*), gdzie większe odległości migracji prowadziły do mniejszego zarażenia larwami gzów *Hypoderma tarandi*; natomiast u jeleni szlachetnych (*Cervus elaphus*) wraz ze wzrostem odległości migracji zauważono spadek liczby żerujących na nich kleszczy. Z drugiej strony, w miejscach, do których zwierzęta wędrują, występuje ryzyko kontaktu z zupełnie nowymi gatunkami pasożytów, z którymi wcześniej nie miały do czynienia (Altizer i in., 2011, 2013; Folstad i in., 1991; Johns i Shaw, 2016; Mysterud i in., 2016; Peacock i in., 2018; Teitelbaum i in., 2018). Mimo, że jednym z mechanizmów, poprzez który migracja zmniejsza ekstensywność zarażenia pasożytami, jest śmierć słabszych osobników, selekcja może nadal faworyzować migrację jako strategię przeciwpasożytniczą, jeśli ryzyko zarażenia u osobników migrujących jest niższe niż u osobników niemigrujących (Poulin i de Angeli Dutra, 2021).

4.3.2. Czynniki biologiczne

Jednym z często opisywanych czynników wpływających na pasożytnictwo jest płeć żywiciela. Zazwyczaj samce żywicieli charakteryzują się wyższym poziomem zarażenia niż samice (ang. „*male-biased parasitism*”), chociaż często różnice te mogą być niewielkie (Poulin, 1996). Przyjmuje się, że samce są bardziej podatne na zarażenie niż samice z powodu różnic behawioralnych i fizjologicznych oraz immunosupresyjnego działania testosteronu (Folstad i Karter, 1992; Zuk i McKean, 1996), podczas gdy estrogeny stymulują odporność humoralną i komórkową (Schuurs i Verheul, 1990). Również różnice behawioralne związane z innym sposobem żerowania, reprodukcją czy statusem w hierarchii, sprawiają, że samce są bardziej narażone na kontakt z pasożytami (Cozzarolo i in., 2019). Jednak samice mogą mieć obniżony poziom odpowiedzi immunologicznej w trakcie ciąży, a zatem ciężarne samice mogą stać się bardziej podatne na zarażenie pasożytami (Behnke i Wakelin, 1973; Grossman, 1985).

Wpływ wieku żywiciela na poziom zarażenia pasożytami może być uwarunkowany nabywaniem odporności w trakcie życia, śmiertelnością spowodowaną przez pasożyty, zmianą predyspozycji do zarażenia niezwiązaną z wcześniejszym narażeniem na pasożyty albo zmianą stopnia narażenia na czynnik chorobowy zależny od wieku, np. z powodu zmian behawioralnych lub zmienności sezonowej (Wilson i in., 2002). Odporność nabyta rozwija się w odpowiedzi na przebyte infekcje pasożytnicze i ma na celu ograniczenie osiedlania się pasożytów, ich przeżywania, rozmnażania lub dojrzewania w ciele żywiciela, np. u żubrów z PB stwierdzono, że najbardziej narażone na zarażenie krwio pijnym nicieniem *Ashworthius sidemi* są osobniki młode, przy czym u cieląt do 1. roku życia intensywność zarażenia jest niższa niż u zwierząt trochę starszych, co może wynikać z krótszego narażenia na kontakt z pasożytami oraz przyjmowanie przeciwciał matczynych wraz z mlekiem matki. Zaobserwowano, że intensywność zarażenia rosła wraz z wiekiem aż do 38-42 miesięcy życia, po czym spadała, by w wieku 75 miesięcy, kiedy żubry są już w pełni dojrzałe, utrzymać się na stałym poziomie (Kołodziej-Sobocińska i in., 2016a). Jednak w przypadku niektórych pasożytów może występować zupełnie inna zależność – liczba pasożytów kumuluje się w trakcie życia żywiciela, zwiększając intensywność zarażenia, np. zarażenie bąblowcem wielojamowym u karczownika ziemnowodnego (*Arvicola terrestris*) (Burllet i in., 2011).

4.3.3. Czynniki antropogeniczne

W odpowiedzi na dokonywane przez człowieka modyfikacje środowiska wiele populacji dzikich zwierząt gromadzi się na niewielkich, pofragmentowanych obszarach. Dobrym

przykładem takiej modyfikacji jest umieszczanie dodatkowego pokarmu, zarówno w postaci przynęty, jak i dodatkowej paszy w obrębie naturalnego siedliska gatunku. Dokarmianie dzikich zwierząt ma na celu realizację takich celów, jak: zmniejszenie śmiertelności w okresie ograniczonej dostępności pokarmu, zwiększenie sukcesu reprodukcyjnego, kontrolowanie szkód wyrządzanych w uprawach rolniczych i środowisku, ograniczenie kolizji dzikich zwierząt z pojazdami oraz kontrolowanie tras migracji zwierząt (Andreassen i in., 2005; Geisser i Reyer, 2004; Sahlsten i in., 2010; Samojlik i in., 2019; van Beest i in., 2010). Jednak dokarmianie dzikich zwierząt niesie ze sobą również ryzyko przenoszenia chorób pasożytniczych między gatunkami i w ich obrębie, co zaobserwowano na przykład u dzików (*Sus scrofa*) i żubrów. Wykazano, że dokarmianie powodowało zwiększenie zagęszczenia dzików sprzyjające transmisji takich pasożytów jak: glista świńska (*Ascaris suum*), włosogłówka świńska (*Trichuris suis*) nicieni z rodzajów *Strongyloides* i *Metastrongylus* oraz pierwotniaków z rodzaju *Eimeria*; a w okresie dokarmiania u żubrów stwierdzano wyższą liczbę nicieni *Ashworthius sidemi* w trawieńcu (Kołodziej-Sobocińska i in., 2016a; Oja i in., 2017).

Kolejnym przykładem modyfikacji środowiska przez człowieka są zmiany klimatyczne, których przyczyną jest rosnąca antropogeniczna emisja gazów cieplarnianych (Stocker i in., 2013). Zmiany te wiążą się m.in. z długoterminowymi zmianami temperatury i ilości opadów, występowaniem ekstremalnych zjawisk pogodowych (fale upałów, huragany, gwałtowne powodzie), jakości powietrza, podnoszeniem się poziomu mórz (Field i Barros, 2014). Wspomnianym zjawiskom towarzyszy zmiana rozmieszczenia geograficznego i migracje wielu gatunków dzikich zwierząt, co może wiązać się z przenoszeniem pasożytów na nowe tereny (Binning i in., 2022; Kelly i in., 2009; Stricker i in., 2016; Walsh i in., 2018).

4.4. Tasiemce z rodzaju *Spirometra*

Rodzaj *Spirometra* należy do rodziny Diphyllbothriidae Lühe, 1910, którą reprezentują głównie pasożyty ssaków morskich lub częściowo słodkowodnych; rodzaj *Spirometra* jest wyjątkiem, ponieważ żywicielami ostatecznymi *Spirometra* sp. są kręgowce niezwiązane ze środowiskiem wodnym (Bowman, 2002; Waeschenbach i in., 2017).

Taksonomia tego rodzaju jest dość skomplikowana. Wcześniej opisano na świecie 64 gatunki należące do rodzaju *Spirometra* i uważano, że *Spirometra erinaceieuropaei* jest gatunkiem kosmopolitycznym (Kuchta i in., 2021; Okamoto i in., 2007), jednak najnowsze badania filogenetyczne oparte na analizach genetycznych wskazują na istnienie co najmniej

6 odrębnych, dobrze zdefiniowanych molekularnie linii odpowiadających odrębnym gatunkom, które wyraźnie różnią się rozmieszczeniem geograficznym (Kuchta i in., 2021), a *S. erinaceieuropaei* występuje tylko w Europie. W Azji, Australii, części Afryki oraz ostatnio również u płazów w Rumunii stwierdzono *S. masoni*. Wyjątkiem jest kilka okazów z Korei i Japonii, które tworzą odrębną linię, mogącą reprezentować inny gatunek *Spirometra* (*Spirometra* sp. 1). Natomiast w Sudanie, Etiopii i Tanzanii znaleziono tasiemce prawdopodobnie należące do gatunku *S. folium*. Dwie dodatkowe linie stwierdzono w Ameryce Północnej i Południowej; wykazują one stosunkowo wysoki poziom wewnątrzgatunkowej różnorodności genetycznej. Jedna z linii obejmuje *S. proliferum*, a druga jest prawdopodobnie spokrewniona z *S. decipiens* (Bengtson i Rogers, 2001; Borteiro i in., 2015; Kavana i in., 2016; Kuchta i in., 2021; Li i in., 2011; Zhu i in., 2002).

4.5. Cykl życiowy *Spirometra erinaceieuropaei*

Dorosłe osobniki *S. erinaceieuropaei* rozmnażają się w jelicie cienkim drapieżników z rodzin kotowatych (*Felidae*) i psowatych (*Canidae*), które są żywicielami ostatecznymi. Wraz z odchodami tych zwierząt do środowiska uwalniane są jaja pasożyta, które w wodzie osiągają stadium orzęsionej larwy (koracydium) i w tej formie są zjadane przez pierwszych żywicieli pośrednich – widłonogi (planktoniczne skorupiaki), w których rozwija się procerkoid, czyli kolejna forma pierwszego stadium larwalnego. Gdy zarażony widłonóg zostanie połknięty przez drugiego żywiciela pośredniego, płaza lub gada, procerkoidy przenikają do przewodu pokarmowego i przekształcają się w drugie stadium larwalne – plerocerkoidy (spargana), które następnie migrują i osiedlają się w narządach i tkankach, m. in. w podskórnej tkance łącznej i tkance mięśniowej (Bearup, 1953; Kołodziej-Sobocińska i Miniuk, 2018; Li i in., 2011; Oda i in., 2016; Zhang i in., 2020). Cykl życiowy *S. erinaceieuropaei* może też obejmować żywicieli paratenicznych, nazywanych również transportowymi lub przypadkowymi, u których, podobnie jak u drugich żywicieli pośrednich, spargana po osiedleniu się w tkankach i narządach nie osiąga kolejnej formy rozwojowej (Bush i in., 2001; Wongkulab i in., 2011). Rola żywicieli paratenicznych jest istotna – ułatwiają przeniesienie larw pasożytów do żywicieli ostatecznych, np. gdy stają się ofiarą żywiciela ostatecznego, przyczyniając się tym do wzrostu ekstensywności zarażenia w określonej populacji żywicieli (Médoc i in., 2011). Żywicielami paratenicznymi może być wiele gatunków dzikich i udomowionych kręgowców – płazów, gadów, ptaków lub ssaków (Anisimova, 2004; Liu i in., 2015). Dopiero po zjedzeniu przez żywiciela ostatecznego

zarażonego żywiciela pośredniego i/lub paratenicznego plerocerkoidy przekształcają się w formę dorosłą tasiemca w jelitach psowatych i kotowatych, gdzie produkują jaja wydalane do środowiska i cykl rozwojowy tasiemca się zamyka. Stwierdzono również, że niektóre psowate, takie jak lis rudy i jenot azjatycki, mogą być żywicielami zarówno ostatecznymi, jak i paratenicznymi (Furmaga, 1953; Shimalov i Shimalov, 2002b; 2002c), a człowiek – uważany do niedawna za żywiciela przypadkowego – może również pełnić rolę żywiciela ostatecznego (Le i in., 2017).

4.6. *Spirometra erinaceieuropaei* w Europie

W Azji, gdzie zarażenie tasiemcami z rodzaju *Spirometra* jest częste (Hong i in., 2016; Li i in., 2011; Sen i in., 1989), gatunki będące żywicielami pasożyta oraz drogi jego transmisji zostały dobrze poznane. Jednak żywiele ostateczni, pośredni i parateniczni różnią się w zależności od kontynentu i strefy klimatycznej (Bengtson i Rogers, 2001; Kuchta i in., 2021; Zhu i in., 2002). W Europie prowadzono dotychczas niewiele badań dotyczących tego tasiemca oraz sposobu jego rozprzestrzeniania się w przyrodzie. Pierwsze stwierdzone w Polsce dorosłe osobniki *Spirometra* sp. u wilków i rysi z PB oraz u lisa rudego z okolic Lublina w latach 50. ubiegłego wieku zostały opisane morfologicznie i nadano im nazwę gatunkową *Spirometra janickii* (Furmaga, 1953; Furmaga i Wysocki, 1951). Stwierdzenie to nie jest dobrze udokumentowane, ponieważ od czasu jego pierwszego opisu, gatunek ten nie został ponownie potwierdzony, brak jest zachowanego materiału biologicznego do analiz genetycznych i – w związku z powyższym – jego status taksonomiczny pozostaje niewyjaśniony. Można przypuszczać, że *S. janickii* to synonim *S. erinaceieuropaei*, ponieważ współczesne analizy molekularne wykazały obecność tylko tego gatunku na terenie Polski (Kołodziej-Sobocińska i in., 2019; Kondzior i in., 2020). Inne potwierdzone w Europie gatunki żywicieli ostatecznych to żbik europejski (*Felis silvestris*), jenot azjatycki oraz kot domowy (*Felis catus*) (Fataliev i Ibragimova, 2016; Konyaev i in., 2011; Korniyushin i in., 2011).

Ssakami będącymi żywicielami pośrednimi lub paratenicznymi dla *S. erinaceieuropaei* są przedstawiciele gryzoni (Rodentia), np. nornica ruda (*Myodes glareolus*) i szczur wędrowny (*Rattus norvegicus*); ssaków owadożernych (Insectivora), np. jeż zachodni (*Erinaceus europaeus*) i ryjówka aksamitna (*Sorex araneus*); łasicowatych (Mustelidae), np. borsuk europejski (*Meles meles*) i norka amerykańska; dzik euroazjatycki, jenot azjatycki, a także człowiek (Andrejko, 1973; Bugmyrin i in., 2015; Genov, 1969;

Kołodziej-Sobocińska, i in., 2014a; Kołodziej-Sobocińska i in., 2019; Kuchta i in., 2021; Pampiglione i in., 2003; Prokopič i Genov, 1974).

Wśród płazów zarażenie plerocerkoidami *S. erinaceieuropaei* opisano tylko u trzech gatunków: żaby jeziorkowej (*Pelophylax lessonae*), żaby wodnej (*Pelophylax esculentus*) i śmieszki (*Pelophylax ridibundus*) (Genov i Georgiev, 1998; Shimalov, 2009), a wśród gadów u czterech: zaskrońca zwyczajnego (*Natrix natrix*), zaskrońca żmijopodobnego (*Natrix maura*), zaskrońca rybołowa (*Natrix tessellata*) i żmii zygzakowatej (*Vipera berus*) (Kołodziej-Sobocińska i in., 2019; Odening i Bockhardt, 1982; Parona, 1887; Shimalov i Shimalov, 2000a). Pełną listę żywicieli *S. erinaceieuropaei* oraz miejsc ich występowania przedstawiono w Tabeli 1.

Tabela 1. Lista żywicieli *Spirometra erinaceieuropaei* występujących w Europie.

Gatunek żywiciela	Kraj	Literatura
Żywiciele ostateczni		
Lis rudy (<i>Vulpes vulpes</i>)	Białoruś	Shimalov, 1965
	Rosja	Malysheva i in., 2012
Ryś euroazjatycki (<i>Lynx lynx</i>)	Białoruś	Shimalov, 1965
	Finlandia	Čisovská Bazsalovicsová i in., 2022; Kuchta i in., 2021; Lavikainen i in., 2013; Schneider, 1906
	Łotwa	Bagrade i in., 2021
	Polska	Furmaga, 1953; Kołodziej-Sobocińska i in, 2018b; Szczęsna i in., 2008
	Ukraina	Kornyushin i in., 2011
Wilk szary (<i>Canis lupus</i>)	Białoruś	Shimalov i Shimalov, 2000b
	Łotwa	Bagrade i in., 2021
	Polska	Furmaga, 1953; Kuchta i in., 2021
	Rosja	Malysheva i in., 2012
	Ukraina	Kornyushin i in., 2011; Kuchta i in., 2021
Żbik europejski (<i>Felis silvestris</i>)	Bułgaria	Genov i Georgiev, 1998
	Mołdawia	Andrejko, 1973
Żywiciele pośredni/parateniczni		
Borsuk europejski (<i>Meles meles</i>)	Polska	Kołodziej-Sobocińska i in., 2014a; Kołodziej-Sobocińska i in., 2019; Kuchta i in., 2021
Dzik euroazjatycki (<i>Sus scrofa</i>)	Polska	Kołodziej-Sobocińska i in., 2016b
	Węgry	Rátz, 1913
	Rosja	Malysheva i in., 2012
	Serbia	Malysheva i in., 2012,
	Ukraina	Nevolko i Litvinenko, 2014
	Węgry	Rátz, 1913,
Gawron (<i>Corvus frugilegus</i>)	Rosja	Dubinina ,1951

Gronostaj europejski (<i>Mustela erminea</i>)	Białoruś	Shimalov i Shimalov, 2001c
Jenot azjatycki (<i>Nyctereutes procyonoides</i>)	Białoruś Polska Rumunia Ukraina	Shimalov i Shimalov, 2002b Kołodziej-Sobocińska i in., 2019; Kuchta i in., 2021 Chiriac i Barbu, 1970 Kornyushin i in., 2011
Jeż wschodni (<i>Erinaceus roumanicus</i>)	Bułgaria	Genov, 1969
Jeż wschodnioeuropejski (<i>Erinaceus concolor</i>)	Bułgaria	Genov i Georgiev, 1998
Jeż zachodni (<i>Erinaceus europaeus</i>)	Mołdawia Włochy	Andreiko, 1973 Molin, 1860
Kret europejski (<i>Talpa europaea</i>)	Białoruś	Shimalov i Shimalov, 2001b
Kuna leśna (<i>Martes martes</i>)	Białoruś Ukraina	Siarzhanin, 1965 Kornyushin i in., 2011
Lis rudy (<i>Vulpes vulpes</i>)	Białoruś Polska	Shimalov i Shimalov, 2002c Furmaga, 1953
Łasica pospolita (<i>Mustela nivalis</i>)	Białoruś	Shimalov i Shimalov, 2001c
Myszarka leśna (<i>Apodemus flavicollis</i>)	Bułgaria	Genov, 1969; Prokopič i Genov, 1974
Myszarka polna (<i>Apodemus agrarius</i>)	Bułgaria	Genov, 1969, 1984
Norka amerykańska (<i>Neovison vison</i>)	Białoruś Polska Ukraina	Shimalov i Shimalov, 2001a Kołodziej-Sobocińska i in., 2019 Kornyushin i in., 2011
Norka europejska (<i>Mustela lutreola</i>)	Białoruś Rosja	Anisimova, 2004 Sergiev i in., 2003

Ryjówka aksamitna (<i>Sorex araneus</i>)	Bułgaria Polska	Genov, 1969; Prokopič i Genov, 1974 Sołtys 1949, Furmaga 1953,
Rzęsorek mniejszy (<i>Neomys anomalus</i>)	Bułgaria	Genov, 1969; Prokopič i Genov, 1974
Szczur wędrowny (<i>Rattus norvegicus</i>)	Bułgaria Włochy	Genov, 1969; Prokopič i Genov, 1974 Panzer, 1931
Tchórz zwyczajny (<i>Mustela putorius</i>)	Białoruś Bułgaria Polska	Shimalov i Shimalov, 2002a Genov, 1984 Kołodziej-Sobocińska i in., 2019
Wąż diony (<i>Elaphe dione</i>)	Rosja	Dubinina, 1951
Wydra europejska (<i>Lutra lutra</i>)	Białoruś Polska	Shimalov i in., 2000 Kołodziej-Sobocińska i Miniuk, 2018; Kuchta i in., 2021
Zaskroniec rybołów (<i>Natrix tessellata</i>)	Rosja	Dubinina, 1951
Zaskroniec zwyczajny (<i>Natrix natrix</i>)	Białoruś Bułgaria Francja Polska Rosja Rumunia Włochy	Shimalov i Shimalov, 2000a, Odening i Bockhardt, 1982 Joyeux i Baer 1927 Kołodziej-Sobocińska i in., 2019; Kondzior i in., 2018; Odening i Bockhardt, 1982 Dubinina, 1951; Malysheva i in., 2012 Mihalca i in., 2007, Joyeux i Baer, 1927
Zaskroniec żmijopodobny (<i>Natrix maura</i>)	Włochy	Parona, 1887
Zębiełek białawy (<i>Crocidura leucodon</i>)	Bułgaria	Genov, 1969; Prokopič i Genov, 1974
Zębiełek karliczek (<i>Crocidura suaveolens</i>)	Bułgaria	Genov, 1969; Prokopič i Genov, 1974
Żaba jeziorkowa (<i>Pelophylax lessonae</i>)	Białoruś	Shimalov, 2009

Żaba śmieszka (<i>Pelophylax ridibundus</i>)	Białoruś	Shimalov, 2009
	Bułgaria	Genov, 1969; Genov i Georgiev, 1998
	Rosja	Dubinina, 1951
Żaba wodna (<i>Pelophylax esculentus</i>)	Bułgaria	Genov, 1969; Genov i Georgiev 1998
	Serbia	Rozman, 1976
	Włochy	Gastaldi ,1854
Żmija zygzakowata (<i>Vipera berus</i>)	Białoruś	Shimalov i Shimalov 2000a

4.7. Sparganoza

Sparganoza jest chorobą zwierząt i ludzi wywoływaną przez stadia larwalne tasiemców z rodzaju *Spirometra* i przenoszoną przez pokarm oraz wodę. Była ona stwierdzana na wszystkich kontynentach oprócz Antarktydy, jednak większość badań dotyczących tej choroby przeprowadzono w Azji, gdzie stanowi ona poważne zagrożenie dla zdrowia publicznego w związku ze spożywaniem surowego lub niedogotowanego mięsa płazów, gadów, czy dzikich ssaków oraz tradycyjną chińską medycyną ludową, według której do leczenia ran wykorzystuje się okłady z martwych żab (Chang i in., 1992; Cheng i in., 2014; Cho i in., 1992; Czyżewska i in., 2019; Hong i in., 2016; Li i in., 2011; Liu i in., 2015; Lo Presti i in., 2015; Oh i in., 1993; Pampiglione i in., 2003; Sen i in., 1989; Wang, F i in., 2011; Wiwanitkit, 2005). Spargana u ludzi znajdowano najczęściej pod skórą, ale także w mózgu, płucach i gałkach ocznych (Anders i in., 1984; Czyżewska i in., 2019; Kuchta i in., 2021).

