

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie



Cytogenetika štěnic (Cimicidae) jako modelových ploštic
(Insecta: Heteroptera)

Bakalářská práce

David Sadílek

Školitel: Doc. RNDr. Jitka Vilímová, CSc.

Praha, 2010

ABSTRAKT

Cytogenetika štěnic (Cimicidae) jako modelových ploštic (Insecta: Heteroptera)

V práci je uveden recentní názor na fylogenezi štěnic, čeleď Cimicidae a její klasifikaci v rámci řádu Heteroptera, stručně jsou shrnuty cytogenetické poznatky o řádu Heteroptera, známé karyotypy zástupců jednotlivých podčeledí v rámci čeledi Cimicidae a úvod do cytogenetické problematiky druhu *Cimex lectularius* Linnaeus, 1758.

Chromosomy zástupců řádu Heteroptera se liší od většiny ostatních organismů svojí holokinetickou povahou, kde se relativně často odehrává fragmentace či fúze chromosomů. U několika čeledí se zde vyskytuje menší pár m chromosomů, který se chová při meiose jinak než ostatní chromosomy. Diploidní počet chromosomů je výrazně variabilní, v rozsahu od čtyř (čeleď Belostomatidae) do 80 (čeleď Miridae). Zvláštní je chování chromosomů zejména u zástupců čeledi Cimicidae, kde se při achiasmatické postredukční meiose gonosomální univalenty spojují jen nitřovými „collochory“ a tvoří takzvané pseudobivalenty. U druhu *Cimex lectularius* se vyskytuje vzácný polymorfismus v počtu X chromosomů. Diploidní karyotyp je tvořen vždy 26 autosomy, minimálně dvěmi, ale až 15 X chromosomy a jedním Y chromosomem. Variabilita v počtu zmnožených X chromosomů se může vyskytovat i v rámci jedince u jeho různých zárodečných buněk.

Plánované cytogenetické studium co největšího počtu populací *C. lectularius* by jednak mělo objasnit obecnější mechanismus zmnožování pohlavních chromosomů, jednak doplnit probíhající molekulárně genetická studia tohoto druhu.

Klíčová slova:

Heteroptera, Cimicidae, *Cimex lectularius*, hematofág, karyotyp, zmnožené X chromosomy, achiasmatická meiosa, polymorfismus

ABSTRACT

Cytogenetics of bed bugs (Cimicidae) as a model true bugs (Insecta: Heteroptera)

The thesis provides current opinions about a phylogeny of bed bugs, family Cimicidae, and their classification within the order Heteroptera. There are briefly summarized cytological data about the order Heteroptera, known karyotypes of the cimicid subfamilies and introduction to cytogenetics of species *Cimex lectularius* Linnaeus, 1758.

Heteroptera species differ from other organisms by holokinetic chromosomes, a character, in which quite frequently take place chromosomal fragmentation and fusion. Several families possess smaller pair of m chromosomes, which behave during meiosis differently from the other chromosomes. Diploid chromosomal number is extremely variable, it ranges from four (family Belostomatidae) to 80 chromosomes (family Miridae). The behavior of chromosomes in the family Cimicidae is very specific. Sex-chromosomes univalents are connected by thread-like collochores and form so-called pseudobivalents during achiasmatic post-reductional meiosis. Rare polymorphism in a number of X chromosomes occurs in *Cimex lectularius* populations. The diploid karyotype always consists of 26 autosomal chromosomes and at least two but up to 15 X chromosomes and one Y chromosome. The number of X chromosomes can be variable even within one specimen in its germinal cells.

The cytogenetics research of wide range of *C. lectularius* populations from different hosts is planned for a master thesis. The particular aim should be to clear a general mechanism of development of multiple sex-chromosomes. The research is related to molecular genetic studies of this species.

Key words:

Heteroptera, Cimicidae, *Cimex lectularius*, haematophagous, karyotype, multiple X chromosomes, achiasmatic meiosis, polymorphism

PODĚKOVÁNÍ

Na tomto místě bych chtěl poděkovat zejména Doc. RNDr. Jitce Vilímové, CSc. z Katedry zoologie PřF UK v Praze, za obrovskou trpělivost a podporu jak materiální, tak psychologickou i pedagogickou a zejména odbornou. Dále bych rád poděkoval Mgr. Ondřejovi Balvínovi za fotodokumentaci a pomoc s literaturou, Prof. RNDr. Janu Zimovi, DrSc. za pomoc s terminologií v odborné části a Mgr. Františku Šťáhlavskému, Ph.D. za instruktáž k metodice, všichni z Katedry zoologie PřF UK v Praze. Také bych poděkoval Prof. RNDr. Tomáši Soldánovi, DrSc. z Entomologického ústavu AV ČR v Českých Budějovicích za pomoc při kompletování literatury.



***Cimex lectularius* Linnaeus, 1758** (Cimicoidea: Cimicidae: Cimicinae)

Převzato z: http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bed_bug,_Cimex_lectularius.jpg
dne 21.11.2009

OBSAH

1. Úvod	1
2. Taxonomie a fylogeneze štěnic	2
2.1. Heteroptera	2
2.2. Cimicidae	3
2.3. <i>Cimex lectularius</i>	8
3. Cytogenetika	11
3.1. Řád Heteroptera	11
3.2. Čeleď Cimicidae	18
3.3. <i>Cimex lectularius</i>	22
4. Závěry	26
5. Přehled použité literatury	28

1. ÚVOD

Studium hmyzu nám poskytuje mnoho nových poznatků o jeho evoluci, fylogenezi, srovnávací morfologii, biologii i etologii. Široká veřejnost ovšem nejvíce uvítá praktické aplikace výzkumu, například potlačení hmyzích škůdců biologickou, ekologicky šetrnou cestou, eliminace obtěžujících parazitů či zabránění přenosu nebezpečných onemocnění na člověka hmyzími vektory.

Zejména parazitace na člověku je jedním z nejostřeji sledovaných jevů, protože se nás přímo dotýká a může mít i medicínský aspekt. Zástupci čeledi Cimicidae (Heteroptera: Cimicomorpha), štěnice, tento aspekt jistě naplňují více než dostatečně a dostávají se dnes do popředí zájmu badatelů. Ten podporuje zejména zvýšená rychlost šíření ektoparazitické plošnice *Cimex lectularius* Linnaeus, 1758 (štěnice domácí, human bed bug). Štěnice byla v domácnostech vyspělých zemí v 40. a 50. letech 20. stol. téměř eradikována díky DDT. Recentně se však rychle šíří díky zvýšené mobilitě osob, rezistenci vůči chemikáliím a ignoranci lidí (Usinger 1966, souhrn viz Balvín 2008).

Ačkoli teoreticky mají štěnice *Cimex lectularius* všechny předpoklady být vektorem některých patogenních organismů, nebyl nikdy zaznamenán případ nakažení člověka tímto parazitem. V laboratorních podmínkách bylo zjištěno, že kolem 27 patogenů dokáže nějakou dobu přežívat v zaživacím ústrojí či v sacím aparátu, ale nepodařilo se daný patogen experimentálně přenést na dalšího lidského hostitele (Burton 1963, Blow et al. 2001, Reinhardt & Siva-Jothy 2007).

Vzhledem k možnému fungování *C. lectularius* jako vektoru lidských patogenů a také výrazným změnám v chování a šíření populací tohoto druhu se štěnice stává modelovým druhem různě zaměřených studií, ze kterých vyplývají i obecné závěry týkající se populační genetiky, vztahu hostitele a parazita a další (Reinhardt & Siva-Jothy 2007, Bartonička 2008).

Cimex lectularius je tak v současnosti cílem základního výzkumu řady aspektů, např. studie populační struktury a ekologie, molekulárně genetické studie, fylogenetické studie, cytogenetické studie a další (souhrn viz Balvín 2008). Výsledky základního výzkumu se dále využívají při tvorbě plánů kontroly tohoto ektoparazita člověka, který působí škody v řádu milionů dolarů jak v domácnostech tak v komerčních zařízeních (Reinhardt & Siva-Jothy 2007).

Základním zdrojem informací o štěnicích je monografie Usinger (1966). V posledním období je často studována moderními, převážně molekulárně genetickými metodami hlavně štěnice *C. lectularius*. Katedra zoologie PřF UK je zapojena do neformální skupiny badatelů

soustředěné na komplexní výzkum populací *C. lectularius*. Populace tohoto druhu z různých hostitelů, kromě člověka i znetopýřů, byly studovány na území České republiky z hlediska genu pro cytochrom oxidázu I (Balvín 2008) a toto molekulárně genetické zaměření výzkumu dále pokračuje. Plánovaná diplomová práce, navazující na předkládanou bakalářskou práci, si klade za cíl rozšířit znalosti o populacích druhu *C. lectularius* i o informace o karyotypech zjištěné současnými cytogenetickými metodami, hlavně s ohledem na vysokou variabilitu počtu pohlavních chromosomů.

2. TAXONOMIE A FYLOGENEZE ŠTĚNIC

Pro úplnost a snazší orientaci jsou při prvním použití latinského názvu taxonu nebo odborného termínu uvedeny i české názvy a termíny, když jsou obecněji používané. Pokud není k dispozici adekvátní český ekvivalent termínu, je použit originální název v uvozovkách.

2.1. Heteroptera

Řád Heteroptera (ploštice, true bugs) patří spolu s řády Auchenorrhyncha (křísi), Sternorrhyncha a Coleorrhyncha do taxonu Hemiptera (= hemipteroidní komplex). Synapomorfii Hemiptera je bodavě savé ústní ústrojí specifické stavby, tvořené párem styletovitých maxil, párem styletovitých mandibul a žlábkovitým labiem (Schuh & Slater 1995, Grimaldi & Engel 2005). Řád Heteroptera a jeho sesterská skupina Coleorrhyncha tvoří nejodvozenější taxony Paraneoptera, skupiny, ve které je sledovatelná tendence k modifikaci ústního ústrojí od kousacího k bodavě savému. Díky této adaptaci umožňující příjem mikroparticulární až tekuté potravy dokázaly ploštice osídlit všechny typy suchozemských a sladkovodních biotopů. Dokonce jako jediní zástupci hmyzu pronikly i na hladiny otevřených oceánů (Schuh & Slater 1995). Recentně je popsáno zhruba 40.000 druhů ploštic klasifikovaných v 85 čeledích. Nejvýraznějšími morfologickými synapomorfiemi charakterizujícími řád Heteroptera jsou: modifikace předního páru křídel v krytky až polokrovky u odvozených zástupců, specifická detailní stavba ústního ústrojí a s ním spojená stavba hlavové kapsule, včetně vývoje guly, unikátní kombinace larválních a imaginálních pachových žláz (Schuh & Slater 1995, Grimaldi & Engel 2005, Forero 2008).

Fakt, že příjem potravy v tekutém stavu (částečně natrávené) byl evolučně velmi výhodnou novinkou je obecně uznáván (Grimaldi & Engel 2005). Čas potřebný k příjmu potravy sáním, a tedy expozice predátorům, se oproti kousání výrazně zkrátil a navíc došlo k rozšíření spektra potravních zdrojů. V rámci řádu Heteroptera se tak vyskytují různé

