

Artykuły przeglądowe

Biologia, zróżnicowanie gatunkowe i rozprzestrzenienie nicieni z rodzaju *Trichinella*

Biology, species biodiversity and distribution of *Trichinella* nematodes

Bożena Moskwa

Instytut Parazytologii im. Witolda Stefańskiego, Polska Akademia Nauk, ul. Twarda 51/55, 00-818 Warszawa; E-mail: moskwa@twarda.pan.pl

ABSTRACT. From the time of the discovery of *Trichinella* larvae in 1835 until the middle of the next century it was commonly assumed that all trichinellosis was caused by a single species *Trichinella spiralis*. This species is an intracellular parasite in both a larva and an adult stage. The L1 larvae live in a modified skeletal muscles. The adult worms occupy a membrane-bound portion of columnar epithelium, living as intramulticellular parasite. More than century later *T. spiralis* have been reported from more than 150 different naturally or experimentally infected hosts and demonstrated worldwide distribution in domestic and/or sylvatic animals.

Up to date, *Trichinella* genus comprised eight species (*T. spiralis*, *T. nativa*, *T. britovi*, *T. murrelli*, *T. nelsoni*, *T. pseudospiralis*, *T. papuae* and *T. zimbabwensis*) and three additional genotypic variants that have not yet to be taxonomically defined (T6, T8, T9). Molecular markers revealed that *Trichinella* T6 is related to *T. nativa*, *Trichinella* T8 related to *T. britovi*. Two main clades are recognized in the genus *Trichinella*: the first encapsulated in host muscle tissue and the second — non-encapsulated.

In this paper the history of *Trichinella* spp. discovery, their life cycle, taxonomy and phylogeny have been reviewed.

Key words: biodiversity, geographical distribution, hosts, life cycle, phylogeny, systematics.

Wstęp

Nicienie z rodzaju *Trichinella* są jednymi z największych pasożytów wewnątrzkomórkowych [1]. Charakteryzuje je szerokie rozprzestrzenienie geograficzne. Dane literaturowe wskazują, że ponad 150 gatunków zwierząt z 12 rzędów może być żywicielami tych nicieni. Są to głównie ssaki, a także niektóre gatunki ptaków i gadów [2, 3]. W warunkach doświadczalnych zarażają się również niektóre gatunki ryb [3, 4].

Znane są także przypadki niepełnego rozwoju gatunków nicieni z omawianego rodzaju lub ich ograniczony potencjał rozrodczy u niektórych żywicieli, jednakże uwarunkowania tych zjawisk nie są znane [5].

Zarażenie następuje drogą pokarmową, poprzez zjedzenie mięsa zawierającego inwazyjne larwy.

Doświadczalne zarażanie świnek morskich, myszy i fretek larwami *T. spiralis* i *T. pseudospiralis* wykazało możliwość przekazywania zarażenia z matki na potomstwo. Natomiast u lisów i świń zarażanych doświadczalnie potomstwo było wolne od tych gatunków nicieni [6].

Zarażenie człowieka następuje po zjedzeniu nieogotowanego mięsa wieprzowego lub półsurowych przetworów z mięsa dzików lub koniny zawierających inwazyjne larwy włośni. Zarażenie dużą liczbą larw może mieć skutek śmiertelny [7].

Historia *Trichinella* spp. i włośnicy

Larwy nicieni z rodzaju *Trichinella* zostały stwierdzone po raz pierwszy przez studenta medycyny Jamesa Paleta podczas sekcji anatomicznej człowieka. Jednakże opisu gatunku dokonał Ri-

chard Owen w 1835 r., który również nadał pasożytowi nazwę gatunkową *Trichina spiralis* [8]. Jak podaje Gold [9], w 1846 r. Joseph Lejdy jako pierwszy obserwował otorbione larwy w mięsie wieprza. Herbst był pierwszy badaczem, który stwierdził obecność włośni u kota i jako pierwszy ustalił doświadczalnie u borsuków i psów, że zarażenie następuje poprzez zjedzenie mięsa zawierającego otorbione larwy. W 1850 r. Leuckart i Virchow potwierdzili wyniki badań Herbst, zarażając psy mięsem ludzkim zawierającym larwy włośni. W 1860 r. po raz pierwszy stwierdzono zgon 20-letniej kobiety, który nastąpił 33 dni po zjedzeniu mięsa wieprzowego. Badania sekcyjne wykazały nieliczne formy dorosłe pasożyta w jelicie oraz otorbione larwy w mięśniach.

W 1895 r. Railliet dokonał redeskrpcji gatunku i nadał pasożytowi nową nazwę rodzajową *Trichinella*, która obowiązuje do dziś. Badania uczonych radzieckich Britova i Boeva [10] oraz Garkawiego [11] przyniosły w 1972 r. opisy trzech nowych gatunków: *T. nativa*, *T. nelsoni* i *T. pseudospiralis*, a w kolejnych latach opisano następne gatunki tego rodzaju.