W 2019 roku potwierdzono pierwszy w Polsce przypadek podskórnej sparganozy u kobiety mieszkającej w okolicach PB (Czyżewska i in., 2019); źródłem zarażenia było prawdopodobnie spożycie mięsa dzika (Kołodziej-Sobocińska i in., 2016b). Można przypuszczać, że spożycie dziczyzny stanowi ważne źródło sparganozy u ludzi w tej strefie klimatycznej.

Do zarażenia sparganozą u żywicieli pośrednich i paratenicznych (w tym ludzi) dochodzi poprzez picie wody, w której żyją widłonogi zarażone procercoidami lub zjedzenie zarażonego plerocercoidami innego żywiciela pośredniego lub paratenicznego. W organizmach żywicieli chorujących na sparganozę tasiemiec nie osiąga formy dorosłej, bytuje jedynie w postaci sparganum (Kołodziej-Sobocińska i in., 2014a; Kuchta i in., 2015). U żywicieli ostatecznych (drapieżników z rodzin kotowatych i psowatych) tasiemce z rodzaju *Spirometra* wywołują spirometrozę – chorobę spowodowaną obecnością dorosłego tasiemca w jelicie cienkim, która może prowadzić m.in. do wymiotów i/lub do utraty masy ciała żywiciela (Almeida i in., 2016). Czynnikiem sprzyjającym zarażeniu tasiemcami z rodzaju *Spirometra* są: występowanie w środowisku zbiorników wodnych, w których możliwy jest rozwój jaj tasiemca oraz obecność widłonogów (pierwszych żywicieli pośrednich), a także obecność w diecie m. in. płazów i gadów, będących częstymi żywicielami pośrednimi na terenie Azji (Liu i in., 2015).

5. ZAŁOŻENIA I CEL PRACY

Celem rozprawy doktorskiej było:

- 1) zbadanie, które gatunki płazów, gadów i ssaków są zarażone *Spirometra erinaceieuropaei* na terenie północno-wschodniej Polski,
- 2) zbadanie ekstensywności i intensywności zarażenia oraz długości larw *Spirometra erinaceieuropaei* u dwóch gatunków żywicieli paratenicznych: borsuka i jenota w obszarach północno-wschodniej Polski,
- 3) określenie wpływu czynników biologicznych (gatunek żywiciela, wiek, płeć) i środowiskowych (wilgotność środowiska, lokalizacja, dieta) na rozprzestrzenianie się sparganozy w populacjach jenotów i borsuków.

W pracy doktorskiej postawiłam następujące hipotezy badawcze:

- 1) Ssaki, płazy i gady są żywicielami pośrednimi *Spirometra erinaceieuropaei* w północno-wschodniej Polsce.
- 2) Parametry zarażenia sparganozą różnią się u borsuków i jenotów w związku z różnicami w biologii i ekologii obu gatunków.
- 3) Ekstensywność i intensywność zarażenia oraz długość larw *Spirometra erinaceieuropaei* wzrasta wraz z wiekiem żywiciela.
- 4) Ekstensywność i intensywność zarażenia *Spirometra erinaceieuropaei* jest wyższa u samców (ang. *male-biased parasitism*).
- 5) Wraz ze wzrostem udziału siedlisk wilgotnych wzrasta ekstensywność i intensywność zarażenia sparganozą.

6. MATERIAŁ I METODY

6.1. Teren badań

Badania były prowadzone w północno-wschodniej Polsce, na Podlasiu i we wschodniej części Pojezierza Mazurskiego (PM). Oba regiony charakteryzują się dobrze zachowanymi ekosystemami leśnymi (z czterema parkami narodowymi: Białowieskim, Biebrzańskim, Narwiańskim oraz Wigierskim, i dużym obszarem objętym programem Natura 2000) oraz większą lesistością (32%) w porównaniu z resztą Polski (Główny Urząd Statystyczny).

Głównymi miejscami zbioru materiału do badań były duże obszary leśne: Puszcza Augustowska (PA) (nadleśnictwa: Augustów, Płaska, Głęboki Bród i Pomorze), PB (nadleśnictwa: Białowieża, Browek, Hajnówka oraz Białowieży Park Narodowy), Puszcza Knyszyńska (PK) (nadleśnictwa: Waliły i Krynki), PM (nadleśnictwa: Szczytno, Jedwabno, Drygały), Dolina Biebrzy (DB). W PA, PK i PM dominują lasy iglaste (Sokołowski, 2006). W PB ponad 60% powierzchni zajmują lasy liściaste i mieszane o dużym bogactwie gatunkowym (Angelstam i Dönn-Breuss, 2004), zaś siedliska wilgotne zajmują ponad 40% powierzchni (Sokołowski, 2006). DB jest największym zbiorowiskiem mokradeł w Europie Środkowej, zajmujących ponad 40% powierzchni oraz rozproszonymi płatami lasów (Centrum Informacyjne Lasów Państwowych). Ponadto, północna część obszaru badań – PM i PA – jest poprzecinana licznymi jeziorami.

Cały teren badań charakteryzuje się niskim stopniem urbanizacji i najniższym zagęszczeniem ludności w Polsce (59 osób/km²) (Główny Urząd Statystyczny). Północno-wschodnia Polska położona jest w strefie klimatu umiarkowanego przejściowego z wyraźnymi wpływami kontynentalnymi. Na obszarze badań występuje 12 gatunków drapieżników (Jędrzejewska i Jędrzejewski, 2013).

6.2. Zbiór materiału

Materiał do badań stanowiły martwe ssaki drapieżne znalezione przy drogach oraz pozyskane od myśliwych w ramach: 1) projektu „Czynna ochrona nizinnej populacji głuszca (*Tetrao urogallus* L.) na terenie Borów Dolnośląskich i Puszczy Augustowskiej” (LIFE11 NAT/PU428), 2) projektu „Czynna ochrona cietrzewia na gruntach w zarządzie Lasów Państwowych”, 3) wykonywania zadań ochronnych na terenie Biebrzańskiego Parku Narodowego, 4) działalności kół łowieckich na terenie Puszczy Białowieskiej i Puszczy Knyszyńskiej. Płazy i gady były zbierane martwe na drogach na podstawie pozwolenia

Regionalnej Dyrekcji Ochrony Środowiska w Białymstoku nr WPN.6401.91.2018.MK i WPN.6401.79.2019.MK oraz w Biebrzańskim Parku Narodowym w ramach działalności Koła Naukowego Biologów Uniwersytetu w Białymstoku. Żadne zwierzę nie zostało uśmiercone specjalnie w celu realizacji badań.

Ssaki były zbierane w latach 2013-2021, a płazy i gady w latach 2017-2021. W sumie zebrano 643 ssaki, 132 gady oraz 116 płazów (szczegóły w Tabeli 2).

Tabela 2. Lista gatunków oraz liczba martwych zwierząt zebranych do badań. Skróty: PA – Puszcza Augustowska; PB – Puszcza Białowieska; PK – Puszcza Knyszyńska; PM – Pojezierze Mazurskie; DB – Dolina Biebrzy; Inne – tereny otaczające PA, PB, PK, PM i DB.

	PA	PB	PK	PM	DB	Inne	Razem
Ssaki	232	177	95	118	8	13	643
Borsuk europejski <i>Meles meles</i>	87	24	4	17	1	1	134
Jenot azjatycki <i>Nyctereutes procyonoides</i>	124	100	73	97	6	0	400
Kuna leśna <i>Martes martes</i>	12	24	4	0	0	0	40
Kuna domowa <i>Martes foina</i>	4	11	5	3	0	2	25
Lis rudy <i>Vulpes vulpes</i>	0	9	7	1	0	0	17
Norka amerykańska <i>Neogale vison</i>	1	3	0	0	0	0	4
Ryś rudy <i>Lynx lynx</i>	1	1	1	0	0	0	3
Tchórz zwyczajny <i>Mustela putorius</i>	1	3	1	0	0	4	9
Wilk szary <i>Canis lupus</i>	1	0	0	0	0	6	7
Wydra europejska <i>Lutra lutra</i>	0	3	0	0	1	0	4
Gady	0	67	0	1	64	0	132
Zaskroniec zwyczajny <i>Natrix natrix</i>	0	62	0	0	52	0	114
Jaszczurka żyworodna <i>Zootoca vivipara</i>	0	1	0	1	5	0	7
Padalec zwyczajny <i>Anguis fragilis</i>	0	4	0	0	1	0	5
Żmija zygzakowata <i>Vipera berus</i>	0	0	0	0	4	0	4
Jaszczurka zwinka <i>Lacerta agilis</i>	0	0	0	0	2	0	2
Płazy	0	103	2	0	11	0	116
Ropucha szara <i>Bufo bufo</i>	0	81	2	0	2	0	85
Żaba trawna <i>Rana temporaria</i>	0	10	0	0	1	0	11
Żaba moczarowa <i>Rana arvalis</i>	0	10	0	0	1	0	11
Grzebiuszka ziemna <i>Pelobates fuscus</i>	0	0	0	0	3	0	3
Żaby zielone <i>Pelophylax esculentus</i> complex	0	2	0	0	0	0	2
Żaby brunatne <i>Rana</i> sp.	0	0	0	0	2	0	2
Traszka grzebieniasta <i>Triturus cristatus</i>	0	0	0	0	1	0	1
Traszka zwyczajna <i>Lissotriton vulgaris</i>	0	0	0	0	1	0	1

6.3. Sekcje zwierząt

Pozyskane ssaki drapieżne zostały przemrożone w temperaturze -80°C w celu zabicia jaj bąblowca wielojamowego (Hildreth i in., 2004). Następnie poddałam je sekcjom, podczas których zwierzęta zważyłam, zmierzyłam oraz określiłam ich płeć. Od jenotów i borsuków pobierałam czaszkę, z której wypreparowałam kły do analizy wieku. W trakcie sekcji usuwałam skórę z badanych zwierząt, aby zbadać obecność larw *S. erinaceieuropaei* w tkance podskórnej. Znalezione pod skórą larwy policzyłam, zmierzyłam ich długość i zakonserwowałam w 99-procentowym etanolu do dalszych analiz.

U płazów i gadów jedynie usuwałam skórę i sprawdzałam obecność larw w tkance podskórnej.

6.4. Genetyczna identyfikacja larw

Morfologiczna identyfikacja larw tasiemców z rodzaju *Spirometra* jest niemożliwa, dlatego do ich identyfikacji zastosowano metody genetyczne. W tym celu została wykorzystana sekwencja ewolucyjnie konserwatywnego jądrowego genu 18S rRNA o długości ponad 240 par zasad.

Wykrywanie materiału genetycznego *Spirometra erinaceieuropaei* przeprowadzono za pomocą metody PCR z wykorzystaniem starterów Forward i Reverse o następujących sekwencjach: F1: 5'-ATGACAGGGATCGGGGCT TGGAA-3' oraz R2: 5'-TAATGATCCT TCCGCAGGTTACACCTAC-3' (Liu i in., 1997). Odczynniki do reakcji PCR pochodziły z komercyjnego zestawu HotStarTaq Plus Master Mix Kit (Qiagen, Niemcy). Skład mieszaniny reakcyjnej był następujący: 5 μL Master Mix Hot Start Qiagen, po 1 μL starterów (stężenie 5 μM), 1,5 μL wody wolnej od rybonukleaz i 1,5 μL wyizolowanego DNA.

Reakcję PCR przeprowadzono w następujących warunkach: aktywacja polimerazy 95°C przez 15 min; następnie 25 cykli: denaturacja 95°C przez 60 s, przyłączanie starterów 62°C przez 30 s, wydłużanie łańcucha 72°C przez 40 s oraz elongacja końcowa po zakończeniu 25 cykli w 72°C przez 30 min.

Produkty amplifikacji były oczyszczane za pomocą zestawu ExTermiator (A&A Biotechnology, Polska) i następnie sekwencjonowane z wykorzystaniem zestawu BigDye™ Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Thermo Fisher, Stany Zjednoczone). Skład mieszaniny reakcyjnej: 1 μL BigDye™ Terminator 3.1 Ready Reaction Mix, 1 μL buforu, 1 μL startera 1, 6 μL wody dejonizowanej, 1 μL produktu PCR.

Produkty reakcji sekwencjonowane były w 16-kapilarnym urządzeniu ABI Genetic Analyzer (Applied Biosystems, Stany Zjednoczone) a pozyskane sekwencje analizowane z wykorzystaniem programu BioEdit (wersja 7.0.5.3; Hall, 1999).

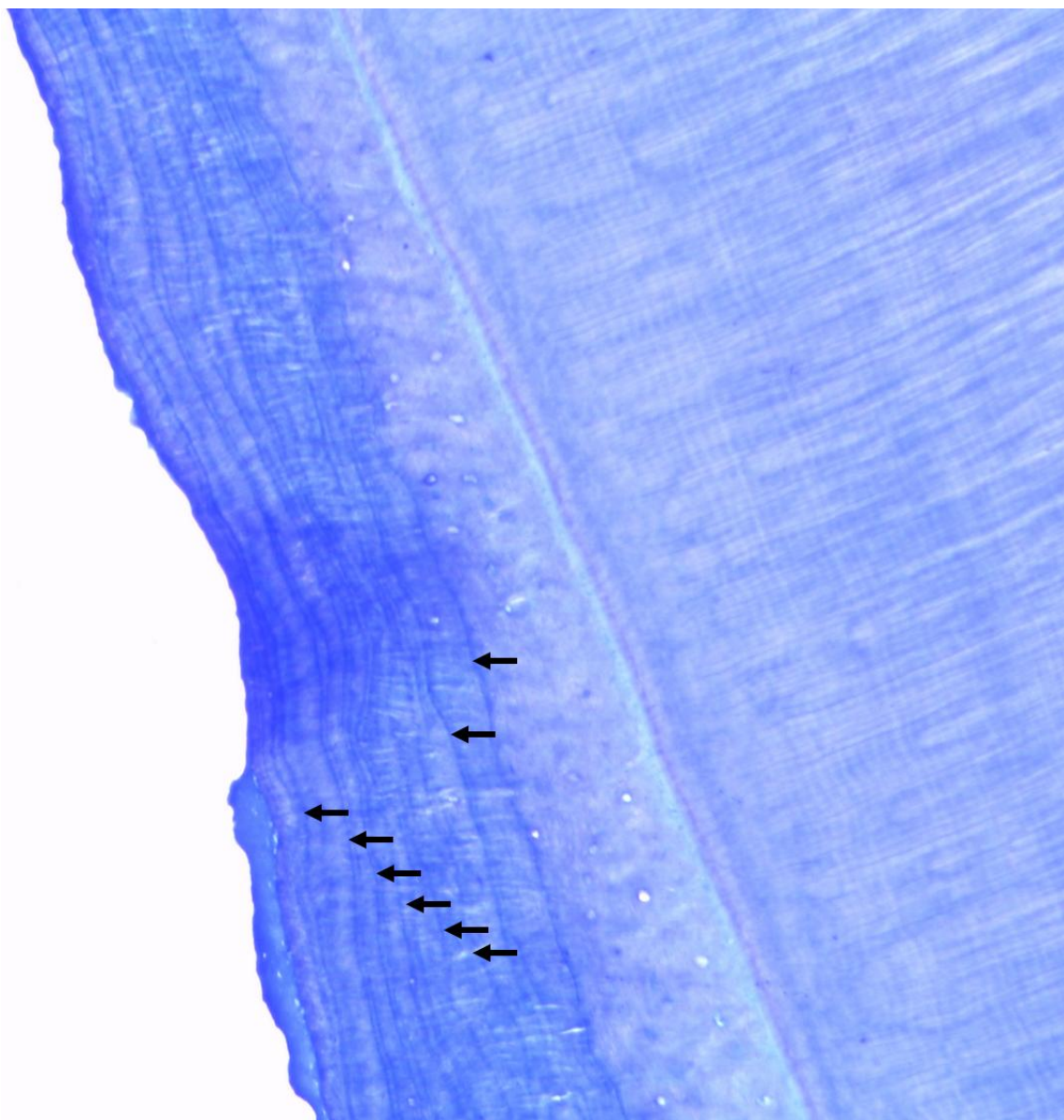
6.5. Analiza wieku żywicieli

Do oceny wieku jenotów i borsuków wykorzystałam lewe dolne kły wypreparowane z czaszki. Do tej analizy wykorzystałam 386 zębów jenotów oraz 123 zęby borsuków, pozostałe zwierzęta nie posiadały kłów lub były one zbyt mocno zniszczone, by ocenić ich wiek. Najpierw wykonałam zdjęcia RTG wszystkich zębów (Ryc. 1), następnie na kliszach rentgenowskich zmierzyłam stosunek szerokości kanału zębowego do szerokości zęba. Wraz z wiekiem kanał zębowy u drapieżników stopniowo wypełnia się cementem zębowym. Stosunek szerokości kanału zębowego do szerokości zęba pozwala wyodrębnić osobniki młodsze niż 1 rok (stosunek ten wynosi u nich $> 50\%$) od osobników starszych, u których kanał zębowy jest dużo węższy lub prawie niewidoczny (Goszczyński, 1995; Knowlton i Whittemore, 2001).

Po wstępnym oznaczeniu osobników młodych (< 1 roku), określałam ich wiek (z dokładnością do 1 dnia) na podstawie szacowanych dat narodzin: dla borsuka – 1 marca, dla jenota – 25 kwietnia (Kowalczyk i Zalewski, 2011). Kły osobników starszych niż 1 rok wysłałam do Matson's Laboratory (Stany Zjednoczone), gdzie wiek (z dokładnością do jednego roku) określono poprzez wycinanie za pomocą mikrotomu bardzo cienkich fragmentów każdego zęba, który wcześniej został oczyszczony, odwapniony i zatopiony w parafinie. Wycięte fragmenty umieszczono na szkiełkach i zabarwiono na fioletowo, aby pierścienie cementu były dobrze widoczne pod mikroskopem. Następnie policzono warstwy rocznych przyrostów cementu zębowego (Ryc. 2). Po tej analizie, obliczyłam wiek starszych zwierząt z dokładnością do 1 dnia, korzystając z przyjętych wcześniej dat narodzin.



Rycina 1. Zdjęcie RTG kłów borsuka europejskiego (*Meles meles*) z widocznymi kanałami zębowymi.



Rycina 2. Wycięty i zabarwiony fragment kła 8-letniego borsuka europejskiego (*Meles meles*). Strzałkami oznaczono 8 warstw cementu zębowego wskazującego wiek osobnika.

6.6. Analiza diety żywicieli

Podczas sekcji pobrałam 341 żołądków (250 od jenotów i 91 od borsuków), pozostałe żołądki były uszkodzone i analiza diety nie była możliwa. 303 żołądki (223 jenotów i 80 borsuków) zawierały resztki pokarmu i mogły być wykorzystane do dalszej analizy. Zastosowałam metodę opisaną przez Kidawę i Kowalczyka (2011) polegającą na przepłukaniu pozyskanej treści żołądkowej na sicie o średnicy oczek 1 mm, zmierzeniu jej masy i objętości, a następnie identyfikacji szczątków pokarmowych do możliwie najniższego taksonu. Zidentyfikowane resztki podzieliłam na 3 główne kategorie pokarmowe: 1) pokarm

zwierzęcy, 2) pokarm roślinny, 3) inny pokarm (bezkęgowce, pokarm antropogeniczny). Istotność różnic w ilości pokarmu zwierzęcego zjadanego przez osobniki zarażone i niezarażone sprawdziłam testem Manna-Whitney’a.