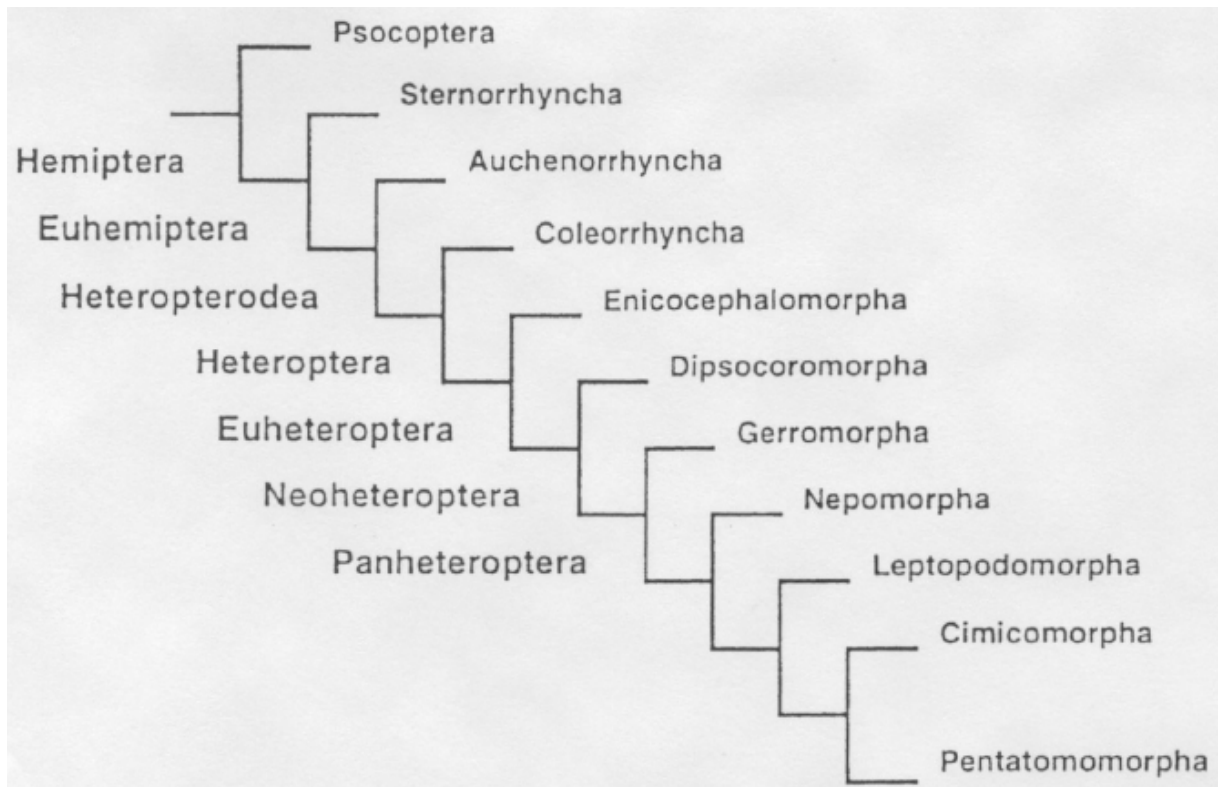
potravní strategie, mycetofágie, fytofágie, predace a hematofágie. Z pohledu člověka rozlišujeme i druhy výrazně škodlivé, které poškozují rostlinná pletiva, přenášejí virózy (např. zástupci čeledí Miridae, Lygaeidae, Pentatomidae) či naopak druhy užitečné, predátoři užívaní v biologickém boji (např. zástupci čeledi Anthocoridae, draví Miridae) (Hori 2000, Schaefer & Panizzi 2000, Grozeva & Simov 2008a). V současné době je víceméně konsenzuálně přijata hypotéza, že původní životní strategií ploštic byla predace (např. Schaefer 2003). Podle Schuh & Slater (1995) se fytofágie vyvinula v rámci Heteroptera několikrát konvergentně.

Nejedvozenější životní strategie spojená s příjmem tekuté potravy je hematofágie parazitických druhů. Krev je vysoce energetický zdroj potravy. Hematofágní ploštice se vyskytují a sají na svých hostitelích jen v době jejich spánku nebo období klidu. S ektoparazitickým způsobem života je spojena řada morfologických adaptací. Z nich nejnápadnější je dorsoventrálně zploštělé tělo, mikropterie až apterie, redukce ocelli a složených očí a další redukční znaky (např. Usinger 1966, Schuh & Slater 1995). Nutriční zisk z homogenní potravy zvyšují symbionti koncentrovaní v mycetomech, u zástupců čeledi Cimicidae často rikettsie (Grimaldi & Engel 2005, Reinhardt & Siva-Jothy 2007).

Klasifikace řádu Heteroptera. Historicky první klasifikace ploštic vypracovali již C. Linneaus, P. A. Latreille, J. Ch. Fabricius a L. J. M. Dufour v 18. a 19. století (Schuh & Štys 1991, Schuh & Slater 1995, Forero 2008). Základy recentně akceptované klasifikace stojí na studiích Leston et al. (1954), Štys & Kerzhner (1975) a Cobben (1968, 1978). Wheeler et al. (1993) navázali na studii Schuh (1979) a na základě kladistické analýzy morfologických i molekulárně genetických znaků rozpracovali klasifikaci řádu do následujících, v současnosti všeobecně akceptované podoby. Řád tvoří sedm monofyletických infrařádů (= podřádů v následujícím textu) (obr. 1): Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Gerromorpha, Nepomorpha, Leptopodomorpha, Cimicomorpha a Pentatomomorpha (např. Schuh & Slater 1995, Grimaldi & Engel 2005, Forero 2008). Štěnice, čeleď Cimicidae, jsou klasifikovány v podřádu Cimicomorpha.

2.2. Cimicidae

Čeleď Cimicidae Latreille, 1802 (štěnicovití) patří do monofyletického podřádu Cimicomorpha, který je s 19.400 druhy nejpočetnějším taxonem Heteroptera (Ying Tian et al. 2008). Dvě nejpočetnější čeledi podřádu i celého řádu jsou Miridae (klopuškovití) a Reduviidae (zákeřnicovití) (např. Schuh & Slater 1995, Schuh et al. 2009).

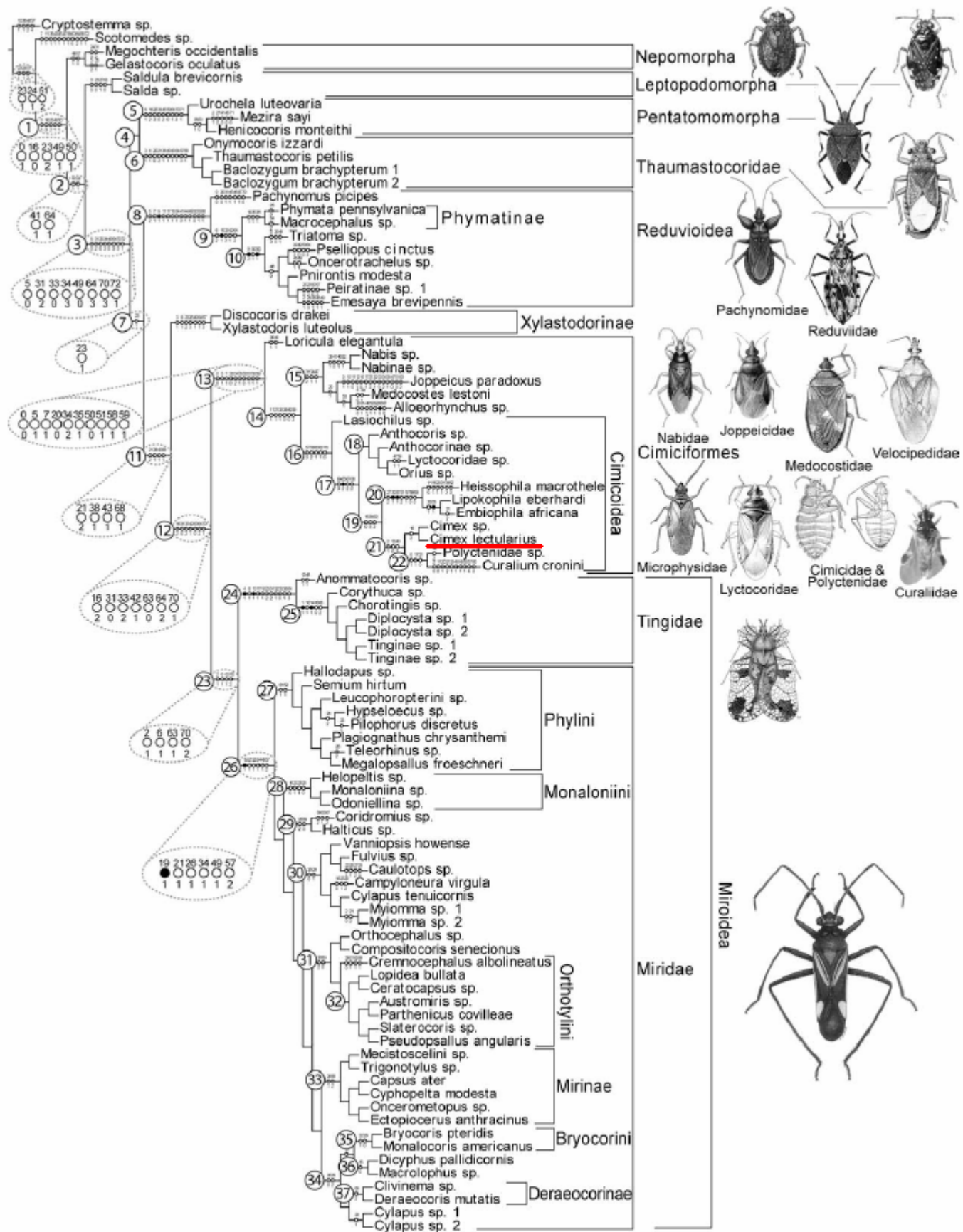


Obrázek 1. **Kladogram infrařádů Heteroptera v rámci Hemiptera.** Převzato z: Schuh (1979) a Wheeler et al.(1993)

Kladistickou analýzu čeledí podřádu Cimicomorpha publikovali Schuh & Štys (1991) za použití morfologických, behaviorálních a ekologických znaků. Čeď Cimicidae byla zahrnuta do nadčeledi Cimicoidea spolu s čeleděmi Lasiochilidae, Plokiophilidae, Lyctocoridae, Anthocoridae a PolycTENidae.

Ying Tian et al. (2008) prezentovali první komplexní fylogenetickou studii Cimicomorpha založenou na molekulárních znacích (třech genech, nukleárních i mitochondriálních). Čeledi Miridae a Tingidae jsou ve výsledném kladogramu umístěny bazálně, monofylum Anthocoridae + Lyctocoridae + Cimicidae + Plokiophilidae tvoří nejodvozenější skupinu podřádu.

Recentně publikovali Schuh et al. (2009) fylogenetickou studii podřádu Cimicomorpha založenou na „total-evidence analysis“, ve které bylo použito maximum morfologických i molekulárně genetických znaků (obr. 2) s následujícími výsledky: Nadčeď Reduvidae je bazálním taxonem, taxon Miroidea nejodvozenějším. Sesterskou skupinou Miroidea je taxon Cimiciformes (obsahující devět čeledí), ve kterém je čeď Cimicidae řazena do nadčeledi Cimicoidea spolu s čeleděmi Microphysidae, Lyctocoridae, PolycTENidae



Obrázek 2. Kladogram čeledí klasifikovaných v podřádu Cimicomorpha. Převzato ze:

Schuh et al. (2009)

a Curaliidae. Poslední taxon je novou čeledí recentně popsanou z jihovýchodu USA (Schuh et al. 2008).

Čeď Polycytenidae je nejpříbuznější čeledi Cimicidae. Její zástupci jako trvalí ektoparazité sající na netopýrech v jihovýchodní Asii. Zástupci Polycytenidae jsou k parazitickému způsobu života nejdokonaleji morfologicky adaptováni, jsou apterní, mají zcela redukované složené oči a ocelli, mají hřebínkovité ktenidie a jsou viviparní s vyvinutou pseudoplacentální výživou larev (Schuh & Štys 1991, Schuh & Slater 1995).

V rámci podřádu Cimicomorpha nalezneme všechny základní způsoby příjmu potravy vyskytující se u ploštic. Plesiomorfnií predace je zachovaná u většiny taxonů, odvozená fytofágie se vyskytuje hlavně v rámci nadčeledi Miroidea a odvozená hematofágie u zástupců nadčeledi Cimicoidea. Je spojena s parazitismem, vzniklým v evoluci nadčeledi pouze jednou (Schuh & Slater 1995, Schaefer 2003, Reinhardt & Siva-Jothy 2007).

Čeď Cimicidae, štěnice, jedna z odvozenějších čeledí ploštic, zahrnuje striktně parazity a hematofágy (Usinger 1966, Reinhardt & Siva-Jothy 2007). Štěnice jsou občasní parazité savců, převážně netopýrů a člověka, a ptáků. Protože se zdržují v hnízdech a místech pobytu hostitelů, jejich výskyt nejčastěji koreluje s výskytem jejich specifických hostitelů (Usinger 1966, Balvín 2008). Zástupci čeledi Cimicidae jsou kosmopolitně rozšířeni po celém světě, nejpočetněji jsou zastoupeni v tropech a subtropích, ale deset taxonů z pěti rodů se vyskytuje běžně i v palearktické oblasti (Usinger 1966, Péricart 1996, Balvín nepublikováno).

U všech zástupců čeledi Cimicidae dochází k přenosu spermií traumatickou inseminací, unikátně v rámci hmyzu. Samice mají vyvinutý tzv. paragenitální systém (obr.3) využívaný i k determinaci a ve fylogenezi. Samec má vyvinutou pouze levou parameru, kterou používá jako pářící orgán. Perforuje externí část paragenitálního systému samice, „ectospermalege“, lokalizovanou laterálně na abdominu, a injikuje spermie do interní části, „mesospermalege“. Odtud spermie migrují hemocoelem až do ovárií, kde dojde k oplodnění vajíček. U některých štěnic dochází i k homosexuální kopulaci (Carayon 1966, Schuh & Slater 1995, Volf & Votýpka 2007).

Samice klade jednotlivá vajíčka, až pět denně a až 500 za život. Vajíčka se líhnou za deset dní, vývoj probíhá v pěti larválních instarech a larva musí v každém z nich přijmout potravu. Vývoj do imaga trvá pět týdnů (Davis 1966, Reinhardt & Siva-Jothy 2007, Volf & Votýpka 2007). Zástupci čeledi Cimicidae mají zvláštní chování pro kladení vajíček. Běžně hmyzí druhy kladou sterilní vajíčka bez páření, ale v této čeledi samice bez páření žádná vajíčka nekladou (Ueshima 1964).