Cykl życiowy

Cykl rozwojowy wszystkich gatunków z rodzaju *Trichinella* odbywa się w jednym żywicielu, ale w różnych jego narządach. Można go podzielić na fazę jelitową i mięśniową. W fazie jelitowej obserwuje się cztery linienia: od stadium L1 do L5. W cyklu życiowym nie występuje wolno żyjące stadium dyspersyjne [12, 13].



Rys. 1. Osobniki dorosłe i nowo narodzone larwy *T. spiralis* (oryg.)

Fig. 1. *T. spiralis* adult forms and newborn larvae (orig.)

W fazie jelitowej, po połknięciu mięsa zarażonego zwierzęcia, otorbione larwy uwalniane są z torebek w żołądku w wyniku trawienia. Następnie larwy wnikają do kolumnowych komórek nabłonkowych jelita cienkiego. Rozwój do postaci dorosłej wewnątrz wielokomórkowej niszy (intramulticellular niche) jest bardzo gwałtowny i trwa maksymalnie do 30 godz. [13]. Samce w zależności od gatunku osiągają 1,4–1,6 mm długości, a samice 0,8–3,7 mm. Zapłodnienie samic obserwuje się 30 do 34 godzin po zarażeniu, po czym większość samców ginie. W fazie jelitowej stosunek liczby samców do samic zmienia się, w początkowym okresie wynosi 2:1, a każda samica może być zapłodniona kilkakrotnie.

W macicy zapłodnionej samicy dojrzewają jaja zawierające larwy. Jeszcze w macicy wylęgają się larwy L1 (newborn larvae, NBL) [1, 13], które przez otwór pochwy (*vulva*), znajdujący się w przedniej części ciała, wydostają się na zewnątrz, do światła jelita. Można je obserwować już 5 dnia po zarażeniu (Rys. 1). W zależności od gatunku nicieni i żywicieli potencjał rozrodczy samic waha się od 200 do 1500 larw [13]. Następnie larwy migrują poprzez naczynia krwionośne i układ limfatyczny do mięśni poprzecznie prążkowanych i osiedlają się wewnątrz komórek (Rys. 2). Indukując szereg zmian strukturalnych i biochemicznych (transformacja bazoofilna) larwy modyfikują komórki mięśniowe w tzw. komórki piastunki (nurse cell) [14, 15]. Większość larw (97%) migruje przez układ krwionośny, a zaledwie 3% przez układ limfatyczny [16]. Po wniknięciu do komórki mięśniowej larwy L1 intensywnie rosną, zwiększając swoje rozmiary



Rys. 2. Larwy L1 *T. spiralis* otorbione w mięśniach (oryg.)

Fig. 2. *T. spiralis* encapsulated larvae (orig.)

Tabela 1. Charakterystyka 8 gatunków i 3 genotypów rodzaju *Trichinella*
 Table 1. Characteristics of 8 species and 3 genotypes of *Trichinella* genus

Gatunek lub genotyp	Długość samca (male)	Długość samicy (female)	Długość larwy mięśniowej	Obecność torebki kolagenowej	Cykl	Główni żywiciiele	Udokumentowane zarażenie ludzi	Występowanie
<i>T. spiralis</i>	1,0-1,8	1,37-3,7	0,61-1,0	+	synantropijny i leśny	świnie, mięsożerne, szczury	+	kosmopolityczne
<i>T. nativa</i>	1,0-1,8	1,3-3,7	0,61-1,0	+	leśny	mięsożerne	+	rejon arktyczny i subarktyczny
<i>Trichinella</i> T6	bd	bd	bd	bd	leśny	mięsożerne	+	Góry Skaliste od USA do Alaski
<i>T. britovi</i>	0,99-1,91	2,2-3,3	0,86-1,0	+	leśny, rzadko synantropijny	mięsożerne	+	Obszary niskich temperatur w rejonie palearktycznym (Kazachstan, Iran, Turcja)
<i>Trichinella</i> T8	bd	bd	bd	bd	leśny	mięsożerne	–	Południowa Afryka i Namibia
<i>Trichinella</i> T9	bd	bd	bd	bd	leśny	mięsożerne	–	Japonia
<i>T. murrelli</i>	0,91-1,089	1,55-1,81	0,84-0,92	+	leśny	mięsożerne	+	USA (Kalifornia, Georgia, Illinois, Indiana, Nowy Meksyk) oraz Kanada (blisko granicy z USA)
<i>T. nelsoni</i>	1,0-1,8	1,3-3,7	0,61-1,0	+	leśny	mięsożerne	+	Afryka (od Kenii do Południowej Afryki)
<i>T. pseudospiralis</i>	0,6-0,9	1,26-2,10	0,62-0,76	–	leśny, rzadko synantropijny	świnie, mięsożerne, ptaki	+	Trzy populacje: amerykańska, europejsko-kaukaska i australijska
<i>T. papuae</i>	0,81-1,06	0,88-1,31	0,88-1,38	–	leśny, rzadko synantropijny	świnie, krokodyle	–	Papua Nowa Gwinea
<i>T. zimbabwensis</i>	bd	bd	bd	–	synantropijny i leśny	krokodyle, warany	nie	Zimbabwe, Mozambik