6.7. Analizy statystyczne

Do oceny przestrzennego zróżnicowania prawdopodobieństwa zarażenia drapieżników tasiecem *S. erinaceiueuropaei* w różnych lokalizacjach w północno-wschodniej Polsce zastosowany został uogólniony model addytywny (GAM) z dwumianowym rozkładem błędu, korzystając z pakietu „mgcv” zaimplementowanym w programie R (Wood, 2016). Do modelu GAM dodałam obecność/nieobecność larw u badanych osobników jako dwumianową zmienną zależną, podczas gdy interakcja długości i szerokości geograficznej lokalizacji prób (zmienne objaśniające) została dopasowana jako nieparametryczna funkcja krzywoliniowa. W analizach uwzględniłam tylko borsuki i jenoty, ponieważ osobniki z pozostałych gatunków nie były odpowiednio liczne. Ze względu na izolację przestrzenną Mazur od pozostałych obszarów, analizy ograniczyłam do PA, PK i PB, a ze względu na niską liczebność prób z DB oraz bliskość geograficzną analizowano je razem z próbami z PA. W sumie przeanalizowano dane z 297 jenotów i 115 borsuków. W modelu uwzględniłam drapieżniki zebrane w latach 2013-2021.

Do obliczenia wpływu lokalizacji, wilgotności siedlisk, wieku, płci i roku na prawdopodobieństwo zarażenia *S. erinaceiueuropaei* zastosowano uogólniony model liniowy dwumianowy (GLM), w którym zmienną wyjaśnianą było zarażenie lub jego brak (0 – osobnik niezarażony; 1 – osobnik zarażony), zaś zmiennymi wyjaśniającymi: stopień wilgotności siedlisk, wiek, płeć, lokalizacja (PA, PB, PK), rok. Wilgotność siedlisk określałam wykorzystując dane z Systemu Informacji Przestrzennej o Mokradłach Polski (GIS Mokradła) (Piórkowski i in., 2007). Na podstawie dokładnych współrzędnych miejsc znalezienia martwych zwierząt sprawdzałam, jaki odsetek w promieniu 2 km zajmują siedliska takie jak torfowiska (niskie, przejściowe, wysokie), mokradła nietorfowe (mułowiska, namuliska, podmokliska) oraz wyspy na jeziorach.

Wpływ lokalizacji, wilgotności siedlisk, wieku, płci i roku na intensywność zarażenia u żywicieli został określony z zastosowaniem uogólnionego modelu liniowego z ujemnym rozkładem dwumianowym (rozkład Pascala), w którym zmienną wyjaśnianą była liczba larw, a zmiennymi wyjaśniającymi: stopień wilgotności siedlisk, wiek, płeć, lokalizacja (PA, PB, PK), rok. Wilgotność siedlisk określałam podobnie, jak przy analizie GLM.

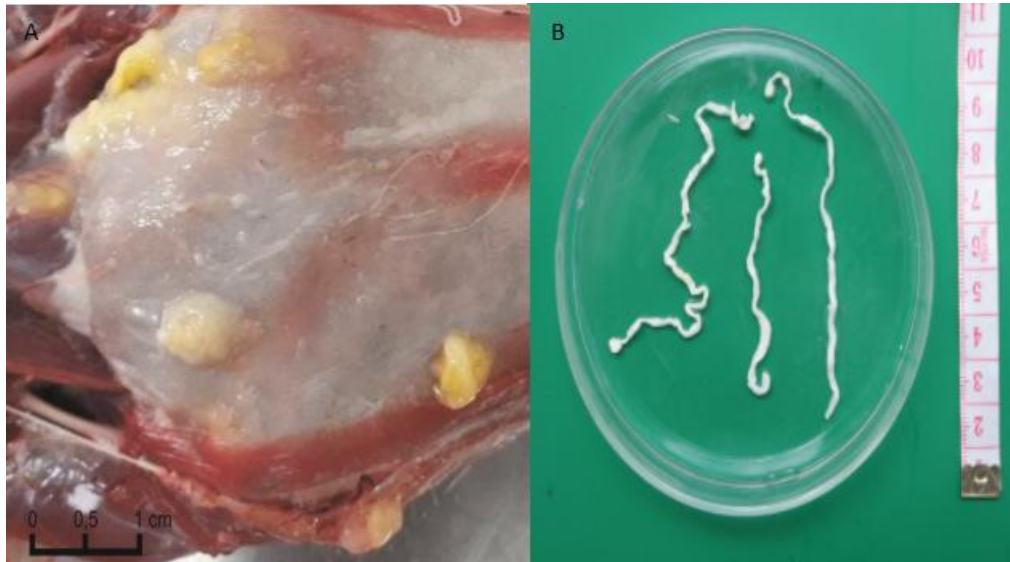
Istotność różnic w ekstensywności zarażenia *S. erinaceieuropaei* pomiędzy borsukami i jenotami przetestowałam, wykorzystując dokładny test Fishera, natomiast istotność różnic w intensywności zarażenia badanym pasożytem pomiędzy tymi gatunkami testem Manna-Whitney'a. Wpływ wieku żywicieli na długość plerocerkoidów sprawdziłam, obliczając współczynnik determinacji metodą najmniejszych kwadratów.

7. WYNIKI

7.1. Parametry zarażenia sparganozą u badanych zwierząt

W ramach rozprawy doktorskiej wykonano sekcje i sprawdzono pod kątem zarażenia *S. erinaceieuropaei* 643 ssaków należących do 10 gatunków, 132 gady należące do 5 gatunków oraz 116 płazów należących do 8 gatunków (szczegółowe dane w Tabeli 2). Wszystkie znalezione larwy policzono i pomierzono ich długość. Długość larw wynosiła od 0,4 cm do 71,0 cm, średnia długość – 10,3 cm. Najdłuższe plerocerkoidy znaleziono u borsuków. W sumie z tkanki podskórnej badanych zwierząt wyizolowano 2373 całych larw posiadających „główki” oraz 1997 fragmentów (Ryc. 3). Do analiz poziomu zarażenia oraz do analiz genetycznych użyto tylko plerocerkoidy posiadające „główki”, by mieć pewność, że każda larwa została policzona tylko raz. Ponieważ larwy nie posiadają charakterystycznych cech morfologicznych, wykonano badania genetyczne w celu określenia gatunku pasożyta (Kołodziej-Sobocińska, Tokarska, i in., 2014; Kondzior i in., 2018, 2020). Potwierdzono, że plerocerkoidy należały do gatunku *Spirometra erinaceieuropaei*. Uzyskane sekwencje zdeponowano w bazie GenBank pod następującymi numerami: MT127118-MT127125, MT127470-MT127473, MT131358-MT131361, MT136495-MT136508, MT140351 i MT140352 (Kondzior i in., 2018, 2020).

W wyniku badań sekcyjnych larwy *S. erinaceieuropaei* znaleziono u 189 ssaków należących do 7 gatunków: 115 jenotów, 52 borsuków, 11 kun leśnych (*Martes martes*), 3 lisów, 3 tchórze zwyczajnych (*Mustela putorius*), 3 norek amerykańskich i 2 wydr (*Lutra lutra*); oraz u 9 gadów – wszystkie zarażone gady to zaskrońce zwyczajne; nie stwierdzono obecności plerocerkoidów pod skórą płazów. Średnia ekstensywność zarażenia u ssaków i gadów wynosiła odpowiednio: 29,4% i 6,8%, a średnia intensywność odpowiednio: 14,7 (zakres 1-276) i 2,8 (zakres 1-8). Spośród ssaków najwyższy odsetek zarażenia stwierdzono u borsuków (38,8%), najniższy był u kuny leśnej (27,5%); u trzech gatunków – kuny domowej (*Martes foina*), rysia i wilka – nie znaleziono plerocerkoidów. Najwyższą średnią intensywność zarażenia zaobserwowano u borsuków – 35,4 larwy na osobnika (zakres 1-276) (szczegóły w Tabeli 3).



Rycina 3. A. Cysty zawierające plerocerkoidy *Spirometra erinaceieuropaei* w tkance podskórnej norki amerykańskiej (*Neogale vison*) z Puszczy Białowieskiej. B. Plerocerkoidy *Spirometra erinaceieuropaei* wyizolowane z tkanki podskórnej borsuka europejskiego (*Meles meles*). Zdjęcia: Marta Kołodziej-Sobocińska.

Poziom zarażenia różnił się w zależności od lokalizacji, najwyższą ekstensywność wśród ssaków zaobserwowano w PB (54,2%), a najniższą w PM (3,4%). Szczegółowe analizy dotyczące parametrów zarażenia w zależności od lokalizacji zarażonych żywicieli omówiono w pkt. 7.3. Wszystkie zarażone zaskrońce pochodziły z PB, w pozostałych lokalizacjach nie stwierdzono zarażenia u gadów ani płazów.

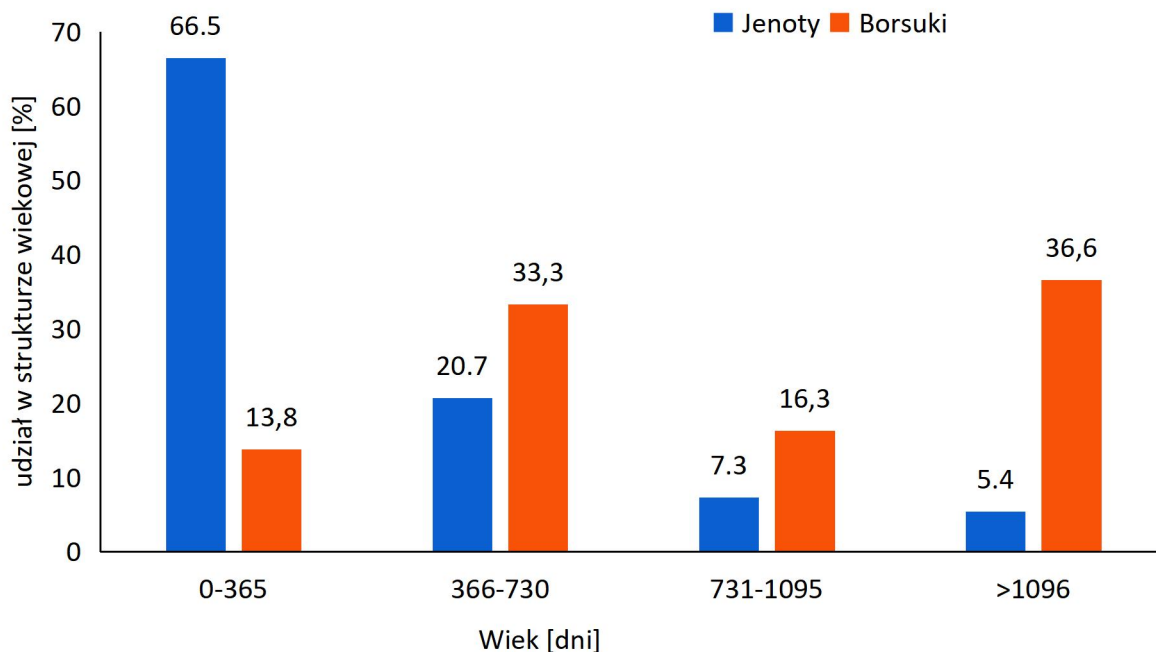
Tabela 3. Parametry zarażenia dla badanych żywicieli *Spirometra erinaceieuropaei* w różnych lokalizacjach północno-wschodniej Polski. Skróty: PA – Puszcza Augustowska; PB – Puszcza Białowieska; PK – Puszcza Knyszyńska; PM – Pojezierze Mazurskie; DB – Dolina Biebrzy; Inne – tereny otaczające PA, PB, PK, PM i DB; na – nie analizowano. Ekstensywność i intensywność zarażenia obliczono dla gatunków żywicieli o liczebności powyżej 20 osobników.

Gatunek	Liczba zbadanych zwierząt	Liczba zarażonych osobników						Średnia ekstensywność zarażenia [%]	Średnia intensywność zarażenia (zakres)
		PA	PB	PK	PM	DB	Inne		
Borsuk europejski	134	31	18	3	0	0	0	38,8	35,4 (1-276)
Jenot azjatycki	400	37	62	10	4	2	0	28,8	4,2 (1-23)
Kuna leśna	40	0	11	0	0	0	0	27,5	4,4 (1-12)
Lis rudy	17	0	3	0	0	0	0	na	na
Tchórz zwyczajny	9	0	3	0	0	0	0	na	na
Wydra europejska	4	0	2	0	0	0	0	na	na
Zaskroniec zwyczajny	114	0	9	0	0	0	0	na	na
Razem	718	68	97	13	4	4	0	25,9	12,8 (1-276)

7.2. Struktura wieku i płci oraz skład diety jenotów i borsuków

Zarażenie plerocerkoidami *S. erinaceieuropaei* potwierdziłam u 8 gatunków żywicieli, ale jedynie jenoty i borsuki były na tyle liczne, że mogłam je uwzględnić w dalszych analizach.

Jenoty i borsuki różniły się strukturą wiekową. U jenotów najliczniejszą grupę (66,5%) stanowiły osobniki w pierwszym roku życia, a u borsuków – osobniki starsze niż 3 lata (36,6%). Średnia wieku dla jenotów i borsuków wynosiła odpowiednio: 381,2 dni (mediana 226, zakres 51-2387 dni) i 1042,5 dni (mediana 795,5, zakres 39-3455 dni) (Ryc. 4).

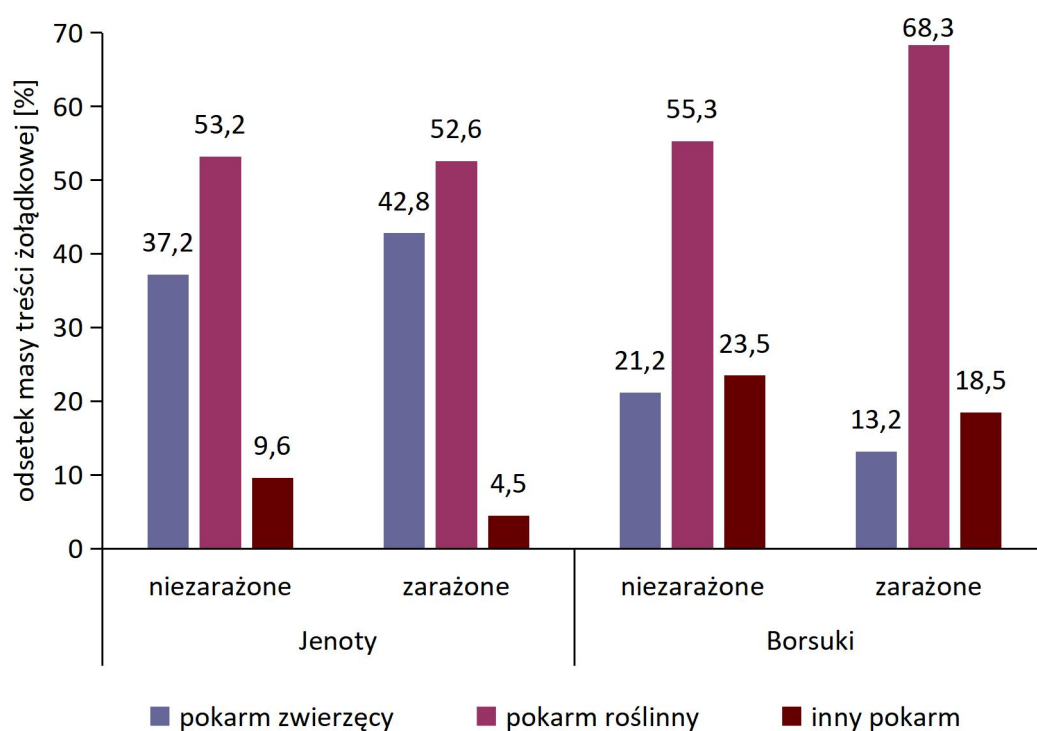


Rycina 4. Struktura wiekowa jenotów i borsuków zbadanych pod kątem zarażenia *Spirometra erinaceieuropaei*.

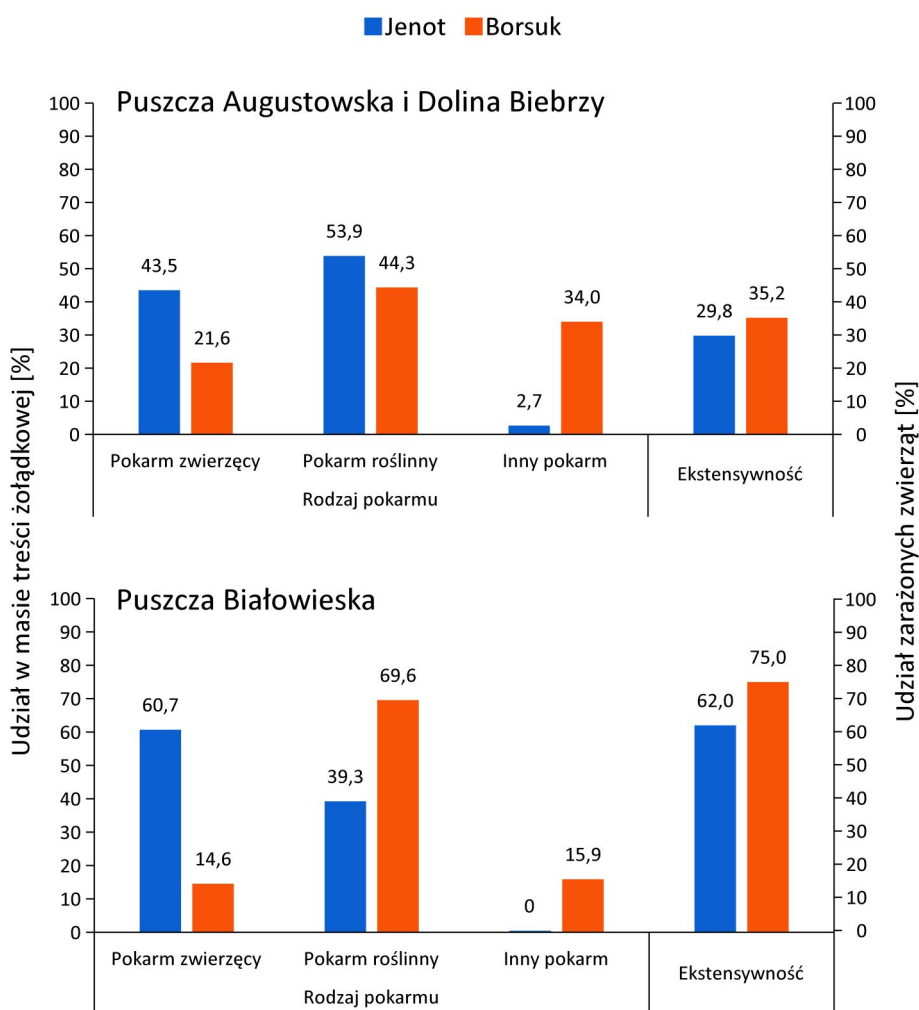
Rozkład płci badanych jenotów i borsuków był podobny. Do badań pozyskano 180 samic (45,5%) oraz 216 samców (54,5%) jenotów oraz 65 samic (48,9%) oraz 68 samców (51,1%) borsuków. W trakcie sekcji nie udało się oznaczyć płci u czterech jenotów.

W wyizolowanych podczas sekcji żołądkach jenotów i borsuków określiłam skład diety. Ponad połowę masy treści pokarmowej stanowił pokarm roślinny: 52,9% u jenotów oraz 58,7% u borsuków. Wśród pokarmu roślinnego najczęściej znajdowane były zboża, zwłaszcza kukurydza; u jenotów – 42,2%, u borsuków – 18,1% masy treści pokarmowej. Pokarm zwierzęcy, czyli kręgowce, które mogą być źródłem zarażenia *S. erinaceieuropaei*, znajdowały się w 64,4% przebadanych żołądków (195 z 303) i stanowiły 40,8% masy treści żołądkowej u jenotów oraz 19,1% u borsuków (Ryc. 5). Inny pokarm stanowiły bezkręgowce oraz pokarm pochodzenia antropogenicznego. Nie zaobserwowałam różnic między zawartością pokarmu zwierzęcego w żołądkach zwierząt zarażonych i niezarażonych (odpowiednio dla jenotów i borsuków: $P = 0,43$; $W = 4006$ i $P = 0,05$; $W = 552,4$). Na Ryc. 6 przedstawiłam zróżnicowanie diety jenotów i borsuków z PA i DB oraz PB (w pozostałych lokalizacjach liczba zbadanych żołądków była zbyt mała) w odniesieniu do ekstensywności zarażenia *Spirometra erinaceieuropaei*. W obu lokalizacjach jenoty miały wyższy udział pokarmu zwierzęcego w diecie niż borsuki. Najwyższa ekstensywność zarażenia u jenotów

była w PB (dwukrotnie wyższa niż w PA) i tam też zaobserwowałam wyższy udział pokarmu zwierzęcego w ich diecie. U borsuków podobna zmienność nie była obserwowana.



