

HIRVIELÄIMET *TAENIA*-SUVUN HEISIMATOJEN
VÄLI-ISÄNTINÄ

ELK ANTTI LAVIKAINEN

KLIINISEN TUOTANTOELÄINLÄÄKETIETEEN OSASTO
TUOTANTOELÄINTEN TERVEYDEN- JA SAIRAANHOITO
ELÄINLÄÄKETIETEELLINEN TIEDEKUNTA
HELSINGIN YLIOPISTO

LISENSIAATIN TUTKIELMA

2010

Tiedekunta/Osasto - Fakultet/Sektion – Faculty Eläinlääketieteellinen tiedekunta		Laitos - Institution – Department Kliinisen tuotantoeläinlääketieteen osasto	
Tekijä - Författare – Author ELK Antti Lavikainen			
Työn nimi - Arbetets titel – Title Hirvieläimet <i>Taenia</i> -suvun heisimatojen väli-isäntinä			
Oppiaine - Läroämne – Subject Tuotantoeläinten terveyden- ja sairaanhoito			
Työn laji - Arbetets art – Level Lisensiaatin tutkielma		Aika - Datum – Month and year 2010	Sivumäärä - Sidoantal – Number of pages 40
<p>Tiivistelmä - Referat – Abstract</p> <p>Tässä kirjallisuuskatsauksessa perehdytään hirvieläimissä esiintyviin <i>Taenia</i>-lajeihin – niiden elämäntietoon, esiintymisalueisiin, taksonomiaan, tunnistukseen ja merkitykseen. <i>Taenia</i> on yksi lääketieteellisesti ja eläinlääketieteellisesti tärkeimmistä heisimatosuuvuista, koska siihen kuuluu merkittäviä zoonoottisia lajeja ja toisaalta lajeja, jotka aiheuttavat tuotantotappioita kotieläintaloudessa. Pohjoisella pallonpuoliskolla hirvieläimet toimivat useiden <i>Taenia</i>-lajien väli-isäntinä. Suomessa hirvieläimillä on taloudellista ja kulttuurillista arvoa metsästysperinteiden ja poronhoidon takia.</p> <p><i>Taenia</i>-suvun heisimadot ovat nisäkkäiden loisia. Niiden elämäntietoon kuuluu pääisäntä, lihaa syövä nisäkä, jonka suolistossa loisen aikuisvaihe elää, ja väli-isäntä, yleensä kasvissyöjä, jonka elimistöön muodostuu loisen rakkulamainen toukka. Pääisäntä saa tartunnan syömällä toukkarakkulan väli-isännän kudosten mukana. Pääisännän <i>Taenia</i>-tartunta on yleensä varsin vähäoireinen. Väli-isäntä saa tartunnan syömällä pääisännän ulosteiden mukana ympäristöön levinneitä madonmunia. Väli-isännän oireet riippuvat kystien määrästä ja sijainnista. Sorkkaeläimissä esiintyy kahdentyyppisiä <i>Taenia</i>-rakkuloita: kystikerkus-tyyppin kysta sisältää yhden toukan ja kenurus-tyyppisessä on useita suvuttomasti lisääntyneitä toukkia.</p> <p><i>Taenia</i> muodostaa <i>Echinococcus</i>-suvun kanssa heimon Taeniidae. <i>Taenia</i>-lajeja lasketaan tällä hetkellä olevan 43. Suvun evoluutiohistoriaa on tutkittu rakenteellisten ominaisuuksien ja DNA-sekvenssien avulla. <i>Taenia</i>-loisten yhteinen kantamuoto eli jyrsojoiden ja todennäköisesti näätäeläintyyppisten petoeläinten välisessä elämäntierossa. Jyrsojia väli-isäntinä käyttävät lajit ovat evolutiivisesti vanhempia ja sorkkaeläimiä käyttävät nuorempia. Siirtyminen sorkkaeläinväli-isäntiin oli <i>Taenia</i>-lajien evoluutiossa yksittäinen tapahtuma. Kaikki hirvieläimiä käyttävät lajit eivät ole toistensa lähimpiä sukulaisia, joten siirtyminen hirvieläimiin on tapahtunut sorkkaeläimissä loisivien lajien evoluution aikana useampaan kertaan.</p> <p>Hirvieläimissä esiintyy kuusi <i>Taenia</i>-lajia: <i>T. hydatigena</i>, <i>T. krabbei</i> sensu lato, <i>T. multiceps</i>, <i>T. omissa</i>, <i>T. parenchymatosa</i> ja <i>T. sagina</i> -lajin pohjoinen kanta. Näistä kolmen ensimmäisen levinneisyys on hyvin laaja, <i>T. omissa</i> esiintyy varmuudella vain Pohjois- ja Etelä-Amerikassa ja viimeiset kaksi lajia Venäjän pohjoisosissa. Lajeista kaksi on zoonoottisia: <i>T. saginata</i> -lajin pääisäntä on ihminen ja <i>T. multiceps</i> -lajin toukkarakkula voi harvoin muodostua myös ihmiseen. <i>Taenia omissa</i> -lajin pääisännät ovat kissaeläimiä ja muiden lajien tyypillisesti koiraeläimiä. Väli-isäntien suhteen <i>T. omissa</i> -laji rajoittuu lähinnä valkohäntäkauriiden sukuun ja <i>T. saginata</i> -lajin pohjoinen kanta poroihin, muut lajit eivät vaikuta olevan kovin tarkkoja väli-isännistään hirvieläinten heimon sisällä. Yleisimpiä lajeja hirvieläimissä ovat <i>T. hydatigena</i>, <i>T. krabbei</i> sensu lato ja <i>T. parenchymatosa</i>; <i>T. omissa</i> -lajinkin esiintyvyys voi alueellisesti olla varsin korkea. <i>Taenia saginata</i> -lajin pohjoinen kanta taas on levinneisyysalueellaan Siperiassa ilmeisen harvinainen poroissa, ja sen esiintyminen liittyy porojen raakojen aivojen käyttöön ihmisravintona. <i>Taenia multiceps</i> -laji käyttää hirvieläimiä väli-isäntinä vain satunnaisesti.</p> <p>Erotusdiagnostisina vaihtoehtoina <i>Taenia</i>-rakkuloille ovat lähinnä kasvaimet tai synnynnäiset kystiset muutokset ja muiden loisten aiheuttamat kystat. <i>Taenia</i>-kystien lajinmääritys perustuu maantieteelliseen löytöpaikkaan, väli-isäntälajiin ja kystan ominaisuuksiin (tyyppi, koko ja sijainti elimistössä). Tunnistus voidaan varmistaa toukan scolex-osan koukkujen määrän, koon ja muotojen avulla tai molekyylogeneettisin menetelmin. Voimakas <i>Taenia</i>-loistartunta voi akuuttivaiheessa johtaa väli-isännän kuolemaan. Pitemmän ajan kuluessa tartunta voi johtaa väli-isännän kunnan heikkenemiseen, painon laskuun ja kasvun hidastumiseen. Erityisen kohtalokas on <i>T. multiceps</i> -tartunta, jossa kystat muodostuvat useimmiten aivoihin. <i>Taenia</i>-tartunnat aiheuttavat taloudellisia tappioita lihantarkastuksessa yhteydessä tehtyjen elinten ja ruhojen hylkäykseen takia.</p> <p>Suomesta on löydetty <i>Taenia</i>-kystia poroista, hivistä ja valkohäntäkauriista. Havaittuja lajeja ovat <i>T. hydatigena</i> ja <i>T. krabbei</i> sensu lato. Kystien esiintyvyys on kuitenkin matala ja taloudellinen merkitys vähäinen. Luonnonvaraisten petoeläinten kantojen runsastuminen, porokoirien käytön lisääntyminen ja koirien raakaravinnon suosion kasvu voivat kuitenkin lisätä kystalöydösten määrää tulevaisuudessa.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords <i>Taenia</i> , Taeniidae, Cestoda, hirvieläimet			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Viikin tiedekirjasto			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information Työn johtaja: professori Timo Soveri Työn ohjaaja: dosentti Antti Oksanen			

SISÄLLYSLUETTELO

1 JOHDANTO	1
2 <i>TAENIA</i> -LOISTEN ELÄMÄNKIERTO JA VAIKUTUKSET ISÄNTÄ- ELÄINTENSÄ TERVEYDENTILAAN	1
2.1 Tenioosi – <i>Taenia</i> -tartunta pääisännässä	2
2.2 Munat <i>Taenia</i> -tartunnan välittäjinä	4
2.3 Kystikerkoosi, kenuroosi, strobilokerkoosi ja armatetrathyridioosi – väli- isännän <i>Taenia</i> -tartunnat	4
3 TAKSONOMIA JA POLVEUTUMISHISTORIA	8
3.1. <i>Taenia</i> -suvun taksonomian vaiheet	8
3.2 <i>Taenia</i> -lajien polveutumishistoria	9
4 HIRVIELÄIMISSÄ TAVATUT <i>TAENIA</i> -LAJIT	10
4.1 <i>Taenia hydatigena</i>	12
4.2 <i>Taenia krabbei</i> sensu lato	14
4.3 <i>Taenia multiceps</i>	16
4.4 <i>Taenia omissa</i>	17
4.5 <i>Taenia parenchymatosa</i>	19
4.6 <i>Taenia saginata</i> -loisen pohjoinen kanta	20
5 HIRVIELÄINTEN <i>TAENIA</i> -KYSTIEN TUNNISTAMINEN	22
6 HIRVIELÄINTEN <i>TAENIA</i> -LAJIT SUOMESSA	27
6.1 Porot	27
6.2 Villit hirvieläimet	28
6.3 Hirvieläinten <i>Taenia</i> -tartuntojen merkitys	29
KIRJALLISUUSLUETTELO	31

1 JOHDANTO

Taenia-suvun* heisimadot (luokka Cestoda, lahko Cyclophyllidea, heimo Taeniidae) ovat nisäkkäiden loisia. Lääketieteelliseltä ja eläinlääketieteelliseltä kannalta *Taenia* on yksi tärkeimmistä heisimatosuvuista, koska siihen kuuluu merkittäviä zoonoottisia lajeja ja toisaalta lajeja, jotka aiheuttavat tuotantotappioita kotieläintaloudessa (Hoberg 2002). Raskain sosioekonominen vaikutus *Taenia*-lajeilla on trooppisen ja lauhkean vyöhykkeen kehitysmaissa. *Taenia*-loiset ovat kuitenkin levittäytyneet kaikkialle, missä niiden elämänkierrolle välttämättömiä maanisäkkäitä esiintyy.

Pohjoisella pallonpuoliskolla, erityisesti tundra- ja havumetsävyöhykkeillä, hirvieläimet (heimo Cervidae)** toimivat useiden *Taenia*-lajien väli-isäntinä (Jones & Pybus 2001). Suomessa hirvieläimillä, lähinnä hirtillä (*Alces alces*) ja puolikesyllä porolla (*Rangifer tarandus*), on taloudellista ja erityistä kulttuurillista arvoa metsästysperinteiden ja poronhoidon takia. Tässä kirjallisuuskatsauksessa perehdytään hirvieläimissä esiintyviin *Taenia*-lajeihin – niiden elämänkiertoon, esiintymisalueisiin, taksonomiaan ja tunnistukseen.

2 TAENIA-LOISTEN ELÄMÄNKIERTO JA VAIKUTUKSET ISÄNTÄ-ELÄINTENSÄ TERVEYDENTILAAN

Taenia-suvun heisimatojen elämänkiertoon kuuluu kaksi nisäkäsistäntää: pääisäntä, jonka suolistossa loisen aikuisvaihe elää, ja väli-isäntä, jonka elimistöön muodostuu loisen rakkulamainen toukkamuoto (van Beneden 1874). Pääisäntä on lihaa syövä eläin, joka useimmiten kuuluu petoeläinten (Carnivora) lahkoon (Abuladze 1970, Hoberg 2006). Väli-isäntä taas on pääsääntöisesti kasvissyöjä, joko jyrsijä (Rodentia), jäniseläin

* Lääketieteen sanakirjan (Nienstedt ym. 2000) mukaan suomenkielinen nimitys olisi joko taenia, tenia tai teenia; koska suomenkielinen kirjoitusasu ei ole vakiintunut, tässä katsauksessa käytetään vain tieteellistä sukunimeä.

** Tässä katsauksessa noudatetaan nisäkkäiden tieteellisten nimien osalta teosta Wilson & Reeder 2005 ja suomenkielisten nimien osalta nisäkäsnnimistötoimikunnan ehdotusta (<<http://www.luomus.fi/nisakkaat/>>, haettu 15.3.2010).

(Lagomorpha) tai sorkkaeläin (Artiodactyla). Loisen elämänkiertoa ylläpitää pääisännän ja väli-isännän välinen peto-saalissuhde.

2.1 Tenioosi – *Taenia*-tartunta pääisännässä

Pääisäntä saa *Taenia*-loisen suoleensa syömällä madon toukkarakkulan väli-isännän kudosten mukana. Prepatenssi, eli aika ennen madon kypsymistä munia tuottavaksi aikuiseksi, vaihtelee *Taenia*-lajista riippuen tyypillisissä pääisännissä hieman yli kahdesta viikosta muutamaan kuukauteen (Foreyt 2001, Heyneman 1996, Iwaki ym. 1996, Sweatman & Henshall 1962), madon pituus taas vajaasta viidestä sentistä useisiin metreihin (Abuladze 1970). Mato on kaksineuvoinen ja absorboi tarvitsemansa ravinnon isännän suolensisällöstä pintansa, tegumentin, läpi (Castro 1996). Se kiinnittyy suolen limakalvoon scolex-osallaan, jossa on tarttumiseen erikoistuneet rakenteet: neljä imukuppia ja useimmilla lajeilla kärsämäinen tai kupumainen rostellum, jonka huipussa on kruunuksi (corona) järjestäytyneenä yleensä kaksi riviä kitiinikoukkuja (Abuladze 1970, Castro 1996). Scolexin takana olevassa cervixissä, "kaulassa", syntyvät jaokkeet, joista muodustuu strobila, madon "ruumis". Jaokkeet täyttyvät kypsyessään munilla ja siirtyvät uusien jaokkeiden synnyn myötä kohti madon loppupäätä, kunnes irtoavat ja kulkeutuvat ulostemassan mukana ulos isännän suolistosta. Irronneet jaokkeet voivat myös liikkua aktiivisesti (Abuladze 1970).

Pääisännän *Taenia*-tartunta, tenioosi, ei yleensä aiheuta merkittäviä oireita (Abuladze 1970). Tämän voi ajatella olevan madon elämänkierron kannalta mielekäästä – hyväkuntoinen isäntä voi vilkkaasti liikkuessaan levittää munia tehokkaammin kuin sairauden heikentämä. Osa tartunnan saaneista kuitenkin oireilee merkittävästi (Abuladze 1970, Heyneman 1996). Oireet johtunevat pääosin matojen aiheuttamista limakalvovaurioista ja -ärsytyksestä, jotka johtavat suolen eritystoiminnan ja motoriikan häiriöihin ja heikentävät ravinteiden imeytymistä (Abuladze 1970). Koirilla voi esiintyä koliikkia, ripulia ja ummetusta, ruokahalun muutoksia, kutinaa peräaukon seudussa, levottomuutta, väsymystä, anemiaa, kouristuksia ja karvan laadun heikkenemistä. Voimakkaasta tartunnasta voi seurata suolen tukos, tuppeuma tai puhkeaminen tai mato-oksennuksiin liittyvä aspiraatiopneumonia. Myös turkiseläimillä ja kissoilla taudinkuva voi olla samantyyppinen.