Objaśnienia (explanations): bd — brak danych (no data)

nawet 10-krotnie. Pierwsze larwy osiedlają się w mięśniach od 12 dnia po zarażeniu, a od 19 dnia stają się inwazyjne [13]. Po osiedleniu się w komórce mięśniowej wokół larw większości gatunków *Trichinella* wytwarza się kolagenowa otoczka [13]. Mechanizm zasiedlania komórek mięśniowych przez larwy gatunków, które nie wytwarzają otoczki jest inny.

Miejsca predylekcyjne

Badania sekcyjne zwierząt zarażanych doświadczalnie różnymi gatunkami włośni wykazały, że larwy L1 wykazują pewne preferencje do mięśni, w których się osiedlają. W zależności od gatunku żywiciela, miejsca predylekcyjne są różne, jednakże liczba znajdowanych tam larw jest zawsze największa.

U świń i dzików zarażanych różnymi gatunkami z rodzaju *Trichinella*, larwy najczęściej lokalizują się w przeponie i języku [17]. U koni zarażanych *T. spiralis*, *T. britovi* czy *T. murrelli*, larwy znajdowano głównie w języku i mięśniach żwacza. Liczba larw znajdujących w przeponie była znacznie niższa [18]. U lisów zarażonych *T. spiralis* i *T. nativa* miejscem predylekcyjnym są mięśnie kończyn [19].

Systematyka

Zgodnie z systematyką Mehlhorna [20] rodzaj *Trichinella* należy do typu Nematoda, gromady Adenophorea, rodziny Trichinellidae. Obecnie znanych jest 11 genotypów *Trichinella* [21] wyróżnionych w oparciu o metody PCR, a także na podstawie rozprzestrzenia geograficznego i specyficzności ży-

wicielskiej. Osiem z nich uznano za samodzielne gatunki, nadając im nazwy gatunkowe, natomiast 3 są jeszcze traktowane jako genotypy *Trichinella* T6, T8 i T9 [22].

Opisane dotychczas gatunki i genotypy tworzą dwa kłady: otorbiający się i nieotorbiający [21, 23–25]. Gatunki i genotypy zaliczane do pierwszego kładu są pasożytami ssaków, chociaż jeden z nich występuje również u ptaków, a dwa występują u ssaków i gadów. Natomiast dwa gatunki zaliczane do drugiego kładu występują u ssaków i ptaków, a jeden u ssaków i gadów [26]. Charakterystykę 8 gatunków i 3 genotypów rodzaju *Trichinella* przedstawiono w Tabeli 1.

Gatunki należące do kładu otorbiającego się mogą rozwijać się w organizmach zwierząt, których temperatura ciała waha się od 37 do 40°C. Natomiast gatunki należące do drugiego kładu zamykają swój cykl życiowy w organizmach zwierząt, których temperatura ciała waha się od 25 do 42°C [26] (Tabela 2).

Kład otorbiający się

Do kładu zalicza się 5 gatunków oraz 3 genotypy o nieokreślonej przynależności gatunkowej.

Trichinella spiralis

Gatunek charakteryzuje kosmopolityczne występowanie, szczególnie w rejonach o temperaturze umiarkowanej. Stwierdzany jest również w tropikach, gdzie prawdopodobnie został introdukowany wraz z zarażonymi świniami i dzikimi szczurami [27]. Głównymi żywicielami są domowe i dzikie świnie (*Sus scrofa*), szczury wędrowne (*Ratus norvegicus*), koty, psy oraz szeroki wachlarz wolno żyjących mięsożernych [27]. Uważa się, że konie, jako zwierzęta roślinożerne, nie powinny być zarażone, ale znane są przypadki włośnicy u ludzi po spożyciu mięsa końskiego zawierającego larwy włośni [28].

Trichinella spiralis jest gatunkiem najbardziej patogenicznym dla ludzi [28]. Wykazano również,

że gatunek ten jest bardziej inwazyjny dla świń i dzików niż dla innych żywicieli [4, 29].