Rycina 5. Rodzaj pokarmu stwierdzony w żołądkach jenotów i borsuków z podziałem na zwierzęta zarażone i niezarażone *Spirometra erinaceieuropaei*.



Rycina 6. Zróżnicowanie diety jenotów i borsuków z podziałem na lokalizacje w odniesieniu do ekstensywności zarażenia *Spirometra erinaceieuropaei*.

7.3. Wpływ wybranych czynników biologicznych i środowiskowych na prawdopodobieństwo zarażenia *Spirometra erinaceieuropaei* u jenotów i borsuków

Nie wykazano różnic w ekstensywności zarażenia *S. erinaceieuropaei* pomiędzy jenotami (28,8%) i borsukami (38,8%) (dokładny test Fishera: $P = 0,091$; iloraz szans: 0,682). Różnice w ekstensywności zarażenia były natomiast obserwowane pomiędzy lokalizacjami, z których pozyskane zostały jenoty i borsuki. W analizie GAM wykazano istotne różnice w przestrzennym rozkładzie prawdopodobieństwa zarażenia *S. erinaceieuropaei* na badanym obszarze ($\chi^2 = 47,8$, $P < 001$). Największe prawdopodobieństwo zarażenia zaobserwowano w PB i mało ono w gradiencie z południa na północ (Ryc. 7).

Następnie przeanalizowano, czy na prawdopodobieństwo zarażenia *S. erinaceieuropaei* mogą mieć wpływ takie czynniki jak: udział siedlisk wilgotnych, wiek i płeć zwierzęcia, lokalizacja i rok badań.

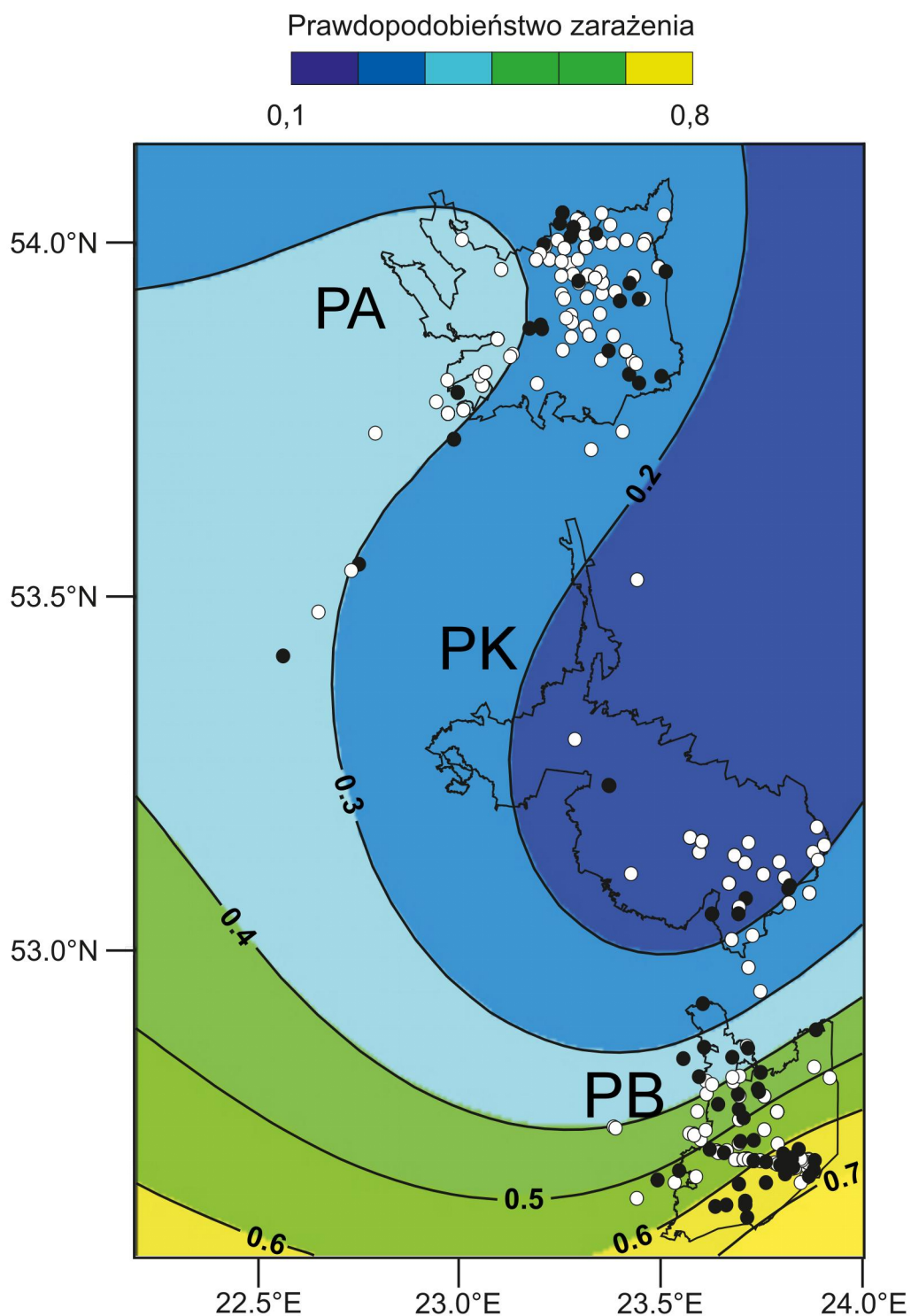
W analizie GLM wykazano, że ekstensywność występowania sparganozy u obu gatunków zwiększała się wraz z udziałem siedlisk wilgotnych, odpowiednio dla jenota i borsuka: $P = 0,007$ i $P = 0,03$. Przy wzroście udziału siedlisk wilgotnych od 0 do 60% prawdopodobieństwo zarażenia *S. erinaceieuropaei* u jenota wzrosło z 18,3 do 49,7%, podczas gdy u borsuka z 24 do 66,4% (Ryc. 8, Tab. 4).

Średni wiek zarażonych jenotów oszacowano na 1 rok i 4 miesiące (zakres 2 miesiące - 6 lat i 7 miesięcy), zaś borsuków na 3 lata i 10 miesięcy (zakres 10 miesięcy - 8 lat i 3 miesiące). Prawdopodobieństwo zarażenia wzrastało wraz z wiekiem zwierząt w podobnym tempie dla obu gatunków (nachylenie linii regresji: jenot -0,0017; borsuk - 0,0016). Prawdopodobieństwo zarażenia dla jenotów wzrosło z 27,2% u osobników 1-letnich do 89,8 u osobników 6-letnich, podczas gdy dla borsuka wzrosło z 17,7% u osobników 1-letnich do 79,5% u osobników 6-letnich.

W przypadku obu gatunków nie zaobserwowano wpływu płci na ekstensywność zarażenia (Ryc. 8, Tab. 4).

W przypadku obu gatunków stwierdzono znaczne różnice w częstości występowania *S. erinaceieuropaei* pomiędzy badanymi lokalizacjami. Prawdopodobieństwo zarażenia jenotów i borsuków było istotnie wyższe w PB niż w PA (odpowiednio $P < 0,001$ i $P = 0,02$); ponadto w PB prawdopodobieństwo zarażenia jenotów było wyższe niż w PK. PB była obszarem, w którym dla obu gatunków występował najwyższy odsetek zarażonych zwierząt, odpowiednio dla jenota i borsuka: 62,0% i 75,0% zarażonych osobników (Ryc. 8, Tab. 4).

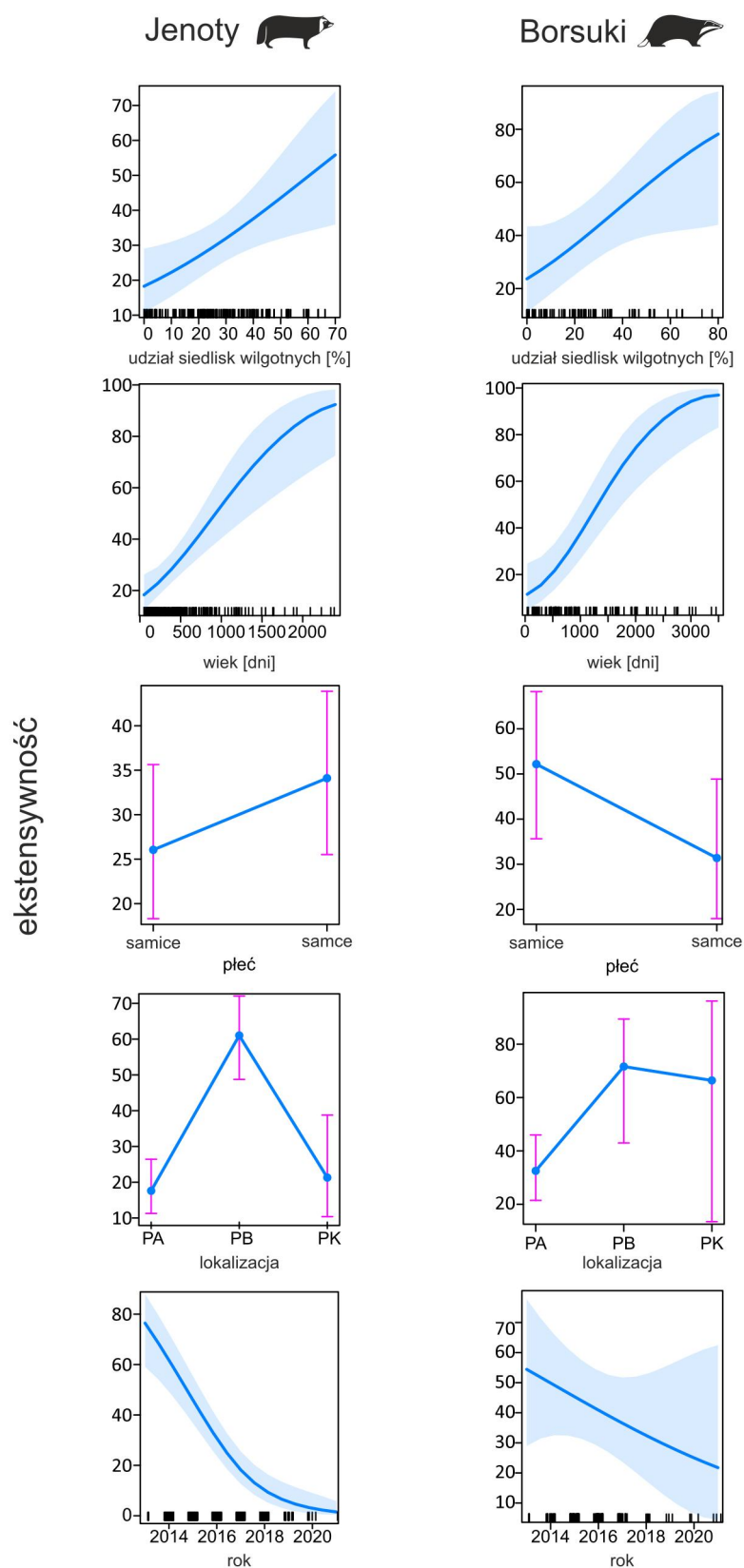
U jenotów zaobserwowano spadek liczby zarażonych zwierząt w kolejnych latach badań – prawdopodobieństwo zarażenia spadło z 76,9% w 2013 roku do 1,6% w 2021 roku. U borsuków nie było żadnych istotnych statystycznie zmian w ekstensywności zarażenia w kolejnych latach (Ryc. 8, Tab. 4).



Rycina 7. Prawdopodobieństwo zarażenia *Spirometra erinaceieuropaei* u dziko żyjących drapieżników w północno-wschodniej Polsce. Wyniki na podstawie uogólnionego modelu addytywnego (GAM). Czarne punkty – zwierzęta zarażone, białe punkty – zwierzęta niezarażone. Skróty: PA – Puszcza Augustowska; PB – Puszcza Białowieska; PK – Puszcza Knyszyńska.

Tabela 4. Wyniki uogólnionych modeli liniowych (GLM) badających prawdopodobieństwo zarażenia u jenoty i borsuka w związku z poziomem wilgotności środowiska, wiekiem i płcią zwierzęcia, lokalizacją oraz rokiem badań. W przypadku zmiennych katerycznych w nawiasach przedstawiono poziomy referencyjne.

Zmienne	Estymacja	Błąd st.	Wartość z	Pr(> z)
Jenoty				
(Punkt przecięcia)	1346,9	269,8	4,992	<0,001
Poziom wilgotności	0,025	0,009	2,680	0,007
Wiek	0,002	<0,001	4,262	<0,001
Płeć m (f)	0,385	0,304	1,264	0,206
PA (PB)	1,991	0,366	5,440	<0,001
PA (PK)	0,236	0,552	0,428	0,7
PB (PK)	-1,755	0,514	-3,415	<0,001
Rok	-0,7	0,134	-5,004	<0,001
Borsuki				
(Punkt przecięcia)	366,143	344,76	1,062	0,288
Poziom wilgotności	0,031	0,014	2,179	0,029
Wiek	0,002	<0,001	4,164	<0,001
Płeć m (f)	-0,869	0,523	-1,660	0,097
PA (PB)	1,655	0,701	2,360	0,018
PA (PK)	1,411	1,344	1,050	0,294
PB (PK)	-0,244	1,38	-0,177	0,86
Rok	-0,182	0,171	-1,066	0,287



Rycina 8. Zależności pomiędzy ekstensywnością zarażenia *Spirometra erinaceieuropaei* u jenota i borsuka a udziałem siedlisk wilgotnych, wiekiem i płcią żywiciela, lokalizacją i rokiem badań. Na podstawie wyników uogólnionych modeli liniowych (GLM).

7.4. Wpływ wybranych czynników biologicznych i środowiskowych na intensywność zarażenia *Spirometra erinaceieuropaei* u jenotów i borsuków

U borsuków zaobserwowano istotnie wyższą intensywność zarażenia – 35,4 (zakres 1-276) larw na osobnika niż u jenotów – 4,2 (zakres 1-23) larw na osobnika (test Manna-Whitneya: $P < 0,001$; $W = 3773$).

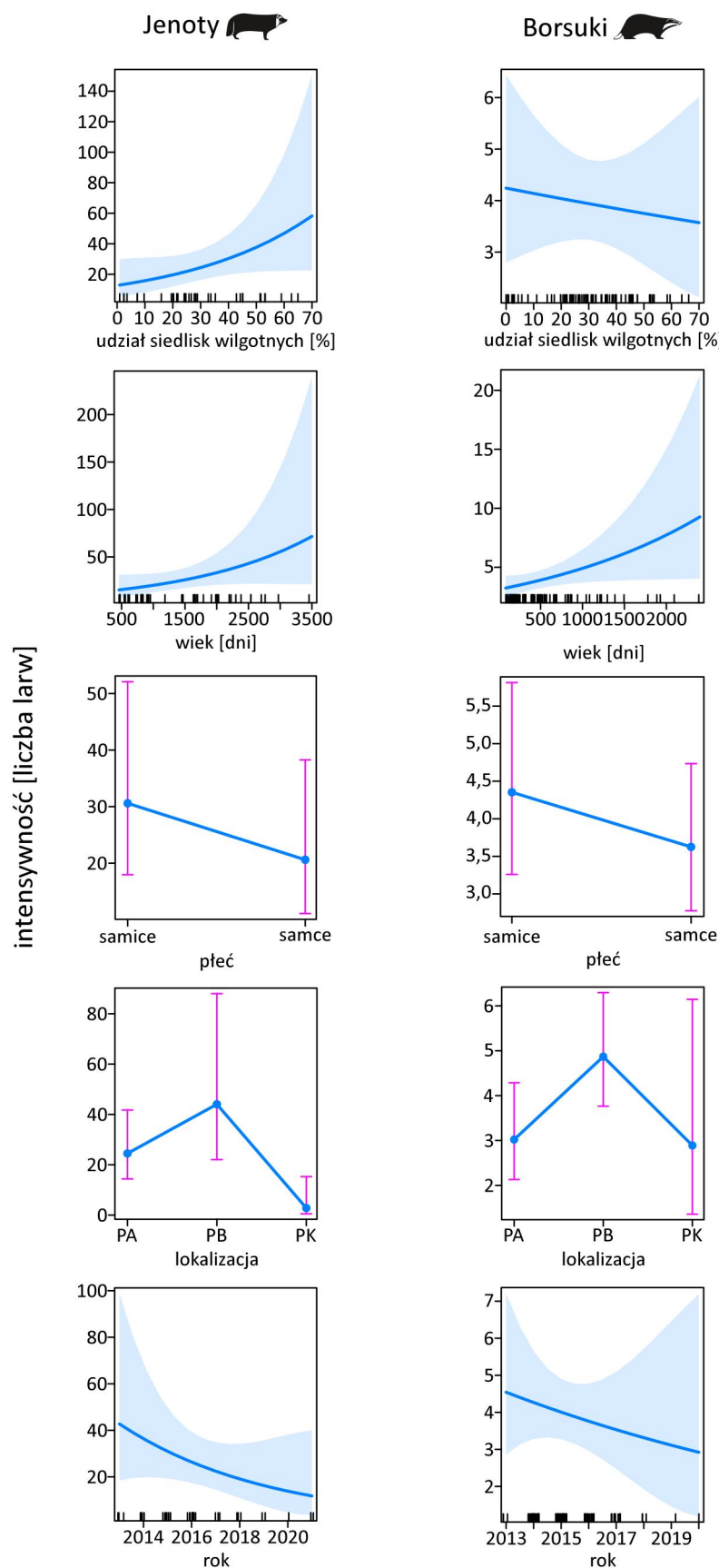
U jenotów zaobserwowano wzrost intensywności zarażenia wraz z wiekiem zwierzęcia ($P = 0,04$). Wraz ze wzrostem wieku zwierząt z 1 do 6 lat średnia liczba plerocerkoidów *S. erinaceieuropaei* rosła z 3,7 do 8,4 na osobnika. U borsuków nie zaobserwowano zależności między wiekiem i intensywnością zarażenia (Ryc. 9, Tab. 5).

Zarówno u jenotów, jak i u borsuków, PB była obszarem, w którym intensywność zarażenia *S. erinaceieuropaei* była najwyższa, odpowiednio: 4,79 (zakres 1-23) oraz 59,0 (zakres 1-276), intensywność zarażenia w tej lokalizacji była istotnie wyższa niż w PA (dla jenota) i w PK (dla borsuka; Tab. 5, Ryc. 9). Najniższa intensywność występowała w PK – 2,89 (zakres 1-8) dla jenota i 3,0 (zakres 2-4) dla borsuka. Jednak u jenota istotne różnice w intensywności zarażenia zaobserwowano tylko pomiędzy PA i PB (Ryc. 9, Tab. 5).

U obu badanych gatunków nie zaobserwowano zależności intensywności zarażenia *S. erinaceieuropaei* od takich czynników jak: udział siedlisk wilgotnych w środowisku, płeć zwierząt i rok badań (Tab. 5).