Kolme *Taenia*-lajia (*T. asiatica*, *T. saginata* ja *T. solium*) käyttää ihmistä pääisäntään (Craig & Ito 2007). Taudinkuva on ihmisellä yleensä vähäoireinen (Heyneman 1996, Craig & Ito 2007) kuten muillakin *Taenia*-heisimatojen pääisännillä. *Taenia saginata* -infektion (ja epäilemättä myös lähisukuisen *T. asiatica* -loisen aiheuttaman tartunnan) oireet ovat lähinnä samoja kuin yllä mainitut tenioosioireet koirilla, erityisen piinalliseksi mainitaan usein esiintyvä liikkuvien jaokkeiden aiheuttama peräaukon ärsytys (Craig & Ito 2007, Gemmell ym. 1983, Heyneman 1996, Kiritšek ym. 1986). Harvinaiset komplikaatiotkin ovat vastaavia kuin *Taenia*-lajien muilla pääisännillä: scolexin aiheuttama suolen perforaatio, voimakkaaseen infektiin liittyvä tukos, madon jaokkeiden aspiraatio oksentamisen seurauksena ja jaokkeiden provosoima sappitietukos tai appendisiitti (Gemmell ym. 1983, Heyneman 1996). *Taenia solium* -loisen aiheuttamat oireet ovat samantyyppisiä, tosin ehkä lievempiä. *Taenia solium* -loisella on selvät kiinnitymiskoukut, jotka käytännössä puuttavat *T. saginata* ja *T. asiatica* -lajeilta, mutta käsitykset koukkujen aiheuttaman mahdollisen limakalvovaurion merkityksestä ovat ristiriitaisia. *Taenia solium* -loisen segmenttien liike on heikompaa, joten peräaukon ärsytysoireita, sappitietukoksia ja appendisiittia ei esiinny.

Tenioosin diagnostiikka perustuu madonmunien osoittamiseen ulostenäytteestä esim. flotaatiomenetelmällä tai formaliini-etyyliasetatikonsentroinnilla (Foreyt 2001, HUSLAB 2010). Koska Taeniidae-heimon heisimatojen munat ovat hyvin samannäköisiä, on lajitason diagnostiikkaa varten käytössä ja kehitteillä antigeenitestejä ja PCR-pohjaisia DNA-testejä (Craig & Ito 2007, Mathis & Deplazes 2006, Peter Deplazes, Universität Zürich, henk.koht. tiedonanto 2010). Diagnoosi voidaan tehdä myös tunnistamalla ulosteesta tai perianaalialueelta löytyviä jaokkeita morfologisesti tai PCR-testeillä (Craig & Ito 2007, Foreyt 2001, Heyneman 1996). Tenioosi hoidetaan heisimatoihin tehoavilla lääkkeillä, joista Suomessa on rekisteröity eläimille fenbendatsoli ja pratsikvanteli ja ihmisille niklosamidi (Lääketietokeskus 2009a, 2009b).

2.2 Munat *Taenia*-tartunnan välittäjinä

Aikuisen *Taenia*-madon munantuotantokapasiteetti on valtava. Yhdessä kypsässä *T. solium* -jaokkeessa arvioidaan olevan noin 40 000–50 000 munaa (Gemmell ym. 1983, Pawlowski 2002), kun taas laskelmat *T. saginata* -segmentin munasisällöstä vaihtelevat välillä 50 000–130 000 (Heyneman 1996, Schapiro 1937). *Taenia hydatigena* -madon päivittäisen tuotannon on arvioitu olevan noin 100 000 ja *T. solium* -madon 300 000 munaa, mutta *T. saginata* -loisen on laskeskeltu yltävän 0,75–1,6 miljoonaan munan tuotantoon (Gemmell ym. 1983, Gregory 1976 ks. Jones & Pybus 2001, Pawlowski 2002, Schapiro 1937). Jopa kymmenien vuosien pituisen elämänkaarensa aikana *T. saginata* voi siis tuottaa toistakymmentä miljardia munaa (Schapiro 1937).

Taenia-loisen muna sisältää kuusikoukkuisen ("hexacanth") alkion eli ns. onkosfääritoukan, joka on tiiviin kuoren suojaama (Abuladze 1970, Jones & Hunt 1983). Munat säilyvät tartuntakykyisinä erityisesti viileissä ja kosteissa olosuhteissa kuukausia, jopa yli vuoden (Gemmell ym. 1983). Ainakin *T. hydatigena* ja *T. saginata* -lajien segmentit voivat itse aktiivisesti vaeltaa jopa metrejä ulostekikkareen ulkopuolelle ja takertua kasvillisuuteen. Myös hyönteisten, kuten ulosteilla ruokailevien kärpästen ja kuoriaisten, on todettu kuljettavan *Taenia*-munia joko suolensa sisällä tai ulkopinnallaan (Gemmell ym. 1983, Laws 1968). Munat voivat tahmeutensa tai sähköisen varauksen ansiosta takertua pölyhiukkasiin, eläinten turkkiin tai kasvillisuuteen. Tuulesta munien levittäjänä on niukasti näyttöä; niiden herkkyys kuivumiselle ei tue tuulen roolia levitysprosessissa. Sen sijaan vesivirrat voivat kuljettaa munia kymmeniä kilometrejä (Gemmell ym. 1983).

2.3 Kystikerkoosi, kenuroosi, strobilokerkoosi ja armatetrathyridioosi – väli-isännän *Taenia*-tartunnat

Väli-isäntä saa *Taenia*-loistartunnan syömällä madon munia tyypillisesti ravintonsa mukana, esim. kontaminoituneesta laitumesta (Abuladze 1970). Toisinaan tartunnan syynä voi olla suoranainen ulosteensyönti, esim. ihmisen ulosteet sian *T. solium* -tartunnan lähteenä (Craig & Ito 2007). Toinen erityisesti *T. solium* -loiseen liittyvä ilmiö on autoinfektio: matoa suolistossaan kantava ihminen (pääisäntä) voi saada

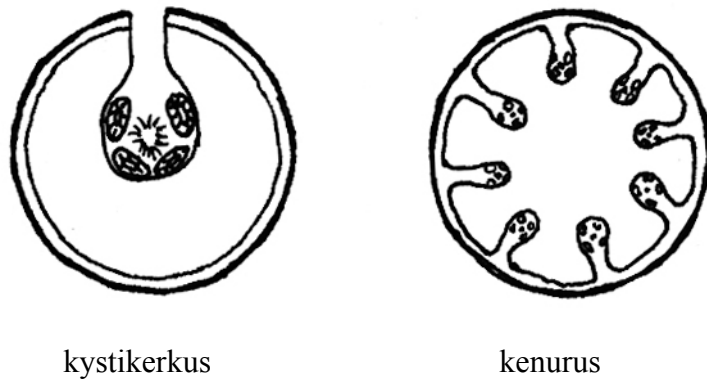
itseltään feko-oraalireittiä tartunnan puutteellisen henkilökohtaisen hygienian takia ja joutuu näin väli-isännän rooliin.

Väli-isännän ohutsuolessa onkosfääri kuoriutuu ja tunkeutuu suolen seinämän läpi (Barker ym. 1993). Sitten se kulkeutuu imuneste- ja/tai verenkierron välityksellä kudoksiin. Eräät lajit päätyvät porttilaskimoveren mukana maksaan ja jäävät sinne tai vaeltavat maksasta vatsakalvolle, toiset taas ajautuvat verenkierron mukana edelleen keuhkoihin jääden sinne tai jatkaen muihin kudoksiin, kuten lihaksiin (Abuladze 1970). Kudoksissa vaeltava toukka aiheuttaa yleensä lievän akuutin tulehdusreaktion (Monlux & Monlux 1972). Aiemmin altistuneille eläimille voi kuitenkin tulla voimakas eosinofiilinen reaktio.

Kohdekudoksessa onkosfääristä kehittyy rakkulamainen toukka, metakestodi (Barker ym. 1993). Kehityksen aikana toukka voi edelleen jonkin verran vaeltaa ja aiheuttaa kudosreaktion, joka esim. maksassa voi näkyä nekroottisina juosteina (Barker ym. 1993, Jones & Hunt 1983). Kystan muodostuttua sitä ympäröivä krooninen kudosreaktio on yleensä varsin lievä, solukuvaltaan makrofagi- ja lymfosyyttivaltainen (Monlux & Monlux 1972). Kystan seinämä on kaksiosainen muodostuen ohuesta isäntäperäisestä sidekudoskerroksesta ja loisperäisestä kerroksesta. Kystat ovat useimmiten pitkäikäisiä. Ajan kuluessa tai immuunijärjestelmän toiminnan seurauksena loinen voi kuitenkin kuolla, jolloin granulomatoottinen reaktio hävittää degeneroituneen kystan ja jäljelle jää kalkkeutunutta fibroottista massaa (Barker ym. 1993, Blažek ym. 1986, Jones & Hunt 1983, Monlux & Monlux 1972).

Taenia-metakestodit on jaoteltu rakenteensa perusteella neljään päätyyppiin (Abuladze 1970). Yleisimpiä ovat kystikerkus- ja kenurus-tyyppiset rakkulat (kuva 1), joihin kuuluvat myös kaikki sorkkaeläimiltä tavatut *Taenia*-kystat. Kystikerkus on nesteen täyttämä ohutseinäinen läpikuultava rakkula, jonka sisällä on seinämässä kiinni sisäänkääntynyt scolex. Kenurus on muuten rakenteeltaan vastaava, mutta sen sisäseinässä on useita scolexeja, joista kustakin voi muodostua pääisäntään päästyään uusi mato. Myös kystikerkus voi lisääntyä suvuttomasti, esim. *T. crassiceps* -kystikerkus voi silmikoida ulkopuolelleen ja *T. pisiformis* sisäpuolelleen tytärkystia. *Taenia mustelae* -laji kykenee muodostamaan sekä kystikerkus- että kenurus-tyypin metakestodeja (Freeman 1956). Kolmas metakestodityyppi on strobilokerkus,

kystikerkuksen muunnelma, jossa on scolexin jatkeena jaokkeinen strobila ja lopuksi kaudaalinen rakkulaosa (Abuladze 1970, Barker ym. 1993). Esim. *T. taeniaeformis*, kotikissaa pääisäntäänään käyttävä *Taenia*-laji, muodostaa väli-isännissään jyrsijöissä strobilokerkus-toukan (Abuladze 1970). Neljäs tyyppi on armatetrathyridium, jolla ei ole varsinaista rakkularakennetta, vaan pitkä valejaokkeinen ruumis, jonka laajentuneessa etuosassa on sisäänkääntynyt scolex. Armatetrathyridium elää vapaana ruumiinonteloissa. Koiraeläinten (heimo Canidae) ja jyrsijöiden välisessä elämänkierrossa elävällä *T. polyacantha* -lajilla on armatetrathyridium-tyypin toukka.



Kuva 1. Kystikerkus ja kenurus -rakkuloiden rakenne (Abuladzen, 1970, mukaan).

Voimakas *Taenia*-infektio voi johtaa akuutissa vaiheessa väli-isännän kuolemaan, jonka syynä on kudoksissa vaeltavien onkosfäärien ja kehittyvien kystien aiheuttamat verenvuodot ja reaktiot, esim. hepatiitti (Abuladze 1970, Jones & Hunt 1983). Kystien muodostuttua tautia nimitetään metakestodityypin mukaan, useimmiten siis kystikerkoosiksi tai kenuroosiksi*. Taudinkuva riippuu kystien sijainnista, koosta ja lukumäärästä. Vatsakalvolla ja ihonalaiskudoksessa sijaitsevasta kystasta aiheutuu yleensä varsin vähän harmia, mutta esim. sydämessä tai keskushermostossa sijaitsevat rakkulat voivat aiheuttaa vakavia oireita ja johtaa kuolemaan. Vaikka taudinkuva onkin usein epämääräinen ja vähäoireinen, voi krooninen tauti johtaa väli-isännän painon ja

* Latinan sanojen cysticercosis ja coenurosis mukaan. Lääketieteen sanakirja (Nienstedt ym. 2000) tuntee kystikerkoosista englanninkielistä äänneasua jäljittelevät nimitykset systiserkoosi ja kystiserkoosi, kenuroosia ei mainita.

maidontuotannon laskuun, karvapeitteen laadun heikkenemiseen ja nuorten eläinten kasvun hidastumiseen (Abuladze 1970). Väli-isännän kunnan huononeminen voi altistaa sen saaliiksi joutumiselle ja näin edesauttaa loisen elämänkiertoa. On myös kokeellisesti osoitettu, että ainakin *T. crassiceps* -metakestodia kantavan jyrksijäväli-isännän käyttäytyminen muuttuu petoeläinkontaktissa, mikä saattaa lisätä väli-isännän riskiä tulla syödyksi (Gourbal ym. 2001). Käytösmuutoksen syntymekanismi on tuntematon.

Muutamit *Taenia*-lajit voivat muodostaa metakestodirakkuloita myös ihmiseen (Hoberg 2002). Kaikkein yleisin ihmisellä on *T. solium* -kystikerkoosi. Loisen normaali väli-isäntä on sika ja pääisäntä ihminen. *Taenia solium* -kystikerkkukset muodostuvat ihmisellä erityisesti keskushermostoon, mutta myös ihonalaiskudokseen ja lihaksiin (Heyneman 1996). Neurokystikerkoosi on yksi tärkeimmistä epilepsian aiheuttajista loisen endeemisillä alueilla kehitysmaissa (Caprio & Hauser 2002). Harvinaisempia ihmistä infektoivia lajeja ovat *T. multiceps*, *T. serialis*, *T. crassiceps* ja *T. taeniaeformis*, joista ensimmäinen aiheuttamia tartuntoja on kuvattu satoja eri puolilta maailmaa muiden lajien jäädessä satunnaistapausten aiheuttajiksi (Hoberg 2002). *Taenia multiceps* -kenurukset esiintyvät ihmisellä lähinnä aivoissa.

Ihmisellä kystikerkoosin ja kenuroosin diagnostiikka perustuu kuvantamistutkimuksiin, biopsioihin ja *T. solium* -kystikerkoosin kohdalla myös serologiaan (Garcia 2007). Hoitona käytetään kystien kirurgista poistamista ja loislääkkeitä (alabendatsolia ja pratsikvantelia). Eläimillä diagnoosi pohjautuu pitkälti taudinkuvaan ja lihantarkastuslöydöksiin (Abuladze 1970, Herenda & Franco 1991). Nautojen *T. saginata* ja sikojen *T. solium* -kystikerkoosien toteamiseksi on kehitetty serologisia testejä, mutta niitä ei ole vielä saatavilla kaupallisina versioina eikä varsinkaan kehitysmaissa, missä tarve olisi suurin (Wanzala ym. 2007, Sikasunge ym. 2008). Vaikka neuvostoliittolaisessa eläinlääketieteellisen kirurgian käsikirjassa (Plakhotin 1982) on tarkat ohjeet lampaan *coenurus cerebralis* -kystan poistoleikkauksesta trepanatioaukon kautta ja vaikka oksfendatsoli on todettu tehokkaaksi lääkkeeksi sian *T. solium* -tartunnan hoidossa (Sikasunge ym. 2008), ei tuotantoeläinten *Taenia*-infektioita käytännössä hoideta. Tuotantoeläimille on myös kehitetty tehokkaita rekombinanttitekniikalla tuotettavia onkosfääriantigeenirokotteita kolmea *Taenia*-lajia

(*T. ovis*, *T. saginata* ja *T. solium*) vastaan, mutta nekään eivät ole toistaiseksi tulleet yleiseen käyttöön taloudellisesti kannattamattomina (Lightowers 2006).