Trichinella nativa i genotyp *Trichinella* T6

Gatunek występuje w Holarktyce [10]: w Azji (Chiny, Kazachstan, Mongolia, Rosja), Ameryce Północnej (USA i Kanada) i Europie (Estonia, Finlandia, Litwa, Łotwa, Norwegia, Rosja, Szwecja). Uważa się, że południowa izoterma -4°C w styczniu stanowi granicę występowania gatunku. Głównymi żywicielami są lądowe i wodne ssaki drapieżne [5, 30]. Jednakże *T. nativa* znaleziono również u jednej świni domowej i jednego dzika [31]. Ważną cechą biologiczną gatunku jest fakt, że larwy po 5 latach zamrożenia (-18°C) w tkance mięśniowej były nadal inwazyjne [32].

Genotyp T6 występuje w Nearktyce: w Kanadzie (Kolumbia Brytyjska, Ontario, Manitoba) i USA (Alaska, Montana, Idaho) [33]. Larwy przeżywiają w zamrożonych mięśniach przez długi czas (ponad 34 miesiące u niedźwiedzia grizli) [32].

Trichinella britovi i genotyp *Trichinella* T8

Gatunek występuje u wolno żyjących mięsożernych na obszarach Palearktycznych Azji (Kazachstan, Iran, Turcja) i Europy [34]. Izoterma -6°C w styczniu stanowi północną granicę jego występowania. Larwy L1 tego gatunku przeżywiają w zamrożonych tkankach zwierząt mięsożernych (-20°C) przez 11 miesięcy, a w tkankach świń do 3 miesięcy. Zachorowania ludzi po spożyciu wieprzowiny i koniny zawierających inwazyjne larwy *T. britovi* notowano we Francji, Włoszech, Hiszpanii i Turcji [21, 28]. Samice tego gatunku charakteryzuje znacznie niższy potencjał rozrodczy niż *T. spiralis* [34].

Genotyp T8 stwierdzono zaledwie 3-krotnie u lwa i hieny cętkowanej na terenie Południowej Afryki i Namibii [35]. Genotyp T8 wykazuje duże pokrewieństwo do *T. britovi*, o czym świadczy krzyżowe zapłodnienie obserwowane w warunkach doświadczalnych.

Tabela 2. Zależność pomiędzy temperaturą ciała żywicieli a podatnością na zarażenie nicieniami z rodzaju *Trichinella*
Table 2. Relationships between host body temperature and susceptibility toward *Trichinella* species

	Temperatura ciała (°C)	<i>T. papuae</i>	<i>T. zimbabwensis</i>	<i>T. pseudospiralis</i>	Pozostałe gatunki otorbiające się
Gady	25-32	wrażliwe	wrażliwe	niewrażliwe	niewrażliwe
Ptaki	40,5-42,5	wrażliwe	wrażliwe	wrażliwe	niewrażliwe
Ssaki	37,5-40,0	niewrażliwe	niewrażliwe	wrażliwe	wrażliwe

Trichinella murrelli

Gatunek występuje u wolno żyjących mięsożer-nych w rejonach Nearktyki (Kalifornia, Georgia, Illinois, Indiana, Nowy Meksyk oraz Kanada blisko granicy z USA) [36, 37]. Izoterma -6°C w styczniu stanowi północną granicę występowania, natomiast granica południowa nie została wyznaczona. Nicienie tego gatunku charakteryzują się niską inwazyjnością dla świń, dzików i szczurów [17, 29]. Mięso końskie importowane z USA do Francji stanowiło przyczynę zarażenia ludzi (w tym dwóch zgonów) [38].

Genotyp *Trichinella* T9

Genotyp znaleziony u wolno żyjących mięsożer-nych w Japonii [39], wykazuje duże pokrewieństwo wobec *T. britovi*, co potwierdzono poprzez zapłodnienie krzyżowe uzyskane w warunkach doświadczalnych. Jednakże badania molekularne wskazują na znacznie bliższe pokrewieństwo względem *T. murrelli* [21].

Trichinella nelsoni

Gatunek pasożytuje u wolno żyjących mięsożer-nych na terenach wschodniej Afryki, od Kenii do Południowej Afryki [34, 40], jednakże był stwierdzony również u dzikich świń. Gatunek wykazuje niską patogeniczność dla człowieka, a przypadki śmiertelne obserwowano jedynie przy dużej intensywności zarażenia (powyżej 4000 L1 w 1g tkanki) [41]. Cechuje się też niską inwazyjnością wobec świń i szczurów [15, 27]. Gatunek nie był stwierdzony u zwierząt roślinożernych, a doświadczalne zarażenie owiec nie powiodło się [42].

Kład nieotorbiający się

Do kładu zalicza się trzy gatunki, które nie wytwarzają kolagenowej otoczki.