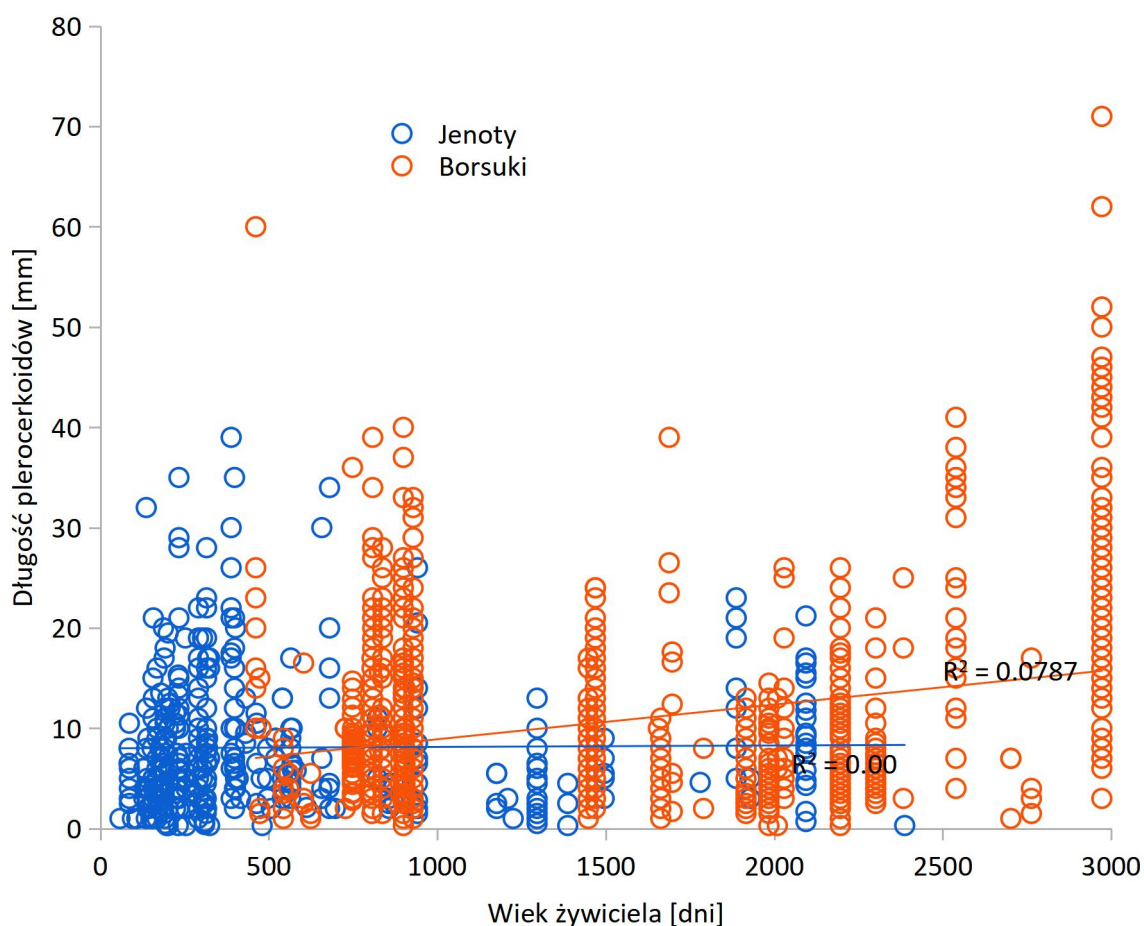
Tabela 5. Wyniki uogólnionych modeli liniowych (GLM) badających intensywność zarażenia u jenoty i borsuka w związku z poziomem wilgotności środowiska, wiekiem i płcią zwierzęcia, lokalizacją oraz rokiem badań. W przypadku zmiennych kategorycznych w nawiasach przedstawiono poziomy referencyjne.

Zmienne	Estymacja	Błąd st.	Wartość z	Pr(> z)
Jenoty				
(Punkt przecięcia)	128,0	188,0	0,68	0,496
Poziom wilgotności	-0,002	0,006	-0,401	0,688
Wiek	<0,001	<0,001	2,082	0,037
Płeć m (f)	-0,183	0,199	-0,918	0,359
PA (PB)	0,477	0,219	2,183	0,029
PA (PK)	-0,045	0,425	-0,105	0,916
PB (PK)	-0,522	0,410	-1,272	0,203
Rok	-0,063	0,093	-0,675	0,5
Borsuki				
(Punkt przecięcia)	326,4	236,3	1,38	0,167
Poziom wilgotności	0,022	0,011	1,893	0,058
Wiek	<0,001	<0,001	1,795	0,073
Płeć (m x f)	-0,395	0,417	-0,947	0,344
PA (PB)	0,587	0,452	1,299	0,194
PA (PK)	-2,170	0,903	-2,403	0,016
PB (PK)	-2,758	0,879	-3,136	0,002
Rok	-0,161	0,117	-1,372	0,17



Rycina 9. Zależności pomiędzy intensywnością zarażenia *Spirometra erinaceieuropaei* u jenoty i borsuka a udziałem siedlisk wilgotnych, wiekiem i płcią żywiciela, lokalizacją i rokiem badań. Na podstawie wyników uogólnionych modeli liniowych (GLM).

Zakres długości plerocerkoidów *S. erinaceieuropaei* wyniósł od 0,5 cm do 71,0 cm (średnia dł. 11,2 cm, mediana 9 cm) dla borsuków i od 0,4 cm do 39,0 cm (średnia dł. 8,1 cm, mediana 6 cm) dla jenotów. Najdłuższa larwa o dł. 71,0 cm została wyizolowana z borsuka z PB, który był samcem w wieku 8 lat i 3 miesiące. Sprawdziłam, czy długość wyizolowanych z zarażonych jenotów i borsuków larw zależy od ich wieku. Taką zależność zaobserwowałam jedynie u borsuków – współczynnik determinacji (R^2) wyniósł 0,079 ($P < 0,001$). U jenotów wiek nie miał znaczącego wpływu na długość plerocerkoidów ($R^2 = < 0,001$, $P = 0,823$) (Ryc. 10). Spośród jenotów najmłodszy zarażony osobnik miał 58 dni (2 miesiące), a borsuk – 461 dni (1 rok i 3 miesiące). Najstarszy zarażony jenot miał 2387 dni (6 lat i 7 miesięcy), a najstarszy zarażony borsuk – 3455 dni (9 lat i 5 miesięcy).



Rycina 10. Zależność długości plerocerkoidów od wieku jenotów i borsuków.

8.DYSKUSJA

Najnowsze dane dotyczące występowania sparganozy i spirometrozy u dzikich zwierząt w Europie pochodzą głównie z Polski, Łotwy i Finlandii, gdzie *S. erinaceieuropaei* stwierdzono zarówno u żywicieli paratenicznych, jak i ostatecznych (głównie u ssaków mięsożernych) (Bagrade i in., 2021; Čisovská Bazsalovicsová i in., 2022; Kondzior i in., 2018, 2020; Kuchta i in., 2021). Częstość występowania i intensywność zarażenia tasiemcami z rodzaju *Spirometra* mogą różnić się w zależności od lokalizacji i gatunku żywiciela, ale czynniki wpływające na te wzorce nie zostały dotychczas zbadane. Wiadomo, że w pasożytnictwo zaangażowanych jest wiele czynników ekologicznych, biologicznych i antropogenicznych, które tworzą złożoną sieć współzależności (Cable i in., 2017; Kołodziej-Sobocińska, 2019; Peacock i in., 2018; Stringer i Linklater, 2015; Tompkins i in., 2011).

Jednym z celów rozprawy doktorskiej było zbadanie, które gatunki ssaków, płazów i gadów mogą być żywicielami *S. erinaceieuropaei* w północno-wschodniej Polsce. Wykazałam, że różnorodność ga (tunkowa żywicieli była większa niż się spodziewałam, rozpoczynając badania nad tym tasiemcem, bo udało się potwierdzić sparganozę w siedmiu gatunkach drapieżników (Kondzior i in., 2020). Jednocześnie nie stwierdziłam sparganozy u żadnego z badanych płazów, a obecność plerocerkoidów udało się potwierdzić tylko u kilku osobników jednego gatunku gadów – zaskrońca zwyczajnego (Kondzior i in., 2020). Przypadki zarażenia płazów i gadów sparganozą są bardzo dobrze opisane w badaniach z Azji (Fu i in., 2022; Jeon i in., 2016), dlatego zakładałam, że również uda się potwierdzić częstsze występowanie sparganozy w tych grupach kręgowców. Wydaje się, że powodem tak nielicznych stwierdzeń u gadów oraz braku stwierdzeń u płazów może być liczba przebadanych osobników, gdyż stanowiły one niewielki odsetek z bardzo licznych populacji, a ograniczeniem była możliwość zbioru materiału nadającego się do analiz ze względu na status ochronny wszystkich gatunków płazów i gadów w Polsce (zbierane były tylko osobniki zabite na drogach w stanie pozwalającym na wykonanie sekcji).

Badania dotyczące wielogatunkowego rezerwuaru *S. erinaceieuropaei* u ssaków drapieżnych wykazały, że jenoty i borsuki miały najwyższą intensywność i ekstensywność zarażenia wśród wszystkich badanych żywicieli (Kondzior i in., 2020). Może to wynikać między innymi z konsumpcji zarażonych ofiar (głównie płazów i gadów, szczególnie zaskrońców) oraz padliny (dziki i inne średniej wielkości drapieżniki) (Kołodziej-Sobocińska i in., 2016b; Kondzior i in., 2018). Żerowanie na płazach jest dodatkowo związane z podmokłymi siedliskami, co sprzyja powstawaniu sieci powiązań środowiskowych

i troficznych sprzyjających rozprzestrzenianiu się sparganozy. Mimo, że nie udało się stwierdzić w północno-wschodniej Polsce zarażonych płazów, to przypuszczam, że płazy mogą być również tutaj rezerwuarem sparganozy, gdyż oprócz licznych danych z Azji (Fu i in., 2022), po raz pierwszy udało się niedawno potwierdzić zarażenie u płazów europejskich w Rumunii (Kuchta i in., 2021). W przypadku dzika wiadomo, że może on pełnić rolę żywiciela *S. erinaceiueuropaei* w północno-wschodniej Polsce (Kołodziej-Sobocińska i in., 2016b); wiadomo też, że jest on pokarmem dla dużych drapieżników na tym terenie (Jędrzejewska i Jędrzejewski, 2013), dlatego jego rola w rozprzestrzenianiu się pasożytów w środowisku może być istotna.

Zarówno borsuki jak i jenoty miały podobną ekstensywność zarażenia *S. erinaceiueuropaei*, co wskazuje na podobne ryzyko kontaktu z formami inwazyjnymi pasożyta w środowisku. Jednak intensywność zarażenia u borsuków była ponad ośmiokrotnie wyższa niż u jenotów. Może to być związane z tym, że borsuki żyją dłużej, przez co mają większą szansę na wielokrotne zarażenie i gromadzenie się plerocerkoidów w tkankach w ciągu życia. Drugim czynnikiem może być historia pochodzenia geograficznego tasiemców z rodzaju *Spirometra* oraz jenotów – oba taksony wywodzą się z Azji. Natomiast borsuk nie i dlatego koewolucja, a co za tym idzie współwystępowanie borsuka z tym pasożytem, mogą być znacznie krótsze. Analiza mitochondrialnego DNA plerocerkoidów wyizolowanych z żywicieli z północno-wschodniej Polski wykazała, że polski kład *S. erinaceiueuropaei* powstał około 242 tysięcy lat temu, podczas gdy kład chiński jest znacznie starszy, datowany na około 2693 tys. lat (Kołodziej-Sobocińska i in., 2019). Ekspansja demograficzna polskiego kładu *S. erinaceiueuropaei* rozpoczęła się około 12,5 tys. lat temu, a więc pod koniec ostatniego zlodowacenia. Jenot pochodzący z Dalekiego Wschodu i introdukowany do Europy w pierwszej połowie XX wieku (Kauhala i Kowalczyk, 2011), ma prawdopodobnie znacznie dłuższy czas koewolucji z badanym tasiemcem niż borsuk europejski. Udowodniono istnienie ewolucji zarówno po stronie żywiciela, jak i pasożyta oraz zależność koewolucji pasożyt-żywiciel z odpornością żywiciela a zdolnością do zarażenia lub zjadliwością pasożyta (Webster i in., 2004). Zwiększona odporność żywiciela sprzyja wykształceniu się u pasożyta większej zdolności do zarażenia, podczas gdy zwiększona zjadliwość pasożyta zwiększa selekcję na odporność żywiciela, z wyjątkiem przypadków, gdy tolerancja jest alternatywną odpowiedzią żywiciela. Wykazano, że zmienność tego zjawiska jest utrzymywana poprzez kompromisy kosztów i korzyści na wszystkich etapach (Webster i in., 2004). Długoterminowa koewolucja żywiciel-pasożyt może prowadzić do ustanowienia względnie

stabilnej równowagi, ponieważ w ewolucyjnym interesie pasożyta jest, aby jego gospodarz przeżył (Rook, 2007); prawdopodobnie to zjawisko jest obserwowane u jenotów, które mają znacznie dłuższy okres koewolucji z *S. erinacei* niż borsuk europejski i – w rezultacie – niższą liczbę spargan. Warto zauważyć, że jenoty, a także norki amerykańskie, są w Polsce gatunkami inwazyjnymi. Rola gatunków inwazyjnych w rozprzestrzenianiu się chorób może być szczególnie istotna, gdyż osiedlając się na nowych obszarach, mogą one albo przynieść obce gatunki pasożytów na skolonizowane obszary (Duscher i in., 2017; Popiołek i in., 2011), albo stać się nowymi żywicielami dla rodzimych pasożytów i ułatwić ich rozprzestrzenianie (Duscher i in., 2017).

W ramach mojej rozprawy doktorskiej sprawdziłam również, czy wraz ze wzrostem udziału siedlisk wilgotnych zwiększa się prawdopodobieństwo zarażenia *S. erinacei*, ponieważ cykl życiowy tego tasiemca jest zależny od wody i wilgotnych siedlisk ze względu na słodkowodne widłonogi, które pełnią rolę pierwszego żywiciela pośredniego – rozwijają się w nich larwy pierwszego stadium – procerkoidy (Kuchta i in., 2015). U obu żywicieli: jenota i borsuka zaobserwowałam wyższą częstość zarażenia na obszarach o większym udziale siedlisk wilgotnych (Kołodziej-Sobocińska i in., 2023), co potwierdza wyższe ryzyko kontaktu z formami inwazyjnymi *S. erinacei*, czy to w widłonogach, czy w płazach tam bytujących. Związek taki stwierdzono również w przypadku pasożytów zarażających gryzonie i małpy. Na podstawie badań przedstawicieli 13 gatunków gryzoni z różnych lokalizacji w Laosie zaobserwowano wyraźny wzrost ekstensywności zarażenia pasożytami układu pokarmowego w porze deszczowej (Pakdeenarong i in., 2014). U gerezy abisyńskiej w Ugandzie zaobserwowano częstsze zarażenia nicieniami z rodzajów *Trichuris* i *Oesophagostomum* oraz pierwotniakami: pełzakiem okrężnicy (*Entamoeba coli*) i pełzakiem czerwonki (*E. histolytica*) u osobników zamieszkujących podmokłe niziny, niż u tych z suchych wyżyn (Chapman i in., 2009). Innym powodem wyższej ekstensywności i intensywności zarażenia *S. erinacei* w bardziej wilgotnych warunkach jest to, że źródła wody, takie jak oczka wodne, wodopoje są ogniskami aktywności zwierząt i mają duży potencjał do zwiększania ryzyka przenoszenia chorób; gromadzi się tam na małym obszarze dużo zwierząt pełniących rolę żywicieli i, w wyniku ich obecności, koncentruje się tam również materiał zakaźny – takie miejsca funkcjonują jako ogniska choroby (Titcomb i in., 2021). Szczególnie w dobie ocieplenia klimatu i coraz częściej pojawiających się okresów bezdeszczowych i susz, nawet w strefie umiarkowanej, źródła wody będą ważnym miejscem gromadzenia się zwierząt latem, a w konsekwencji miejscem transmisji chorób, tak

jak to ma miejsce np. w Afryce w porze suchej (Amoroso i in., 2019; Titcomb i in., 2021). Spośród wszystkich badanych miejsc, PB ma najwyższy odsetek siedlisk wilgotnych (ok. 40%) (Sokołowski, 2006) i w trakcie badań tutaj właśnie stwierdziliśmy zarówno najwyższy odsetek zarażenia jenotów i borsuków oraz najwyższą intensywność zarażenia sparganozą. W PK borsuki miały najniższy wskaźnik zarażenia, co można wytłumaczyć niską dywersyfikacją siedlisk i najmniejszym udziałem siedlisk wilgotnych w porównaniu z innymi badanymi obszarami (Angelstam i Dönz-Breuss, 2004; Sokołowski, 2006).

W badaniach prowadzonych w ramach rozprawy doktorskiej stwierdziłam również, że częstość występowania sparganozy zmniejszała się w kolejnych latach prowadzenia badań (od 2013 do 2021 roku); w tym czasie nastąpił również drastyczny spadek liczby dzików w związku z epidemią afrykańskiego pomoru świń (ASF) (Frant i in., 2022; Morelle i in., 2020). Najbardziej znaczący spadek prawdopodobieństwa zarażenia *S. erinaceieuropaei* u jenota zaobserwowano w latach (2017-2019), kiedy odsetek dzików ASF-dodatnich osiągnął maksimum (Frant i in., 2022). W przypadku borsuka ta tendencja nie była tak wyraźna (Kołodziej-Sobocińska i in., 2023). U jenotów, udział mięsa dzików w diecie w PB wynosi aż 37,4% w okresie jesienno-zimowym, natomiast dziki w diecie borsuków w PB stanowią tylko ok. 1% (Goszczyński i in., 2000; Jędrzejewska i Jędrzejewski, 2013), co może tłumaczyć stwierdzone różnice w poziomach zarażenia w kolejnych latach między jenotami a borsukami. Ta zależność pozwala przypuszczać, że dziki stanowią ważne ogniwo w transmisji i rozprzestrzenianiu się sparganozy, szczególnie u jenotów, a prawdopodobnie i u innych drapieżników, u których ich udział w diecie jest wysoki, a które nie były badane przy okazji mojej rozprawy doktorskiej tak szczegółowo, np., u wilków.

Wcześniejsze badania wykazały, że wiek żywicieli wpływa na zarażenie pasożytami, ich zjadliwość i reprodukcję, a także konkurencję pasożytów w obrębie danego żywiciela (Izhar i in., 2015; Izhar i Ben-Ami, 2015). Chociaż badania na dzikich ssakach są rzadkie, Bellay i in. (2020) wykazali, że wiek żywiciela jest głównym czynnikiem wpływającym na występowanie pasożytów jelitowych i ich bogactwo gatunkowe u grindwala długopłetwego (*Globicephala melas*). W prezentowanych w ramach rozprawy doktorskiej badaniach również udało się zaobserwować, że starsze zwierzęta – zarówno jenoty, jak i borsuki – były częściej zarażone larwami *S. erinaceieuropaei* niż młodsze w związku z tym, że przez dłuższy czas miały możliwość kontaktu z formami inwazyjnymi tasiemca i ryzykiem zarażenia. Pokazuje to, że plerocerkoidy gromadzą się w trakcie całego życia u starszych żywicieli; taką zależność stwierdzono już wcześniej m.in. w przypadku zarażenia grindwali długopłetwych takimi

helmintami jak m.in. *Diphyllbothrium stemmacephalum* i *Diphyllbothrium polyrugosum* (Bellay i in., 2020). O możliwości wielokrotnego zarażenia się może świadczyć fakt, że u borsuków zaobserwowano korelację pomiędzy wiekiem żywiciela a zakresem długości plerocerkoidów. Borsuki żyją dłużej niż jenoty, przez co mają więcej okazji do wielokrotnego zarażenia się pasożytem, o czym może świadczyć fakt, że u osobnika, u którego znalazłam najdłuższą larwę (71,0 cm), występowały również krótsze plerocerkoidy, w tym 1-centymentymetrowe, czyli pochodzące prawdopodobnie z niedawnego zarażenia. Wiadomo, że larwy migrują do tkanek jako bardzo małe (ok. 1 mm) (Bengtson i Rogers, 2001), tam się osiedlają i rosną, z czasem osiągając nawet tak duże rozmiary, jak udało mi się stwierdzić. Podobnie było w przypadku innych starszych zwierząt – w ich tkankach znajdowałam zarówno długie, jak i bardzo krótkie larwy. Dodatkowo zaobserwowałam, że jenoty zarażają się znacznie wcześniej niż borsuki – najmłodszy zarażony jenot miał zaledwie 2 miesiące, podczas gdy najmłodszy zarażony borsuk miał 1 rok i 4 miesiące. Przyczyną tej różnicy może być inna dieta tych gatunków w pierwszych miesiącach życia. Jenoty wcześniej są karmione padliną, co u borsuków nie ma miejsca – podstawą diety młodych borsuków są dżdżownice, które nie są źródłem sparganozy (Jędrzejewska i Jędrzejewski, 2013).

U borsuków stwierdziłam znacznie wyższą liczbę spargan niż u jenotów, co może wynikać z dłuższego życia borsuka europejskiego – do 10 lat w prezentowanych badaniach – w porównaniu do 6 lat w przypadku jenotów. Jednak tak leciwe osobniki zdarzały się stosunkowo rzadko – większość osobników (80,5% dla obu gatunków) miała mniej niż dwa lata. W przypadku żywicieli ostatecznych występowanie wyższej liczby pasożytów u starszych osobników nie jest tak oczywiste – żywiele ostateczni w czasie życia są również bardziej narażeni na zarażenie, ale wiadomo, że dorosłe pasożyty mogą być usuwane z przewodu pokarmowego swoich żywicieli poprzez, między innymi, spożywanie roślin leczniczych w celu samoleczenia (Allonby i Urquhart, 1973; de Roode i in., 2013; Lefèvre i in., 2010). Zjawisko spożywania roślin u obligatoryjnych mięsożerców, takich jak np. kotowate, nie jest obecnie dokładnie poznane (Yoshimura i in., 2021), ale w przypadku psowatych wiadomo, że spożywanie traw jest uważane za sposób pozbywania się pasożytów jelitowych, takich jak glisty i tasiemce (Bosch i in., 2015). W przypadku badanej przeze mnie sparganozy u żywicieli paratenicznych zoofarmakognozja i samoleczenie nie mają wpływu na liczbę plerocerkoidów, ponieważ rośliny lecznicze mogą oddziaływać tylko w przewodzie pokarmowym, a nie na larwy w tkankach i nie mogą być wydalone z organizmu żywiciela, tak jak pasożyty jelitowe.