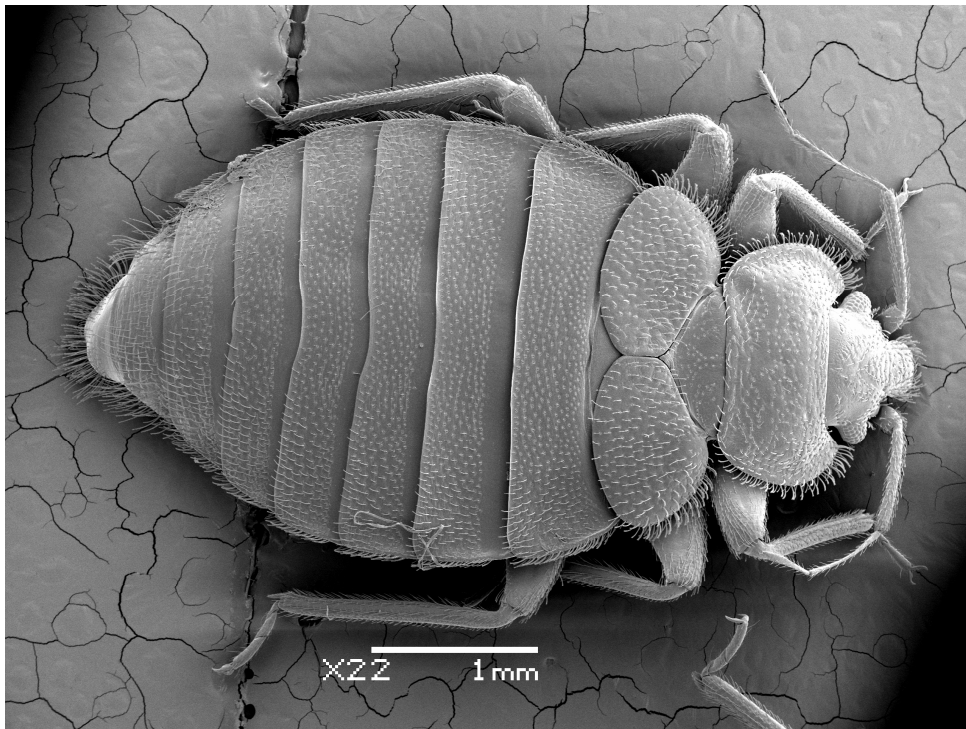


Obrázek 3. Fotografie samice *Cimex lectularius* ze skenovacího elektronového mikroskopu, ventrální pohled. Autor: O. Balvín

Usinger (1966), v zatím nepřekonané monografii čeledi Cimicidae, dělí čeleď do šesti podčeledí: Afrocimicinae a Cacadminae (hostitelé netopýři Starého světa), Cimicinae, Haemosiphoninae (hostitelé ptáci Nového světa), Latrocimicinae a Primicimicinae (hostitelé netopýři Nového světa). Tato klasifikace je dodnes akceptována (např. Ueshima 1979, Schuh & Štys 1991, Schuh & Salter 1995, Reinhardt & Siva-Jothy 2007). Nejstarobylším taxonem je rod *Primicimex* z podčeledi Primicimicinae a za nejodvozenější se považuje rod *Cimex* z podčeledi Cimicinae (např. Reinhardt & Siva-Jothy 2007). Původními hostiteli všech štěnic byli s největší pravděpodobností netopýři, později se některé druhy specializovaly na člověka a nejrecentněji na holuby (Sailer 1952, Usinger 1966, Panagiotakopulu & Buckland 1999, Bartonička 2007, Balvín nepublikováno).

Čeleď Cimicidae obsahuje 80 druhů zařazených do 22 rodů. Nejvíce studovaným, pro člověka významným rodem je *Cimex* (štěnice). Pouze zástupci tohoto rodu parazitují na netopýrech, člověku a dalších savcích a ptácích, zástupci ostatních rodů pouze na ptácích nebo netopýrech (souhrn viz Usinger 1966, Péricart 1996, Balvín 2008). Druhy rodu *Cimex* rozdělil Usinger (1966) podle morfologických znaků do čtyř skupin: 1) Skupina *Cimex pilosellus* (Horváth, 1910) z netopýřů střední a Severní Ameriky, 2) Skupina *Cimex pipistrelli* Jenyns, 1839 (obr. 4) výhradně z netopýřů Evropy a Asie, 3) Skupina *Cimex lectularius* se

stejnomeným druhem z člověka, netopýřů, domácích a synantropních zvířat, dále *Cimex columbarius* Jenyns, 1839 z holubů a drůbeže a *Cimex emarginatus* Simov, 2008 z netopýřů, 4) Skupina *Cimex hemipterus* Fabricius, 1803 (štěnice tropická), pouze s jedním druhem z člověka, netopýřů a drůbeže. Zástupci těchto skupin se navzájem liší zejména tvarem a umístěním paragenitálního sinu a tvarem lobů pronota (Usinger 1966, Balvín 2008). Na základě molekulárních znaků je recentně prokázáno, že druhy tradičně klasifikovány v rodu *Oeciacus* Stål 1873 jsou vnitřní skupinou rodu *Cimex* (Balvín nepublikováno).



Obrázek 4. Fotografie samce *Cimex pipistrelli* ze skenovacího elektronového mikroskopu, dorsální pohled. Autor: O. Balvín

2.3. *Cimex lectularius*

Z rodu *Cimex* jsou považovány za nejodvozenější druhy *Cimex lectularius* a *Cimex columbarius* (např. Reinhardt & Siva-Jothy 2007). První druh, s kosmopolitním rozšířením, je zřejmě nejznámějším zástupcem štěnic, i vzhledem k tomu, že je významným parazitem člověka v mírném pásu. Jeho úzkou interakci s člověkem dokládají již nálezy z egyptských vykopávek (Panagiotakopulu & Buckland 1999). Na lidech parazituje také tropický druh *Cimex hemipterus* a západoafrický druh *Leptocimex boueti* Brumpt, 1910. Příležitostně mohou člověka jako hostitele využít i další druhy, např. *Cimex hirundinis* Lamarck, 1816 (dříve *Oeciacus hirundinis*, štěnice ptačí) po odletu ptačích hostitelů (Usinger 1966). Je akceptována

hypotéza, že předek druhu *C. lectularius* původně parazitoval jen na netopýrech, ale s pravěkým osídlením jeskyní Středního východu člověkem se příležitostně živil i sáním lidské krve. Tímto dlouhodobým soužitím se někteří jedinci vyčlenili a specializovali na existenci v pozdějších lidských obydlích. Dnes proto můžeme rozlišit populace *C. lectularius* parazitující na člověku a jiné izolované populace parazitující především na několika málo druzích netopýrů. (Usinger 1966). Tuto hypotézu podporují recentně i výsledky sekvenace DNA (Balvín 2008).

Simov et al. (2006) potvrdili, že druh *Cimex lectularius* se na netopýrech nachází jen ve střední a severní Evropě, nikoli v jižní, tj. na Balkáně, Apeninském a Pyrenejském poloostrově. Proto navrhli následující časové upřesnění vzniku specializace *C. lectularius* jako lidského parazita. K přechodu štěnice z netopýrů na člověka došlo až během holocénu, kdy na jihu Evropy bylo v jeskyních aridní klima. Štěnice začala osidlovat lidská obydlí, kde existovalo vlhčí prostředí. Ve střední a severní Evropě štěnice *C. lectularius* parazitují i na netopýrech, protože ti často obývali humidnější lidská obydlí.

Stručná morfologická charakteristika druhu: výrazně dorsoventrálně zploštělé, silně sklerotizované tělo elipsovitého obrysu; mikropterní, přední křídla šupinkovitá, zadní zcela redukovaná; na celém povrchu těla vyvinuty nápadné sety. Malé složené oči s redukovaným počtem omatidií, ocelli nevyvinuty. Dospělci dosahují velikosti těla 4-5 mm. Morfologické znaky štěnice domácí vykazují značnou variabilitu, která může souviset s aktuálním hostitelem (Usinger 1966, Bartonička 2007, Balvín 2008).

Délka života štěnice je variabilní, od 6-9 měsíců při dostatku potravy, až po dobu delší než rok (až 18 měsíců), když delší dobu hladoví. Dospělec je schopný se plně nasát za 5-10 minut díky vasodilatačním a antikoagulačním látkám a zpětinasobit svojí hmotnost. Nový kontakt s hostitelem hledají průměrně v týdenních intervalech. Štěnice jsou fotofóbní, přes den jsou v úkrytu, v noci aktivují. Hostitele najdou detekcí zvýšené hladiny oxidu uhličitého a vyzařovaného tělesného tepla. Stejně faktory působí jako repelentní v případě, že je štěnice plně nasátá (Usinger 1966, Schaefer 2000, Reinhardt & Siva-Jothy 2007, Balvín nepublikováno). Optimální teplota hostitele pro sání je 37°C (Bartonička 2008).

Cimex lectularius a další druhy štěnic jako vektory onemocnění. I když se v případě štěnic jedná často o masově se vyskytující ektoparazity, nebyla příliš často prokázána jejich účast v přenosu chorob člověka i dalších obratlovců.

V laboratorních podmínkách bylo prokázáno přežívání viru hepatitidy B 35 dní v organismu *Cimex lectularius* po nasátí na infikovaném jedinci či 21 dní inokulací viru injekčně. Virus ve štěnici přežívá i po ekdyzi do dalšího instaru, ale nebyl prokázán vertikální

přenos na vajíčka. Infekční virové částice byly nalezeny i ve výkalech štěnic, tudíž by mohlo dojít k infekci při regurgitaci během sání, mechanicky přes výkaly deponované na kůži, či zabitím a rozmačkáním jedince při sání (Blow et al. 2001).

Burton (1963) zdokumentoval délku přítomnosti 25 různých patogenů ve výkalech po infekci *Cimex lectularius* a *Cimex hemipterus*: *Bacillus anthracis* (4 dny), *Franciscella tularensis* (250 dní), *Salmonella paratyphi* (21 dní), *Coxiella burnettii* (285 dní), virus žluté zimnice (15 dní), virus lymfocytární choriomeningitidy (85 dní) a *Borrelia recurrentis* (28 dní). Je zřejmé, že prostředí střeva s natrávenou krví je vhodné pro delší přežití těchto patogenních organismů s možností další disperze ve výkalech štěnic. Byly zaznamenány případy sběru štěnic z přírody nakažených *Wuchereria bancrofti*, *Brugia malayi*, *Trypanosoma cruzi*, *Brucella melitensis*, *Coxiella burnettii*, *Yersinia pestis*, riketsiemi a dalšími, ale význam v přenosu na člověka je nepravděpodobný, protože v jedincích druhu *Cimex lectularius* nedojde k vývoji parazitů.

Vzhledem k možnému potenciálu k přenosu chorob a k místy sympatrickému rozšíření druhů *C. lectularius* a *C. hemipterus* v subtropích až tropech, byly prováděny pokusy s jejich hybridizací (souhrn viz Usinger 1966, Schaefer 2000). Výsledkem byla redukce početnosti *C. lectularius*, protože samice nepřežily samotnou kopulaci a sterilita potomstva samic *C. hemipterus*.

Byl testován i potenciální biologický či mechanický přenos viru HIV štěnicí *Cimex hemipterus*, ale virus přežíval jen velice krátkou dobu a nebyl schopen replikace, nebyl prokázán ani přenos při přerušovaném sání (Webb et al. 1989).

Jako vektory fungují hlavně některé druhy *Cimex* klasifikované dosud v rodě *Oeciacus* parazitující ptáky, které přenáší například Fort Morgan virus na své ptačí hostitele, obdobně fungují zástupci amerického rodu *Haemosiphon* Champion, 1900 (Burton 1963, Schuh & Slater 1995, Schaefer 2000).

Spíše než zdravotní potíže u běžné lidské populace infestace *Cimex lectularius* přináší psychické problémy (entomofobie), ale někteří alergičtí jedinci mohou na následky parazitace dokonce zemřít. U zvířat může tento parazit snížit fitness až o 50% oproti neparazitovaným stanovištím. U silně zamořených hnízd bylo pozorováno i vyskakování mláďat z hnízda s fatálními následky (Usinger 1966, Reinhardt & Siva-Jothy 2007). Výskyt štěnic má vliv na střídání úkrytů netopýrů, protože po opuštění úkrytu během letní sezóny abundance štěnic rychle klesá, zvláště nedospělá stadia rychle hynou. Množství parazitů je také dáno mírou groomingu, allogrooming má hygienický i společenský význam (Bartonička 2007, 2008; Bartonička & Gaisler 2007; Balvín 2008).

3. CYTOGENETIKA

U rostlin a živočichů jsou počty chromosomů v rozsahu dvou až několik set, vyšší počty se vyskytují především u rostlin díky polyploidii. U některých taxonů jsou počty relativně stabilní (z hmyzu např. u řádů Diptera - dvoukřídílí, Coleoptera - brouci, Orthoptera - rovnokřídílí), ale někde jsou naopak značně proměnlivé (Lepidoptera - motýli, Trichoptera - chrostíci). U organismů s jednou centromerou se počet chromosomů mění hlavně fúzí, fragmentací či polyploidizací. Pravděpodobnost fixace těchto změn je však relativně malá, protože chromosomy jsou limitované tím, že musí nést centromeru. Tento limit však neplatí pro organismy s holocentrickými chromosomy, kde centromery nejsou jasně a pevně umístěny a počet chromosomů mohou zvýšit už jejich fragmenty (Ueshima 1979).