Trichinella pseudospiralis

Gatunek został po raz pierwszy znaleziony przez Garkawiego w 1972 r. u szopa pracza na Kaukazie [11]. Następny przypadek stwierdzono dopiero w 1992 r. u torbaczy i ptaków na Tasmanii [43, 44]. W kolejnych latach pojawiały się nowe dane dotyczące występowania *T. pseudospiralis* u zwierząt domowych i wolno żyjących oraz u ludzi [27]. Udo-

kumentowano jego obecność w Azji, Europie i Ameryce Północnej (USA). Obecnie gatunek uznany został za kosmopolityczny, występujący u 14 gatunków ssaków i 13 gatunków ptaków [2]. Dodatkowo, na podstawie wyników badań molekularnych, w obrębie gatunku wyróżniono trzy populacje: nearktyczną (Alabama, USA), palearktyczną (Finlandia, Rosja, Włochy, Kazachstan, Kamczatka, Kaukaz) i australijską (Tasmania) ([45, 46].

Wzrastająca liczba doniesień o występowaniu *T. pseudospiralis* u świń domowych i wolno żyjących sugeruje, że gatunek ten może stanowić większe zagrożenie dla zdrowia ludzi niż sądzono pierwotnie [21].

Trichinella papuae

Papua Nowa Gwinea jest do tej pory jedynym miejscem, gdzie znaleziono pasożyta zarówno u ssaków jak i gadów [47]. W warunkach doświadczalnych zarażają się również myszy, szczury, lisy, pytony i żółwie. Nie udało się natomiast zarazić ryb ani ptaków [21, 47, 48]. Mięso zarażonych dzikich świń (*Sus scrofa*), wykorzystywane jako pokarm, było źródłem zarażenia słonowodnych krokodyli (*Crocodylus porosus*) [49, 50] oraz ludzi [51].

W oparciu o wyniki badań molekularnych *T. papuae* (duża podjednostka rDNA, segment V) sugeruje się istnienie na wyspie Papua Nowa Gwinea dwóch subpopulacji gatunku u tych samych żywicieli (świnie i krokodyle) [50].

Trichinella zimbabwensis

Gatunek stwierdzono u krokodyli hodowlanych i wolno żyjących (*Crocodylus niloticus*) oraz waranów (*Varanus exanthematicus*) w Zimbabwie i Mozambiku [2, 52]. Uważa się, że szerzenie się zarażenia wśród krokodyli fermowych nastąpiło poprzez ich dokarmianie mięsem innych zarażonych krokodyli. Doświadczalnie zarażono również świnie domowe, małpy, szczury, myszy i lisy, co sugeruje, że również ssaki mogą być żywicielami tego gatunku nicieni, chociaż zarażenie naturalne nie zostało do tej pory wykazane [21].

Badania filogenetyczne

W latach 80. XX wieku rozpoczęto badania nad taksonomią i filogenezą znanych w tym czasie gatunków w oparciu o następujące markery biologiczne: morfologia postaci dojrzałych i larwalnych, ce-

chy torebek larw, możliwość krzyżowego zapłodnienia, inwazyjność i patogenność. Duże znaczenie miał również wskaźnik rozrodczości RCI (stosunek liczby odzyskanych larw mięśniowych do podanej dawki), indeks płodności samic (liczba larw urodzonych w ciągu 1 godziny przez 1 samicę) [53]. Uwzględniano także kryteria zoogeograficzne. Wynsuto wówczas pierwsze sugestie dotyczące kładów.

Jednakże, ze względu na brak wyraźnych kryteriów biologicznych gatunków, niezbędne było rozpoczęcie badań genetycznych i biochemicznych. W badaniach zastosowano metody statystyczne, (i) głównie UPGMA (underweighted pair group method with arithmetic mean), polegające na grupowaniu taksonów według ogólnego podobieństwa lub odległości oraz (ii) parsymonii, która zakłada, że ewolucja przebiega najkrótszą z możliwych dróg [21].

Pierwszy dendrogram dla rodzaju powstał w oparciu o analizę allozymów dla 27 enzymów uzyskanych ze 152 izolatów *Trichinella* [54]. Analiza puli genów była zgodna z aktualną wiedzą dotyczącą gatunków, z wyjątkiem genotypu T6. Podobny wynik uzyskano na podstawie analizy polimorfizmu DNA i allozymów [55].