Kolejnym badanym aspektem w rozprawie doktorskiej było określenie, czy płeć żywiciela ma wpływ na zarażenie wybranych żywicieli. Nie stwierdziłam istotnych różnic w częstości występowania i intensywności zarażenia *S. erinaceieuropaei* między płciami u obu badanych żywicieli. Częstsze występowanie pasożytów u samców w porównaniu z samicami jest znane jako „*male-biased parasitism*” i jest powszechnym zjawiskiem w układach kręgowce-pasożyty (Grear i in., 2009). Wyjaśnia to, między innymi, hipoteza upośledzenia immunokompetencji, sugerująca immunosupresyjny wpływ testosteronu, który zwiększa podatność na zarażenie u samców (Folstad i Karter, 1992). Jednak zjawisko częstszego zarażania się pasożytami przez samce nie zawsze ma miejsce (Fuxjager i in., 2011; Kiffner i in., 2013). Brak różnic specyficznych dla płci w przypadku prezentowanych w rozprawie badań nad sparganozą może wynikać ze złożoności dróg przenoszenia tej choroby w przyrodzie. Inne czynniki, takie jak: rodzaj siedlisk, pokarm czy wiek żywiciela mają zapewne większy wpływ na ryzyko zarażenia niż podatność związana z płcią.

Badałam również skład diety borsuków i jenotów, aby sprawdzić, czy ma ona wpływ na parametry zarażenia *S. erinaceieuropaei*. Nie zaobserwowałam jednak istotnego wpływu diety na zarażenie sparganozą ani u borsuków, ani u jenotów. Powodem tego może być fakt, że większość pozyskanych do badań zwierząt pochodziła od myśliwych, którzy często stosują zanęcanie zwierząt na łowiskach poprzez wysypywanie owoców i warzyw – przede wszystkim kukurydzy, która stanowiła ponad połowę masy treści pokarmowej w żołądkach przebadanych zwierząt. Ponadto, w żołądkach znajduje się pokarm zjedzony w ciągu ostatnich godzin, co nie daje miarodajnej informacji o pełnym składzie diety danego zwierzęcia. Wiele tusz pozyskiwanych było w czasie, gdy nie są dostępne płazy i gady (jesień/zima), które stanowią ważną część diety borsuków i jenotów, ale w moich analizach nie mogły być wykazane ze względu na porę roku. Według badań przeprowadzonych w latach 1986-1995 (Jędrzejewska i Jędrzejewski, 2013) na terenie PB, najczęściej zjadana przez jenoty była padlina zwierząt kopytnych (28,6% biomasy w okresie wiosenno-letnim i 56,1% w okresie jesienno-zimowym), zaś borsuki najczęściej odżywiały się dżdżownicami (70% biomasy), u obu gatunków pokarm roślinny stanowił zaledwie kilka procent masy zjadanego pokarmu. W przypadku jenotów z PB, w której zanęcanie nie jest prowadzone, a prawie wszystkie osobniki zostały znalezione martwe, np. po kolizji z pojazdami, udział pokarmu zwierzęcego był wyższy niż w pozostałych lokalizacjach i wyższa była też wśród nich ekstensywność zarażenia. U tych zwierząt kukurydzę znalazłam jedynie w 3 z 40 badanych żołądków jenotów i 4 z 11 żołądków borsuków.

Mimo przeanalizowania ponad 100 okazów płazów należących do 8 gatunków nie potwierdziłam zarażenia *S. erinaceieuropaei* w tej grupie zwierząt. W Azji płazy stanowią istotne ogniwo w cyklu życiowym *S. erinaceieuropaei*, a w niektórych prowincjach Chin zarażone żaby mogą stanowić nawet 77,6% populacji (Fu i in., 2022). Ostatnio potwierdzono również sparganozę u płazów w Rumunii (Kuchta i in., 2021), dlatego prawdopodobnie ten pasożyt występuje również u płazów na badanym przeze mnie terenie. Brak osobników zarażonych *S. erinaceieuropaei* może również wynikać ze zbyt małej liczby martwych zwierząt, które udało się zebrać i które nadawały się do wykonania sekcji parazytologicznej – ze względu na to, że wszystkie płazy w Polsce są chronione, mogłam zbierać jedynie zwierzęta zabite na drogach, a te często były w bardzo złym stanie, co uniemożliwiało przeprowadzenie wiarygodnych analiz. Udało mi się natomiast potwierdzić po raz pierwszy sparganozę u gadów – zaskrońców w PB (Kondzior i in., 2018). To ważne odkrycie, gdyż gady również stanowią istotną część diety ssaków drapieżnych i to stwierdzenie pozwoliło na poznanie kolejnej drogi transmisji badanego tasiemca w przyrodzie.

Podsumowując, wyniki niniejszych badań pozwoliły po raz pierwszy określić wielogatunkowy zespół żywicieli tasiemca *S. erinaceieuropaei* w północno-wschodniej Polsce. Sparganoza została wykryta u 7 gatunków ssaków (jenota azjatyckiego, borsuka europejskiego, kuny leśnej, lisa rudego, wydry europejskiej, tchórza zwyczajnego i norki amerykańskiej) oraz w jednym gatunku gada – u zaskrońca zwyczajnego. Ponadto, kompleksowa analiza czynników, które mogą wpływać na parametry zarażenia i rozprzestrzenianie się sparganozy w środowisku ujawniły sieć zależności, które kształtują poziom zarażenia *S. erinaceieuropaei* u dwóch gatunków żywicieli – jenota i borsuka. Najważniejszymi okazały się: wilgotność siedlisk, wiek żywiciela i rok badań. Badania nad chorobami pasożytniczymi dziko żyjących ssaków są często ograniczone jedynie do stwierdzenia danej choroby w środowisku. Prezentowane w niniejszej rozprawie badania nad sparganozą pozwoliły – oprócz określenia po raz pierwszy gatunków żywicielskich i parametrów zarażenia – dodatkowo określić czynniki kształtujące występowanie i rozprzestrzenianie tej parazytozy. Wyniki te rozszerzyły dotychczasowy stan wiedzy na temat złożonych czynników zaangażowanych w transmisję, rozprzestrzenianie i utrzymywanie się pasożytów w populacjach dzikich zwierząt, pokazując, że różnią się one w zależności od biologicznej specyficzności zarówno pasożyta, jak i jego żywiciela.

9. WNIOSKI

- Ssaki i gady są żywicielami *Spirometra erinaceieuropaei* na terenie północno-wschodniej Polski.
- U jenotów ekstensywność i intensywność zarażenia sparganozą wzrasta wraz z wiekiem żywiciela, u borsuków taka zależność występuje tylko w przypadku ekstensywności zarażenia.
- U borsuków długość plerocerkoidów wzrasta wraz z wiekiem, zaś u jenotów nie występuje taka zależność.
- Ekstensywność i intensywność zarażenia nie różnią się między samicami i samcami jenotów i borsuków.
- U jenotów i borsuków wzrasta prawdopodobieństwo zarażenia sparganozą wraz ze wzrostem udziału siedlisk wilgotnych.

10. LITERATURA

- Allonby, E. W., Urquhart, G. M. (1973). Self-cure of *Haemonchus contortus* infections under field conditions. *Parasitology*, 66(1), 43–53.
<https://doi.org/10.1017/S0031182000044437>
- Almberg, E. S., Cross, P. C., Dobson, A. P., Smith, D. W., Hudson, P. J. (2012). Parasite invasion following host reintroduction: A case study of Yellowstone's wolves. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1604), 2840–2851. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0369>
- Almeida, G. G., Coscarelli, D., Melo, M. N., Melo, A. L., Pinto, H. A. (2016). Molecular identification of *Spirometra* spp. (Cestoda: Diphylobothriidae) in some wild animals from Brazil. *Parasitology International*, 65(5), 428–431.
<https://doi.org/10.1016/j.parint.2016.05.014>
- Altizer, S., Bartel, R., Han, B. A. (2011). Animal migration and infectious disease risk. *Science*, 331(6015), 296–302. <https://doi.org/10.1126/science.1194694>
- Altizer, S., Ostfeld, R. S., Johnson, P. T. J., Kutz, S., Harvell, C. D. (2013). Climate change and infectious diseases: From evidence to a predictive framework. *Science*, 341(6145), 514–519. <https://doi.org/10.1126/science.1239401>
- Ammann, R. W., Eckert, J. (1996). Cestodes. *Gastroenterology Clinics of North America*, 25(3), 655–689. [https://doi.org/10.1016/S0889-8553\(05\)70268-5](https://doi.org/10.1016/S0889-8553(05)70268-5)
- Amoroso, C. R., Kappeler, P. M., Fichtel, C., Nunn, C. L. (2019). Fecal contamination, parasite risk, and waterhole use by wild animals in a dry deciduous forest. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(11), 153. <https://doi.org/10.1007/s00265-019-2769-6>
- Anders, K., Foley, K., Stern, W. E., Brown, W. J. (1984). Intracranial sparganosis: An uncommon infection: Case report. *Journal of Neurosurgery*, 60(6), 1282–1286.
<https://doi.org/10.3171/jns.1984.60.6.1282>
- Anderson, R. M., May, R. M. (1979). Population biology of infectious diseases: Part I. *Nature*, 280(5721), Article 5721.
- Andreassen, H. P., Gundersen, H., Storaas, T. (2005). The effect of scent-marking, forest clearing, and supplemental feeding on moose–train collisions. *Journal of Wildlife Management*, 69(3), 1125–1132. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2005\)069\[1125:TEOSFC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2005)069[1125:TEOSFC]2.0.CO;2)
- Andrejko, O. F. (1973). *Parasites of mammals from Moldavia*. Sztiinca Press.
- Angelstam, P., Dönz-Breuss, M. (2004). Measuring forest biodiversity at the stand scale: An evaluation of indicators in european forest history gradients. *Ecological Bulletins*, 51, 305–332. JSTOR.

- Anisimova, E. I. (2004). Study on the European mink *Mustela lutreola* helminthocenoses in connection with American mink *M. vison* expansion in Belarus: Story of the study and review of the results. *Helminthologia*, 41(4), 193-196.
- Antolová, D., Miterpáková, M., Radoňák, J., Hudačková, D., Szilágyiová, M., Žáček, M. (2014). Alveolar echinococcosis in a highly endemic area of northern Slovakia between 2000 and 2013. *Eurosurveillance*, 19(34). <https://doi.org/10.2807/1560-7917.ES2014.19.34.20882>
- Bagrade, G., Dekšne, G., Ozoliņa, Z., Howlett, S. J., Interisano, M., Casulli, A., Pozio, E. (2016). *Echinococcus multilocularis* in foxes and raccoon dogs: An increasing concern for Baltic countries. *Parasites & vectors*, 9(1), 1-9. <https://doi.org/10.1186/s13071-016-1891-9>
- Bagrade, G., Králová-Hromadová, I., Bazsalovicsová, E., Radačovská, A., Kołodziej-Sobocińska, M. (2021). The first records of *Spirometra erinaceieuropaei* (Cestoda: Diphylobothriidae), a causative agent of human sparganosis, in Latvian wildlife. *Parasitology Research*, 120(1), 365–371. <https://doi.org/10.1007/s00436-020-06957-0>
- Bartlow, A. W., Manore, C., Xu, C., Kaufeld, K. A., Del Valle, S., Ziemann, A., Fairchild, G., Fair, J. M. (2019). Forecasting Zoonotic Infectious Disease Response to Climate Change: Mosquito Vectors and a Changing Environment. *Veterinary Sciences*, 6(2), 40. <https://doi.org/10.3390/vetsci6020040>
- Bearup, A. J. (1953). Life history of a spirometrid tapeworm, causing sparganosis in feral pigss. *Australian Veterinary Journal*, 29(8), 217–224. <https://doi.org/10.1111/j.1751-0813.1953.tb05274.x>
- Behnke, J. M., Wakelin, D. (1973). The survival of *Trichuris muris* in wild populations of its natural hosts. *Parasitology*, 67(2), 157–164. <https://doi.org/10.1017/S0031182000046382>
- Bellay, S., Oda, F. H., Almeida-Neto, M., De Oliveira, E. F., Takemoto, R. M., Balbuena, J. A. (2020). Host age predicts parasite occurrence, richness, and nested infracommunities in a pilot whale-helminth network. *Parasitology Research*, 119(7), 2237–2244. <https://doi.org/10.1007/s00436-020-06716-1>
- Bengtson, S. D., Rogers, F. (2001). Prevalence of sparganosis by county of origin in florida feral swine. *Veterinary Parasitology*, 97(3), 241–244. [https://doi.org/10.1016/S0304-4017\(01\)00409-5](https://doi.org/10.1016/S0304-4017(01)00409-5)
- Bień, J., Moskwa, B., Goździk, K., Cybulska, A., Kornacka, A., Welc, M., Popiołek, M., Cabaj, W. (2016). The occurrence of nematodes of the genus *Trichinella* in wolves (*Canis lupus*) from the Bieszczady Mountains and Augustowska Forest in Poland. *Veterinary Parasitology*, 231, 115–117. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2016.04.010>
- Binning, S. A., Craft, M. E., Zuk, M., Shaw, A. K. (2022). How to study parasites and host migration: A roadmap for empiricists. *Biological Reviews*, 97(3), 1161–1178. <https://doi.org/10.1111/brv.12835>

- Borteiro, C., Castro, O., Sabalsagaray, M. J., Kolenc, F., Debat, C. M., Ubilla, M. (2015). Spargana in the Neotropical frog *Hypsiboas pulchellus* (Hylidae) from Uruguay. *North-Western Journal of Zoology*, 11(1), 171-173.
- Bosch, G., Hagen-Plantinga, E. A., Hendriks, W. H. (2015). Dietary nutrient profiles of wild wolves: Insights for optimal dog nutrition? *British Journal of Nutrition*, 113(S1), S40–S54. <https://doi.org/10.1017/S0007114514002311>
- Bowman, D. D. (Red.). (2002). *Feline clinical parasitology*. Iowa State University Press.
- Brunetti, E., Kern, P., Vuitton, D. A. (2010). Expert consensus for the diagnosis and treatment of cystic and alveolar echinococcosis in humans. *Acta Tropica*, 114(1), 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2009.11.001>
- Bugmyrin, S. V., Korosov, A. V., Bespyatova, L. A., Ieshko, E. P. (2015). Helminth fauna of the bank vole *Myodes glareolus* (Schreber, 1780) in the Kizhi Archipelago. *Parazitologiya* 49, 61–71.
- Burlet, P., Deplazes, P., Hegglin, D. (2011). Age, season and spatio-temporal factors affecting the prevalence of *Echinococcus multilocularis* and *Taenia taeniaeformis* in *Arvicola terrestris*. *Parasites & Vectors*, 4(1), 6. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-4-6>
- Bush, A. O., Fernández, J. C., Esch, G. W., Seed, J. R., Ndez, J. C. F. (2001). Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press.
- Butterworth, E. W., Beverley-Burton, M. (1980). The taxonomy of *Capillaria* spp. (Nematoda: Trichuroidea) in carnivorous mammals from Ontario, Canada. *Systematic Parasitology*, 1(3–4), 211–236. <https://doi.org/10.1007/BF00009847>
- Cable, J., Barber, I., Boag, B., Ellison, A. R., Morgan, E. R., Murray, K., Pascoe, E. L., Sait, S. M., Wilson, A. J., Booth, M. (2017). Global change, parasite transmission and disease control: lessons from ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1719), 20160088. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0088>
- Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, <https://www.cilp.lasy.gov.pl>, 24.01.2023.
- Chang, K. H., Chi, J. G., Cho, S. Y., Han, M. H., Han, D. H., Han, M. C. (1992). Cerebral sparganosis: analysis of 34 cases with emphasis on CT features. *Neuroradiology*, 34(1), 1-8. <https://doi.org/10.1007/BF00588423>
- Chapman, C. A., Speirs, M. L., Hodder, S. A. M., Rothman, J. M. (2009). Colobus monkey parasite infections in wet and dry habitats: implications for climate change. *African Journal of Ecology*, 48(2), 555–558. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2009.01123.x>
- Cheng, K.-B., Gao, B.-L., Liu, J.-M., Xu, J.-F. (2014). Pulmonary sparganosis mansoni: a case report from a non-endemic region. *Journal of Thoracic Disease*, 6(6), E120-124. <https://doi.org/10.3978/j.issn.2072-1439.2014.06.07>

- Chiriac, E., Barbu, P. (1970). Contribution à la connaissance de l'helminthofaune du nyctéreur (*Nyctereutes procyonoides ussuriensis* Mat.) du delta du Danube. *15*, 277–290.
- Cho, Y. D., Huh, J. D., Hwang, Y. S., Kim, H. K. (1992). Sparganosis in the spinal canal with partial block: an uncommon infection. *Neuroradiology*, *34*(3), 241–244. <https://doi.org/10.1007/BF00596346>
- Čisovská Bazsalovicsová, E., Radačovská, A., Lavikainen, A., Kuchta, R., Králová-Hromadová, I. (2022). Genetic interrelationships of *Spirometra erinaceieuropaei* (Cestoda: Diphyllbothriidea), the causative agent of sparganosis in Europe. *Parasite*, *29*, 8. <https://doi.org/10.1051/parasite/2022009>
- Cote, I. M., Poulin, R. (1995). Parasitism and group size in social animals: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*, *6*(2), 159–165. <https://doi.org/10.1093/beheco/6.2.159>
- Cozzarolo, C.-S., Sironi, N., Glaizot, O., Pigeault, R., Christe, P. (2019). Sex-biased parasitism in vector-borne disease: Vector preference? *PLOS ONE*, *14*(5), e0216360. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216360>
- Cross, P. C., Drewe, J., Patrek, V., Pearce, G., Samuel, M. D., Delahay, R. J. (2009). Wildlife population structure and parasite transmission: implications for disease management. W R. J. Delahay, G. C. Smith, M. R. Hutchings (Red.), *Management of Disease in Wild Mammals* (s. 9–29). Springer Japan. https://doi.org/10.1007/978-4-431-77134-0_2
- Curtis, V. A. (2014). Infection-avoidance behaviour in humans and other animals. *Trends in Immunology*, *35*(10), 457–464. <https://doi.org/10.1016/j.it.2014.08.006>
- Czyżewska, J., Namiot, A., Koziółkiewicz, K., Matowicka-Karna, J., Dziecioł, J., Kemon, H. (2019). The first case of human sparganosis in Poland and a review of the cases in Europe. *Parasitology international*, *70*, 89–91. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2019.02.005>
- de Roode, J. C., Lefèvre, T., Hunter, M. D. (2013). Self-medication in animals. *Science*, *340*(6129), 150–151. <https://doi.org/10.1126/science.1235824>
- Diaz, J. H., Warren, R. J., Oster, M. J. (2020). The disease ecology, epidemiology, clinical manifestations, and management of trichinellosis linked to consumption of wild animal meat. *Wilderness & Environmental Medicine*, *31*(2), 235–244. <https://doi.org/10.1016/j.wem.2019.12.003>
- Dobson, A., Lafferty, K. D., Kuris, A. M., Hechinger, R. F., Jetz, W. (2008). Homage to Linnaeus: How many parasites? How many hosts? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(supplement_1), 11482–11489. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803232105>
- Drózd, J., Demiaszkiewicz, A., Lachowicz, J. (2003). Expansion of the Asiatic parasite *Ashworthius sidemi* (Nematoda, Trichostrongylidae) in wild ruminants in Polish territory. *Parasitology Research*, *89*(2), 94–97. <https://doi.org/10.1007/s00436-002-0675-7>

- Dubinina, M. N. (1951). On the biology and distribution of *Diphyllbothrium erinacei-europaei* (Rud., 1819) Iwata, 1933. 30, 421–429.
- Dunay, I. R., Gajurel, K., Dhakal, R., Liesenfeld, O., Montoya, J. G. (2018). Treatment of toxoplasmosis: historical perspective, animal models, and current clinical practice. *Clinical Microbiology Reviews*, 31(4), e00057-17. <https://doi.org/10.1128/CMR.00057-17>
- Duscher, T., Hodžić, A., Glawischnig, W., Duscher, G. G. (2017). The raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) and the raccoon (*Procyon lotor*) – their role and impact of maintaining and transmitting zoonotic diseases in Austria, Central Europe. *Parasitology research*, 116(4), 1411-1416. <https://doi.org/10.1007/s00436-017-5405-2>
- Elsheikha, H. M., Marra, C. M., Zhu, X.-Q. (2020). Epidemiology, pathophysiology, diagnosis, and management of cerebral toxoplasmosis. *Clinical Microbiology Reviews*, 34(1), e00115-19. <https://doi.org/10.1128/CMR.00115-19>
- Fataliev, G. G., Ibragimova, R. Sh. (2016). Comparative analysis of the helminth fauna in cats of the family Felidae in Azerbaijan. *Russian Journal of Parasitology* 36, 1-7.
- Field, C. B., Barros, V. R. (Red.). (2014). *Climate change 2014–Impacts, adaptation and vulnerability: Regional aspects*. Cambridge University Press.
- Filip-Hutsch, K., Laskowski, Z., Myczka, A. W., Czopowicz, M., Moskwa, B., Demiaszkiewicz, A. W. (2022). The occurrence and molecular identification of *Thelazia* spp. In European bison (*Bison bonasus*) in the Bieszczady Mountains. *Scientific Reports*, 12(1), 22508. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-27191-x>
- Folstad, I., Karter, A. J. (1992). Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *The American Naturalist*, 139(3), 603–622. <https://doi.org/10.1086/285346>
- Folstad, I., Nilssen, A. C., Halvorsen, O., Andersen, J. (1991). Parasite avoidance: the cause of post-calving migrations in *Rangifer*? *Canadian Journal of Zoology*, 69(9), 2423–2429. <https://doi.org/10.1139/z91-340>
- Frant, M. P., Gal-Cisoń, A., Bocian, Ł., Ziętek-Barszcz, A., Niemczuk, K., Szczotka-Bochniarz, A. (2022). African swine fever (ASF) trend analysis in wild boar in Poland (2014–2020). *Animals*, 12(9), 1170. <https://doi.org/10.3390/ani12091170>
- Fu, R., Liang, P., Lu, G., Gu, J., Wang, D. (2022). Prevalence of sparganum infection in wild frogs in Hainan province of China involves a risk for sparganosis. *American Journal of Translational Research*, 14(3), 1826–1837.
- Furmaga, S. (1953). *Spirometra janickii* sp. N.(Diphyllbothriidae). *Acta parasitologica polonica*, 1, 29–59.
- Furmaga, S., Wysocki, E. (1951). Helminthofauna lisów województwa lubelskiego. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska* 6, 97–121.