3 TAKSONOMIA JA POLVEUTUMISHISTORIA

3.1 *Taenia*-suvun taksonomian vaiheet

1700-luvulla monet erilaiset heisimadot, mm. *Diphyllobothrium*, luokiteltiin karkeasti samaan *Taenia*-sukuun (Grove 1990). Kuitenkin varsinaisten *Taenia*-loisten aikuis- ja toukkamuotojen luultiin pitkään edustavan tyystin eri lajeja (Abuladze 1970). Näiltä ajoilta periytynee edelleenkin käytössä oleva tapa kutsua *Taenia*-metakestodeja erehdyttävästi tieteellisiltä kalskahtavilla kaksiosaisilla nimillä, kuten esim. cysticercus cellulosae (*T. solium* -metakestodi). Kun 1800-luvulla viimein ymmärrettiin kystan ja aikuisen madon edustavan samaa lajia, tehtiin edelleen virhetulkintoja ja esitettiin, että toukkamuoto on vain epäonnisesti väärään isäntään harhautunut, sairas ja pöhötynyt olento (van Beneden 1874).

Nykyään *Taenia* muodostaa *Echinococcus*-suvun kanssa heimon Taeniidae (Hoberg ym. 2000). Vielä 1900-luvun loppupuoliskolla oli Taeniidae-heimon sukujen lukumäärästä suurta erimielisyyttä, kaikkiaan siihen on esitetty kuuluvan 15 erinimistä sukua (Abuladze 1970, Hoberg ym. 2000, Verster 1969). Näistä viisi (*Cladotaenia*, *Paracladotaenia*, *Anoplotaenia*, *Dasyurotaenia* ja *Insinuarotaenia*) on sittemmin siirretty muihin heimoihin merkittävien rakenteellisten ja yksilönkehityksellisten erojen takia, loput on yhdistetty sukuihin *Taenia* ja *Echinococcus* (Hoberg ym. 2000). Vanha toukkamuotojen rakenne-eroihin perustuva jaottelu todettiin perusteettomaksi, ja näinollen *Alveococcus*-suku sisällytettiin *Echinococcus*-sukuun ja *Fimbriotaenia*, *Hydatigera*, *Multiceps* ja *Tetratirotaenia* luettiin *Taenia*-sukuun (Hoberg ym. 2000, Verster 1969). Vastaavasti aikuismuotojen yksittäisten rakennepiirteiden perusteella erotetut *Fossor*, *Monordotaenia* ja *Taeniarhynchus* luettiin *Taenia*-sukuun. Erityisesti venäläiset parasitologit ovat mieltyneet monisukuiseen luokittelumalliin; vielä suhteellisen hiljattain puolustettiin Taeniidae-heimon jaottelua alaheimoiksi Taeniinae, joka sisältäisi 10 sukua, ja Echinococcinae, joka sisältäisi kaksi sukua (Bessonov ym.

1994). Äskettäin julkaistu mitokondriaalisten DNA-sekvenssien (mtDNA) fylogeneettinen* analyysi ei tue sukujen *Alveococcus*, *Fimbriotaenia*, *Multiceps* ja *Taeniarhynchus* itsenäistä asemaa, mutta muiden yllämainittujen sukujen asema jäi selvittämättä aineiston suppeuden takia (Lavikainen ym. 2008). Lisäksi *T. mustelae* -laji saattaa tulosten perusteella muodostaa uuden erillisen sukunsa.

Taenia-suvun sisältämien lajien lukumäärästä on niinkään ollut epäselvyyttä (Loos-Frank 2000, Verster 1969). 1960-luvun loppuun mennessä oli kuvattu 70 erillistä lajia (Verster 1969). Näistä 31 katsottiin päteviksi. Uusia lajeja on sittemmin kuvattu ja parin alalajiksi luokitellun lajiasema on vahvistanut, joten määrä on noussut 43:een (Eom & Rim 1993, Hoberg ym. 2006, Lavikainen ym. 2008, Loos-Frank 2000, Rausch 2003). Tämäkään ei ole lopullinen luku, koska DNA-tutkimukset ovat paljastaneet mahdollisia kryptisiä lajeja** eikä läheskään kaikkia lajeja ole vielä tutkittu geneettisin menetelmin (Lavikainen ym. 2008, 2010).

3.2 *Taenia*-lajien polveutumishistoria

Verster (1969) jaotteli *Taenia*-lajit genitaalitiehyiden järjestyksen perusteella kahteen ryhmään, joista toiseen kuuluu koiraeläimiä, kissaeläimiä (Felidae), hyeenoja (Hyaenidae) tai ihmistä pääisäntinään käyttäviä lajeja ja toiseen, evolutiivisesti vanhempaan, lähinnä näätä- (Mustelidae) ja sivettieläinten (Viverridae) loisia. Varsin kattava morfologisiin ominaisuuksiin perustuva fylogenia ei täysin seuraa tätä jakoa (Hoberg 2006). Kaikki "vanhemman" ryhmän lajit sijoittuvat kyllä sukuun tyvelle, mutta niiden seassa on myös useita "nuorempia" lajeja. Sukuun tyvelle sijoituvia lajeja kuitenkin yhdistää niiden väli-isäntämieltymykset: lähestulkoon kaikilla tärkeimpänä väli-isäntänä on jyrtsijä, vain yhdellä jäniseläin. Sukuun latvassa taas väli-isännät ovat sorkkaeläimiä paitsi yhdessä haarassa, jossa väli-isäntä vaihtuu takaisin jyrtsijöihin ja jäniseläimiin.

* Evolutiivista eli polveutumishistoriaa tutkiva.

** Kryptiset lajit ovat perinteisin, lähinnä morfologisin, menetelmin tarkasteltuna samanlaisia, mutta geneettisesti erillisiä lajeja.

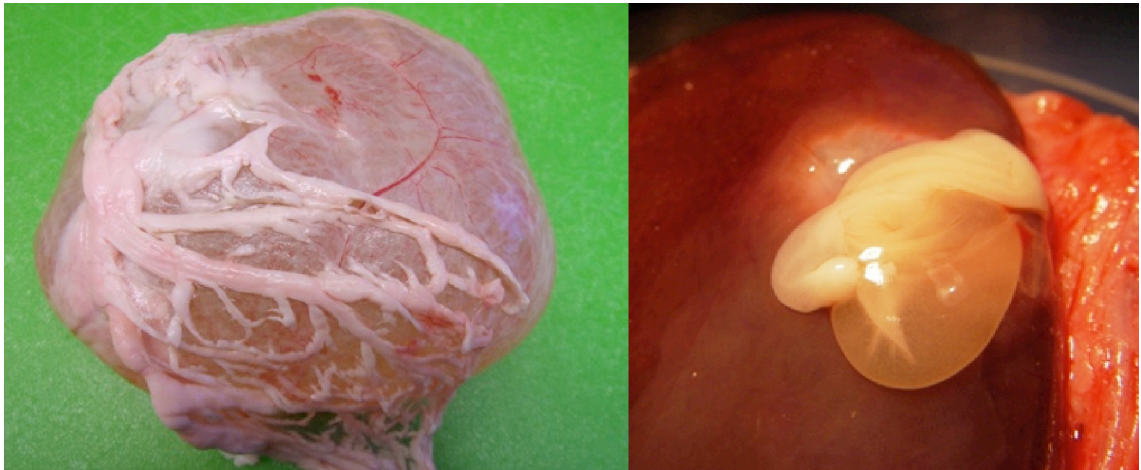
Morfologisesta sukupuusta päätellen *Taenia*-suvun kantamuoto käytti väli-isäntänään jyrksijöitä ja pääisäntänään mahdollisesti näätäeläintyyppistä petoeläintä (Hoberg 2006). Siirtyminen sorkkaeläimiin tapahtui myöhemmässä vaiheessa ja oli yksittäinen tapahtuma: kaikki sorkkaeläimiä väli-isäntinään käyttävät lajit näyttäisivät siis polveutuvan yhteisestä kantamuodosta. Kattavin mtDNA:han perustuva fylogenia (Lavikainen ym. 2008) tukee tältä osin morfologista fylogeniaa, mutta on lajimäärältään huomattavasti suppeampi. Sukupuun latvan sorkkaeläinten lajit muodostavat samankantaisen, kompaktin haaran, jossa vaihtelu on vähäisempää kuin tyvipuolen "alkukantaisilla" lajeilla.

4 HIRVIELÄIMISSÄ TAVATUT *TAENIA*-LAJIT

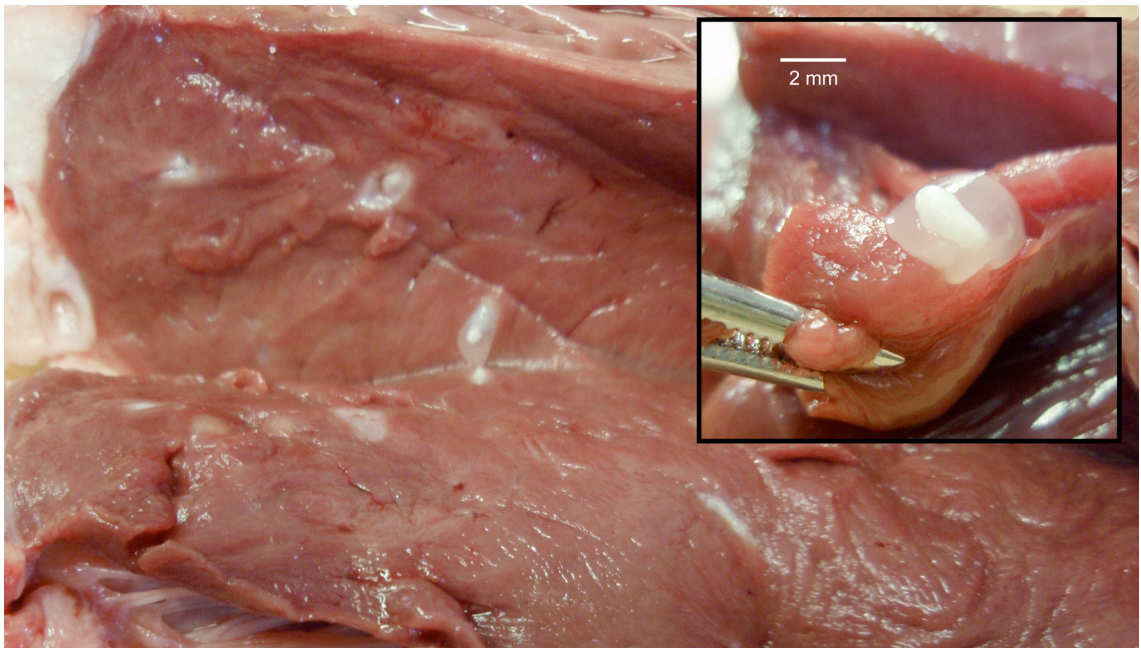
Hirvieläimiä käyttää väli-isäntinään kuusi *Taenia*-loista: *T. hydatigena*, *T. krabbei* sensu lato, *T. multiceps*, *T. omissa*, *T. parenchymatosa* ja *T. saginata* -lajin pohjoinen kanta (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001, Kiritšek ym. 1984). Lisäksi on julkaistu mainintoja *T. solium* ja *T. ovis* -lajien esiintymisestä hirvieläimissä (Abuladze 1970). Nämä havainnot ovat kuitenkin kyseenalaisia; aikanaan lähestulkoon kaikkia lihaskystikerkuksia pidettiin *T. solium* -loisen aiheuttamina, ja *T. ovis* taas on käytännössä mahdoton erottaa *T. krabbei* -ryhmän loisista morfologisesti (Abuladze 1970, Verster 1969).

Kaikki hirvieläinten *Taenia*-lajit eivät ole lähisukulaisia keskenään. Sekä morfologiaan että mtDNA:han perustuvien fylogeneettisten analyysien perusteella siirtyminen hirvieläinväli-isäntiin on tapahtunut evoluution kuluessa useaan otteeseen (Hoberg 2006, Lavikainen ym. 2008, 2010). Lisäksi muutamat yllämainituista lajeista käyttävät hirvieläinten ohella myös muita märehtijöitä väli-isäntinään (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001).

Seuraavissa kappaleissa esitellään hirvieläimissä esiintyvät *Taenia*-lajit. Kystien sijainnista, koosta yms. tunnistukseen käytetyistä ominaisuuksista on kerrottu tarkemmin taulukossa 1.



Kuva 2. *Taenia hydatigena* -loisen toukkarakkuloita (ns. *cysticercus tenuicollis*). Vasemmalla noin mandariinin kokoinen rakkula poron vatsapaidasta, oikealla noin luumun kokoinen rakkula poron maksan pinnasta. Kuvat: Sauli Laaksonen.



Kuva 3. *Taenia krabbei sensu lato* -loisen toukkarakkuloita (ns. *cysticercus tarandi*) hirven sydämen halkaisupinnalla. Kuvat: Sauli Laaksonen.

4.1 *Taenia hydatigena*

Taenia hydatigena on maailmanlaajuisesti levinnyt erityisesti koiraeläinten ja sorkkaeläinten välisessä elämänkierrossa elävä loinen (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001). Se esiintyy sekä villi- että kotieläimissä, lukumääräisesti runsaimpana koiran ja lampaan välisessä elämänkierrossa. Aikuinen mato voi saavuttaa viiden metrin pituuden (Abuladze 1970). Prepatenssiaika on n. 7–9 viikkoa (Jones & Pybus 2001). Aikuismuodon erottaminen muista samojen pääisäntien *Taenia*-lajeista perustuu lähinnä puuttuvaan vaginan sfinkteriin (eräänlainen sulkijalihas), koiraspuolisten suk rauhasten sijaintiin ja koukkujen muotoon ja mittoihin (koukkujen osalta ks. taulukko 1 ja kuva 4) (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001). Metakestodi on nimeltään *cysticercus tenuicollis*. Se sijaitsee tyypillisesti herakalvoilla ja voi kasvaa nyrkinkokoiseksi pussiksi (kuva 2) (Abuladze 1970). Sisäänkääntyneellä scolexilla on pitkä kaulaosa (Jones & Pybus 2001). Väli-isännän infektio on usein vähäoireinen. Toukkien vaellus voi infektion alkuvaiheessa aiheuttaa akuutin maksavaurion ja verenvuotoja (Abuladze 1970, Barker ym. 1993). Hirvillä on kuvattu voimakkaaseen infektiin liittyen vatsaontelon kiinnikkeitä ja paikallista peritoniittia, heikentynyttä sarvien kasvua ja painon laskua; yksittäisessä tapauksessa johti satojen kystien aiheuttama maksavaurio isokauriin (*Cervus elaphus*, ent. saksanhirvi) vasan kuolemaan (Jones & Pybus 2001).