Dalsze modyfikacje dendrogramu były możliwe po wprowadzeniu do badań mitochondrialnego i rybosomalnego DNA [46]. Główne zmiany dotyczyły lokalizacji wolno żyjących palearktycznych i nearktycznych genotypów. Wyniki elektroforezy wielopunktowej opracowane przy pomocy UPGMA oraz NJ (neighbouring-joining) zakładającej niejednakowe tempo zmian molekularnych wśród gałęzi filogenetycznych, pokazały, że *T. nelsoni* jest gatunkiem wyjściowym dla *T. spiralis* [24, 33]. Natomiast sekwencjonowanie domeny D3 jądrowego rybosomalnego DNA potwierdziło pierwotne pokrewieństwo między *T. nelsoni* a *T. spiralis* oraz pomiędzy *T. nativa* a genotypem T6 [56].

Powyższe badania doprowadziły do opracowania dendrogramu, który wyraźnie wskazuje na odrębność: (i) gatunków otorbiających się i genotypów zarażających tylko ssaki, (ii) gatunków nieotorbiających się zarażających ssaki i gady oraz (iii) gatunków nieotorbiających się zarażających ssaki i ptaki. Dendrogram ten potwierdza również różnicowanie *T. pseudospiralis* na trzy odrębne populacje (amerykańską, kaukaską i australijską).

Literatura

[1] Despommier D. 1990. *Trichinella spiralis*: The worm

- that would be virus. *Parasitology Today* 6: 193–196.
- [2] Bolas-Fernandez F., Wakelin D. 1989. Infectivity of *Trichinella* isolates in mice is determined by host immune responsiveness. *Parasitology* 99: 83–88.
- [3] Pozio E. 2005. The broad spectrum of *Trichinella* host: from cold- to warm-blooded animals. *Veterinary Parasitology* 132: 3–11.
- [4] Moretti A., Fioretti D.P., Pasquali P., Mechelli L., Rossodivita M.E., Polidori G.A. 1996. Experimental infection of fish with *Trichinella britovi*: biological evaluation. *Proceedings of the Ninth International Conference on Trichinellosis, Mexico* 135–142.
- [5] Kapel C.M. 2000. Host diversity and biological characteristics of the *Trichinella* genotypes and their effect on transmission. *Veterinary Parasitology* 93: 263–278.
- [6] Webster P., Kapel C.M. 2005. Studies on vertical transmission of *Trichinella* spp. in experimentally infected ferrets (*Mustela putorius furo*), foxes (*Vulpes vulpes*), pigs, quinea pigs and mice. *Veterinary Parasitology* 130: 255–262.
- [7] Blancou J. 2001. History of trichinellosis surveillance. *Parasite* 8: 16–19.
- [8] Owen R. 1835. Description of a microscopic entozoon infesting the muscles of a human body. *Transactions of the Zoological Society of London* 1: 315–323.
- [9] Gould S.E. 1970. Anatomic pathology. In: *Trichinosis in man and animals*. (Eds. S.E. Gould, C. C. Thomas. Springfield, Illinois, USA: 147–190.
- [10] Britov V.A., Boev S.N. 1972. Taxonomic rank of various strains of *Trichinella* and their circulation in nature. *Vestnik Akademii Nauk Kazachskoj SSR* 28: 27–32 [in Russian].
- [11] Garkavi B.L. 1972. Species of *Trichinella* isolates from wild animals. *Veterinaria* 10: 90–91.
- [12] Kozek W.J. 1971. The molting pattern in *Trichinella spiralis*. I. A light microscope study. II. An electron microscope study. *Journal of Parasitology* 57: 1015–1029.
- [13] Despommier D. 1983. Biology. In: *Trichinella and Trichinosis*. (Ed. W.C. Campbell). Plenum Press, New York and London: 75–151.
- [14] Gabryel P., Gustowska L., Rauhut W., Błotna-Filipiak M. 1985. Transformacja bazofilna komórki mięśniowej myszy w przebiegu zarażenia larwami *Trichinella spiralis*. I. Zarażenie domięśniowe (synchroniczne) larwami w różnym stadium rozwojowym. *Wiadomości Parazytologiczne* 31: 289–295.
- [15] Gabryel P., Gustowska L., Błotna-Filipiak M., Rauhut W. 1994. A new aspects of capsule formation in mice infected with *Trichinella spiralis* larvae. In: *Trichinellosis* (Eds. W.C. Campbell, E. Pozio, F. Bruschi) Istituto Superiore di Sanita Press, Rome, Italy: 153–155.
- [16] Wang C.H., Bell R.G. 1986. *Trichinella spiralis*: newborn larvae migration route in rats reexamined. *Experimental Parasitology* 62: 430–441.