Počty chromosomů v rámci některých rodů organismů (někdy i vyššího taxonu) jsou často stálé a mohou být použity v diagnostice a při klasifikaci, často pomáhají rozpoznat podobné či kryptické druhy, které se morfologicky rozpoznávají jen velmi obtížně (Nuamah 1982). Počty chromosomů jednotlivých druhů jsou často konstantní pro širší oblasti jejich rozšíření (Jacobs 1986).

Molekulární cytologické metody přislíbují odhalení mechanismů řídících organizaci chromatinu holocentrických chromosomů během mitosy a meiosy. Mohou vysvětlit chromosomální změny v rámci speciace zástupců Heteroptera. Fúze a fragmentace spolu s množstvím a umístěním heterochromatinu jsou hlavními principy evoluce karyotypu tohoto řádu (Papeschi & Bressa 2006).

3.1. Řád Heteroptera

Cytologická data se v taxonomii Heteroptera začala používat od počátku 20. století (Manna 1962). Všichni zástupci hemipteroidního komplexu mají holocentrické (holokinetické) chromosomy - útvary plnící funkci centromery jsou difúzní, roztroušené po celé délce chromosomu, a proto zde není primární konstriktce. Tento typ se vyskytuje vzácně např. u hlístice *Caenorhabditis elegans* (Maupas, 1899) (Ueshima 1963, Manna 1984). Holocentrická povaha chromosomů vedla k hypotéze, že mechanismus fúze a fragmentace, který probíhá mnohem častěji, hraje velkou roli v evoluci karyotypu. Fúze počet chromosomů snižuje. Fragmentace jednoduše zvýší počet chromosomů, které dále v genomu persistují díky postredukční meiose, která zabrání tvorbě chiasmatu (Manna 1984, Jacobs 2004). Například u zástupců rodu *Thyanta* Stål, 1860 (Pentatomidae) je základní skladba chromosomů 12A+XY (A= autosomy, XY = pohlavní chromosomy = gonosomy), ale *Thyanta calceata* (Say, 1832)

má karyotyp $24A+X_1X_2Y$. Navzdory navýšenému počtu chromosomů obsah DNA odpovídá organismu se 14 chromosomy (Ueshima 1966, 1979; Rebagliati et al. 2003; Papeschi & Bressa 2006).

Další odlišností jsou různá chování autosomů a gonosomů při meiose a u některých čeledí přítomnost m chromosomů. Chromosomy jsou zde obecně malé a vzájemně podobné velikosti. U zástupců řádu Heteroptera je zcela potlačen „crossing-over“ a párování mezi X a Y chromosomy, párování probíhá jen u samců a je jen krátkodobé, typu „touch and go“ (Darlington 1939). Diploidní sady obsahují od čtyř (čeleď Belostomatidae) do 80 (čeleď Miridae) chromosomů. Největší variabilitu vykazují počty chromosomů u zástupců podřádu Nepomorpha, kde se vyskytují druhy s nejnižšími i nejvyššími počty. Počty u zástupců Pentatomomorpha jsou v rozpětí od 12 do 18 chromosomů a u zbylých vyšších taxonů jich je nejčastěji 20 a více (Ueshima 1979, Jacobs 1986, Schuh & Slater 1995, Papeschi & Bressa 2006). U druhů taxonů Triatominae (Reduviidae) ($20A+XY$) a Corixidae ($22A+XY$) je počet chromosomů nevariabilní (Cobben 1968). Thomas (1996) určil, že předek Heteroptera měl velmi pravděpodobně karyotyp $20A$ +gonosomy, tento typ karyotypu se vyskytuje dodnes i u některých zástupců všech recentních podřádů.

U několika málo druhů Heteroptera byla popsána polyploidie autosomů, buňky obsahují více než dvě sady chromosomů. Podle dosavadních poznatků se zdá, že polyploidie je u bezobratlých živočichů velice vzácná, relativně často se vyskytuje u partenogenetických organismů. Mnohdy je vysvětlením pro velké rozdíly počtu chromosomů u blízkých taxonů. Zdvojením zygoty vzniká tetraploid (autopolyploid), jednou diploidní gametou vznikne triploid, zástupci Heteroptera jsou většinou i v tomto stavu dále plodní. Protože se jedinci hojně agregují, dochází relativně často i k inbreedingu. Obsah DNA se polyploidizací příliš nezvyšuje kvůli vyšší kondenzaci či rediploidizaci (Thomas 1996). U čeledi Nabidae je například dvojnásobný modální počet chromosomů $16A+XY$ a $32A+XY$ (Kuznetsova et al. 2004).

Systém pohlavních chromosomů popsaný u Heteroptera má několik variant (tabulka 1). Systém XY/XX (71,4% z kolem 1600 analyzovaných druhů) zejména u Cimicomorpha a Pentatomomorpha, systém X0/XX (14,7%) u Dipsocoromorpha, Gerromorpha, několika zástupců Nepomorpha, několika Lygaeidae a několika Leptopodomorpha. Jiné taxony se vyznačují zmnoženými systémy (X_nY/X_nX_n , X_n0/X_nX_n , XY_n/XX) (13,5%), kde jsou X chromosomy obvykle menší a blíže u sebe než u systému s jedním X chromosomem (Papeschi 1996, Grozeva 1997). Systémy s neo-pohlavními chromosomy jsou velmi vzácné (0,5%) (např. *Dysdercus albofasciatus* Berg 1878, Cimicomorpha: Pyrrhocoroidae) (Bressa et al. 1999), vznikají hlavně fúzí chromosomů X a Y s autosomy a následnou inverzí (Jacobs

Tabulka 1. Typy karyotypů cytogeneticky analyzovaných čeledí řádu Heteroptera.

Převzato z: Papeschi & Bressa 2006

Taxa			N ^o of species	2n		m chromosomes	Sex Chromosome Systems			
				Range	Mode					
Dipsocoromorpha			Dipsocoridae	4	(21-22)	present/absent	X0, XY, XnY			
			Schizopteridae	2	30	present	X0			
Gerromorpha			Hebroidea Hebridae	4	(19-27)	absent	X0, XY, neo-system			
			Hydrometroidea Hydrometridae	3	(19-20)	absent	X0, XY			
			Gerroidea	Gerridae	21	(19-31)	21/23	absent	X0, XY	
				Veliidae	5	(21-25)		absent	X0, XY	
			Mesoveloidea Mesoveliidae	1	35		absent	XnY		
Nepomorpha			Nepoidea	Belostomatidae	27	(4-30)	29	absent	XY, XnY, neo-system	
				Nepidae	11	(22-46)	43	absent	X0, XY, XnY	
			Ochteroidea	Gelastocoridae	1	35		absent	XnY	
				Ochteridae	1	50		?	Not determined	
			Corixoidea	Corixidae	28	(24-26)	24	present	XY	
				Micronectidae	2	(24-30)		absent	XY	
			Naucoroidea	Naucoridae	10	(20-51)		present	X0	
			Notonectoidea	Notonectidae	14	(24-26)	24	present	XY, Xn0	
				Pleidae	3	23		present	X0	
			Leptopodomorpha			Saldoidea Saldidae	9	(19-36)	35	present
Leptopodoidea Leptopodidae	1	28					absent	XY		
Cimicomorpha			Reduvisoidea Reduviidae	125	(12-34)	22	absent	X0, XY, XnY		
			Microphysoidea Mycophysidae	3	14		absent	XY		
			Joppeicoidea Joppeicidae	1	24		absent	XY		
			Miroidea	Miridae	168	(14-80)	34	absent	X0, XY, Xn0, XnY	
				Tingidae	28	(12-14)	14	absent	X0, XY	
			Naboidea	Nabidae	30	(18-40)	18	absent	XY	
			Cimicoidea	Anthocoridae	5	(24-32)		absent	XY	
				Cimicidae	44	(10-44)	31	absent	XY, XnY	
				Polyctenidae	3	(6-12)		absent	XY	
Pentatomomorpha			Aradoidea	Aradidae	33	(7-40)	14/27	absent	XY, XnY, neo-system	
			Pentatomoidea	Acanthosomatidae	10	(12-16)	12	absent	XY	
				Cydnidae	12	(12-31)	12	absent	XY, XnY	
				Dinidoridae	7	(14-21)	14	absent	XY, XnY	
				Pentatomidae	303	(6-27)	14	absent	XY, XnY, neo-system	
				Plataspidae	15	(10-14)	12	absent	XY	
				Scutelleridae	21	(12-14)	12	absent	XY	
				Tessaratomidae	1	12		absent	XY	
				Urostylidae	3	(14-16)		absent	XY	
				Lygaeoidea	Berytidae	14	(16-42)	16	absent	XY
					Colobathristidae	1	14		present	XY
			Lygaeidae		402	(10-30)	14/16	present/absent	X0, XY, XnY, XYn	
			Pyrrhocoroidea	Piesmatidae	4	(22-24)		absent	XY	
				Largidae	11	(11-17)	13/17	present/absent	X0, XnY	
				Pyrrhocoridae	21	(12-33)	16	absent	X0, Xn0, neo-system	
			Coreoidea	Alydidae	22	(13-17)	13	present	X0, Xn0	
				Coreidae	108	(13-28)	21	present	X0, XY, Xn0	
				Rhopalidae	25	(13-15)	13	present	X0	
				Stenocephalidae	3	14		present	XY, Xn0	

2004). U druhu *Hebrus pusillus* (Fallén, 1807) (Gerromorpha: Hebridae) je karyotyp 22A+neoX/neoY, kde neoX vznikl fúzí původního X s autosomem a neoY je z původního autosomu (Nokkala & Nokkala 1999). X chromosomy mají tendenci v systémech X_n0 splývat do jednoho elementu (Manna 1984).

Existují dvě teorie evoluce systémů pohlavních chromosomů u ploštic. Podle Ueshima (1979) a Schuh & Slater (1995) je systém XY odvozený z původního X_0 , který je běžný u bazálních taxonů Heteroptera a vyskytuje se hojně i u řádů Auchenorrhyncha, Sternorrhyncha, Odonata, Orthoptera a Psocoptera (pisivky). XY systém je přítomen u většiny cytogeneticky zkoumaných druhů Heteroptera. Naproti tomu Cobben (1968), Nokkala & Nokkala (1983, 1984, 1999) a Grozeva & Nokkala (1996) jsou přesvědčeni, že X_0 systém je odvozen z původního XY systému ztrátou Y v evoluci, Nokkala & Nokkala (1984) poukazují na existenci Y chromosomu u nejplesiomorfnějších zástupců rodu *Saldula* Van Duzee, 1914 (Leptopodomorpha: Saldidae).

Systémy se zmnoženými X či Y chromosomy s největší pravděpodobností vychází z fragmentace původních chromosomů X a Y, důkazy pro tuto hypotézu poskytlo studium populace *Belostoma orbiculatum* Estévez & Polhemus, 2001. Při poměření X chromosomů u XY a X_1X_2Y příbuzných druhů z Argentiny se součet rozměrů X_1 a X_2 příliš nelišil od velikosti X. X chromosom se velmi pravděpodobně rozpadl na dva nestejně velké chromosomy, kde jeden byl jen o něco větší než Y chromosom. Případy fragmentace Y jsou extrémně vzácné (Grozeva & Nokkala 1996). Ke zmnožení X chromosomů může vzácněji dojít také amplifikací genů (Manna 1984). X_0 systémy u zástupců Coreoidea a některých Lygaeidae jsou sekundární, vzniklé ztrátou Y chromosomu během evoluce (Ueshima 1979, Schuh & Slater 1995, Papeschi 1996, Thomas 1996, Bressa et al. 1999, Papeschi & Bressa 2006). X_0 systém může být translokací gonosomu a autosomu opět konvertován na XY (Cobben 1968). Ztráta Y chromosomu je relativně častá a některé taxony se skládají z populací kde se Y vyskytuje a z populací, kde Y vymizel (Ueshima 1979; Nokkala & Nokkala 1984, 1999).