Pääisännät – koira (*Canis lupus familiaris*), susi (*C. lupus*), kojootti (*C. latrans*), kultasakaali (*C. aureus*), vaippasakaali (*C. mesomelas*), kettu (*Vulpes vulpes*), naali (*V. lagopus*), supikoira (*Nyctereutes procyonoides*), karhu (*Ursus arctos*), puuma (*Puma concolor*), ilves (*Lynx lynx*), amerikanilves (*L. rufus*, ent. punailves), leijona (*Panthera leo*), leopardi (*Pa. pardus*), kissa (*Felis catus*) ja mahdollisesti näätäeläimet (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001, Valdmann ym. 2004). Tärkeimmät pääisännät ovat koira ja susi. *Taenia hydatigena* on suden yleisin heisimato (Craig & Craig 2005). Prevalenssi sudessa vaihtelee välillä 4–79 %, ja meta-analyysin (1282 sutta, 25 julkaisua) mukaan se on pohjoisella havumetsävyöhykkeellä keskimäärin 43 % ja tundralla 31 %. Ketun merkitys on vähäinen ja julkaistut prevalenssit matalia (Jones & Pybus 2001). Myös kissaeläimet ja karhu ovat harvinaisia pääisäntiä, joskin puumasta on julkaistu 10 %:n prevalenssi (Jones & Pybus 2001, Rausch ym. 1983). Kissan ja näätäeläinten (ks. Abuladze 1970) osalta kyse on todennäköisesti kokeellisista infektioista. Loista ei ole saatu kokeellisesti tarttumaan ihmiseen (Hall 1914).

Väli-isännät – hirvi, poro/peura/karibu (*Rangifer tarandus*), metsäkauris (*Capreolus capreolus*), isokauris, japaninkauris (*Cervus nippon*, ent. japaninhirvi), täpläkauris (*Dama dama*, ent. kuusipeura), aksiskauris (*Axis axis*, ent. aksishirvi), mustahäntäkauris (*Odocoileus hemionus*, ent. muulipeura), valkohäntäkauris (*O. virginianus*, ent. valkohäntäpeura), piikkokaurislaji (*Mazama* sp., ent. piikkohirvi), muut märehtijät, siat (alaheimo Suinae), hevonen (*Equus caballus*), jäniseläimet, useat jyrtsijä- ja apinalajit, petoeläimistä mustakarhu (*Ursus americanus*), koira, kissa ja kylänäätä (*Martes foina*, ent. kivinäätä) (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001). Tärkeimpiä väli-isäntiä ovat märehtijät. Hirvissä *T. hydatigena* voi olla huomattavan yleinen; Venäjän Euroopanpuoleisissa osissa on ilmoitettu prevalenssiksi jopa 70–100 % ja Kanadassa 60–75 % (Jones & Pybus 2001). Keski- ja Etelä-Euroopan metsäkauriissa on raportoitu 10–20 %:n ja täpläkauriissa n. 20 %:n prevalensseja, Pohjois-Amerikassa valkohäntäkauriissa prevalenssi on korkeimmillaan ollut 35 %. Prevalenssit porossa ovat vaihdelleet Siperiassa suuresti, välillä 1–25 % (Isakov & Olesova 1980, Kiritšek ym. 1984, Mozgovoi ym. 1979). Ihmisenkin *T. hydatigena* -infektioita on kuvattu (Abuladze 1970). Diagnooseja pidetään kuitenkin epäluotettavina; arvellaan, että kyseissä tapauksissa on virheellisesti joko *cysticercus cellulosae* tai ekinokokkirakkula tulkittu *cysticercus tenuicollis*ksi (Abuladze 1970, Hoberg 2002). Lajia ei siis pidetä zoonoottisena.

Taksonomia ja lähisukuiset lajit. Abuladze (1970) luettelee yli 70 latinankielistä samanmerkityksistä kysta- (esim. *Lumbricus hydropicus*, *Hydatis animata*, *Hydatula solitaria peritonei cervi axis*) tai aikuismuotoa kuvaa nimitystä 1600–1800 -luvulta. Verster (1969) liittää *T. hydatigena* -lajin synonyymeiksi edelleen lajit *T. jakhalsi* ja *T. ursina*, joista ensimmäinen on kuvattu sakaalista ja jälkimmäinen karhusta. Morfologiaan perustuvissa fylogenioissa *T. hydatigena* -laji asettuu joko *T. ovis* -lajin sisarlajiksi (Hoberg ym. 2001) tai polytomiaan* usean lajin ja lajiryhmän (*T. omissa*, *T. ovis sensu lato*, *T. regis* ja *T. saginata* -haara) kanssa (Hoberg 2006). Ribosomaalisen DNA-sekvenssin ja mtDNA:n perusteella *T. hydatigena* -lajin läheinen sisarlaji on kiistatta *T. regis*, jonka pääisäntiä ovat leijona ja leopardi ja väli-isäntiä afrikkalaiset sorkka- ja kavioeläimet (Jones & Pybus 2001, Zhang ym. 2007). *Taenia hydatigena* on

* fylogeneettisen puun osa, jossa evolutiiviset suhteet jäävät epäselviksi.

geneettisesti niin lähellä *T. regis* -lajia, ettei niitä tutkitun ribosomaalisen sekvenssin pohjalta voi edes erottaa toisistaan (Zhang ym. 2007).

4.2 *Taenia krabbei* sensu lato

Taenia krabbei elää lähinnä koiraeläinten ja hirvieläinten välisessä elämänkierrossa pohjoisella pallonpuoliskolla, erityisesti havumetsävyöhykkeellä ja tundralla (Jones & Pybus 2001). Aikuinen mato voi kasvaa liki kahden metrin pituiseksi (Abuladze 1970). Prepatenssi on 5–7 viikkoa (Sweatman & Henshall 1962). Aikuismuotoa ei voi morfologisesti erottaa *T. ovis* -lajista, muihin lajeihin verrattuna tunnistus perustuu selvään vaginan sfinkteriin, isoon genitaalipapillaan ("sukuelinkyhmy" jaokkeen reunassa), kohdun ja cirruksen ("siitin", koiraspuolinen paritteluelin) rakenteeseen sekä koukkujen muotoon ja mittoihin (Jones & Pybus 2001). Metakestodi on nimeltään *cysticercus tarandi* (Abuladze 1970). Kystat sijaitsevat useimmiten luusto- ja sydänlihaskudoksessa (kuva 3) ja lihaskalvoilla (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001). Kystat voivat muodostua myös aivoihin (Gibbs & Eaton 1983). Muodoltaan ne ovat pitkänomaisia, yleensä hieman yli puolen sentin pituisia ja muutaman millin paksuisia (Abuladze 1970). Hirvien *T. krabbei* -infektiot voivat olla intensiteetiltään voimakkaita, yhdessä eläimessä jopa kymmeniä tuhansia kystia, mutta kudostuho ja kunnan heikkeneminen ovat yleensä vähäisiä (Jones & Pybus 2001). Voimakas infektio voi porolla johtaa kaheksiaan ja kuolemaan (Abuladze 1970).

Pääisännät – koira, susi, kojootti, kettu, naali, mustakarhu, karhu, puuma, ilves, amerikanilves, kissa (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001). Tärkein luonnonvarainen pääisäntä on susi. Prevalenssi sudessa on meta-analyysin mukaan 25 % pohjoisella havumetsävyöhykkeellä ja 34 % tundralla, korkeimmillaan se yltää jopa 70 %:iin (Craig & Craig 2005, Jones & Pybus 2001). *Taenia krabbei* on siis sudessa lähestulkoon yhtä yleinen kuin *T. hydatigena* ja tundravyöhykkeellä jopa yleisempi (Craig & Craig 2005). Puumasta on raportoitu 61 %:n esiintyvyys (Rausch ym. 1983). Karhussa prevalenssit ovat olleet matalia (Jones & Pybus 2001, Lavikainen ym., julkaisematon havainto), tosin yhdessä tutkimuksessa kolme mustakarhua 12:sta (25 %) kantoi *T. krabbei* -loisiksi tunnistettuja matoja (Duffy ym. 1994). Kettua pidetään tämän loisen kannalta merkityksettömänä (Jones & Pybus 2001). Huippuvuorilla naali on ainoana maapetona loisen elämänkierron täytymiselle välttämätön pääisäntä, ja puolet naaleista on loisen

kantajia (Stien ym. 2010). Infektiokokeissa alkuperäistä *T. krabbei* -lajia (ks. alla, kohta taksonomia ja lähisukuiset lajit) ei saatu tarttumaan ihmiseen (Moniez 1896 ks. Hall 1914).

Väli-isännät – poro/peura/karibu, hirvi, metsäkauris, isokauris, täpläkauris, mustahäntäkauris, valkohäntäkauris, hanka-antilooppi (*Antilocapra americana*), kuhertajagaselli (*Gazella subgutturosa*), kokeellisesti lammas (*Ovis aries*) (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001). Pohjois-Amerikassa prevalenssi on hirvissä korkeimmillaan ollut 50–70 % (Jones & Pybus 2001). Abuladzen (1970) mukaan *T. krabbei* -kystia on löydetty poroista yleisesti Venäjällä, prevalenssin ollessa vanhoissa eläimissä jopa 66 %. Tuorempien havaintojen perusteella ne ovat poroilla kuitenkin suhteellisen harvinaisia, prevalenssi prosenttien-parin luokkaa, vanhoillakin vain 25 % (Jones & Pybus 2001). Huippuvuorten peurassa (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) esiintyvyys on korkea yli vuoden ikäisissä yksilöissä (yli 40 %, laskettu Byen, 1985, ilmoittamista luvuista). Lampailla (*Ovis* spp.) havaitut luonnolliset infektiot (ks. Jones & Pybus 2001) saattavat olla *T. ovis* -lajin aiheuttamia. *Taenia krabbei* ei tiettävästi aiheuta ihmisen kystikerkoosia (Hoberg 2002).

Taksonomia ja lähisukuiset lajit. *Taenia krabbei* kuvattiin alunperin porosta ja kokeellisesti infektoiduista koirista (Moniez 1879). Lajin synonyymi on porosta myöhemmin kuvattu *T. rangifer* (Abuladze 1970). Metsäkauriista ja kokeellisesti infektoiduista koirista kuvattiin vastaavasti laji *T. cervi* (Christiansen 1931), joka kuitenkin katsottiin myöhemmin *T. krabbei* -lajin synonyymiksi (Sweatman & Henshall 1962). Morfologisen samankaltaisuuden takia *T. krabbei* pudotettiin *T. ovis* -lajin alalajiksi, ja tämä käsitys on ollut vallalla viime aikoihin saakka (Verster 1969, Loos-Frank 2000). MtDNA-sekvensseihin perustuvassa sukupuussa Huippuvuorten naaleista kerätyt *T. krabbei* -loiset kuitenkin sijoittuivat yllättäen *T. multiceps* -lajin läheiseksi sisarlajiksi, selvästi erilleen *T. ovis* -lajista (Lavikainen ym. 2008). Tämän perusteella *T. krabbei* on kiistatta oma lajinsa. Aivan äskettäin kuitenkin löydettiin Ilomatsista ja Taivalkoskelta kaadetuista hirvistä geneettisesti uudenlainen *T. krabbei*, joka sijoittui mtDNA-puussa häkellyttävästi *T. solium* -lajin sisarlajiksi, kauas Huippuvuorten näytteistä (Lavikainen ym. 2010). Näinollen *T. krabbei* onkin vähintään kahden kryptisen lajin muodostama ryhmä. On epäselvää, kumpi näistä lajeista saa pitää alkuperäisen nimen (jos kumpikaan), ja kumpi tulisi nimetä uudestaan. Tässä vaiheessa

onkin täsmällisintä käyttää nimitystä *T. krabbei* sensu lato ("laajassa merkityksessä"), joka sisältää kaikki *T. krabbei* -loisen näköiset hirvieläimiä väli-isäntinään käyttävät loiset.

4.3 *Taenia multiceps*

Taenia multiceps on maailmanlaajuisesti levinnyt tyypillisesti koiraeläinten ja sorkkaeläinten välisessä elämänkierrossa elävä loinen (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001). Se esiintyy sekä villi- että kotieläimissä, tärkein on koiran ja lampaan välinen elämänkierto. Aikuinen mato voi kasvaa metrin pituiseksi (Abuladze 1970). Prepatenssiaika on n. 7–9 viikkoa (Foreyt 2001). Selvin tuntomerkki on vaginassa sfinkterin sijasta oleva paksunnos, lisäksi morfologinen tunnistus perustuu koukkuihin (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001). Metakestodi on kenurus-tyyppiä, klassinen nimitys on *coenurus cerebralis* (Abuladze 1970). Kenurus sijaitsee tyypillisesti aivoissa ja voi kasvaa nyrkinkokoiseksi, vatsaonteloon muodostuessaan se voi olla suurempikin. Muualla kuin aivoissa esiintyviä kenuruksia on pidetty eri lajien aiheuttamina, mutta vaihtelu liittyyne joko isäntälajiin tai loisen alalajitasoiseen variaatioon (Verster 1969). Akuutissa vaiheessa toukkien vaellus voi aiheuttaa meningoencefaliitin (Jones & Pybus 2001). Myöhemmässä vaiheessa kasvava kenurus aiheuttaa neurologisia oireita, kuten kehän kiertämistä, ja aivojen sekä kallon luiden atrofiaa (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001). Oireiden laatu ja ilmaantuminen riippuvat kystan sijainnista ja koosta. Muualla elimistössä sijaitsevien kystien aiheuttamat oireet ovat vaihtelevia ja ilmaantuvat hitaasti; lampaalla on kuvattu apaattisuutta, syömättömyyttä, kasvun hidastumista ja painon laskua (Abuladze 1970).

Pääisännät – koira, susi, kojootti, vaippasakaali, kettu, naali, korsakki (*Vulpes corsac*, ent. arokettu), supikoira, puuma (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001). Tärkein pääisäntä on koira. Sudessa prevalenssi lauhkean vyökkeen vuoristoseuduilla on meta-analyysin perusteella 14 %, havumetsävyöhykkeellä ja tundralla olematon (Craig & Craig 2005). Mahdollisesti levinneisyysalue noudattaa lampaiden sukuun kuuluvien väli-isäntien saatavuutta. Virossa tehdyssä tutkimuksessa prevalenssi sudessa oli kuitenkin 27 % (Moks ym. 2006). Puumassa *T. multiceps* on harvinainen (Jones & Pybus 2001). Ihmisellä *T. multiceps* -tenioosia ei ole todettu (Hall 1914).

Väli-isännät – poro, metsäkauris, muut märehtijät, sika (*Sus scrofa*), hevonen, kädelliset (lahko Primates) mukaanlukien ihminen, jyrsijät, jäniseläimet (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001). Esiintyminen hirvieläimillä on epävarmaa. Vaikka poro ja metsäkauris listataankin väli-isäntien joukkoon, ei tapauksista ole löydettävissä alkuperäiskuvauksia tai esiintyvyysslukuja. Myös kirjallisuusviitteet puuttuvat, Abuladze (1970) viittaa Neuvostoliitossa havaittujen poron kenuroositapausten osalta toisen käden tietoon. Sata vuotta vanhassa katsauksessa havaintoja porosta ja metsäkauriista pidetään virheellisinä (Hall 1910). Joka tapauksessa *T. multiceps* käyttää väli-isäntänään lähinnä lammasta, harvemmin nautaa (*Bos taurus*) ja vuohta (*Capra hircus*), ja muiden sorkkaeläinten infektiot ovat poikkeuksellisia (Abuladze 1970).