- Fuxjager, M. J., Foufopoulos, J., Diaz-Uriarte, R., Marler, C. A. (2011). Functionally opposing effects of testosterone on two different types of parasite: implications for the immunocompetence handicap hypothesis. *Functional Ecology*, 25(1), 132–138. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01784.x>
- Gastaldi, B. (1854). Cenni sopra alcuni nuovi elminti della *Rana esculenta* con nuove osservazione sul *Codonocephalus mutabilis* (Diesing). [Rozprawa doktorska, Uniwersytet w Turynie]
- Geisser, H., Reyer, H.-U. (2004). Efficacy of hunting, feeding, and fencing to reduce crop damage by wild boars. *Journal of Wildlife Management*, 68(4), 939–946. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2004\)068\[0939:EOHFAF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2004)068[0939:EOHFAF]2.0.CO;2)
- Genov, T. (1969). Natural infestation of the vertebrates from the reservation “Srebarna” with plerocercoids of *Spirometra erinacei-europaei* (Rudolphi, 1819) – Diphylobothriidae (Cestoidea). *Izvestija na Centralnata Chelmintologična Laboratorija* 13, 197–209.
- Genov, T. (1984). *Helminths of insectivores and rodents in Bulgaria*. Bułgarska Akademia Nauk.
- Genov, T., Georgiev, B. (1998). Cestoda. W T. M. Michev, B. B. Georgiev, A. V. Petrova, M. Styneva (Red.), Biodiversity of the Srebarna Biosphere Reserve. Checklist and bibliography. Ministerstwo Środowiska i Wód Bułgarii.
- Główny Urząd Statystyczny, <https://stat.gov.pl>, 24.01.2023.
- Goltsman, M., Kruchenkova, E. P., Macdonald, D. W. (1996). The Mednyi Arctic foxes: treating a population imperilled by disease. *Oryx*, 30(4), 251–258. <https://doi.org/10.1017/S0030605300021748>
- Goszczyński, J. (1995). Lis. Monografia przyrodniczo-łowiecka. OIKOS.
- Goszczyński, J., Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W. (2000). Diet composition of badgers (*Meles meles*) in a pristine forest and rural habitats of Poland compared to other European populations. *Journal of Zoology*, 250(4), 495–505. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2000.tb00792.x>
- Grear, D. A., Perkins, S. E., Hudson, P. J. (2009). Does elevated testosterone result in increased exposure and transmission of parasites? *Ecology Letters*, 12(6), 528–537. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01306.x>
- Grossman, C. J. (1985). Interactions between the gonadal steroids and the immune system. *Science*, 227(4684), 257–261. <https://doi.org/10.1126/science.3871252>
- Gundlach, J. L., Sadzikowski, A. B. (2004). Parazytologia i parazytozy zwierząt. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne.
- Hall, T. A. (1999). BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic acids symposium series*, 41, 95–98.

- Hildreth, M. B., Blunt, D. S., Oaks, J. A. (2004). Lethal effects of freezing *Echinococcus multilocularis* eggs at ultralow temperatures. *Journal of Parasitology*, 90(4), 841–844. <https://doi.org/10.1645/GE-221R>
- Hong, Q., Feng, J., Liu, H., Li, X., Gong, L., Yang, Z., Yang, W., Liang, X., Zheng, R., Cui, Z., Wang, W., Chen, D. (2016). Prevalence of *Spirometra mansonii* in dogs, cats, and frogs and its medical relevance in Guangzhou, China. *International Journal of Infectious Diseases*, 53, 41–45. <https://doi.org/10.1016/j.ijid.2016.10.013>
- Hurníková, Z., Kołodziej-Sobocińska, M., Dvorožňáková, E., Niemczynowicz, A., Zalewski, A. (2016). An invasive species as an additional parasite reservoir: *Trichinella* in introduced American mink (*Neovison vison*). *Veterinary Parasitology*, 231, 106–109. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2016.06.010>
- Izhar, R., Ben-Ami, F. (2015). Host age modulates parasite infectivity, virulence and reproduction. *Journal of Animal Ecology*, 84(4), 1018–1028. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12352>
- Izhar, R., Routtu, J., Ben-Ami, F. (2015). Host age modulates within-host parasite competition. *Biology Letters*, 11(5), 20150131. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0131>
- Jennelle, C. S., Samuel, M. D., Nolden, C. A., Berkley, E. A. (2009). Deer carcass decomposition and potential scavenger exposure to chronic wasting disease. *Journal of Wildlife Management*, 73(5), 655–662. <https://doi.org/10.2193/2008-282>
- Jeon, H.-K., Park, H., Lee, D., Choe, S., Kim, K.-H., Sohn, W.-M., Eom, K. S. (2016). Genetic identification of *Spirometra decipiens* plerocercoids in terrestrial snakes from Korea and China. *The Korean Journal of Parasitology*, 54(2), 181–185. <https://doi.org/10.3347/kjp.2016.54.2.181>
- Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W. (2013). *Predation in Vertebrate Communities: The Białowieża Primeval Forest as a Case Study*. Springer Science & Business Media.
- Johns, S., Shaw, A. K. (2016). Theoretical insight into three disease-related benefits of migration. *Population Ecology*, 58(1), 213–221. <https://doi.org/10.1007/s10144-015-0518-x>
- Joyeux, B., Baer, J. G. (1927). Sur quelques larves de Bothriocephales. *Bulletin De La Societe De Pathologie Exotique*, 20, 921–937.
- Kadry, Z., Renner, E. C., Bachmann, L. M., Attigah, N., Renner, E. L., Ammann, R. W., Clavien, P.-A. (2005). Evaluation of treatment and long-term follow-up in patients with hepatic alveolar echinococcosis. *British Journal of Surgery*, 92(9), 1110–1116. <https://doi.org/10.1002/bjs.4998>
- Kauhala, K., Kowalczyk, R. (2011). Invasion of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in Europe: History of colonization, features behind its success, and threats to native fauna. *Current Zoology*, 57(5), 584–598. <https://doi.org/10.1093/czoolo/57.5.584>

- Kavana, N., Sonaimuthu, P., Kasanga, C., Kassuku, A., Al-Mekhlafi, H. M., Fong, M. Y., Khan, M. B., Mahmud, R., Lau, Y. L. (2016). Seroprevalence of sparganosis in rural communities of Northern Tanzania. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 95(4), 874–876. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.16-0211>
- Kelly, D. W., Paterson, R. A., Townsend, C. R., Poulin, R., Tompkins, D. M. (2009). Parasite spillback: A neglected concept in invasion ecology? *Ecology*, 90(8), 2047–2056. <https://doi.org/10.1890/08-1085.1>
- Kidawa, D., Kowalczyk, R. (2011). The effects of sex, age, season and habitat on diet of the red fox *Vulpes vulpes* in northeastern Poland. *Acta Theriologica*, 56(3), 209–218. <https://doi.org/10.1007/s13364-011-0031-3>
- Kiffner, C., Stanko, M., Morand, S., Khokhlova, I. S., Shenbrot, G. I., Laudisoit, A., Leirs, H., Hawlena, H., Krasnov, B. R. (2013). Sex-biased parasitism is not universal: Evidence from rodent–flea associations from three biomes. *Oecologia*, 173(3), 1009–1022. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2664-1>
- Knowlton, F. F., Whittemore, S. L. (2001). Pulp cavity-tooth width ratios from known-age and wild-caught coyotes determined by radiography. 29(1), 239–244.
- Kołodziej-Sobocińska, M. (2019). Factors affecting the spread of parasites in populations of wild European terrestrial mammals. *Mammal Research*, 64(3), 301–318. <https://doi.org/10.1007/s13364-019-00423-8>
- Kołodziej-Sobocińska, M., Miniuk, M. (2018). Sparganosis – neglected zoonosis and its reservoir in wildlife. *Medycyna Weterynaryjna*, 74(4), 219–222. <https://doi.org/10.21521/mw.6088>
- Kołodziej-Sobocińska, M., Tokarska, M., Kowalczyk, R. (2014a). The first report of sparganosis (*Spirometra* sp.) in Eurasian badger (*Meles meles*). *Parasitology International*, 63(2), 397–399. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2013.12.011>
- Kołodziej-Sobocińska, M., Zalewski, A., Kowalczyk, R. (2014b). Sarcoptic mange vulnerability in carnivores of the Białowieża Primeval Forest, Poland: Underlying determinant factors. *Ecological Research*, 29(2), 237–244. <https://doi.org/10.1007/s11284-013-1118-x>
- Kołodziej-Sobocińska, M., Demiaszkiewicz, A. W., Lachowicz, J., Borowik, T., Kowalczyk, R. (2016a). Influence of management and biological factors on the spread of parasitic infection in the wild – a case of blood sucking nematode *Ashworthius sidemi* invasion in European bison (*Bison bonasus*) in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 5, 286–294. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2016.09.005>
- Kołodziej-Sobocińska, M., Miniuk, M., Ruczyńska, I., Tokarska, M. (2016b). Sparganosis in wild boar (*Sus scrofa*) – Implications for veterinarians, hunters, and consumers. *Veterinary Parasitology*, 227, 115–117. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2016.08.001>

- Kołodziej-Sobocińska, M., Brzeziński, M., Niemczynowicz, A., Zalewski, A. (2018a). High parasite infection level in non-native invasive species: It is just a matter of time. *Ecography*, 41(8), 1283-1294. <https://doi.org/10.1111/ecog.03362>
- Kołodziej-Sobocińska, M., Yakovlev, Y., Schmidt, K., Hurníková, Z., Ruczyńska, I., Bednarski, M., Tokarska, M. (2018b). Update of the helminth fauna in Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in Poland. *Parasitology research*, 117(8), 2613-2621. <https://doi.org/10.1007/s00436-018-5953-0>
- Kołodziej-Sobocińska, M., Stojak, J., Kondzior, E., Ruczyńska, I., Wójcik, J. M. (2019). Genetic diversity of two mitochondrial DNA genes in *Spirometra erinaceieuropaei* (Cestoda: Diphyllbothridae) from Poland. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 57(4), 764-777. <https://doi.org/10.1111/jzs.12319>
- Kołodziej-Sobocińska, M., Kowalczyk, R., Kondzior, E., Borowik, T. (2023). Factors affecting the dynamics of *Spirometra erinaceieuropaei* (Cestoda: Diphyllbothridae) infection in medium-sized carnivores in north-eastern Poland. *Hystrix the Italian Journal of Mammalogy*, 34(1). <https://doi.org/10.4404/hystrix-00614-2023>
- Kondzior, E., Kowalczyk, R., Tokarska, M., Borowik, T., Zalewski, A., Kołodziej-Sobocińska, M. (2020). Multispecies reservoir of *Spirometra erinaceieuropaei* (Cestoda: Diphyllbothridae) in carnivore communities in north-eastern Poland. *Parasites & Vectors*, 13(1), 1-10. <https://doi.org/10.1186/s13071-020-04431-5>
- Kondzior, E., Tokarska, M., Kowalczyk, R., Ruczyńska, I., Sobociński, W., Kołodziej-Sobocińska, M. (2018). The first case of genetically confirmed sparganosis (*Spirometra erinaceieuropaei*) in European reptiles. *Parasitology Research*, 117(11), 3659-3662. <https://doi.org/10.1007/s00436-018-6079-0>
- Konyaev, S. V., Syatkovskaya, O. S., Filimonova, A. Y. (2011). The finding of adult form *Spirometra erinacei* from the cat in Estonia. *Russian Veterinary Journal*, 11, 40–41.
- Kornyushin, V. V., Malyshko, E. I., Malega, A. M. (2011). The helminths of wild predatory mammals of Ukraine. Cestodes. *Wiśnik zoologii* 45(6), 483–490.
- Kowalczyk, R., Zalewski, A. (2011). Adaptation to cold and predation—Shelter use by invasive raccoon dogs *Nyctereutes procyonoides* in Białowieża Primeval Forest (Poland). *European Journal of Wildlife Research*, 57(1), 133–142. <https://doi.org/10.1007/s10344-010-0406-9>
- Kuchta, R., Kołodziej-Sobocińska, M., Brabec, J., Młocicki, D., Sałamatin, R., Scholz, T. (2021). Sparganosis (*Spirometra*) in Europe in the Molecular Era. *Clinical Infectious Diseases*, 72(5), 882–890. <https://doi.org/10.1093/cid/ciaa1036>
- Kuchta, R., Scholz, T., Brabec, J., Narduzzi-Wicht, B. (2015). Diphyllbothrium, Diplogonoporus and Spirometr. W L. Xiao, U. Ryan, F. Feng (Red.), *Biology of Foodborne Parasites. Section III Important Foodborne Parasites* (s. 299–326). CRC Press.

- Lassen, B., Janson, M., Viltrop, A., Neare, K., Hütt, P., Golovljova, I., Tummeleht, L., Jokelainen, P. (2016). Serological evidence of exposure to globally relevant zoonotic parasites in the Estonian population. *PLOS ONE*, 11(10), e0164142. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164142>
- Laurimaa, L., Süld, K., Davison, J., Moks, E., Valdmann, H., Saarma, U. (2016). Alien species and their zoonotic parasites in native and introduced ranges: The raccoon dog example. *Veterinary Parasitology*, 219, 24–33. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2016.01.020>
- Lavikainen, A., Haukisalme, V., Deksnė, G., Holmala, K., Lejeune, M., Isomursu, M., Jokelainen, P., Näreaho, A., Laakkonen, J., Hoberg, E. P., Sukura, A. (2013). Molecular identification of *Taenia* spp. In the Eurasian lynx (*Lynx lynx*) from Finland. *Parasitology*, 140(5), 653–662. <https://doi.org/10.1017/S0031182012002120>
- Le, A. T., Do, L.-Q. T., Nguyen, H.-B. T., Nguyen, H.-N. T., Do, A. N. (2017). Case report: The first case of human infection by adult of *Spirometra Erinaceieuropaei* in Vietnam. *BMC Infectious Diseases*, 17(1), 1-4. <https://doi.org/10.1186/s12879-017-2786-x>
- Lefèvre, T., Oliver, L., Hunter, M. D., de Roode, J. C. (2010). Evidence for trans-generational medication in nature: Medication in the monarch butterfly. *Ecology Letters*, 13(12), 1485–1493. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01537.x>
- Li, M.-W., Song, H.-Q., Li, C., Lin, H.-Y., Xie, W.-T., Lin, R.-Q., Zhu, X.-Q. (2011). Sparganosis in mainland China. *International Journal of Infectious Diseases*, 15(3), e154-e156. <https://doi.org/10.1016/j.ijid.2010.10.001>
- Lindfors, P., Nunn, C. L., Jones, K. E., Cunningham, A. A., Sechrest, W., Gittleman, J. L. (2007). Parasite species richness in carnivores: effects of host body mass, latitude, geographical range and population density. *Global Ecology and Biogeography*, 16(4), 496–509. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00301.x>
- Liu, D.-W., Kato, H., Sugane, K. (1997). The nucleotide sequence and predicted secondary structure of small subunit (18S) ribosomal RNA from *Spirometra erinaceieuropaei*. *Gene*, 184(2), 221-227. [https://doi.org/10.1016/S0378-1119\(96\)00599-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1119(96)00599-9)
- Liu, Q., Li, M.-W., Wang, Z.-D., Zhao, G.-H., Zhu, X.-Q. (2015). Human sparganosis, a neglected food borne zoonosis. *The Lancet Infectious Diseases*, 15(10), 1226-1235. [https://doi.org/10.1016/S1473-3099\(15\)00133-4](https://doi.org/10.1016/S1473-3099(15)00133-4)
- Lo Presti, A., Aguirre, D. T., de Andrés, P., Daoud, L., Fortes, J., Muñoz, J. (2015). Cerebral sparganosis: case report and review of the European cases. *Acta Neurochirurgica*, 157(8), 1339-1343. <https://doi.org/10.1007/s00701-015-2466-9>
- Lozano, G. A. (1991). Optimal foraging theory: A possible role for parasites. *Oikos*, 60(3), 391-395. <https://doi.org/10.2307/3545084>
- Malov, V. A., Volchkova, E. V., Konnova, Y. A., Tsvetkova, N. A., Konnov, V. V., Pischasov, S. V., Malova, A. V. (2021). Trichinosis: Outbreak description and brief

- literature review. *Epidemiology and Infectious Diseases*, 25(3), 140–152.
<https://doi.org/10.17816/EID52976>
- Malysheva, N. S., Vagin, N. A., Elizarow, A. S., Ubozhenko, L. (2012). Features of the circulation of zoonotic pathogens in the Kursk region and the risk of human infection with them. *Uchenye Zapiski: Elektronnyy Zhurnal Kurskogo Gosudarstvennogo Universiteta*, 23, 10–15.
- Marcogliese, D. J., Cone, D. K. (1997). Food webs: A plea for parasites. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(8), 320–325. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01080-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01080-X)
- McCallum, H. (2001). How should pathogen transmission be modelled? *Trends in Ecology & Evolution*, 16(6), 295–300. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02144-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02144-9)
- Médoc, V., Rigaud, T., Motreuil, S., Perrot-Minnot, M.-J., Bollache, L. (2011). Paratenic hosts as regular transmission route in the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis*: Potential implications for food webs. *Naturwissenschaften*, 98(10), 825–835.
<https://doi.org/10.1007/s00114-011-0831-y>
- Mihalca, A. D., Gherman, C., Ghira, I., Cozma, V. (2007). Helminth parasites of reptiles (Reptilia) in Romania. *Parasitology Research*, 101(2), 491–492.
<https://doi.org/10.1007/s00436-007-0486-y>
- Mohr, C. O., Stumpf, W. A. (1964). Relation of tick and chigger infestations to home areas of California meadow mice. *Journal of Medical Entomology*, 1(1), 73–77.
<https://doi.org/10.1093/jmedent/1.1.73>
- Moleón, M., Martínez-Carrasco, C., Muellerklein, O. C., Getz, W. M., Muñoz-Lozano, C., Sánchez-Zapata, J. A. (2017). Carnivore carcasses are avoided by carnivores. *Journal of Animal Ecology*, 86(5), 1179–1191. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12714>
- Moleón, M., Sánchez-Zapata, J. A. (2021). The role of carrion in the landscapes of fear and disgust: A review and prospects. *Diversity*, 13(1), 28.
<https://doi.org/10.3390/d13010028>
- Molin, R. (1860). Cephalocotylea e Nematodea. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften / Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe* 38, 7–38.
- Møller, A. P. (2005). Parasitism and the regulation of host populations. W F. Thomas, F. Renaud, J.-F. Guegan (Red.), Parasitism and Ecosystems. OUP Oxford.
- Morelle, K., Bubnicki, J., Churski, M., Gryz, J., Podgórski, T., Kuijper, D. P. J. (2020). Disease-induced mortality outweighs hunting in causing wild boar population crash after african swine fever outbreak. *Frontiers in Veterinary Science*, 7, 378.
<https://doi.org/10.3389/fvets.2020.00378>
- Mysterud, A., Qviller, L., Meisingset, E. L., Viljugrein, H. (2016). Parasite load and seasonal migration in red deer. *Oecologia*, 180(2), 401–407. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3465-5>