Termín m chromosomy zavedl Wilson (1905, podle Papeschi & Bressa 2006) pro nejmenší pár chromosomů u dvou druhů Coreidae, který se během meiosis u samce choval jinak než autosomy i gonosomy. Od té doby jsou známy u zástupců mnoha dalších čeledí Heteroptera (tabulka 1). V evoluci vznikly patrně z páru autosomů, u mnoha čeledí se již ztratily, ale stále persistují u některých druhů a jsou cytotaxonomicky velmi důležité (Manna 1984). Znakem m chromosomů, kromě menší velikosti, je hlavně jejich odlišné chování v meiose. Obvykle jsou nespárované, tudíž achiasmatické během časně meiosis a přibližují se

až během pozdní diakineze. V první anafázi vždy tvoří pseudobivalent, který se redukčně rozdělí. Ve druhém meiotickém dělení se rozdělí rovnocenně (Manna 1984, Bressa et al. 2001). Byla popsána výjimka u *Coreus marginatus* (Linnaeus, 1758) (vroubenka smrdutá), kde byly m chromosomy v některých buňkách jako bivalenty (Nokkala 1986). M chromosomy často vykazují alocyklus (= asynchronní rozdělení bivalentů v první anafázi), který je odrazem rozdílu ve sbalování chromatinu, a to ve vztahu ke genové expresi. Pokud jsou přítomny C proužky (podrobněji viz níže), jsou umístěny na koncích m chromosomů (Bressa et al. 2005). Stále nemáme dostatek informací o genetickém obsahu m chromosomů, jejich specifické funkci ani neznáme mechanismus, který zajišťuje jejich správné rozdělení, když netvoří bivalenty (Ueshima 1979, Bressa et al. 2005, Papeschi & Bressa 2006).

Meiosa je proces s dvěma děleními, jedno je redukční a druhé rovnocenné (Nokkala & Nokkala 1997). U většiny zástupců řádu Heteroptera (i jiných organismů s holocentrickými chromosomy) se nejčastěji vyskytuje preredukční typ meiotického dělení autosomů, kdy se bivalenty v prvním dělení dělí redukčně, zatímco samčí gonosomy se rozdělí postredukčním typem (redukčně se dělí až ve druhém meiotickém dělení), např. z ploštic zástupci Pentatomidae, Odonata – vážky, z rostlin Juncaceae - sítinovité (Slack 1939a; Manna 1958; Ueshima 1979; Mittal & Joseph 1984; Papeschi 1996; Bressa et al. 1999, 2005; Kuznetsova et al. 2004; Grozeva et al. 2006; Papeschi & Bressa 2006). Preredukční meiosa pohlavních chromosomů byla popsána u několika druhů čeledi Notonectidae, Reduviidae, Coreidae, Miridae a u všech 29 druhů se známým karyotypem z čeledi Tingidae, zdá se být odvozená a nevyskytuje se u druhů s X_nY systémem (Manna 1982, Nokkala & Nokkala 1983, Grozeva et al. 2006, Grozeva & Simov 2008a).

Samčí pohlavní chromosomy nemají chiasmata a při meiose se chovají jako univalenty. V první anafázi se dělí rovnocenně a při druhém meiotickém dělení se párují „touch and go“ způsobem, utvoří pseudobivalenty a rozdělí se redukčně (Parshad 1957, Thomas 1996, Nokkala & Nokkala 1999, Papeschi & Bressa 2006, Grozeva & Simov 2008b). Achiasmatická meiosa se vyskytuje výhradně u heterogametického pohlaví a to napříč různými hmyzími řády (Mecoptera, Orthoptera, Trichoptera, Lepidoptera, Diptera, Coleoptera) (Nokkala & Nokkala 1983, Grozeva & Nokkala 2002).

U zástupců podčeledi Nabinae (Nabidae) byla popsána unikátní meiosa gonosomů typu „distance pairing“ místo u Heteroptera běžného „touch and go“, což znamená, že se gonosomy při druhém meiotickém dělení vůbec nestýkají a rovnou se orientují k pólům (Kuznetsova et al. 2004).

U *Iphita limbata* Stål, 1870 (Pyrrhocoridae) bylo popsáno spontánní navýšení a snížení počtu X chromosomů. U samců byl prokázán stav 9X0 a u samic XX0. Během prvního meiotického dělení se všech devět X pohlavních chromosomů rozdělilo rovnocenně, ale ve druhém dělení jich osm degenerovalo. Zbyl jen jediný X (pravděpodobně ten původní), který se redukčně rozdělil (Manna 1982, 1984).

U většiny zástupců Heteroptera tvoří autosomy při metafázi duté vřeténko, kde se uprostřed nacházejí pohlavní chromosomy a případně i m chromosomy. Jsou možné četné variace umístění těchto chromosomů na okraji prstence či uprostřed (Darlington 1939; Slack 1939a; Ueshima 1963, 1967, 1979). Během dělení se mikrotubuly vřeténka připojují po celé délce sesterských chromatid a v anafázi jsou chromosomy taženy kolmo na osu vřeténka k pólům. Destičky kinetochor, na které jsou připojené mikrotubuly vřeténka, pokrývají póly dělících se chromosomů. Proto je kinetická aktivita během meiosis omezená na oblasti telomer a chromosomy mohou být považovány za telocentrické (telokinetické) (Jacobs 2004). Oba telomerické konce se aktivují až při druhém meiotickém dělení, proto Piza (1958, podle Ueshima 1979) navrhoval, aby tyto větší chromosomy byly spíše nazývány dicentrické než holocentrické (Cobben 1968, Ueshima 1979).

Nelokalizovaná kinetická aktivita není omezena jako u organismů s monocentrickými chromosomy (Papeschi & Bressa 2006). U zástupců řádu Heteroptera se meiosa autosomálních bivalent, pohlavních chromosomů a m chromosomů liší. Autosomální bivalenty jsou nejčastěji s jedním chiasmatem, zatímco pohlavní a m chromosomy jsou achiasmatické (Bressa et al. 2001, 2005; Grozeva et al. 2006, Papeschi & Bressa 2006). Během metafáze se autosomální bivalenty s jedním terminálním chiasmatem orientují v ekvatoriální rovině svojí podélnou osou paralelně s polární osou (Nokkala & Nokkala 1997). Bivalenty se dvěma chiasmaty se orientují v ekvatoriální rovině kolmo k ose vřeténka, v jednom místě se může spojení přerušit, chromosom se otočí a orientuje se jako s jedním chiasmatem. Nebo spojení obou chiasmat přetrvá a chromosomy zůstanou v kolmé pozici, tento případ byl popsán u *Pachylis argentinus* Berg, 1878 (Coreidae) a *Nezara viridula* (Linnaeus, 1758) (Pentatomidae), kdy oba druhy mají pár chromosomů se sekundární konstrikcí (Jacobs 2004, Papeschi & Bressa 2006).

Opakující se sekvence DNA jsou u hmyzu uspořádány různým způsobem, mohou být ve shlucích roztroušené po celém genomu, nebo ve velkých sekvencích reprezentujících satelity DNA. Současné znalosti ohledně jednoduchých a zmnožených sekvencí pochází zejména ze studií druhů rodu *Drosophila* (Diptera) a zástupců řádu Lepidoptera, u ploštic příliš známé nejsou (Bressa et al. 2005, Papeschi & Bressa 2006).

Konstitutivní heterochromatin je obsažen v centromerách a telomerách, často je složen z velmi kondenzovaných repetitivních sekvencí a je transkripčně neaktivní. Ačkoli se nikdy netransformuje zpět na euchromatin může zastávat důležité funkce během párování, dělení a dokonce může obsahovat geny a další funkční sekvence DNA. Tyto sekvence DNA jsou pro všechny buňky daného druhu stejné (Papeschi & Bressa 2006).

C proužkování je nejrozšířenější metoda mikroskopické vizualizace konstitutivního heterochromatinu, dochází k odstranění euchromatinu a následuje obarvení konstitutivního heterochromatinu (Zima 2004). C pozitivní heterochromatin tvoří C proužky a u ploštic je většinou umístěn na koncích chromosomů, nebo může být vmezeřen do oblastí, které odpovídají organizátoru jadérka a vyskytují se na gonosomech (Grozeva et al. 2006, Grozeva & Simov 2008a). C proužky také napomáhají při rozlišení příbuzných druhů (např. Angus 2006, druhy rodu *Notonecta* Linnaeus, 1758, znakoplavka). Heterochromatin může být aktivní komponentou chromosomů ploštic a jeho akumulace v karyotypech není náhodná. V autosomech se například nejčastěji barví technikou DAPI světle a technikou CMA₃ tmavě. Pohlavní chromosomy se barví oběma fluorochromy světle, kvůli rozdílné kondenzaci heterochromatinu (Papeschi & Bressa 2006).

Jak již bylo uvedeno, u ploštic je počet samčích diploidních chromosomů v rozsahu od čtyř (čeleď Belostomatidae) do 80 (čeleď Miridae). Nejpočetněji jsou zastoupeny tyto počty chromosomů: 14 chromosomů u 460 druhů (z celkem kolem 1600 studovaných druhů), 16 chromosomů u 186 druhů, 34 chromosomů u 92 druhů a 12 chromosomů u 89 druhů. Ostatní možné počty chromosomů se vyskytují u relativně malého počtu druhů ploštic. Diskuze o evoluci karyotypu Heteroptera využívají konceptu modálního počtu chromosomů, tj. relativně nejběžnějšího počtu chromosomů v daném taxonu (někdy je považován za výchozí počet chromosomů vyššího taxonu). Občas se tento koncept aplikuje na úrovni čeledi, častěji však se vztahuje k nižším kategoriím (Ueshima 1979, Grozeva et al. 2006, Papeschi & Bressa 2006, Grozeva & Simov 2008b, Poggio et al. 2009).

Co se týká počtu druhů ploštic se známým karyotypem, jsou nejstudovanějšími čeleděmi Miridae (200 druhů) a Reduviidae (125) z podřádu Cimicomorpha a čeledi Lygaeidae (402), Pentatomidae (303) a Coreidae (108) z podřádu Pentatomomorpha. V rámci druhého zmíněného podřádu, který je konsenzuálně považován za nejodvozenější, se během evoluce počet chromosomů snižoval, ale později se začal opět navyšovat (Leston 1958, Cobben 1968, Grozeva et al. 2006).

Čeleď Pentatomidae (nadčeleď Pentatomoidea), je jedním z nejodvozenějších taxonů ploštic vůbec. Je nápadně homogenní, změny karyotypu velmi málo ovlivnily speciaci jejich

zástupců (Leston 1958; Manna 1958, 1962; Nuamah 1982; Rebagliati et al. 2003; Papeschi & Bressa 2006). U některých druhů Pentatomidae byla zjištěna velmi zajímavá a zatím unikátní situace. Tyto druhy produkují v pátém laloku varlat (celkem sedm laloků) abnormálně malé aneuploidní (= nesou více či méně chromosomů) spermatocyty. Tento lalok byl nazván „harlequin lobe“ a probíhá zde běžně abnormální meiosa s lehkými až rozsáhlými změnami. Výsledkem jsou někdy čtyři typy spermatid, např. 12A+X, 12A+Y a abnormální spermatidy obsahující jen X nebo Y, ke kterým může být přidán jeden nebo dva autosomy. Tyto abnormální spermatidy vznikají, když všechny autosomy utvoří shluk během diakineze a ten při prvním dělení spolu s pohlavními chromosomy obsadí jeden pól a samotná druhá sada gonosomů bez autosomů je na pólu druhém. U některých druhů je meiosa tak nepravidelná (amitotické dělení), že mohou spermatocyty v první metafázi obsahovat od dvou do 200 chromosomů. Spermie typu „harlequin“ jsou sterilní a jen poskytují aditivní výživu embryu ve vajíčku (Manna 1962, 1984; Ueshima 1979; Thomas 1996).

Naopak velká diverzita počtu a typů systémů gonosomů u zástupců čeledi Aradidae, taxonu nejpříbuznějšího nadčeledi Pentatomoidea, ukazují na intenzivní proces karyotypové evoluce. Počet chromosomů se pohybuje mezi sedmi až 48 se dvěma modálními počty, 27 a 14 (Grozeva 1997, Papeschi & Bressa 2006). Důležité je, že bylo zjištěno několik systémů gonosomů (XY, X₁X₂Y, X₁X₂X₃Y, X₁X₂X₃X₄Y, XY₁Y₂ a neo-chromosomové systémy) bez m chromosomů (Jacobs 2004). Tato situace je podobná situaci u druhu *Cimex lectularius*, který byl vybrán jako modelový zástupce štěnic, viz dále.

3.2. Čeleď Cimicidae

V podřádu Cimicomorpha byli zjištěni morfologicky i cytologicky heterogenní zástupci s velmi variabilním počtem chromosomů, deset až 50 (Ueshima 1979, Thomas 1996). U zástupců jeho pěti čeledí, Anthocoridae, Cimicidae, Microphysidae, Miridae a Nabidae, stejně jako u zástupců Nepomorpha a Saldidae (Leptopodomorpha), probíhá achiasmatická meiosa, která je evolučně velmi stará a vyvinula se pravděpodobně konvergentně vícenásobně. V čeledích Miridae a Cimicidae se navíc objevují při meiose „collochory“, což jsou nitřní útvary fyzicky spojující homologní chromosomy (Grozeva & Nokkala 2002, Grozeva et al. 2008, Grozeva & Simov 2008b, Poggio et al. 2009).

Čeledi Cimicidae, Reduviidae a Nepidae obsahují relativně větší počet druhů se zmnoženým počtem X chromosomů, možná proto, že jsou zde X chromosomy fragilnější než autosomy a snadněji se fragmentují (Manna 1982).