Taksonomia ja lähisukuiset lajit. *Taenia multiceps* on ollut kenurus-tyypin toukan perusteella erotetun *Multiceps*-suvun nimilaji (Abuladze 1970). Abuladze (1970) luettelee yli 50 latinankielistä synonyymista metakestodin ja aikuismuodon nimitystä 1700-luvun lopulta 1900-luvulle. Verster (1969) lukee synonyymeiksi myös morfologisesti ja isäntiensä suhteen samanlaiset lajit *T. gaigeri* ja *T. skrjabini*. Morfologisissa fylogenioissa *T. multiceps* asettuu joko *T. olngojinei* tai *T. pisiformis* -lajin sisarlajiksi (Hoberg 2006, Hoberg ym. 2001), joista ensimmäinen elää hyeenojen ja lehmäantilooppien (alaheimo Alcelaphinae) ja jälkimmäinen koiraeläinten ja jänisten välisessä elämänkierrrossa (Jones & Pybus 2001). MtDNA:n perusteella *T. multiceps* -lajin läheinen sisarlaji on Huippuvuorten *T. krabbei* (Lavikainen ym. 2008).

4.4 *Taenia omissa*

Taenia omissa esiintyy Pohjois- ja Etelä-Amerikassa puuman ja kauriiden (alaheimo Odocoileinae) välisessä elämänkierrrossa (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001). Lisäksi laji saattaa esiintyä Indokiinassa (Loyeux & Baer 1940 ks. Verster 1969). Aikuinen mato kasvaa 70 cm:n pituiseksi (Abuladze 1970). Aikuismuodon morfologinen tunnistaminen perustuu koukkuihin, muita kissaeläinten *Taenia*-lajeista erottavia tuntomerkkejä ovat vaginan sfinkteri, jaokkeiden leveys ja kohdun haarojen lukumäärä (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001, Riser 1956). Metakestodi on kystikerkus-tyyppiä ja sijaitsee välikarsinassa, keuhkoissa tai sydänpuussissa (Forrester & Rausch 1990, Jones & Pybus 2001). Kystat ovat soikeita, keskimäärin sentin pituisia ja hieman yli puolen sentin paksuisia (Forrester & Rausch 1990). Infektion vaikutuksista väli-isännän

kuntoon ei ole julkaistua tietoa, mutta kystia on löydetty enimmillään 15 yhdestä eläimestä (Forrester & Rausch 1990).

Pääisännät – puuma, jaguarundi (*Puma yagouarouardi*), onsilla (*Leopardus tigrinus*, ent. tiikerikissa), susi (Abuladze 1970, Craig & Craig 2005, Jones & Pybus 2001). Prevalenssi puumassa on useissa tutkimuksissa ollut likimain 100 % (Jones & Pybus 2001). *Taenia omissa* vaikuttaa varsin isäntäspesifiseltä (Rausch ym. 1983). Jaguarundin ja onsillan osalta kyse on sata vuotta sitten löydetyistä epäkypsistä madoista. Vastaavasti susi roikkuu isäntälistoilla 1960-luvulla määritetyn yksittäisen epäkypsän madon ansiosta (Rausch ym. 1983, Craig & Craig 2005). Lajia ei ole löydetty ilveksistä (Rausch ym. 1983). Kuitenkin amerikanilves mainitaan taksonomisesti pätemättömäksi todetun *T. lyncis* -lajin (ks. alla) pääisännäksi (Abuladze 1970), joten on mahdollista, että jotkut amerikanilveksestä määritetyt näytteet ovat kuuluneetkin *T. omissa* -lajiin. Lisäksi kystikerkus-havainto Indokiinasta (Loyeux & Baer 1940 ks. Verster 1969) viittaa jonkin muun lajin kuin puuman kykyyn toimia pääisäntänä.

Väli-isännät – mustahäntäkauris, valkohäntäkauris, piikkokauriit, mahdollisesti sambar (*Rusa unicolor*, ent. sambarhirvi) (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001). Prevalenssi mustahäntä- ja valkohäntäkauriissa vaihtelee riippuen ilmeisesti puumien tiheydestä, korkeimpia lukuja on julkaistu Teksasista, missä tutkituista mustahäntäkauriista 40 % ja valkohäntäkauriista 29 % kanto tartuntaa (Forrester & Rausch 1990, Jones & Pybus 2001, Stubblefield ym. 1987). Sambarista Indokiinassa löydetyt kystat määritettiin alunperin *T. lyncis* -lajiksi, mutta ne edustavat mahdollisesti *T. omissa* -lajia (Loyeux & Baer 1940 ks. Abuladze 1970, Verster 1969).

Taksonomia ja lähisukuiset lajit. *Taenia omissa* on luokiteltu myös virheellisesti sukuun *Echinococcus* (Abuladze 1970). *Taenia lyncis* -laji kuvattiin aikoinaan näytteistä, jotka sisälsivät todellisuudessa kahta eri lajia (*T. rileyi* ja *T. omissa*), ja näinollen *T. lyncis* on taksonomisesti pätemätön nimi (Riser 1956). Ainakin hirvieläimistä kuvatut *T. lyncis* -lajisiksi määritetyt kystat kuulunevat *T. omissa* -lajiin (Verster 1969). *Taenia lyncis* on myös luokiteltu sukuun *Hydatigera* (Abuladze 1970). Morfologiaan perustuvissa sukupuissa *T. omissa* -lajin fylogeneettinen asema jää avoimeksi; se sijoituu polytomiaan usean lajin ja lajiryhmän (*T. hydatigena*, *T. ovis*

sensu lato, *T. regis* ja *T. saginata* -haara) kanssa (Hoberg 2006, Hoberg ym. 2000). *Taenia omis* -lajin nukleotidisekvenssejä ei ole julkaistu.

4.5 *Taenia parenchymatosa*

Taenia parenchymatosa esiintyy poron ja koiraeläinten välisessä elämänkierrrossa Euraasian pohjoisosissa Kuolan niemimaalta aina Ohotanmeren rannoille asti (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001). Aikuinen mato on pisimmillään noin metrin pituinen (Abuladze 1970). Prepatenssi on n. 8–9 viikkoa (Abuladze 1970). Aikuismuodon tunnistus perustuu koukkuihin, lisäksi eroja lähinnä *T. krabbei* -ryhmään verrattuna ovat pienempi genitaalipapilla, cirrus-pussin koko ja kohdun haarojen määrät (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001). Metakestodi on nimeltään *cysticercus parenchymatosa*. Kystat sijaitsevat tyypillisesti maksassa, mutta niitä voi esiintyä myös lihaksissa ja keuhkoissa (Abuladze 1970). Kystat ovat soikeita tai pallomaisia, halkaisijaltaan/pituudeltaan maksan pinnassa alle sentin ja maksan sisällä noin kaksi senttiä (Abuladze 1970). Kystien erottaminen *T. krabbei* -kystista perustuu lähinnä koukkujen kokoon (Jones & Pybus 2001). Väli-isännän infektio on usein vähäoireinen. Voimakas infektio voi johtaa akuutissa vaiheessa poron kuolemaan maksan repeämisen ja verenvuodon takia (Abuladze 1970). Lisäksi infektion on havaittu laskevan porojen teuraspainoa, keskimäärin 5,5 kg/ruho (Isakov & Olesova 1980).

Pääisännät – koira, susi, naali (Abuladze 1970). Pääisännistä ei ole julkaistu prevalenssitietoja.

Väli-isännät – poro/peura, isokauris, aasianmetsäkauris (*Capreolus pygargus*), mahdollisesti hirvi (Abuladze 1970, Domski ym. 1995, Murai ym. 1994, Jones & Pybus 2001). *Taenia parenchymatosa* on poron yleisin kystikerkoosin aiheuttaja Siperiassa, prevalenssi vaihtelee välillä 7–85 % (Isakov & Olesova 1980, Jones & Pybus 2001). Isokauriilla kyse on kokeellisista infektioista (Abuladze 1970). Hirven sopivuus väli-isännäksi on epävarmaa, alkuperäisartikkelia (Domski ym. 1995) ei ole saatavilla.

Evoluutiohistoria. Morfologiaan perustuvissa sukupuissa *T. parenchymatosa* harautuu sorkkaeläimissä loisivista *Taenia*-lajeista erilleen ensimmäisenä (Hoberg 2006, Hoberg

ym. 2000). Se saattaa siis edustaa näiden lajien evolutiivisesti vanhinta muotoa. *Taenia parenchymatosa* -lajin nukleotidisekvenssejä ei ole julkaistu.

4.6 *Taenia saginata* -loisen pohjoinen kanta

Taenia saginata elää ihmisen ja nautojen välisessä elämänkierrossa ja on levinneisyydeltään maailmanlaajuinen (Gemmell ym. 1983). Aasian pohjoisosissa esiintyy pohjoseksi kannaksi tai isolaatiksi kutsuttu *T. saginata* -lajiin luokiteltu loinen, joka käyttää väli-isäntänään poroa (Jones & Pybus 2001, Kiritšek ym. 1984). Havaintoja pohjoisesta kannasta on Jamalin-Nenetsian autonomisesta piirikunnasta Luoteis-Siperiasta, Jakutiasta Itä-Siperiasta sekä Sahalinin ja Magadanin alueilta Venäjän kaukoidästä (Abuladze 1970, Kiritšek ym. 1984, Mozgovoi ym. 1979, Serdyukov 1979).

Aikuinen *T. saginata* -mato voi kasvaa 12 metrin pituiseksi (Gemmell ym. 1983). Sen pystyy erottamaan ihmisen *T. solium* -loisesta helposti kohdun haarojen määrän ja puuttuvien koukkujen perusteella, erottaminen *T. asiatica* -loisesta taas on morfologisin perustein erittäin vaikeaa (Eom & Rim 1993, Garcia 2007). Serdyukovin (1979) mukaan pohjoinen kanta saattaa erota aavistuksen *T. saginata* -lajin klassisesta muodosta munien rakenteen ja sukurauhasten yksityiskohtien perusteella. Nämä erot ovat kuitenkin hyvin vähäisiä. Pohjoisen kannan prepatenssiaika on noin kolme kuukautta, joka vastaa klassisen *T. saginata* -kannan prepatenssia (Kiritšek ym. 1984).

T. saginata -metakestodin nimi on *cysticercus bovis* (Abuladze 1970). Naudalla kystat sijaitsevat lihaksistossa. Pohjoisen kannan kystia voi muodostua porossa moniin eri kudoksiin, mutta vain aivoissa ne kehittyvät infektiivisiksi (Blažek ym. 1986, Kiritšek ym. 1984). Elinkykyiset kystat sijaitsevat lukinkalvon alla, ovat muodoltaan soikeita ja kasvavat korkeintaan vajaan puolen sentin pituisiksi (Kiritšek ym. 1984). Porolle voi kehittyä neurologisia oireita, kuten esim. koordinaatiovaikeuksia.

Pääisäntä. Ainoa pääisäntä on ihminen (Abuladze 1970, Craig & Ito 2007). Klassinen nautoja väli-isäntinään käyttävä kanta on ihmisen yleisin *Taenia*-laji; madon kantajia lasketaan olevan maailmalla 60 miljoonaa ja prevalenssi voi endeemisillä alueilla olla lähes 30 % (Craig & Ito 2007). Pohjoisen kannan yleisyydestä Siperiassa ei ole tuoreita

tietoja. 1960-luvulla *T. saginata* -loisen prevalenssi Jakutiassa oli n. 30 % alueella, jossa poro oli ainoa liharavinnon lähde (Safronov 1960 ks. Abuladze 1970). Vastaavasti 1970–1980 -lukujen taitteessa Jamalin-Nenetsian autonomisella alueella prevalenssi vaihteli 20–45 %:n välillä (Kiritšek ym. 1984). Tartunta liittyy Siperiassa nimenomaan poronhoitoa harjoittaviin alkuperäiskansoihin, esim. Gydan-vuoristossa Magadanin alueella tutkituista 12 poronpaimentolaisesta yhdeksällä todettiin *T. saginata* -loinen (Kiritšek ym. 1984, Serdyukov 1979). Loisen elämänkiertoa Siperiassa ylläpitävät perinteiset ruokailutottumukset, raakoja poronaivoja pidetään siellä ravitsevana herkkuna (Kiritšek ym. 1984, Antti Oksanen, julkaisematon havainto 1998).

Väli-isännät – poro, nauta (Kiritšek ym. 1984). *Taenia saginata* -loisen pohjoinen kanta käyttää väli-isäntäänä poroa. Prevalenssi porossa lienee matala, Jamalin niemimaalla löydettiin yli neljästä sadasta tutkitusta porosta kystia vain kolmesta (prevalenssi 0,7 %). Vanhemmassa tutkimuksessa neljässä porossa kymmenestä todettiin *T. saginata* -loisen aiheuttamiksi epäiltyjä kystia Jakutiassa (Safronov 1960 ks. Abuladze 1970). Muuten *T. saginata* -kystia ei ole raportoitu poroista (esim. Mozgovi ym. 1979), mutta syynä voi olla se, ettei niitä ole osattu etsi aivoista (Kiritšek ym. 1984). Infektiokokeissa kystia muodostui myös nautoihin, mutta vain alle 8 % oli elinkykyisiä, kun klassisen kannan kystilla osuus oli 75 %. Klassisen kannan tärkein väli-isäntä on nauta, mutta kystia on löytynyt myös muista *Bos*-suvun lajeista, useita antilooppilajeista (heimo Bovidae) ja kirahveista (*Giraffa camelopardalis*) (Jones & Pybus 2001). Kokeellisissa infektioissa klassisen kannan elinkykyisiä kystia ei kuitenkaan muodostunut poroihin (Kiritšek ym. 1984). *Taenia saginata* -kystia on kuvattu myös ihmisestä, mutta tapaukset ovat erittäin harvinaisia ja kuvaukset puutteellisia (Abuladze 1970, Gemmell ym. 1983). *Taenia saginata* ei siis nykykäsityksen mukaan ole ihmisen kystikerkoosin aiheuttaja (Hoberg 2002, Craig & Ito 2007).

Taksonomia ja lähisukuiset lajit. *Taenia saginata* on luettu myös sukuun *Taeniarhynchus* (Abuladze 1970, Bessonov ym. 1994). Lajille tunnetaan n. 60 latinankielistä synonyymia 1700–1900 -luvuilta (Abuladze 1970, Verster 1967). *Taenia asiatica* on sekä morfologisesti että geneettisesti hyvin läheistä sukua *T. saginata* -lajille, jonka alalajina sitä on myöskin pidetty (Eom & Rim 1993, Craig & Ito 2007, Hoberg 2006, Loos-Frank 2000). Uusi tutkimus esittää kahden kromosomaalisen

sekvenssin pohjalta, että nämä lajit saattavat risteytyä keskenään (Okamoto ym. 2010). *Taenia asiatica* -loisen väli-isäntä on sika, ja metakestodi, *cysticercus viscerotropica*, muodostuu maksaan tai muihin sisäelimiin (Craig & Ito 2007, Okamoto ym. 2010). Vastaavalla tavalla poikkeavat klassisesta *T. saginata* -kannasta myös pohjoisen kannan väli-isäntä- ja kohde-elinmieltymykset, minkä perusteella se voi edustaa samanlaista itsenäistä alalaji- tai lajitasoista ryhmää kuin *T. asiatica*. Pohjoisen kannan asema jää kuitenkin epäselväksi, koska sitä ei ole tutkittu geneettisin menetelmin. Morfologisen fylogenenian mukaan *T. saginata* ja *T. asiatica* -lajien lähin sukulainen on *T. simbae*, jonka pääisäntä on leijona ja väli-isäntä tuntematon (Hoberg 2006, Jones & Pybus 2001). *Taenia simbae* -lajista ei ole julkaistu DNA-sekvenssejä.