- [17] Kapel C.M. 2001. Sylvatic and domestic *Trichinella* spp. in wild boars; infectivity, muscle larvae distribution and antibody response. *Journal of Parasitology* 87: 309–314.
- [18] Soule C., Dupouy-Camet J., Georges P., Ancelle T., Gillet J.P., Vaissaire J., Delvigne A., Plateau E. 1989. Experimental trichinellosis in horses: Biological and parasitological evaluation. *Veterinary Parasitology* 31: 19–36.
- [19] Kapel C.M., Henriksen S.A., Dietz H.H., Henriksen P., Nansen P. 1994. A study on the predilection sites of *Trichinella spiralis* muscle larvae in experimentally infected foxes (*Alopex lagopus*, *Vulpes vulpes*). *Acta Veterinaria Scandinavica* 35: 125–132.
- [20] Mehlhorn H. 2001. Encyclopedic Reference of Parasitology, 2nd Ed., Springer, Berlin.
- [21] Pozio E., Zarlenga D.S. 2005. Recent advances on the taxonomy, systematics and epidemiology of *Trichinella*. *International Journal for Parasitology* 35: 1191–1204.
- [22] Bolaz-Fernandez F. 2003. Biological variation in *Trichinella* species and genotypes. *Journal of Helminthology* 77: 111–118.
- [23] Pozio E., Zarlenga D.S., La Rosa G. 2001. The detection of encapsulated and non-encapsulated species of *Trichinella* suggests the existence of two evolutive lines in the genus. *Parasite* 8 (2S): S27–S29.
- [24] La Rosa G., Marucci G., Pozio E. 2003. Biochemical analysis of encapsulated and non-encapsulated species of *Trichinella* (Nematoda, Trichinellidae) from cold- and warm-blooded animals reveals a high genetic divergence in the genus. *Parasitology Research* 91: 462–466.
- [25] Zarlenga D.S., La Rosa G., Pozio E., Rosenthal B., 2004. Identification and classification within the genus *Trichinella*, with special emphasis on non-encapsulated species. *Veterinary Parasitology* 125: 75–78.
- [26] Pozio E., Marucci G., Casulli A., Sacchi L., Mukaratirwa S., Foggin C.M., La Rosa G., 2004. *Trichinella papuae* and *Trichinella zimbabwensis* induce infection in experimentally infected varans, caimans, pythons and turtles. *Parasitology* 128: 333–342.
- [27] Pozio E. 2001. New patterns of *Trichinella* infections. *Veterinary Parasitology* 98: 133–148.
- [28] Dupouy-Camet J. 1999. Is human trichinellosis an emerging zoonosis in the European community? *Helminthologia* 36: 201–204.
- [29] Kapel C.M., Gamble H.R. 2000. Infectivity, persistence, and antibody response to domestic and sylvatic *Trichinella* spp. in experimentally infected pigs. *International Journal for Parasitology* 30: 215–221.
- [30] Forbes L.B. 2000. The occurrence and ecology of *Trichinella* in marine mammals. *Veterinary Parasitology* 93: 321–334.
- [31] Pozio E., Kapel C.M.O. 1999. *Trichinella nativa* in sylvatic wild boars. *Journal of Helminthology* 73: 87–89.
- [32] Dick T.A., Pozio E. 2001. *Trichinella* spp. and trichinellosis. In: *Parasitic Diseases of Wild Mammals*, 2nd Ed. (Eds. W.M. Samuel, M.J. Pybus, A.A. Kocan). Iowa State University Press Ames: 380–396.
- [33] La Rosa G., Marucci G., Zarlenga D.S., Casulli A., Zarnke R.L., Pozio E. 2003. Molecular identification of natural hybrids between *Trichinella nativa* and *Trichinella T6* provides evidence of gene flow and ongoing genetic divergence. *International Journal for Parasitology* 33: 209–216.
- [34] Pozio E., La Rosa G., Murrell K.D., Lichtenfels J.R. 1992. Taxonomic revision of the genus *Trichinella*. *Journal of Parasitology* 78: 654–659.
- [35] Murrell K.D., Lichtenfels R.J., Zarlenga D.S., Pozio E. 2000. The systematics of *Trichinella* with a key to species. *Veterinary Parasitology* 93: 293–307.
- [36] Pozio E., La Rosa G. 2000. *Trichinella murrelli* n.sp.: etiological agent of sylvatic trichinellosis in temperate areas of North America. *International Journal for Parasitology* 86: 134–139.
- [37] Pozio E., Pence D.B., La Rosa G., Casulli A., Henke S.E. 2001. *Trichinella* infection in the southwestern United States. *Journal of Parasitology* 87: 1208–1210.
- [38] Ancelle T., Dupouy-Camet J., Bougnoux M.E., Fourrestie V., Petit H., Mougeot G., Nozais J.P., Lapiere J. 1988. Two outbreaks of trichinosis caused by horse meat in France in 1985. *American Journal of Epidemiology* 127: 1302–1311.
- [39] Nagano J., Wu Z., Matsuo A., Pozio E., Takahashi Y. 1999. Identification of *Trichinella* genotype by polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I gene. *International Journal for Parasitology* 29: 1113–1120.
- [40] Pozio E., Pagani P., Marucci G., Zarlenga D.S., Hoberg E.P., DeMeneghi D., La Rosa G., Rossi L. 2005. *Trichinella britovi* etiological agent of sylvatic trichinellosis in the Republic of Guinea (West Africa) and a re-evaluation of geographical distribution for encapsulated species in Africa. *International Journal for Parasitology* 35: 955–960.
- [41] Bura M.W., Willett W.C. 1977. An outbreak of trichinosis in Tanzania. *East African Medicine Journal* 54: 185–193.
- [42] Theodoropoulos G., Kapel C.M.O., Webster P., Saravanos L., Zaki J., Koutsotolis K. 2000. Infectivity, predilection sites, and freeze tolerance of *Trichinella* spp. in experimentally infected sheep. *Parasitology Research* 86: 401–405.
- [43] Obendorf D.L., Clarke K.P. 1992. *Trichinella pseudospiralis* infections in free-living Tasmanian birds. *Journal of Helminthological Society of Washington* 59: 144–147.
- [44] Obendorf D.L., Handler J.H., Mason R.W., Clarke K.P., Forman A.J., Hooper P.T., Smith S.J., Holdsworth M. 1990. *Trichinella pseudospiralis* infection