Z čeledi Cimicidae je cytologicky analyzováno 46 druhů (tabulka 2) s diploidním počtem chromosomů od deseti do 44, s modálním počtem chromosomů 31. Systém zmnožených X chromosomů u Cimicidae vychází z XY konceptu, protože se zde v případě jednoho X chromosomu vyskytuje chromosom velký a ve zmnožených systémech jsou X chromosomy menší (Poggio et al. 2009). V případě zmnožených pohlavních chromosomů převládají typy X_1X_2Y / $X_1X_1X_2X_2$ (Ueshima 1966). *Cimex adjunctus* Barber, 1939 a *Cimex brevis* Usinger & Ueshima, 1965 mají čtyři malé X chromosomy, *Cimex pilosellus* má dva X

Tabulka 2. Přehled známých karyotypů zástupců čeledi Cimicidae a její sesterské skupiny, čeledi Polycytenidae

Modifikováno podle Ueshima (1979) a doplněno recentními údaji. Zkratky: U = Ueshima, S = Slack, D = Darlington, R&U = Ryckman & Ueshima, Si = Simov et al., P = Poggio et al. Karyotypy u samic nejsou uvedeny, samice mají pravděpodobně stejný počet autosomů jako samci doplněný o dvě sady adekvátního počtu X chromosomů

Čeď	Podčeď	Druh	Počet chromosomů	Karyotyp	Literární zdroj
Cimicidae	Primimicinae	<i>Bucimex chilensis</i>	28 ♂	26A+XY	U 1966
			28 ♀		
		<i>Primimex cavernis</i>	30 ♂	28A+XY	U 1968a
			30 ♀		
	Cimicinae	<i>Cimex adjunctus</i>	33 ♂	28A+X ₁ X ₂ X ₃ X ₄ Y	U 1966
			36 ♀		
		<i>C. antennatus</i>	24 ♂	22A+XY	U 1963, 1966
			24 ♀		
		<i>C. brevis</i>	33 ♂	28A+X ₁ X ₂ X ₃ X ₄ Y	U 1966
			36 ♀		
		<i>C. columbarius</i>	29 ♂	26A+X ₁ X ₂ Y	D 1939, U 1966
			30 ♀		
		<i>C. dissimilis</i>	33 ♂	28A+X ₁ X ₂ X ₃ X ₄ Y	Si 2006
			33 ♂		
		<i>C. emarginatus</i>	33 ♂	28A+X ₁ X ₂ X ₃ X ₄ Y	Si 2006
			31 ♂		
		<i>C. hemipterus</i> (jako <i>C. rotundatus</i>)	31 ♂	28A+X ₁ X ₂ Y	D 1939
			31 ♂		
		<i>C. hemipterus</i>	31 ♂	28A+X ₁ X ₂ Y	S 1939a, b; U 1966
			32 ♀		
		<i>C. incrassatus</i>	22 ♂	20A+XY	U 1963, 1966
			22 ♀		
		<i>C. insuetus</i>	31 ♂	28A+X ₁ X ₂ Y	U 1979
			32 ♀		
		<i>C. japonicus</i>	31 ♂	28A+X ₁ X ₂ Y	U 1966
			32 ♀		
		<i>C. latipennis</i>	30 ♂	28A+XY	U 1966
			30 ♀		
		<i>C. lectularius</i>	30-34 ♂	26A+X ₁ X ₂ Y+2-5X	S 1938; 1939a, b; D 1939
			29-36 ♂		
			33-41 ♀		
				26A+X ₁ X ₂ Y+0-7X	U 1966, 1967

		<i>C. pilosellus</i>	31 ♂	28A+X ₁ X ₂ Y	U 1966
			32 ♀		
		<i>C. pipistrelli</i>	31 ♂	28A+X ₁ X ₂ Y	U 1966
			32 ♀		
		<i>C. stadleri</i>	31 ♂	28A+X ₁ X ₂ Y	D 1939, U 1966
			32 ♀		
		<i>Oeciacus hirundinis</i>	31 ♂	28A+X ₁ X ₂ Y	U 1966
			32 ♀		
		<i>O. vicarius</i>	31 ♂	28A+X ₁ X ₂ Y	U 1966
			32 ♀		
		<i>Paracimex borneensis</i>	44-47 ♂	36A+7-9XY	U 1966
		<i>P. caledoniae</i>	39 ♂	36A+X ₁ X ₂ Y	U 1966, 1968b
		<i>P. capitatus</i>	39 ♂	36A+X ₁ X ₂ Y	U 1966
			41-42 ♂	36A+4-6XY	U 1968b
		<i>P. gerdheinrichi</i>	39 ♂	36A+X ₁ X ₂ Y	U 1968b
		<i>P. inflatus</i>	40 ♂	36A+X ₁ X ₂ X ₃ Y	U 1968b
		<i>P. philippinensis</i>	40 ♂	36A+X ₁ X ₂ X ₃ Y	U 1968b
		<i>P. setosus</i>	39 ♂	36A+X ₁ X ₂ Y	U 1968b
	Cacodminae	<i>Aphrania vishnou</i>	10 ♂	8A+XY	U 1966
		<i>Cacodmus sumatrensis</i>	12 ♂	10A+XY	U 1979
		<i>C. vicinus</i>	10 ♂	8A+XY	U 1966
		<i>Crassicimex pilosus</i>	39 ♂	36A+X ₁ X ₂ Y	U 1966
			40 ♀		
		<i>Leptocimex duplicatus</i>	24 ♂	22A+XY	U 1966
		<i>L. inordinatus</i>	24 ♂	22A+XY	U 1979
		<i>Loxaspis malayensis</i>	10 ♂	8A+XY	U 1966
		<i>Stricticimex antennatus</i>	24 ♂	22A+XY	U 1966
		<i>S. parvus</i>	39 ♂	36A+X ₁ X ₂ Y	U 1979
	Afrocomicinae	<i>Afrocomex leleupi</i>	25 ♂	22A+X ₁ X ₂ Y	U 1966
			26 ♀		
	Latrocimicinae	<i>Latrocimex spectans</i>	24 ♂	22A+XY	U 1966
	Haematosiphoninae	<i>Acanthocrios furnarii</i> (jako <i>Caminicimex furnarii</i>)	34 ♂	32A+XY	U 1966
		<i>Acanthocrios furnarii</i>	12 ♂	10A+XY	P 2009
			12 ♀		
		<i>Haematosiphon inodorus</i>	31 ♂	28A+X ₁ X ₂ Y	U 1966
			32 ♀		
		<i>Hesperocimex cochimiensis</i>	40 ♂	38A+XY	R&U 1964
			40 ♀		
		<i>H. coloradensis</i>	42 ♂	38A+X ₁ X ₂ X ₃ Y	R&U 1964
			44 ♀		
		<i>H. sonorensis</i>	42 ♂	40A+XY	R&U 1964
			42 ♀		
		<i>Ornithocoris pallidus</i>	10 ♂	8A+XY	U 1966
		<i>O. toledo</i>	10 ♂	8A+XY	U 1966
			10 ♀		
		<i>Psitticimex uritui</i>	31 ♂	28A+X ₁ X ₂ Y	U 1966
		<i>Synxenoderus comosus</i>	31 ♂	28A+X ₁ X ₂ Y	U 1966
			32 ♀		
	Polycetenidae	<i>Eotenes intermedius</i>	8 ♂	6A+XY	U 1979
		<i>Hesperoctenes fumarius</i>	6 ♂	4A+XY	U 1979
		<i>H. setosus</i>	12 ♂	10A+XY	U 1979

chromosomy a *Cimex latipennis* Usinger & Ueshima, 1965 má jeden X chromosom. Při součtu rozměrů zmnožených X chromosomů odpovídal výsledek délce samostatného X u *C. latipennis* (Ueshima 1966).

Diploidní (2n) počet chromosomů u samců čeledi Cimicidae je hodně variabilní, deset až 47. Ačkoliv jsou v řádu Heteroptera počty chromosomů v rámci rodů často konstantní, liší se někdy počtem chromosomů i velice příbuzné druhy (Ueshima 1966).

U zástupců čeledi Cimicidae probíhá postredukční meiosa gonosomů a „touch and go“ párování při druhém dělení, obdobně jako u většiny zástupců Heteroptera, stejně probíhá meiosa i u *Cimex lectularius* (Slack 1939a, b; Ueshima 1966; Grozeva & Nokkala 2002).

U některých zástupců Cimicidae se vyskytuje postredukční X_nY typ meiosy. Všechny gonosomy nejprve fúzí do nerozlišitelné masy, dále se řadí spolu s autosomy do kruhu a v prvním dělení se stejnocenně rozdělí. Ve druhém dělení utvoří pseudomultivalenty a dělí se redukčně (Manna 1982).

U zástupců rodu *Cimex* je charakteristický vyšší počet autosomů a zmnožený počet gonosomů, kterých může být až 15. Vysoký počet zmnožených gonosomů zaznamenaných u populací druhů rodu *Cimex* odebraných v přirozeném prostředí vysvětluje zřejmě pouze existence nějakého posilujícího mechanismu fragmentace (Manna 1958). Systémy, ve kterých jsou více než tři X chromosomy se vyskytují u zástupců rodů *Cimex*, *Paracimex* Kiritshenko, 1913 a *Hesperocimex* List, 1925.

Druh *Primicimex cavernis* Barber, 1941 je považován v rámci Cimicidae za primitivní kvůli absenci spermaledge, větší velikosti a několikanásobně delší délce života než u ostatních druhů čeledi. Vyskytuje se jen v jeskyních s netopýry v Guatemale, Mexiku a Texasu. Vyznačuje se karyotypem $28A+XY$, který se zdá být původním pro celou čeleď Cimicidae (Ueshima 1968a).

Nový balkánský druh, *Cimex emarginatus* Simov, 2006, byl primárně rozlišen právě na základě cytogenetické analýzy karyotypu $2n=28+X_1X_2X_3X_4Y$ jako nový druh a až později byl popsán i na základě morfologické studie. *Cimex emarginatus* se liší od nejpříbuznějšího druhu *Cimex lectularius*, kterému je morfologicky podobný, počtem autosomů, kterých má *C. emarginatus* 28 a *Cimex lectularius* jen 26 (Grozeva a Nokkala 2002, Simov et al. 2006, Balvín 2008).

Druhy rodu *Cimex* tvoří čtyři druhové komplexy (viz výše), u kterých se vyskytují nejsložitější karyotypy z celé čeledi Cimicidae: 1) *Cimex pilosellus* komplex: od $20A+XY$ do $28A+X_1X_2X_3X_4Y$ chromosomů, variabilita vznikla fúzí autosomů a fragmentací X gonosomů z původního $28A+XY$ karyotypu, komplexy 2) *Cimex pipistrelli* (obr. 5) a 3) *Cimex*

hemipterus: karyotyp 28A+ X₁X₂Y a 4) *Cimex lectularius* komplex: vždy 26 nebo 28 (*Cimex emarginatus*) autosomů, ale velmi variabilní počet gonosomů. Tento komplex se od základního stavu X₁X₂Y liší zmnožením X chromosomů až na sedm (Ueshima 1979, Simov et al. 2006).



Obrázek 5. Samec *Cimex pipistrelli*, dorsální pohled. Autor: O. Balvín

3.3. *Cimex lectularius*

Cytologie chromosomů byla u zástupců čeledi Cimicidae poprvé popsána před více než padesáti lety (Slack 1938), následně pak Darlington (1939) publikoval data o unikátním chování chromosomů u *Cimex lectularius* a *Cimex columbarius* (Ueshima 1966).

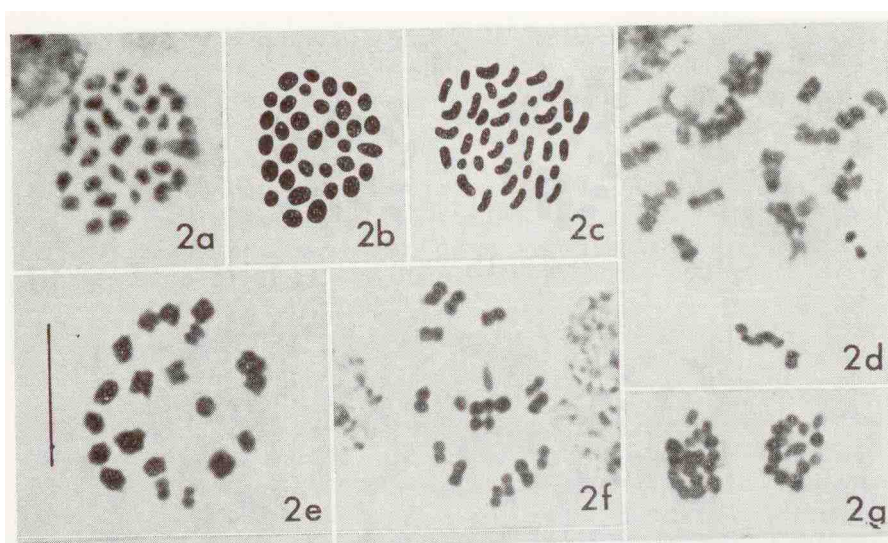
Cimex lectularius má v obou pohlavích stabilní počet 26 autosomů (13 párů) a velice variabilní počet pohlavních X chromosomů (dva až 15) (Ueshima 1966, 1979; Grozeva & Nokkala 2002). K variabilitě v počtu zmnožených X chromosomů může docházet i v rámci jedince u jeho různých zárodečných buněk (polymorfismus) (Slack 1939a; Ueshima 1964, 1967).