5 HIRVIELÄINTEN *TAENIA*-KYSTIEN TUNNISTAMINEN

Erotusdiagnostisina vaihtoehtoina *Taenia*-rakkuloille ovat lähinnä neoplastiset tai synnynnäiset kystiset muutokset ja muiden loisten aiheuttamat kystat (Herenda & Franco 1991, Jones & Hunt 1983, Monlux & Monlux 1972). *Cysticercus tenuicollis* (*T. hydatigena*) voi muistuttaa esim. synnynnäistä sappitieperäistä maksakystaa ja siinä määrin ekinokokkirakkulaa eli hydatidikystaa, että se tunnetaan myös nimellä "valehydatidi" – samaa perua lienee myös lajinimi "*hydatigena*" (Barker ym. 1993, Herenda & Franco 1991, Kelly 1993). Lihaskystikerkusten erotusdiagnooseja taas ovat esim. granuloomat, sarkokystoosi, steatoosi ja neurofibroomat (Herenda & Franco 1991). *Coenurus cerebralis* voi muistuttaa ekinokokkikystaa. *Taenia*-kystat on yleensä tunnistettavissa sisältämiensä paljaalla silmällä nähtävien scolex-rakenteiden perusteella, tarvittaessa diagnoosi voidaan varmistaa histologisesti. *Cysticercus tenuicollis* ja *coenurus cerebralis* -kystien seinämä on ohut, kun taas ekinokokkirakkulassa on sidekuduskapseli, jonka sisällä nesteen täyttämä pehmeä sisäpussi (Abuladze 1970, Barker ym. 1993). Ekinokokin protoscolexit ovat hyvin pieniä, ne erottuvat ns. hydatidihiekkana kystanesteessä.

Taenia-rakkuloiden lajinmääritys pohjautuu perinteisesti kystan rakenteen lisäksi epäsuoriin biologisiin ja ekologisiin perusteisiin, kuten maantieteelliseen löytöpaikkaan, isäntälajiin ja kystan sijaintiin elimistössä (Abuladze 1970, Barker ym. 1993, Loos-

Frank 2000). Hirvieläimissä esiintyvien lajien osalta näitä tunnistuksessa käytettyjä tietoja ja kystien ominaisuuksia on esitetty taulukossa 1.

Levinneisyysalue. Lajinmäärityksessä on apua alueella aiemmin todetun *Taenia*-lajiston tuntemuksesta. Kaikkien hirvieläimissä esiintyvien lajien esiintymisalue on varsin laaja, mutta kolmen kohdalla voidaan kyetä karkeaan poissulkuun: *T. saginata* -lajin pohjoinen kanta ja *T. parenchymatosa* tunnetaan vain Venäjän pohjoisosista, ja *T. omissa* varmuudella vain Pohjois- ja Etelä-Amerikasta (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001, Kiritšek ym. 1984). Puuttellisten lajistoselvitysten vuoksi, ja epäselvästä taksonomiastakin johtuen (Lavikainen ym. 2010), todellisia levinneisyysalueita ei kuitenkaan tunneta tarkasti. Hirvieläinten siirtoistutuksien yhteydessä on voitu siirtää myös loisia mantereelta toiselle, kuten on esitetty ekinokokin kohdalla tapahtuneen (Sweatman 1964).

Isäntäspesifisyys. Hirvieläimillä tavatut *Taenia*-lajit eivät tiettävästi ole kovin tarkkoja isännästään Cervidae-heimon sisällä, vaan lähes kaikkia lajeja on todettu hirvellä, peuralla/porolla ja erilaisilla kauriilla (ks. taulukko 1). *Taenia omissa* näyttää rajoittuvan lähinnä valkohäntäkauriiden sukuun (*Odocoileus*) ja *T. saginata* -lajin pohjoinen kanta taas on kuvattu vain porolta (Abuladze 1970, Forrester & Rausch 1990, Jones & Pybus 2001, Kiritšek ym. 1984). *Taenia krabbei* -ryhmän kryptisillä lajeilla saattaa esiintyä mieltymystä eri isäntälajeihin (Sweatman & Henshall 1962, Lavikainen ym. 2010).

Kohde-elin, kystan tyyppi, koko ja rakenne. Lihantarkastusasetuksen (Maa- ja metsätalousministeriö 38/EEO/2006) ja Elintarvikkeiden valvonta-asetuksen (EY N:o 854/2004) mukainen poron ja muiden hirvieläinten (niin tarhattujen kuin luonnonvaraistenkin) post mortem -tarkastus käsittää *Taenia*-lajien kystikerkuksen havaitsemisen kannalta oleellisten elinten ja ruhonosien silmämääräisen tarkastelun, tunnistelun ja tarvittaessa viiltämisen. Käytännön lihantarkastuksessa lajinmäärityksen kulmakiviä ovat kystan sijainti elimistössä, tyyppi (kystikerkuks vs. kenurus), koko ja silmämääräinen rakenne. Nämä ominaisuudet voivat vaihdella niin paljon, että yksittäistapauksessa tunnistaminen saattaa olla hankalaa (Abuladze 1970). Yksittäistapauksissa täsmällisellä lajinmäärityksellä ei yleensä kuitenkaan ole kovin suurta merkitystä, lukuunottamatta ehkä tilannetta, jossa uusi laji on leviämässä

Taulukko 1. Hirvieläimillä esiintyvien *Taenia*-lajien levinneisyys, isäntälajit ja lajinmäärittämisessä käytettyjä toukkarakkuloitten piirteitä. (Abuladze 1970, Bye 1985, Forrester & Rausch 1990, Gibbs & Eaton 1983, Jones & Pybus 2001, Kiritšek ym. 1984, Loos-Frank 2000, Murai ym. 1993, Verster 1969).

Laji	Esiintymisalue	Tunnetut hirvieläinväliisännät	Kystien sijainti ¹	Kystien tyyppi, muoto ja koko	Koukkujen lukumäärä	Koukkujen pituus (µm)	
						isot	pienet
<i>Taenia hydatigena</i>	maailmanlaajuinen	peura/poro, hirvi, kauriit	<u>herakalvot</u> , maksa, keuhkot, (muut kudokset)	kystikerkus, pallo/pussimainen, 0,8 × 0,8 – 8 × 10 cm	26–44	169–235	110–168
<i>T. krabbei</i> -ryhmä	pohjoinen pallonpuolisko	peura/poro, hirvi, kauriit	<u>luustolihakset</u> , <u>kieli</u> , <u>sydän</u> , maksa, aivot, keuhkot	kystikerkus, pitkänomainen, 2,5–4,5 × 7,0–12 mm	22–36	137–195	84–141
<i>T. multiceps</i>	maailmanlaajuinen	peura/poro, metsäkauris	<u>aivot</u> , selkäydin, (lihaskalvot, ihon-alaiskudos, muut pehmytkudokset, rinta- ja vatsaontelo) ²	kenurus, pallomainen/soikea, Ø: < 10–12 cm, tilavuus 5–200 ml, vatsaontelossa suurempiakin ²	20–34	120–190	73–160
<i>T. omissa</i>	Pohjois- ja Etelä-Amerikka, (Indokiina ³)	valkohäntäkauris, mustahäntäkauris, (sambar ³)	välükarsina, sydän, keuhkot	kystikerkus, soikea, 8 × 6 × 4 – 12 × 9 × 7 mm	38–44	223–297	165–223
<i>T. parenchymatosa</i>	Pohjois-Eurasia (Venäjän pohjoisosat)	Peura/poro, isokauris, aasianmetsäkauris	<u>maksa</u> , sydän, luustolihakset, keuhkot	kystikerkus, pallomainen/soikea, Ø: 5,0–28,0 mm	26–34	195–234	118–160
<i>T. saginata</i> , pohjoinen kanta	Siperia	Poro	<u>aivokalvot</u> , luustolihakset, sydän	kystikerkus, pussimainen rakkula, 2,4–4,2 × 1,8–2,6 mm	Ei koukkuja		

¹ Kystien tyyppipaikka alleviivattu, epätyypilliset suluissa.

² Kenurusten sijainti ja mitat perustuvat havaintoihin muilla märehäijöillä.

³ Epävarma löydös, ks. tarkemmin luku 4.4.

Ø = halkaisija

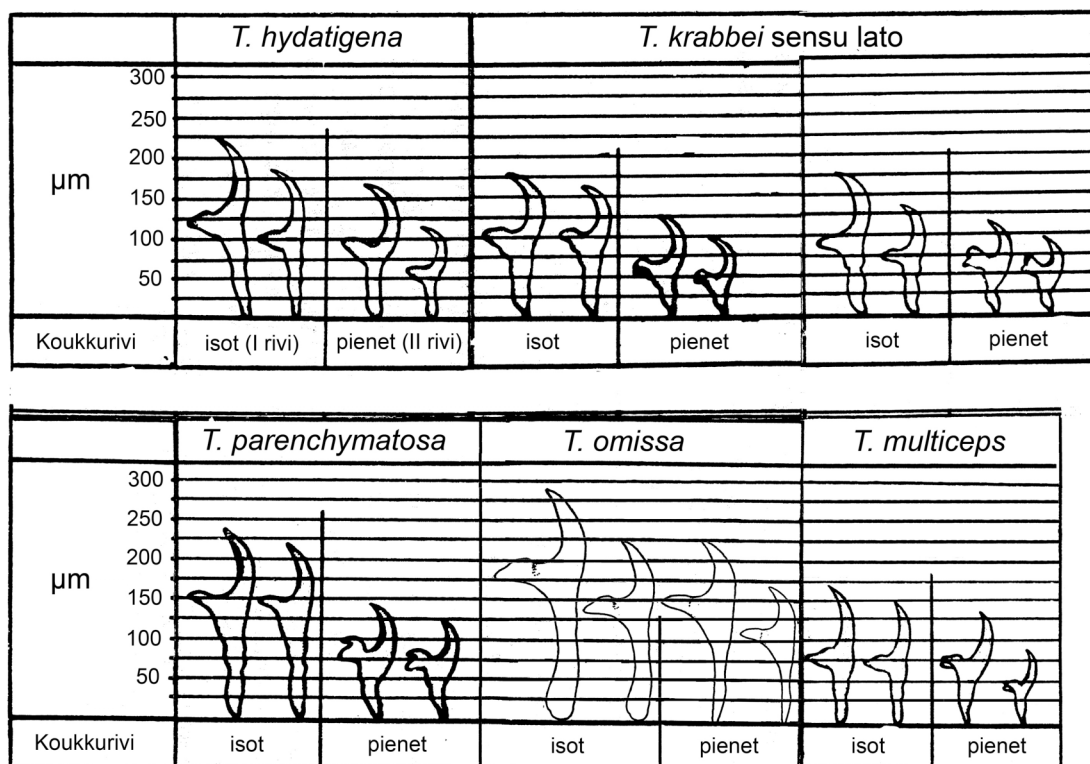
neitseelliselle alueelle; tällainen tilanne voisi syntyä, jos esim. zoonoottinen *T. multiceps* olisi leviämässä Suomeen. Kystien sijainnissa esiintyy paljon vaihtelua, mutta tyypillisimmillään (ks. taulukko 1) aiheuttajana on lihaksissa *T. krabbei* sensu lato (sydämessä myös *T. parenchymatosa*), maksassa *T. hydatigena* tai *T. parenchymatosa*, rintaontelossa *T. hydatigena* tai *T. omissa*, herakalvoilla *T. hydatigena* ja aivoissa *T. multiceps*, *T. saginata* -lajin pohjoinen kanta tai *T. krabbei* sensu lato. *Taenia multiceps* -rakkula on helppo erottaa muista, koska se ainoana edustaa kenurus-tyyppiä (Abuladze 1970). Suuria kystia muodostavat *T. hydatigena* ja *T. multiceps*. *Cysticercus tenuicollis* on yleensä helposti tunnistettavissa pussimaisesta rakenteestaan ja "pitkäkaulaisesta" scolexista (Abuladze 1970, Jones & Pybus 2001). Muiden lajien kystat ovat pienempiä, muodoltaan pallomaisia tai soikeita.

Koukkujen lukumäärä, mitat ja muoto. Morfologista tunnistusta varten voidaan tehdä koukkupreparaatti käyttäen ns. Berlesen väliainetta, joka tekee kudokset läpinäkyviksi mutta ei muuta koukkujen kokoa (Pritchard & Kruse 1982). Koukkujen lukumäärä on yleensä luotettavasti laskettavissa kystista toisin kuin aikuisista madoista, joista koukut usein ovat näytteen käsittelyn aikana pudonneet pois. Koukut sijaitsevat scolexissa kahtena isojen ja pienten koukkujen kehränä (Abuladze 1970). *Taenia saginata* -loisen erottaminen on yksinkertaista, koska sillä ei ole ensinkään koukkuja, *T. omissa* taas erottuu muista runsas- ja suurikoukkuisena lajina (ks. taulukko 1 ja kuva 4). Muilla lajeilla koukkujen määrässä ja mitoissa on päällekkäisyyttä, jolloin on turvauduttava koukkujen muotoon (kuva 4). Keskimäärin *T. krabbei* -ryhmään kuuluvilla lajeilla on lyhyemmät ja käyremmät koukut kuin *T. parenchymatosa* ja *T. hydatigena* -lajeilla. Koukkujen mittojen ja muodon lajinsisäinen variaatio on kuitenkin suurta (Lavikainen ym. 2010, Loos-Frank 2000, Sweatman & Henshall 1962), joten lajintunnistus koukkujen perusteella vaatii kokenutta silmää ja yksittäinen kysta ei riitä koukkujen perusteella tapahtuvaan lajintunnistukseen.

DNA-menetelmät. Tarkimpaan lajintunnistukseen päästään DNA-menetelmillä, joista käytetyin on sekvenssianalyysi. Käyttökelpoisimpia lajintunnistuksessa ovat mtDNA-sekvenssit (*cox1*- ja *nad1*-geenialueilta*), koska ne ovat kattavimmin edustettuina sekvenssitietokannoissa (DDBJ/EMBL/GenBank, <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>

* *cox1* = sytokromi-c oksidaasin alayksikkö 1, *nad1* = NADH-dehydrogenaasi 1

Genbank/>), niiden muuntelu on riittävä kaikkien *Taenia*-lajien ja useiden alalajeiksi luettujen varienttienkin tunnistamiseen ja niille on julkaistu hyvin Taeniidae-heimolla toimivat alukkeet ja PCR-protokollat (Bowles ym. 1992, Bowles & McManus 1993, Lavikainen ym. 2008). Menetelmä ei sovi hintansa ja hitautensa vuoksi suurten näytemäärien rutiinidiagnostiikkaan vaan on lähinnä tutkimuskäytössä, ja haittapuolena on hirvieläinten *Taenia*-lajien osalta myös se, että *T. omissa* ja *T. parenchymatosa* -lajeista ja *T. saginata* -lajin pohjoisesta kannasta ei ole vertailusekvenssejä tietokannoissa. Kehitteleillä on myös nopeampi ja halvempi multiplex-PCR-menetelmä *Taenia*-lajien tunnistukseen (M. N. S. Al-Sabi, Københavns Universitet, henk.koht. tiedonanto 2009). Formaliiniin säilötty näyte ei sovellu DNA-tutkimuksiin, vaan kystan tulisi olla tuore, pakastettu tai etanoliin (70–96 %) säilötty.



Kuva 4. Hirvieläimillä esiintyvien *Taenia*-lajien koukkuja (Abuladze 1970, Riser 1956).