- Nevolko, O. M., Litvinenko, O. M. (2014). Sparganosis of wild boars. *Veterinary Medicine* 99, 150–153.
- Oda, F. H., Borteiro, C., Da Graça, R. J., Tavares, L. E. R., Crampet, A., Guerra, V., Lima, F. S., Bellay, S., Karling, L. C., Castro, O., Takemoto, R. M., Pavanelli, G. C. (2016). Parasitism by larval tapeworms genus *Spirometra* in South American amphibians and reptiles: new records from Brazil and Uruguay, and a review of current knowledge in the region. *Acta Tropica*, 164, 150–164.
<https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2016.09.005>
- Odening, K., Bockhardt, I. (1982). Two European *Spirometra* forms (Cestoidea: Diphyllbothriidae) with different sparganum growth factors. *Angewandte Parasitologie*. <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201302173339>
- Oh, S. J., Chi Je G., Lee Sang E. (1993). Eosinophilic cystitis caused by vesical sparganosis: A case report. *Journal of Urology*, 149(3), 581–583. [https://doi.org/10.1016/S0022-5347\(17\)36154-2](https://doi.org/10.1016/S0022-5347(17)36154-2)
- Oja, R., Velström, K., Moks, E., Jokelainen, P., Lassen, B. (2017). How does supplementary feeding affect endoparasite infection in wild boar? *Parasitology Research*, 116(8), 2131–2137. <https://doi.org/10.1007/s00436-017-5512-0>
- Okamoto, M., Iseto, C., Shibahara, T., Sato, M. O., Wandra, T., Craig, P. S., Ito, A. (2007). Intraspecific variation of *Spirometra erinaceieuropaei* and phylogenetic relationship between *Spirometra* and *Diphyllbothrium* inferred from mitochondrial CO1 gene sequences. *Parasitology International*, 56(3), 235–238.
<https://doi.org/10.1016/j.parint.2007.03.003>
- Olson, Z. H., Beasley, J. C., Rhodes, O. E. (2016). Carcass type affects local scavenger guilds more than habitat connectivity. *PLOS ONE*, 11(2), e0147798.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147798>
- Pakdeenarong, N., Siribat, P., Chaisiri, K., Douangboupha, B., Ribas, A., Chaval, Y., Herbreteau, V., Morand, S. (2014). Helminth communities in murid rodents from southern and northern localities in Lao PDR: The role of habitat and season. *Journal of Helminthology*, 88(3), 302–309. <https://doi.org/10.1017/S0022149X13000187>
- Pampiglione, S., Fioravanti, M. L., Rivasi, F. (2003). Human sparganosis in Italy. *APMIS*, 111(2), 349–354. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0463.2003.1110208.x>
- Panzeria, O. (1931). Due casi di sparganosi nel ratto. *Natura, Rivista delle Scienze naturali*, 22, 65–68.
- Parona, C. (1887). Elmintologia Sarda. Contribuzione allo studio dei Vermi parassiti in animali di Sardegna. *Annali Del Museo Genova*, 4, 275–384.
- Pawłowski, Z. S., Eckert, J., Vuitton, D. A., Ammann, R. W., Kern, P., Craig, P. S., Dar, F. K., De Rosa, F., Filice, C., Gottstein, B., Grimm, F., Macpherson, C. N. L., Sato, N., Todorov, T., Uchino, J., von Sinner, W., Wen, H. (2001). Echinococcosis in humans: Clinical aspects, diagnosis and treatment. W J. Eckert, M. A. Gemmel, F.-X. Meslin,

- Pawlowski, Z. S. (Red.), *WHO/OIE manual on echinococcosis in humans and animals: A public health problem of global concern* (s. 20–66). World Health Organization/World Health Organization for Animal Health.
- Peacock, S. J., Bouhours, J., Lewis, M. A., Molnár, P. K. (2018). Macroparasite dynamics of migratory host populations. *Theoretical Population Biology*, 120, 29–41. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2017.12.005>
- Penn, D., Potts, W. K. (1998). Chemical signals and parasite-mediated sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(10), 391–396. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01473-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01473-6)
- Phillips-Conroy, J. E. (1986). Baboons, diet, and disease: food plant selection and schistosomiasis. W D. M. Taub, F. A. King (Red.), *Current Perspectives In Primate Social Dynamics*. Van Nostrand Reinhold.
- Piórkowski, H., Oświecimska-Piasko, Z., Dembek, W., Ostrowski, J. (2007). System informacji przestrzennej o mokradłach w Polsce i możliwości jego wykorzystania. *Roczniki Geomatyki-Annals of Geomatics* 5(7), 69–79.
- Poepl, W., Herkner, H., Tobudic, S., Faas, A., Mooseder, G., Burgmann, H., Auer, H. (2013). Exposure to *Echinococcus multilocularis*, *Toxocara canis*, and *Toxocara cati* in Austria: A nationwide cross-sectional seroprevalence study. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 13(11), 798–803. <https://doi.org/10.1089/vbz.2012.1283>
- Polska Rada Konsultacyjna ds. Parazytoz Zwierząt Towarzyszących (ESCCAP PL). *Dirofilarioza u psów – co to jest i jak do niej dochodzi?* <http://www.esccap.pl/dirofilarioza>, 24.01.2023.
- Popiołek, M., Szczęsna-Staśkiewicz, J., Bartoszewicz, M., Okarma, H., Smalec, B., Zalewski, A. (2011). Helminth parasites of an introduced invasive carnivore species, the raccoon (*Procyon lotor* L.), from the Warta Mouth National Park (Poland). *Journal of Parasitology*, 97(2), 357–360. <https://doi.org/10.1645/GE-2525.1>
- Poulin, R. (1996). Helminth growth in vertebrate hosts: Does host sex matter? *International Journal for Parasitology*, 26(11), 1311–1315. [https://doi.org/10.1016/S0020-7519\(96\)00108-7](https://doi.org/10.1016/S0020-7519(96)00108-7)
- Poulin, R., de Angeli Dutra, D. (2021). Animal migrations and parasitism: Reciprocal effects within a unified framework. *Biological Reviews*, 96(4), 1331–1348. <https://doi.org/10.1111/brv.12704>
- Prokopič, J., Genov, T. (1974). Distribution of helminths in micromammals (Insectivora and Rodentia) under different ecological and geographical conditions. *Academia*, 9, 1–159.
- Raffel, T. R., Hoverman, J. T., Halstead, N. T., Michel, P. J., Rohr, J. R. (2010). Parasitism in a community context: trait-mediated interactions with competition and predation. *Ecology*, 91(7), 1900–1907. <https://doi.org/10.1890/09-1697.1>

- Raoul, F., Deplazes, P., Rieffel, D., Lambert, J.-C., Giraudoux, P. (2010). Predator dietary response to prey density variation and consequences for cestode transmission. *Oecologia*, 164(1), 129–139. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1647-8>
- Rátz, S. (1913). Ein Plerocercoid von dem Schwein. *Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten und Hygiene*, 67, 523–527.
- Rohr, J. R., Civitello, D. J., Crumrine, P. W., Halstead, N. T., Miller, A. D., Schotthoefer, A. M., Stenoien, C., Johnson, L. B., Beasley, V. R. (2015). Predator diversity, intraguild predation, and indirect effects drive parasite transmission. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(10), 3008–3013. <https://doi.org/10.1073/pnas.1415971112>
- Rook, G. A. W. (2007). The hygiene hypothesis and the increasing prevalence of chronic inflammatory disorders. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 101(11), 1072–1074. <https://doi.org/10.1016/j.trstmh.2007.05.014>
- Rozman, B. (1976). A contribution to the knowledge of endohelminths of Anura in some region of Bosnia and Herzegovina and Yugoslavia. *Veterinaria, Sarajevo*, 25, 449–476.
- Saadatnia, G., Golkar, M. (2012). A review on human toxoplasmosis. *Scandinavian Journal of Infectious Diseases*, 44(11), 805–814. <https://doi.org/10.3109/00365548.2012.693197>
- Sahlsten, J., Bunnefeld, N., Månsson, J., Ericsson, G., Bergström, R., Dettki, H. (2010). Can supplementary feeding be used to redistribute moose *Alces alces*? *Wildlife Biology*, 16(1), 85–92. <https://doi.org/10.2981/08-085>
- Samojlik, T., Fedotova, A., Borowik, T., Kowalczyk, R. (2019). Historical data on European bison management in Białowieża Primeval Forest can contribute to a better contemporary conservation of the species. *Mammal Research*, 64(4), 543–557. <https://doi.org/10.1007/s13364-019-00437-2>
- Schneider, G. (1906). Darmparasiten des Luchses. *Meddelanden af Societas pro Fauna et Flora Fennica*, 31, 105–107.
- Schuurs, A. H. W. M., Verheul, H. A. M. (1990). Effects of gender and sex steroids on the immune response. *Journal of Steroid Biochemistry*, 35(2), 157–172. [https://doi.org/10.1016/0022-4731\(90\)90270-3](https://doi.org/10.1016/0022-4731(90)90270-3)
- Selva, N., Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W., Wajrak, A. (2005). Factors affecting carcass use by a guild of scavengers in European temperate woodland. *Canadian Journal of Zoology*, 83(12), 1590–1601. <https://doi.org/10.1139/z05-158>
- Sen, D. K., Muller, R., Gupta, V. P., Chilana, J. S. (1989). Cestode larva (Sparganum) in the anterior chamber of the eye. *Tropical and Geographical Medicine*, 41(3), 270–273.
- Sergieiev, V. P., Gorokhov, V. V., Korosov, A. V., Romanenko, N. A., Maksimov, A. A., Moskvina, A. S., Lutovinov, V. I., Kiselev, A. A. (2003). Animal and human cestoda infection (sparganosis). *Medicinskaja Parazitologija i Parazitarnye Bolezni*, 3, 56–60.

- Shimalov, V. T. (1965). New data on helminths of mammals of Byelorussia (mainly carnivorous). *Materiały Konferencji Parazytologicznej*, 265–268.
- Shimalov, V. V. (2009). Helminth fauna of amphibians (Vertebrata: Amphibia) in the Republic of Belarus. *Parazitologiya*, 43, 118-129.
- Shimalov, V. V., Shimalov, V. T. (2000a). Helminth fauna of snakes (Reptilia, Serpentes) in Belorussian Polesye. *Parasitology Research*, 86(4), 340-341.
<https://doi.org/10.1007/s004360050055>
- Shimalov, V. V., Shimalov, V. T. (2000b). Helminth fauna of the wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) in Belorussian Polesie. *Parasitology Research*, 86(2), 163-164.
<https://doi.org/10.1007/s004360050026>
- Shimalov, V. V., Shimalov, V. T. (2001a). Helminth fauna of the American mink (*Mustela vison* Schreber, 1777) in Belorussian Polesie. *Parasitology Research*, 87(10), 886-887.
<https://doi.org/10.1007/s004360100461>
- Shimalov, V. V., Shimalov, V. T. (2001b). Helminth fauna of the European mole (*Talpa europaea* Linnaeus, 1758) in Belorussian Polesie. *Parasitology Research*, 87(9), 790-791. <https://doi.org/10.1007/s004360100438>
- Shimalov, V. V., Shimalov, V. T. (2001c). Helminth fauna of the stoat (*Mustela erminea* Linnaeus, 1758) and the weasel (*M. nivalis* Linnaeus, 1758) in Belorussian Polesie. *Parasitology Research*, 87(8), 680-681. <https://doi.org/10.1007/s004360000373>
- Shimalov, V. V., Shimalov, V. T. (2002a). Helminth fauna of the European polecat (*Mustela putorius* Linnaeus, 1758) in Belorussian Polesie. *Parasitology Research*, 88(3), 259-260.
<https://doi.org/10.1007/s00436-001-0521-3>
- Shimalov, V. V., Shimalov, V. T. (2002b). Helminth fauna of the racoon dog (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834) in Belorussian Polesie. *Parasitology Research*, 88(10), 944-945. <https://doi.org/10.1007/s00436-001-0582-3>
- Shimalov, V., Shimalov, V. (2002). Helminth fauna of the red fox (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758) in southern Belarus. *Parasitology Research*, 89(1), 77-78.
<https://doi.org/10.1007/s00436-002-0701-9>
- Shimalov, V. V., Shimalov, V. T., Shimalov, A. V. (2000). Helminth fauna of otter (*Lutra lutra* Linnaeus, 1758) in Belorussian Polesie. *Parasitology Research*, 86(6), 528.
<https://doi.org/10.1007/s004360050708>
- Siarzhanin, I. (1965). Nutritive rivals, enemies and parasites of *Mustela martes*. W *Ekologia Pozvonochich Zhivotnych Belorussii* (s. 85–89). Akademia Nauk Belorussii SSR.
- Sidor, E. A., Andreyanov, O. N. (2020). The role of glycogen in biological cycle of *Trichinella spiralis*. *Journal of World's Poultry Research*, 10(1), 30–34.
<https://doi.org/10.36380/scil.2020.wvj4>

- Sokołowski, A. W. (2006). Lasy północno-wschodniej Polski. *Centrum Informacyjne Lasów Państwowych* : [na zlec. Dyrekcji Generalnej Lasów Państwowych.
- Sołtys, A. (1952). Pasożyty wewnętrzne ryjówki aksamitnej (*Sorex araneus* L.) Białowieskiego Parku Narodowego. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska* 6(5), 165–209.
- Sorci, G., Garnier, S. (2019). Evolutionary Ecology: Evolution of Parasitism. W *Encyclopedia of Ecology* (s. 304–309). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11094-2>
- Spahn, S., Helmchen, B., Zingg, U. (2016). Alveolar echinococcosis of the right adrenal gland: A case report and review of the literature. *Journal of Medical Case Reports*, 10(1), 1-5. <https://doi.org/10.1186/s13256-016-1115-0>
- Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., Midgley, P. (Red.). (2013). Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press.
- Stricker, K. B., Harmon, P. F., Goss, E. M., Clay, K., Flory, S. L. (2016). Emergence and accumulation of novel pathogens suppress an invasive species. *Ecology Letters*, 19(4), 469-477. <https://doi.org/10.1111/ele.12583>
- Stringer, A. P., Linklater, W. L. (2015). Host density drives macroparasite abundance across populations of a critically endangered megaherbivore. *Oecologia*, 179(1), 201–207. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3319-1>
- Sugiura, N., Doi, K., Kato, T., Morita, T., Hayama, S. (2018). Epizootic of sarcoptic mange in raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*) in relation to population density. *Journal of Veterinary Medical Science*, 80(3), 544–548. <https://doi.org/10.1292/jvms.17-0092>
- Șuleșco, T., Von Thien, H., Toderaș, L., Toderaș, I., Lühken, R., Tannich, E. (2016). Circulation of *Dirofilaria repens* and *Dirofilaria immitis* in Moldova. *Parasites & Vectors*, 9(1), 627. <https://doi.org/10.1186/s13071-016-1916-4>
- Sutor, A., Schwarz, S., Conraths, F. J. (2014). The biological potential of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*, Gray 1834) as an invasive species in Europe—New risks for disease spread? *Acta Theriologica*, 59(1), 49–59. <https://doi.org/10.1007/s13364-013-0138-9>
- Szczęsna, J., Popiołek, M., Schmidt, K., Kowalczyk, R. (2008). Coprological study on helminth fauna in Eurasian Lynx (*Lynx lynx*) from the Białowieża Primeval Forest in Eastern Poland. *Journal of Parasitology*, 94(4), 981-984. <https://doi.org/10.1645/GE-1440.1>
- Teitelbaum, C. S., Huang, S., Hall, R. J., Altizer, S. (2018). Migratory behaviour predicts greater parasite diversity in ungulates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1875), 20180089. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0089>

- Thompson, R. C. A. (2013). Parasite zoonoses and wildlife: One health, spillover and human activity. *International Journal for Parasitology*, 43(12–13), 1079–1088. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2013.06.007>
- Titcomb, G., Mantas, J. N., Hulke, J., Rodriguez, I., Branch, D., Young, H. (2021). Water sources aggregate parasites with increasing effects in more arid conditions. *Nature Communications*, 12(1), 7066. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-27352-y>
- Tompkins, D. M., Dunn, A. M., Smith, M. J., Telfer, S. (2011). Wildlife diseases: From individuals to ecosystems: Ecology of wildlife diseases. *Journal of Animal Ecology*, 80(1), 19–38. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01742.x>
- Van Beest, F. M., Gundersen, H., Mathisen, K. M., Milner, J. M., Skarpe, C. (2010). Long-term browsing impact around diversionary feeding stations for moose in Southern Norway. *Forest Ecology and Management*, 259(10), 1900–1911. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.02.002>
- Vannier, E., Krause, P. J. (2020). Babesiosis. W *Hunter's Tropical Medicine and Emerging Infectious Diseases* (s. 799–802). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-55512-8.00105-8>
- Vyas, A., Kim, S.-K., Giacomini, N., Boothroyd, J. C., Sapolsky, R. M. (2007). Behavioral changes induced by *Toxoplasma* infection of rodents are highly specific to aversion of cat odors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(15), 6442–6447. <https://doi.org/10.1073/pnas.0608310104>
- Waeschenbach, A., Brabec, J., Scholz, T., Littlewood, D. T. J., Kuchta, R. (2017). The catholic taste of broad tapeworms – multiple routes to human infection. *International Journal for Parasitology*, 47(13), 831–843. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2017.06.004>
- Walsh, M. G., De Smalen, A. W., Mor, S. M. (2018). Climatic influence on anthrax suitability in warming northern latitudes. *Scientific Reports*, 8(1), 9269. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27604-w>
- Wang, F., Zhou, L., Gong, S., Deng, Y., Zou, J., Wu, J. (2011). Severe infection of wild-caught snakes with *Spirometra erinaceieuropaei* from food markets in Guangzhou, China involves a risk for zoonotic sparganosis. *Journal of Parasitology*, 97(1), 170–171. <https://doi.org/10.1645/GE-2519.1>
- Webster, J. P., Gower, C. M., Blair, L. (2004). Do Hosts and Parasites Coevolve? Empirical Support from the *Schistosoma* System. *The American Naturalist*, 164(S5), S33–S51. <https://doi.org/10.1086/424607>
- Weinstein, S. B., Buck, J. C., Young, H. S. (2018). A landscape of disgust. *Science*, 359(6381), 1213–1214. <https://doi.org/10.1126/science.aas8694>
- Wilson, K., Bjørnstad, O. N., Dobson, A. P., Merler, S., Poglayen, G., Randolph, S. E., Read, A. F., Skorping, A. (2002). Heterogeneities in macroparasite infections: Patterns and processes. W Rizzoli, A., Grenfell, B. T., Heesterbeek, H., Dobson, A. P. (Red.), *The Ecology of Wildlife Disease* (T. 2, s. 6–44). Oxford University Press.

- Wiwanitkit, V. (2005). A review of human sparganosis in Thailand. *International Journal of Infectious Diseases*, 9(6), 312–316. <https://doi.org/10.1016/j.ijid.2004.08.003>
- Wongkulab, P., Sukontason, K., Chaiwarith, R. (2011). Sparganosis: A brief review. *Journal of Infectious Diseases and Antimicrobial*, 28, 77–80.
- Wood, S. N. (2016). Just Another Gibbs Additive Modeler: Interfacing **JAGS** and **mgecv**. *Journal of Statistical Software*, 75(7), 1–15. <https://doi.org/10.18637/jss.v075.i07>
- Yoshimura, H., Hirata, S., Kinoshita, K. (2021). Plant-eating carnivores: Multispecies analysis on factors influencing the frequency of plant occurrence in obligate carnivores. *Ecology and Evolution*, 11(16), 10968–10983. <https://doi.org/10.1002/ece3.7885>
- Zhang, X., Hong, X., Liu, S. N., Jiang, P., Zhao, S. C., Sun, C. X., Wang, Z. Q., Cui, J. (2020). Large-scale survey of a neglected agent of sparganosis *Spirometra erinaceieuropaei* (Cestoda: Diphylobothriidae) in wild frogs in China. *PLOS Neglected Tropical Diseases*, 14(2), e0008019. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0008019>
- Zhu, X. Q., Beveridge, I., Berger, L., Barton, D., Gasser, R. B. (2002). Single-strand conformation polymorphism-based analysis reveals genetic variation within *Spirometra erinacei* (Cestoda: Pseudophyllidea) from Australia. *Molecular and Cellular Probes*, 16(2), 159–165. <https://doi.org/10.1006/mcpr.2001.0406>
- Zuk, M., McKean, K. A. (1996). Sex differences in parasite infections: Patterns and processes. *International Journal for Parasitology*, 26(10), 1009–1024. [https://doi.org/10.1016/S0020-7519\(96\)80001-4](https://doi.org/10.1016/S0020-7519(96)80001-4)
- Żarnowska-Prymek, H., Cielecka, D., Sałamatin, R. (2008). Dirofilarioza – *Dirofilaria repens* – po raz pierwszy opisana u polskich pacjentów. *Przegląd Epidemiologiczny*, 62, 547–551.