Při prvním meiotickém dělení (pro gonosomy postredukčním) se univalenty gonosomů, čtyři až 16, náhodně smíchají s autosomálními bivalenty, při druhém dělení autosomy utvoří prstenec s gonosomy ve svém středu, kde se všechny X chromosomy orientují k jednomu pólu a Y chromosom ke druhému. Tento pravidelný rozchod několika X chromosomů a Y chromosomu je patrně zajištěn pevnou centromerou na Y chromosomu

(Slack 1939a; Ueshima 1966, 1967; Manna 1984). Základní stav gonosomů je X_1X_2Y , větší počet zmnožených X je ovlivněn nepravidelným rozdělením nebo nespojením univalentních chromatid. U několika oddělených populací byly pozorovány značné rozdíly v počtu X chromosomů, ale v rámci jednotlivých populací byly počty stabilní a nevyvinula se žádná reprodukční bariéra (Usinger 1966). Nadpočetné zmnožené X chromosomy nemají větší vliv na fenotyp, protože se zdají být geneticky inertní a rozhodující roli hrají jen X_1X_2 . Zmnožené chromosomy vznikají z malých fragmentů při strukturálním přeskupení a zvětší se několikanásobnou duplikací (Slack 1938, Ueshima 1967). V prvním meiotickém dělení byly pozorovány opožděné chromosomy, které mohly způsobit nerovnoměrné rozdělení chromosomů (Ueshima 1966, 1967). Nadpočetné chromosomy jsou ve druhém meiotickém dělení odstraněny z vřeténka do cytoplasmy (Slack 1939a).

Zmnožený počet gonosomů u *Cimex lectularius* má relativně nedávný původ, protože se u žádných dalších blízce příbuzných druhů rodu *Cimex* nevyskytuje. Velké zmnožení a variabilita počtu X gonosomů bylo popsáno už jen u druhů *Paracimex borneensis* Usinger, 1959 ($36A+7-9XY$) a *Paracimex capitatus* Usinger, 1959 ($36A+4-6XY$), kde je základní typ $36A+X_1X_2Y$ (Ueshima 1966, 1979; Usinger 1966; Manna 1984). Zástupci rodu *Paracimex* žijí v Tichomoří a jihovýchodní Asii okolo hnízd rorýsů (druhy rodu *Chaetura*) a salang (druhy rodu *Collocalia*) (Ueshima 1968b).

Zástupci *Cimex lectularius* z Kalifornie mají diploidní počet chromosomů u samců 29 a u samic 30, gonosomy u samců mají skladbu X_1X_2Y , u samic $X_1X_1X_2X_2$. Výsledkem meiosis jsou dva typy spermatid, $13A+X_1X_2$ a $13A+Y$ (Ueshima 1966, 1967). U jedinců *C. lectularius* z Egypta (obr.6) a Moravy uvádí Ueshima (1966) 33 chromosomů u samců a 38 u



Obrázek 6. Fotografie karyotypu *Cimex lectularius* z Egypta. Převzato z: Ueshima 1966

samic, navýšení se odráží jen ve vyšším počtu gonosomů. Samci mají $X_1X_2X_3X_4X_5X_6Y$ a u samic se vyskytují dvě sady, $X_1X_2X_3X_4X_5X_6$. Probíhá zde meiosa na stejném principu a výsledkem jsou spermatidy $13A+6X$ a $13A+Y$. Zástupci *C. lectularius* z Ohia jsou v počtu gonosomů ještě variabilnější. Počty chromosomů jsou u samců v rozpětí 34-36 a u samic 39-42, u samců $7-9X + Y$ chromosomů (Ueshima 1966).

Při křížení *Cimex lectularius* z Kalifornie ($X_1X_1X_2X_2$) a *C. lectularius* z Egypta ($X_1X_2X_3X_4X_5X_6Y$) se ve skladbě následné recipročně křížené populace ukázalo, že přenos zmnožených X chromosomů je hlavně maternální. U 150 analyzovaných samců se vyskytovaly následující karyotypy (Ueshima 1964):

Deset samců - $26A+X_1X_2X_3Y$,

deset samců - $26A+X_1X_2X_3X_4Y$,

osmdesát čtyři samců - $26A+X_1X_2X_3X_4X_5Y$ a

dvacet dva samců - $26A+X_1X_2X_3X_4X_5X_6Y$.

Druhá generace byla získána interbreedingem náhodně zvolených deseti samců a samic. Počet chromosomů se relativně ustálil v šesté generaci na $26A+X_1X_2Y$ pro křížení samice z Kalifornie a samce z Egypta a $26A+X_1X_2X_3X_4X_5Y$ pro křížení samice z Egypta a samce z Kalifornie (McKean 1966; Ueshima 1966, 1967).

Stejně byly kříženy samice *C. lectularius* z Kalifornie (obr. 7) se samci *Cimex columbarius*, kde obě skupiny mají shodné karyotypy $26A+X_1X_2Y / X_1X_1X_2X_2$. V první generaci hybridů se u 107 jedinců vyskytovaly tyto karyotypy:

Padesát sedm samců - $26A+X_1X_2Y$,

třicet sedm samců - $26A+X_1X_2X_3Y$,

pět samců - $26A+X_1X_2X_3X_4Y$,

osm samců - $26A+X_1X_2X_3X_4X_5Y$,

ale ve čtvrté generaci mělo 119 kříženců (ze 135) opět karyotyp $26A+X_1X_2Y$ a 16 kříženců

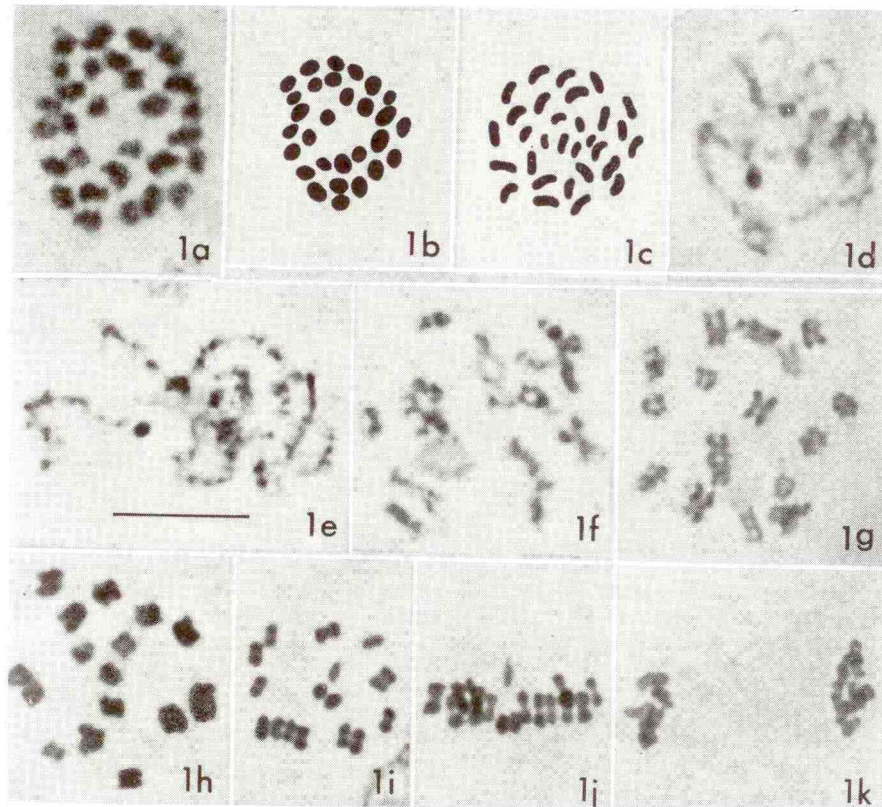
karyotyp $26A+X_1X_2X_3Y$. V desáté generaci se karyotypy ustálily na výchozím stavu

$26A+X_1X_2Y$. Při křížení samce *C. lectularius* z Kalifornie se samicí *C. columbarius* byl

karyotyp $26A+X_1X_2Y$ konstantní již od první generace (Ueshima 1966). Samice *C.*

columbarius oplodněné samci *C. lectularius* kladly procentuálně méně vajíček, což způsobilo zabíjení spermií reakcí antiséra, běžný jev u mezidruhového křížení (Ueshima 1964).

Stejným postupem byly kříženy samice *C. lectularius* z Egypta se samci *C. columbarius*, kdy tato forma *C. lectularius* má šest X chromosomů. V první generaci hybridů se u 105 jedinců vyskytovaly tyto karyotypy:



Obrázek 7. Fotografie karyotypu *Cimex lectularius* z Kalifornie. Převzato z: Ueshima 1966

Dvanáct samců - $26A+X_1X_2X_3Y$,

jedenáct samců - $26A+X_1X_2X_3X_4Y$,

sedmdesát tři samců - $26A+X_1X_2X_3X_4X_5Y$ a

devět samců - $26A+X_1X_2X_3X_4X_5X_6Y$.

Ve čtvrté generaci opět výrazně převažoval karyotyp $26A+X_1X_2X_3X_4X_5Y$ (75 jedinců ze 135), ale v desáté generaci se karyotyp ustálil na $26A+X_1X_2X_3X_4X_5Y$. Při křížení samce *C. lectularius* z Egypta se samicí *C. columbarius* byly karyotypy opět velmi stabilní, v první generaci byl karyotyp $26A+X_1X_2Y$ u 64 jedinců z 68, u čtyř zbývajících karyotyp $26A+X_1X_2X_3Y$. V desáté generaci byl stabilní stav $26A+X_1X_2Y$ (Ueshima 1966).

Je zajímavé, že křížení pěti druhů v rámci komplexu *Cimex pilosellus* vykazovalo snížení fertility kříženců první generace a dokonce úplnou sterilitu generace druhé (Ueshima 1966, 1967; Manna 1984).

Populace *C. lectularius* z různých částí Pacifiku a Ameriky nemají zmnožené X chromosomy a jejich karyotyp je základního stavu $26A+X_1X_2Y$, ale druhy ze Starého světa zmnožené X chromosomy mají. Když vyjdeme z konceptu vzniku druhu *Cimex lectularius* na Středním východě a jeho introdukce do Ameriky spolu s lidmi, dojdeme k závěru, že zmnožené chromosomy jsou původní a jejich ztráta je odvozená (Ueshima 1967). Blíže

příbuzný ptačí druh *Cimex columbarius*, který se vyvinul z lidského druhu, se vyznačuje základním stavem karyotypu $26A+X_1X_2Y$ bez zmnoženého počtu X chromosomů (Darlington 1939; Ueshima 1964, 1967; Usinger 1966).

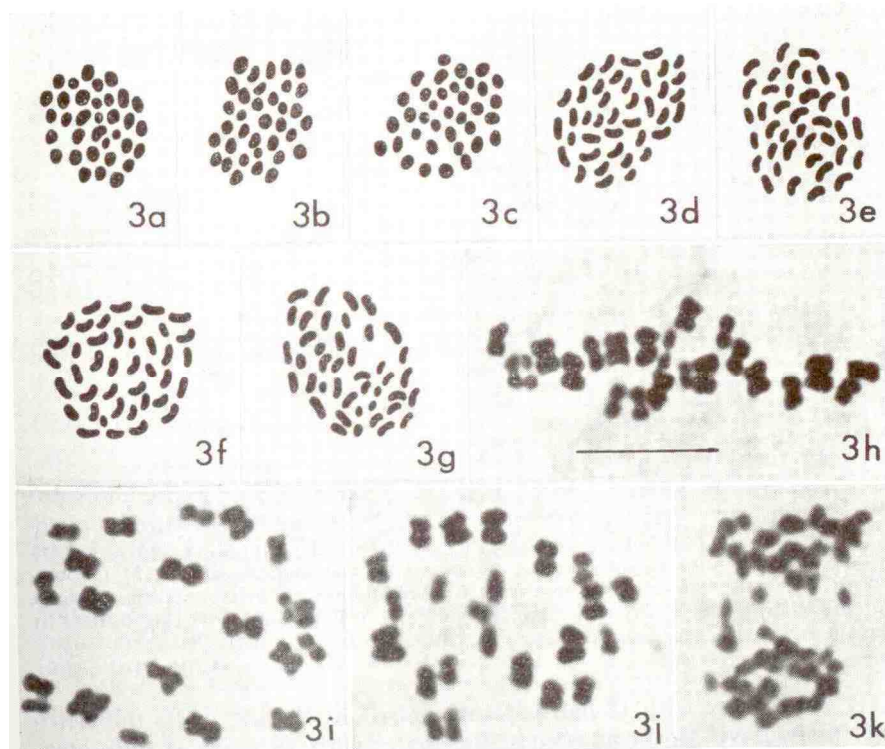
4. ZÁVĚRY

Z výše uvedených publikovaných dat o cytogenetice zástupců čeledi Cimicidae vyplývá několik rozporů či zatím nezodpovězených otázek. Poggio et al. (2009), kteří vycházejí z údajů Manna (1984) se rozcházejí s výsledky studií Ueshima (1966) v rozsahu počtu chromosomů u analyzovaných zástupců čeledi Cimicidae. Poggio et al. (2009) tvrdí, že rozsah je od deseti do 42, naproti tomu Ueshima (1966) uvádí rozpětí od deseti do 47. Vzhledem k přítomnosti 44 chromosomů u samic *Hesperocimex coloradensis* List, 1925 (Ryckman & Ueshima 1964) a variabilnímu počtu chromosomů u samců *Paracimex borneensis*, 44-47 (Ueshima 1966) je pravděpodobnější rozpětí počtu chromosomů uváděné Ueshima (1966).