6 HIRVIELÄINTEN *TAENIA*-LAJIT SUOMESSA

Taenia hydatigena ja *T. krabbei* sensu lato ovat ainoat varmuudella Suomessa hirvieläimistä löydetyt *Taenia*-lajit. Diagnoosit on tehty poronlihantarkastuksen yhteydessä sekä Elintarviketurvallisuusvirastoon (Evira, ent. Eläinlääkintä- ja elintarviketutkimuslaitos ja Valtion eläinlääketieteellinen laitos) ja Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitokseen (RKTL) toimitetuista näytteistä. Lajinmääritykset ovat pohjautuneet lähinnä kystien makroskooppiseen rakenteeseen ja sijaintiin, muutamat löydökset on varmennettu Helsingin yliopistossa mtDNA-sekvenssien perusteella (Lavikainen ym. 2008, Lavikainen ym. 2010). Mahdollisten pääisäntien (suurpetojen, kettujen, supikoirien tai koirien) *Taenia*-lajistoselvityksiä ei Suomesta ole toistaiseksi julkaistu.

6.1 Porot

Vuosina 1980–1986 raportoitiin Suomessa poronlihantarkastuksissa *cysticercus tenuicollis* -rakkuloita (*T. hydatigena*) 0,06–0,51 ‰:ssa ja lihasrakkulamatoja (*T. krabbei* sensu lato) 0,1–0,21 ‰:ssa tarkastetuista ruhoista (Rahkio & Korkeala 1989). Paikkakunnittain tarkasteltuna kyseisellä ajanjaksolla oli *cysticercus tenuicollis* osalta korkein esiintyvyys Kittilässä (6 tapausta, 1,86 ‰) ja lukumääräisesti eniten tapauksia Inari-Utsjoella (64 tapausta, 0,65 ‰), lihasrakkulamatojen osalta taas eniten tapauksia ja korkein esiintyvyys oli Kolarissa (18 tapausta, 2,79 ‰). Tuoreempia tilastoja ei ole julkaistu, mutta alustavan arvion mukaan luvut eivät ole viime vuosina ainakaan kasvaneet (Sauli Laaksonen, Evira, henk.koht. tiedonanto 2010). *Cysticercus tenuicollis* -löydöksiä on raportoitu myös lampaiden (0,04 ‰ v. 1979 ja 0,3 ‰ v. 1980) ja sikojen (0,002 ‰ v. 1979 ja 0,0009 ‰ v. 1980) lihantarkastuksissa (Maa- ja metsätalousministeriö 1981, 1982a, 1982b).

Taenia parenchymatosa -loista ei ole havaittu suomalaisissa poroissa, vaikka sitä on löydetty Murmanskin alueelta (Abuladze 1970). Kun huomioi eri *Taenia*-lajien kystien osittain samat kohde-elimet (taulukko 1), on mahdollista, että joidenkin poronlihantarkastuksessa havaittujen lihaskystien ja pienimpien *cysticercus tenuicollis* -rakkuloiden aiheuttaja onkin ollut *T. parenchymatosa*.

Taenia multiceps -loista ei ole havaittu Suomessa. Sitä on kuitenkin löydetty susista Virossa (Moks ym. 2006). Mahdollisesti väli-isäntä Virossa on lammas.

Taenia saginata -loisen pohjoisen kannan elämänkierrolle ei ole Suomessa edellytyksiä, koska porojen aivoja tai muitakaan kudoksia ei käytetä raakoina ihmisravinnoksi. Tätä loista on tuskin aiemminkaan esiintynyt Lapissa, koska kirjallisuuden (Itkonen 1984, von Linné 1969) mukaan siperialaistyyppinen raakaravinto ei ole kuulunut, poronverta lukuun ottamatta, saamelaisten perinteiseen ruokavalioon. Kolme vuosikymmentä sitten *Cysticercus bovis* -rakkuloita löytyi matalalla prevalenssilla (0,3 ‰ v. 1979 ja 0,05 ‰ v. 1980) lihantarkastuksissa suomalaisista naudoista (Maa- ja metsätalousministeriö 1981, 1982a). Viimeisin varmistamaton naudan *T. saginata* -kystaepäily on vuodelta 2002 ja sitä edellinen tapaus vuodelta 1996 (Evira 2007a).

6.2 Villit hirvieläimet

Hirvistä on löytynyt *T. hydatigena* ja *T. krabbei* -kystia, mutta niiden esiintyvyyttä ei ole selvitetty paitsi jälkimmäisen osalta aivan hiljattain (Lavikainen ym. 2010, Maa- ja metsätalousministeriö 1982, Kaarlo Nygrén, RKTL, henk.koht. tiedonanto 2010). RKTL:n aineiston perusteella arvioiden *T. hydatigena* on viime vuosina vähentynyt 1980-luvun lopun huipustaan, johon osuvat myös havaitut yksittäiset *T. krabbei* -tapaukset (Kaarlo Nygrén, RKTL, henk.koht. tiedonanto 2010). Kaikki havainnot ovat peräisin alueilta, joissa on näytteen oton aikana ja sitä edeltävinä vuosina ollut kohtalainen tai kyllästymistasoinen susikanta ja tasaisen korkea karhukanta.

Syksyinä 2008 ja 2009 Ilomantsissa ja Taivalkoskella tehtyjen *T. krabbei* -tyyppisten lihasrakkulalöytöjen (ks. luku 4.2) takia käynnistettiin Taivalkoskella kunnaneläinlääkäri Sauli Holmströmin toimesta hirvien sydänlihaskystien kartoitus (Lavikainen ym. 2010). Sydän on yksi *T. krabbei* -kystien tyyppipaikoista ja suhteellisen yksinkertainen kerätä tutkittavaksi. Kaikkiaan tutkittiin 76 taivalkoskelaihirven sydämet. Näistä kaksi kolmasosaa oli vasoista. Kystia löytyi neljästä (5%) sydäimestä, jotka kaikki olivat vasoista. Lisäksi löytyi yhden aikuisen hirven sydäimestä todennäköisiä loisarpia. Näiden lisäksi kertyi loppuvuodesta 2009 kaksi löytöä Sallasta: yhdellä hirvellä arpeutuneita muutoksia ja toisella hyväkuntoisia

kystikerkuksia (Sauli Laaksonen, Evira, julkaisematon havainto). Näiden löydösten perusteella *T. krabbei* sensu lato vaikuttaa olevan aiempaa käsitystä yleisempi hirvissä ainakin Koillis-Suomessa. Pääisännän etsiminen on kesken, alustavien tulosten perusteella *T. krabbei* sensu lato esiintyy Suomessa karhussa ja sudessa (Lavikainen ym., julkaisematon havainto).

Metsästäjät ovat havainneet valkohäntäkauriilla yksittäisiä loiskystia, joiden aiheuttajiksi epäillään ekinokokkia (Kaarlo Nygrén, RKTL, henk.koht. tiedonanto 2010) ja *T. hydatigena* -loista (Sauli Laaksonen, Evira, henk.koht. tiedonanto 2010). Erotusdiagnostisena vaihtoehtona kyseeseen voisi teoriassa tulla myös valkohäntäkauriin amerikkalainen *Taenia*-laji, *T. omissa*. Suomen valkohäntäkauriskanta on peräisin Minnesotasta tuoduista eläimistä. Kauriit vapautettiin luontoon Vesilahdella kahtena joukkona, ensimmäiset neljä vuonna 1938 ja toiset neljä 1949 (Kairikko & Ruola 2004). *Taenia omissa* -loisen esiintymisestä Minnesotassa ei löydy julkaistuja tietoja, mutta sen tärkein pääisäntä, puuma, oli jo kaurissiirtojen aikaan osavaltiossa hyvin harvinainen (Gerson 1988). On varsin epätodennäköistä, että *T. omissa* olisi valkohäntäkauriiden mukana kotiutunut Suomeen. Ensinnäkin todennäköisyys tartunnan kantajan esiintymiseen siirrettyjen kahdeksan kauriin joukossa on vähäinen. Teoriassa täkäläinen ilves saattaisi toimia loisen pääisäntänä. Kauriiden kohtaloista luontoon vapauttamisen jälkeen ei ole tietoja, joku tai jotkut ovat voineet jäädä ilveksen saaliiksi. On kuitenkin epätodennäköistä, että mahdollinen loistartunta olisi siitä eteenpäin saanut jalansijaa väli-isäntien vähälukuisuuden takia, erityisesti ensimmäisten siirtokauriiden aikaan. Toisen maahantuonnin tapahtuessa 1940-luvun lopulla loisella olisi ollut hieman paremmat selviytymisen mahdollisuudet, koska Suomen luonnossa oli jo satapäinen valkohäntäkauriskanta (Kairikko & Ruola 2004).

Suomalaisten metsäkauriiden ja metsäpeurojen (*Rangifer tarandus fennicus*) *Taenia*-kystista ei ole julkaistuja havaintoja.

6.3 Hirvieläinten *Taenia*-tartuntojen merkitys

Villieläimissä esiintyvät *Taenia*-suvun loiset ovat osa luontaisia "terveitä" ekosysteemejä, ja niiden vaikutukset isäntäeläinten populaatioihin ovat tietämyksemme

ulkopuolella. Tässä luvussa käsitelläänkin hirvieläinten *Taenia*-loisten merkitystä ihmisen näkökulmasta. Koska zoonoottisia *Taenia*-lajeja ei luonnonvaraisissa elämänkiertoissa maassamme esiinny, rajoittuu hirvieläinten *Taenia*-lajien merkitys taloudellisiin tappioihin, jotka aiheutuvat porojen, vähemmässä määrin riistan, ja kotieläinten, kuten lampaiden ja sikojen, kasvun heikkenemisestä ja lihantarkastuksissa tehdyistä hylkäyksistä. Toisaalta taloudellista ja inhimillistä merkitystä voi olla myös vaivoilla, joita em. *Taenia*-lajit saattavat aiheuttaa lemmikkieläimille, erityisesti koirille.

Aristoteleksen mukaan sianliha, jossa on "muutamia näppylöitä", on "verrattain makeaa" (Aristotle 2007, alunperin julkaistu n. vuonna 343 eaa., toisessa käännöksessä puhutaan vastaavasti "rakkuloista", ja "mureasta ja vähärasvaisesta", ks. Cook 1988). Olipa sitten kyse kystikerkuksista tai trikinelloista, nykyisin ei loisittua lihaa pidetä ihmisravinnoksi kelpaavana. Eläimistä saatavien elintarvikkeiden valvonta-asetuksessa (EY N:o 854/2004) sanotaan, että liha on todettava ihmisravinnoksi kelpaamattomaksi, jos siinä ilmenee loistartunta, mikäli toisin ei säädetä. Naudan ja sian kystikerkoosin suhteen lainsäädännössä tarkennetaan, että jos kyse ei ole yleistyneestä *T. saginata* tai *T. solium* -tartunnasta, muut kuin "saastuneet" eläimenosat voidaan luokitella ihmisravinnoksi kelpaaviksi kylmäsäilytelyn (pakastus -10 °C:een vähintään 10 vrk:n ajaksi) jälkeen (EY N:o 854/2004, Evira 2007b). Eviran antamassa ohjeessa ja Aristoteleksen kuvauksessa määritellään yleistynyt infektio suurin piirtein samalla tavoin: eläviä tai kuolleita loisia eri puolella ruhoa tai liha huomattavan vetistä (Aristotle 2007, Cook 1988, Evira 2007b). Eviran ohjeessa mainitaan erikseen myös *T. hydatigena* -loisen toukkamuoto *cysticercus tenuicollis*: elimet, joissa loisia on runsaasti (tai ns. muuttuneet ruhon tai muut eläimen osat), tulee hylätä, mutta kylmäsäilytystä ei vaadita hyväksyttävälle osille (Evira 2007b). *Taenia hydatigena* -lajin lisäksi muita hirvieläimillä esiintyviä *Taenia*-lajeja ei nimeltä mainita, mutta niihin sovelletaan lihantarkastuksessa *cysticercus tenuicollis*-ohjetta.

Vaikka voimakas infektio erityisesti lihasrakkuloiden ollessa kyseessä johtaa koko ruhon hylkäämiseen, on *Taenia*-kystien merkitys porotaloudelle varsin vähäinen niiden harvinaisuuden takia. Kuten edellä todetaan (luku 4), poroilla tavataan huomattavasti enemmän *Taenia*-kystia Venäjällä. Tärkein ero Suomen ja itänaapurin välillä lienee pääisäntien määrä. Suomessa on poronhoitoalueella vähemmän luonnonvaraisia petoeläimiä, mutta ehkä vielä tärkeämpi tekijä ovat porokoirat. Venäjällä käytetään

porokoiria paljon enemmän kuin Suomessa ja niiden pääasiallisena ravinnonlähteenä on poro (Lavikainen & Laaksonen 2006, Kirill Istomin, henk.koht. tiedonanto 2004). Porokoirien liikkussa suurimman osan vuotta tokkien läheisyydessä ovat laitumet jatkuvan kontaminaation alaisina (Abuladze 1970). Myös villien hirvieläinten *Taenia*-loisrakkulat ovat Suomessa harvinaisia verrattuna esim. Pohjois-Amerikkaan tai Venäjään (ks. luku 4). Tämäkin johtunee luonnonvaraisten pääisäntien vähälukuisuudesta maassamme.

Suurpetokantamme ovat kuitenkin kasvussa, ja porokoirien käyttökin on ilahduttavasti elpynyt. Lisäksi koirien raaka eläinperäinen ravinto, ns. barf-ruokavalio, on lisännyt suosiotaan, on jopa esitetty että metsästysseurojen tulisi kootusti kerätä muuten hyödyntämättä jääviä hirvieläinten metsästyksestä kertyviä sivutuotteita (teurasjätteitä) koirien rehuksi kenneleitä varten (Manninen 2006). Näiden tekijöiden seurauksena voikin odottaa *Taenia*-heisimatojen toukkarakkuloiden tulevan tavallisemmiksi löydöksiksi hirvieläimissä, ja myös koirien *Taenia*-tartuntujen yleistyvän lähivuosina. Tämä korostaa koirien loisdiagnoosiikan ja matolääkitystenkin tarvetta.

KIRJALLISUUSLUETTELO

Abuladze KI. Taeniata of animals and man and diseases caused by them. Essentials of Cestodology, IV. Israel Program for scientific translations, Jerusalem 1970.

Aristotle. The History of Animals. Book VIII. eBooks@Adelaide 2007, <<http://ebooks.adelaide.edu.au/a/aristotle/history/book8.html>>, haettu 15.02.2010.

van Beneden PJ. The social life of the lower animals. Am Naturalist 1874, 9: 521–530.

Barker IK, van Dreumel AA, Palmer N. The alimentary system. Chapter I. Teoksessa: Jubb KVF, Kennedy PC, Palmer N (toim.). Pathology of domestic animals. Volume 2. 4. p. Academic Press, San Diego 1993: 1–318.

Bessonov AS, Movsessian SO, Abuladze KI. On the classification and validity of superspecies taxons of the cestodes of the suborder Taeniata Skrjabin et Schulz, 1937. *Helminthologia* 1994, 31: 67–71.

Blažek K, Kirichek VS, Schramlová J. Pathology of experimental cysticercus bovis infection in the reindeer (*Rangifer tarandus* Linné, 1758). *Folia Parasitologica* 1986, 33: 39–44.

Bowles J, Blair D, McManus DP. Genetic variants within the genus *Echinococcus* identified by mitochondrial DNA sequencing. *Mol Biochem Parasitol* 1992, 54: 165–74.

Bowles J, McManus DP. NADH dehydrogenase 1 gene sequences compared for species and strains of the genus *Echinococcus*. *Int J Parasitol* 1993, 23: 969–72.

Bye K. Cestodes of reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus* Vrolik) on the Arctic islands of Svalbard. *Can J Zool* 1985, 63: 2885–2887.