- in Tasmanian wildlife. *Australian Veterinary Journal* 67: 108–110.
- [45] Zarlenga D.S., Aschenbrenner R.A., Lichtenfels J.R. 1996. Variations in microsatellite sequences provide evidence for population differences and multiple ribosomal gene repeats within *Trichinella pseudospiralis*. *Journal of Parasitology* 82: 534–538.
- [46] La Rosa G., Marucci G., Zarlenga D.S., Pozio E. 2001. *Trichinella pseudospiralis* populations of the Palearctic region and their relationship with populations of the Nearctic and Australian regions. *International Journal for Parasitology* 31: 297–305.
- [47] Pozio E., Kapel C.M., Gamble H.R. 1999. Specificity and sensitivity of random amplified polymorphic DNA analysis for the identification of single larvae of *Trichinella* after experimental infection of pigs. *Parasitology Research* 85: 504–506.
- [48] Pozio E., Owen I.L., La Rosa G., Sacchi L., Rossi P., Korona S. 1999. *Trichinella papuae* n. sp. (Nematoda), a new non-encapsulated species from domestic and sylvatic swine of Papua New Guinea. *International Journal for Parasitology* 29: 1825–1839.
- [49] Owen I.L., Sims L.D., Wigglesworth M.C., Puana I. 2000. Trichinellosis in Papua New Guinea. *Australian Veterinary Journal* 78: 698–701.
- [50] Pozio E., Owen I.L., Marucci G., La Rosa G. 2005. Inappropriate feeding practice favours the transmission of *Trichinella papuae* from wild pigs to saltwater crocodiles in Papua New Guinea. *Veterinary Parasitology* 127: 245–251.
- [51] Owen I.L., Gomez Morales M.A., Pezzotti P., Pozio E. 2005. *Trichinella* infection in a hunting population of Papua New Guinea suggests an ancient relationship of *Trichinella* with human beings. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 99: 618–624.
- [52] Pozio E., Foggin C.M., Marucci G., La Rosa G., Sacchi L., Korona S., Rossi P., Mukaratirwa S. 2002. *Trichinella zimbabwensis* n.sp. (Nematoda), a new non-encapsulated species from crocodiles (*Crocodylus niloticus*) in Zimbabwe also infecting mammals. *International Journal for Parasitology* 32: 1787–1799.
- [53] Cabaj W., Przyjałkowski W. 1987. Biological characteristics of *Trichinella spiralis* and *Trichinella pseudospiralis* infections in mice. *Acta Parasitologica Polonica* 32: 195–204.
- [54] La Rosa G., Pozio E., Rossi P., Murrell K.D. 1992. Allozyme analysis of *Trichinella* isolated from various host species and geographic regions. *Journal of Parasitology* 78: 641–646.
- [55] Bandi C., La Rosa G., Bardin M.G., Damiani G., Comincini L., Tasciotti L., Pozio E. 1995. Random amplified polymorphic DNA fingerprints of the eight taxa of *Trichinella* and their comparison with allozyme analysis. *Parasitology* 110: 401–407.
- [56] Gasser R.B., Hu M., El-Osta Y.G., Zarlenga D.S., Pozio E. 2004. Non-isotopic single standard conformation polymorphism analysis of sequence variability in ribosomal DNA expansion segments within the genus *Trichinella* (Nematoda: Adenophorea). *Electrophoresis* 25: 3357–3364.

Wpłynęło 14 lipca 2006

Zaakceptowano 18 lipca 2006