Caprio A, Hauser WA. Neurocysticercosis and epilepsy. Teoksessa: Singh G, Prabhakar S. (toim.). *Taenia solium* cysticercosis, from basic to clinical science. CABI Publishing, Wallingford 2002: 211–220.

Castro GA. Helminths: structure, classification, growth, and development. Chapter 86. Teoksessa: Baron S (toim.). *Medical microbiology*. 4. p. The University of Texas Medical Branch at Galveston 1996, www-julkaisu 2009, <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/bookshelf/br.fcgi?book=mmed>>, haettu 5.2.2010.

Christiansen M. Die Muskelfinne des Rehes und deren Bandwurm (*Cysticercus* et *Taenia cervi* n. sp. ad interim). *Z Parasitenkd* 1931, 4: 75-100.

Cook GC. Neurocysticercosis: parasitology, clinical presentation, diagnosis, and recent advances in management. *Q J Med* 1988, 68: 575–83.

Craig HL, Craig PS. Helminth parasites of wolves (*Canis lupus*): a species list and an analysis of published prevalence studies in Nearctic and Palearctic populations. *J Helminthol* 2005, 79: 95–103.

Craig P, Ito A. Intestinal cestodes. *Curr Opin Infect Dis* 2007, 20: 524–532.

Domski IA, Ogorodnikov AN, Glushkov VM. Measles (cysticercosis) in moose. *Proceedings International Union of Game Biologists 22nd congress Sofia, Bulgaria, 4-8 September 1995*, 448-451 (CAB Abstracts, vain tiivistelmä).

Duffy MS, Greaves TA, Burt MDB. Helminths of the black bear, *Ursus americanus*, in New Brunswick. *J Parasitol* 1994, 80: 478–480.

Eom KS, Rim H-J. Morphologic descriptions of *Taenia asiatica* sp. n. *Korean J Parasitol* 1993, 31: 1-6.

Euroopan parlamentin ja neuvoston asetus (EY) N:o 854/2004 ihmisravinnoksi tarkoitettujen eläinperäisten tuotteiden virallisen valvonnan järjestämisestä koskevista erityissäännöistä, liite I. <<http://wwwb.mmm.fi/el/laki/i/default.html>>, haettu 14.02.2010.

Evira. Eläintaudit Suomessa 2005–2006. Elintarviketurvallisuusvirasto, Eviran julkaisuja 25/2007 (a), <<http://www.evira.fi/uploads/WebShopFiles/1209974738739.pdf>>, haettu 11.02.2010.

Evira. Lihan arvostelu ja toimenpiteet punaisen lihan lihantarkastuksen yhteydessä. Elintarviketurvallisuusvirasto, Eviran ohje Liha 002/1 2007 (b), <http://www.palvelu.fi/evi/files/72_653_313.pdf>, haettu 14.02.2010.

Foreyt WJ. *Veterinary parasitology reference manual*. 5. p. Iowa State University Press, Iowa 2001.

Forrester DJ, Rausch, RL. Cysticerci (Cestoda: Taeniidae) from white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, in southern Florida. *J Parasitol* 1990, 76: 583–585.

Freeman RS. Life history studies on *Taenia mustelae* Gmelin, 1790 and the taxonomy of certain taenioid cestodes from Mustelidae. *Can J Zool* 1956, 34: 219–242.

Garcia LS. Diagnostic medical parasitology. 5. p. ASM Press, Washington 2007.

Gemmell M, Matyas Z, Pawlowski Z, Soulsby EJJ (toim.). Guidelines for surveillance prevention and control of taeniasis/cysticercosis. World Health Organization, Geneva 1983.

Gerson HB. Cougar, *Felis concolor*, sightings in Ontario. *Can Field-Naturalist* 1988, 102: 419–422.

Gibbs HC, Eaton A. Cysticerci of *Taenia ovis krabbei* Moniez, 1879, in the brain of moose, *Alces alces* (L.) in Maine. *J Wildl Dis* 1983, 19: 151–152.

Gourbal BEF, Righi M, Petit G, Gabrion C. Parasite-altered host behavior in the face of a predator: manipulation or not? *Parasitol Res* 2001, 87: 186–192.

Grove DI. A history of human helminthology. C.A.B. International, Wallingford 1990.

Hall MC. Experimental ingestion by man of cysticerci of carnivore tapeworms. *J Parasitol* 1914, 1: 42–44.

Hall MC. The gid parasite and allied species of the cestode genus *Multiceps*. I. Historical review. U.S. Dept of Agriculture, Bureau of Animal Industry, Bulletin 125, Washington D.C., 1910.

Heyneman D. Cestodes. Chapter 89. Teoksessa: Baron S (toim.). Medical microbiology. 4. p. The University of Texas Medical Branch at Galveston 1996, www.julkaisu 2009, <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/bookshelf/br.fcgi?book=mmed>>, haettu 5.2.2010.

Herenda DC, Franco DA. Food animal pathology and meat hygiene. Mosby – Year Book, St. Louis 1991.

Hoberg EP. *Taenia* tapeworms: their biology, evolution and socioeconomic significance. *Microbes Infect* 2002, 4: 859–866.

Hoberg EP. Phylogeny of *Taenia*: Species definitions and origins of human parasites. *Parasitol Int* 2006, 55: S23-S30.

Hoberg EP, Alkire NL, de Queiroz A, Jones A. Out of Africa: origins of the *Taenia* tapeworms in humans. *Proc R Soc Lond B* 2001, 268: 781–787.

Hoberg EP, Jones A, Rausch RL, Eom KS, Gardner SL. A phylogenetic hypothesis for species of the genus *Taenia* (Eucestoda: Taeniidae). *J Parasitol* 2000, 86: 89-98.

HUSLAB. Helsingin ja Uudenmaan sairaanhoitopiirin laboratorion tutkimusohjekirja 2010, <<http://www.huslab.fi/ohjekirja/>>, haettu 9.2.2010.

Isakov SI, Olesova KS. Epizootiology of cysticerciasis in *Rangifer tarandus* in Yakutiya. *Nauchnye Trudy Yakutskogo Nauchno-Issledovatel'skogo Instituta Sel'skogo Khozyaistva (Voprosy kraevoi patologii zivotnykh v Yakutii)* 1980, 22: 65-69 (CAB Abstracts, vain tiivistelmä).

Itkonen TI. Suomen lappalaiset vuoteen 1945. Ensimmäinen osa. 2. p. WSOY, Porvoo 1984.

Iwaki T, Abe N, Shibahara T, Oku Y, Kamiya M. Developmental study of *Taenia mustelae* in the intermediate and definitive hosts, with a note on the life cycle of *T. mustelae* in Hokkaido, Japan. *J Parasitol* 1996, 82: 840–842.

Jones A, Pybus MJ. Taeniasis and echinococcosis. Teoksessa: Samuel WM, Pybus MJ, Kocan, AA (toim.). *Parasitic diseases of wild mammals*. 2. p. Manson Publishing, London 2001: 150–192.

Jones TC, Hunt RD. *Veterinary pathology*. 5. p. Lea & Febiger, Philadelphia 1983.

Kairikko JK, Ruola J. Valkohäntäpeura. Suomen Metsästäjäliitto, Jyväskylä 2004.

Kelly WR. The liver and biliary system. Chapter 2. Teoksessa: Jubb KVF, Kennedy PC, Palmer N (toim.). Pathology of domestic animals. Volume 2. 4. p. Academic Press, San Diego 1993: 319–406.

Kiritšek VS, Belousov MN, Nikitin AS. Novye dannye po epidemiologii Teniarinhoza v rajonah Krajnego Severa SSSR (po materialam nabljudenij v Jamalo-Nenetskom Avtonomnom Okrugue). Med parazitol 1984, 53 (6): 27–33.

Kiritšek VS, Nikitin AS, Frolova AA, Jarotskij LS. Nekotorye osobennosti biologii severnogo izolata *Taeniarhynchus saginatus* Coeze, 1782. Med parazitol 1986, 55 (6): 37–39.

Lavikainen A, Haukisalmi V, Lehtinen MJ, Henttonen H, Oksanen A, Meri S. A phylogeny of members of the family Taeniidae based on the mitochondrial *cox1* and *nad1* gene data. Parasitology 2008, 135: 1457–1467.

Lavikainen A, Haukisalmi V, Lehtinen MJ, Laaksonen S, Holmström S, Isomursu M, Oksanen A, Meri S. Mitochondrial DNA data reveal cryptic species within *Taenia krabbei*. Parasitol Int 2010, painossa.

Lavikainen A, Laaksonen S. Koiria, loisia ja koirakulttuuria Kuolan niemimaalla. Koiramme 2006, 110 (12): 57–61.

Laws GF. Physical factors influencing survival of taeniid eggs. Exp Parasitol 1968, 22: 227–239.

Lightowers MW. Cestode vaccines: origins, current status and future projects. Parasitology 2006, 133: S27–S42.

von Linné C. Lapinmatkani 1732. Karisto, Hämeenlinna 1969.

Loos-Frank B. An up-date of Verster's (1969) 'Taxonomic revision of the genus *Taenia* Linnaeus' (Cestoda) in table format'. *Syst Parasitol* 2000, 45: 155–183.

Lääketietokeskus. *Pharmaca Fennica* 2009 (a).

Lääketietokeskus. *Pharmaca Fennica Veterinaria* 2009 (b).

Maa- ja metsätalousministeriön asetus lihantarkastuksesta 38/EEO/2006, Liite 4. <<http://wwwb.mmm.fi/el/laki/j/default.html>>, haettu 14.02.2010.

Maa- ja metsätalousministeriö. Number of parasites found in meat inspected at the slaughterhouses and at the inspection offices in 1979. Ministry of Agriculture and Forestry, Helsinki, Finland, 1981 (CAB Abstracts, vain tiivistelmä).

Maa- ja metsätalousministeriö. Number of parasites found in meat inspected at slaughterhouses and at inspection offices in 1980. Ministry of Agriculture and Forestry, Helsinki, Finland, 1982 (a) (CAB Abstracts, vain tiivistelmä).

Maa- ja metsätalousministeriö. Veterinary service report 1980. Ministry of Agriculture and Forestry, Helsinki, Finland, 1982 (b) (CAB Abstracts, vain tiivistelmä).

Manninen E. Riistan teurasjätteestä koirille hyötyä ja hupia. *Koiramme* 2006, 110 (12): 54–56.

Mathis A, Deplazes P. Copro-DNA tests for diagnosis of animal taeniid cestodes. *Parasitol Int* 2006, 55: S87–S90.

Moks E, Jõgisalu I, Saarma U, Talvik H, Järvis T, Valdmann H. Helminthologic survey of the wolf (*Canis lupus*) in Estonia, with an emphasis on *Echinococcus granulosus*. *J Wildl Dis* 2006, 42: 359–365.

Moniez R. Note sur le *Taenia Krabbei*, espèce nouvelle de *Taenia* armé. *Bull Sci Dép Nord Ser 2* 1879, 2: 161-163.

Monlux WS, Monlux AW. Atlas of meat inspection pathology. Agriculture handbook No. 397. United States Department of Agriculture, Washington 1972.

Murai E, Gubanyi A, Sugar L. Examination of taeniid metacestodes from the far east, with a description of *Taenia kotlani* sp. n. (Cestoda: Taeniidae). *Parasitologia Hungarica* 1993, 26: 27-49 (CAB Abstracts, vain tiivistelmä).

Nienstedt W, Rautiainen E, Perna M, Salmi U (toim.). Lääketieteen termit. 3. p. Duodecim, Jyväskylä 2000.

Okamoto M, Nakao M, Blair D, Anantaphruti MT, Waikagul J, Ito A. Evidence of hybridization between *Taenia saginata* and *Taenia asiatica*. *Parasitol Int* 2010, 59: 70–74.

Pawłowski ZS. *Taenia solium*: Basic biology and transmission. Teoksessa: Singh G, Prabhakar S. (toim.). *Taenia solium* cysticercosis, from basic to clinical science. CABI Publishing, Wallingford 2002: 1–13.

Plakhotin MV. A manual of veterinary surgery. Mir Publishers, Moskva 1982.

Pritchard MH, Kruse GOW. The collection and preservation of animal parasites. University of Nebraska Press 1982.

Rausch RL. *Taenia pencei* n. sp. from the ringtail, *Bassariscus astutus* (Carnivora: Procyonidae), in Texas, U.S.A. *Comp Parasitol* 2003, 70: 1–10.

Rausch RL, Maser C, Hoberg EP. Gastrointestinal helminths of the cougar, *Felis concolor* L., in northeastern Oregon. *J Wildl Dis* 1983, 19: 14–19.

Riser NW. The hooks of taenioid cestodes from North American felids. *Am Midland Naturalist* 1956, 56: 133–137.

Schapiro MM. A quantitative study of egg production in *Taenia saginata*. *J Parasitol* 1937, 23: 104–105.

Serdyukov AM. On the species identity of taeniids of man in the north of West Siberia. Trudy Biologicheskogo Instituta Sibirskogo Otdeleniya Akademii Nauk (Ekologiya i morfologiya gel'mintov zapadnoi Sibiri) 1979, 38: 206-220 (CAB Abstracts, vain tiivistelmä).

Sikasunge CS, Johansen MV, Willingham III AL, Leifsson PS, Phiri IK. *Taenia solium* porcine cysticercosis: Viability of cysticerci and persistency of antibodies and cysticercal antigens after treatment with oxfendazole. Vet Parasitol 2008, 158: 57–66.

Stien A, Voutilainen L, Haukisalmi V, Fuglei E, Mørk T, Yoccoz NG, Ims RA, Henttonen H. Intestinal parasites of the Arctic fox in relation to the abundance and distribution of intermediate hosts. Parasitology 2010, 137: 149–157.

Stubblefield SS, Pence DB, Warren RJ. Visceral helminth communities of sympatric mule and white-tailed deer from the Davis Mountains of Texas. J Wildl Dis 1987, 23: 113–120.

Sweatman GK. The significance of the artificial introduction of reindeer (*Rangifer tarandus*) and moose (*Alces alces*) in the spread of hydatid disease (*Echinococcus granulosus*). Ann Trop Med Parasitol 1964, 58: 307–314.

Sweatman GK, Henshall TC. The comparative biology and morphology of *Taenia ovis* and *Taenia krabbei*, with observations on the development of *T. ovis* in domestic sheep. Can J Zool 1962, 40: 1287–1311.

Verster A. A taxonomic revision of the genus *Taenia* Linnaeus, 1758 s. str. Onderstepoort J vet Res 1969, 36: 3–58.

Valdmann H, Moks E, Talvik H. Helminth fauna of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in Estonia. J Wildl Dis 2004, 40: 356–360.

Wanzala W, Kyule NM, Zessin KH, Onyango-Abuje AJ, Kang'ethe KE, Ochanda H, Harrison JSL. Evaluation of an antigen-ELISA in the diagnosis of bovine cysticercosis in Kenyan cattle. *Parasitol Res* 2007, 100: 539–548.

Wilson DE, Reeder DM (toim.). *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. 3. p. Johns Hopkins University Press 2005, <<http://www.bucknell.edu/msw3/>>, haettu 15.3.2010.

Zhang L, Hu M, Jones A, Allsopp BA, Beveridge I, Schindler AR, Gasser RB. Characterization of *Taenia madoquae* and *Taenia regis* from carnivores in Kenya using genetic markers in nuclear and mitochondrial DNA, and their relationships with other selected taeniids. *Mol Cell Probes* 2007, 21: 379–385.