Acanthocrios furnarii Cordero & Vogelsang, 1928 (Haemosiphoninae) má podle práce Ueshima (1966) 34 chromosomů, ale výsledky v práci Poggio et al. (2009) se výrazně liší počtem 12 chromosomů. Dále pak Poggio et al. (2009) uvádí hypotézu zda nejde o nový druh, lišící se právě počtem chromosomů. Starší cytogenetické studie Ueshimy (např. 1963, 1964, 1966) jsou po všech stránkách dokonalé, ale přeci jen může být moderními metodami dosaženo rozdílných výsledků. Vzhledem k tomu, že rozdíl je opravdu velký, může se opravdu jednat o nový druh, pokud ne, autoři se mohou i sami mýlit nebo naopak výrazně zpřesnili informace o karyotypu studovaného druhu.

Dále si protiřečí i sám Ueshima v pracích z roku 1966 versus 1967. Ueshima (1966) popisuje *Cimex lectularius* z Ohia (obr.8) s karyotypem se zmnoženými chromosomy $7-9X$ u samců, ale v další práci (Ueshima 1967) zobecňuje, že populace v Americe a Pacifiku zmnožené X chromosomy nemají. Je možné, že tato populace mohla vzniknout lokálně (sběr pochází pouze z města Columbus) introdukcí náhodně ze Starého světa a Ueshima (1967) ji dále do své teorie nezahrnul.

Z tabulky 2 je zřejmé, že se druhy rodu *Cimex* vzájemně výrazně liší v počtu autosomů i gonosomů, ale zástupci rodu *Oeciacus* mají karyotypy stabilní a stejné $28A+X_1X_2Y$. Největší variabilita v počtech gonosomů a autosomů se vyskytuje u jednotlivých zástupců v podčeledi Haemosiphoninae (Manna 1984). Karyotypy obou druhů rodu *Oeciacus* odpovídají karyotypu *Cimex pipistrelli*, což souhlasí s molekulárně genetickými výsledky



Obrázek 8. Fotografie karyotypu *Cimex lectularius* z Ohia. Převzato z: Ueshima 1966

Balvína (2008, nepublikováno), druhy původně řazeny do rodu *Oeciacus* jsou vnitřní skupinou rodu *Cimex*, nejbližše komplexu *C. pipistrelli*.

Zástupci plesiomorfni podčeledi Primicimicinae mají, podobně jako zástupci odvozené podčeledi Cimicinae, relativně vyšší počet chromosomů (28, 30), ale liší se skladbou pohlavních chromosomů, u zástupců podčeledi Primicimicinae se vyskytuje pouze jednoduchá varianta XY.

Zástupci z čeledi Polycytenidae, taxonu nejpříbuznějšího čeledi Cimicidae, se cytologicky významně liší diploidním karyotypem s nízkým počtem chromosomů v rozsahu $4A+XY$ až $10A+XY$ (Ueshima 1979). V rámci Polycytenidae se systém gonosomů nemění, ale počet autosomů je pravděpodobně výsledkem několika fragmentací. Obdobný nízký počet chromosomů a fixní systém XY pohlavních chromosomů se vyskytuje u čtyř druhů štěnic z podčeledi Cacodminae. Hypoteticky by tato podčeleď mohla být sesterskou skupinou čeledi Polycytenidae (Manna 1984). Již jejich společný předek tedy mohl mít nízký počet chromosomů, tento plesiomorfni stav by pak zůstal zachován u zástupců Polycytenidae a čtyř druhů Cacodminae, zatímco u ostatních zástupců této podčeledi se počet chromosomů v evoluci zvýšil.

Obecně byla evoluce počtu chromosomů u zástupců různých čeledí ploštic ovlivněna zejména fragmentací, fúzí, změnami uvnitř chromosomů, někdy nedokonalým rozdělením sad

chromosomů či polyploidizací (Manna 1984). I cytogenetické znaky jsou v poslední době využívány v rámci řádu Heteroptera jako diagnostické. Jako příklad lze uvést odlišení nového druhu štěnice *Cimex emarginatus* od *Cimex lectularius* (Simov et al. 2006).

U různých druhů z rodu *Cimex* byly studovány karyotypy z různých aspektů, např. výskyt zmnožených pohlavních chromosomů, chování chromosomů při křížení příbuzných druhů (Ueshima 1979), ale o samčí meiose máme stále málo informací (Grozeva & Nokkala 2002). Obdobně stále není úplně jasný systém zmnožených X chromosomů u různých izolovaných populací *Cimex lectularius*.

Z možných okruhů studia cytogenetiky štěnic bylo pro zpracování v plánované diplomové práci vybráno za cíl doplnění cytogenetických znalostí o karyotypech recentně expandované populace *Cimex lectularius*. Rád bych dále navázal na studia molekulární genetiky zástupců čeledi Cimicidae v diplomové práci Ondřeje Balvína (2008). Mimo metodik většinou používaných v cytogenetice ploštic (např. Puro & Nokkala 1977; Grozeva & Nokkala 1996, 2002; Nokkala & Nokkala 1999), bude vyzkoušena i optimalizovaná metodika používaná při cytogenetickém studiu členovců na PřF UK, např. F. Šťáhlavským pro studium chromosomů štírků (Chelicerata: Arachnida: Pseudoscorpionida) (Šťáhlavský & Král 2004).

5. PŘEHLED POUŽITÉ LITERATURY

* práce nestudovány v originále

ANGUS R.B. 2006: Chromosomal confirmation of the species rank of *Notonecta meridionalis* Poisson, 1926 (Heteroptera: Notonectidae). *Russian Entomological Journal* **15**: 137-140.

BALVÍN O. 2008: *Revize druhů rodu Cimex (Heteroptera: Cimicidae) ve střední Evropě*. Diplomová práce, Katedra zoologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova, Praha, 94 pp.

BARTONIČKA T. 2007: Bat bugs (*Cimex pipistrelli*, Heteroptera) and roost switching in bats. *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft der Oberlausitz*, Supplement **15**: 29-36.

BARTONIČKA T. 2008: *Cimex pipistrelli* (Heteroptera, Cimicidae) and the dispersal propensity of bats: an experimental study. *Parasitology Research* **104**: 163-168.

- BARTONIČKA T. & GAISLER J. 2007: Seasonal dynamics in the numbers of parasitic bugs (Heteroptera, Cimicidae): a possible cause of roost switching in bats (Chiroptera, Vespertilionidae). *Parasitology Research* **100**: 1323-1330.
- BLOW A.J., TURELL J.M., SILVERMAN L.A. & WALKER D.E. 2001: Stercorarial shedding and transtadial transmission of hepatitis B virus by common bed bugs (Hemiptera: Cimicidae). *Journal of Medical Entomology* **38**: 694-700.
- BRESSA M.J., LARRAMENDY M.L. & PAPESCHI A.G. 2005. Heterochromatin characterization in five species of Heteroptera. *Genetica* **124**: 307-317.
- BRESSA M.J., PAPESCHI A.G., MOLA L.M. & LARRAMENDY M.L. 1999: Meiotic studies in *Dysdercus* Guérin Méneville 1831 (Heteroptera: Pyrrhocoridae). I. Neo-XY in *Dysdercus albofasciatus* Berg 1878, a new sex chromosome determining system in Heteroptera. *Chromosome Research* **7**: 503-508.
- BRESSA M.J., PAPESCHI A.G., MOLA L. & LARRAMENDY M.L. 2001: Autosomal univalents as a common meiotic feature in *Jadera haematoloma* (Herrich-Schaeffer, 1847) and *Jadera sanguinolenta* (Fabricius, 1775) (Heteroptera: Rhopalidae: Serinethinae). *European Journal of Entomology* **98**: 151-157.
- BURTON G.J. 1963: Bedbugs in relation to transmission of human diseases. *Public Health Reports* **78**: 513-524.
- CARAYON J. 1966: Traumatic insemination and the paragenital system, pp.81-166. In: USINGER R.B.: *Monograph of Cimicidae (Hemiptera – Heteroptera)*. Entomological Society of America, Maryland, College Park, XI+585 pp.
- COBBEN R.H. 1968: *Evolutionary trends in Heteroptera. Part I. Eggs, architecture of the shell, gross embryology and eclosion*. Mededlingen Landbouwhogeschool 151. Center for Agricultural Publications & Documents, Wageningen, Netherlands, 475 pp.
- COBBEN R.H. 1978: *Evolutionary trends in Heteroptera. Part 2. Mouthpart-structures and feeding strategies*. Mededlingen Landbouwhogeschool 78-5. Veeman H., Wageningen, Netherlands, 407 pp.
- DARLINGTON C.D. 1939: The genetical and mechanical properties of the sex chromosomes. V. *Cimex* and the Heteroptera. *Journal of Genetics* **39**: 100-137.
- DAVIS N.T. 1966: Reproductive physiology, pp.167-178. In: USINGER R.B.: *Monograph of Cimicidae (Hemiptera – Heteroptera)*. Entomological Society of America, Maryland, College Park, XI+585 pp.
- FORERO D. 2008: The systematics of the Hemiptera. *Revista Colombiana de Entomología* **34**: 1-21.
- GROZEVA S. 1997: Cytogenetic analysis of some aradid species (Heteroptera: Aradidae). *European Journal of Entomology* **94**: 421-424.

- GROZEVA S. & NOKKALA S. 1996: Chromosomes and their meiotic behavior in two families of the primitive infraorder Dipsocoromorpha (Heteroptera). *Hereditas* **125**: 31-36.
- GROZEVA S. & NOKKALA S. 2002: Achiasmatic male meiosis in *Cimex* sp. (Heteroptera, Cimicidae). *Caryologia* **55**: 189-192.
- GROZEVA S., NOKKALA S. & SIMOV N. 2006: First evidence of sex chromosome pre-reduction in male meiosis in the Miridae bugs (Heteroptera). *Folia Biologica* **54**: 9-12.
- GROZEVA S. & SIMOV N. 2008a: Cytogenetic studies of Bryocorinae Baerensprung, 1860 true bugs (Heteroptera: Miridae). *Acta Zoologica Bulgarica* **2**: 61-70.
- GROZEVA S. & SIMOV N. 2008b: *Cytotaxonomy of two Cremnocephalus species (Heteroptera, Miridae)*, pp. 171-179. In: GROZEVA S. & SIMOV N. (eds): *Advances in Heteroptera research. Festschrift in Honour of 80th Anniversary of Michail Josifov*.
- GROZEVA S., SIMOV N. & NOKKALA S. 2008: Achiasmatic male meiosis in three *Micronecta* species (Heteroptera: Nepomorpha: Micronectidae). *Comparative Cytogenetics* **2**: 73-78.
- GRIMALDI D. & ENGEL S.M. 2005: *Evolution of the insects*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, Melbourne, Madrid, Cape Town, Singapore, São Paulo, XV+755 pp.
- HORI K. 2000: Possible causes of disease symptoms resulting from the feeding of phytophagous Heteroptera, pp.11-35. In: SCHAEFER C.W. & PANIZZI A.R. (eds): *Heteroptera of economic importance*. CRC Press, Boca Raton, London, New York, Washington, D.C., 828 pp.
- JACOBS D.H. 1986: Morphology and taxonomy of sub-Saharan Aneurus species with notes on their phylogeny, biology and cytogenetics (Heteroptera: Aradidae: Aneurinae). *Entomology Memoir Department of Agriculture and Water Supply Republic of South Africa* **64**: 1-45.
- JACOBS D.H. 2004: The evolution of a neo-XY₁Y₂ sex chromosome system by autosome-sex chromosome fusion in *Dundocoris nodulicarinus* Jacobs (Heteroptera: Aradidae: Caventinae). *Chromosome Research* **12**: 175-191.
- KUZNETSOVA V.G., GROZEVA S. & NOKKALA S. 2004: New cytogenetic data on Nabidae (Heteroptera: Cimicomorpha), with a discussion of karyotype variation and meiotic patterns, and their taxonomic significance. *European Journal of Entomology* **101**: 205-210.
- LESTON D. 1958: Chromosome number and the systematics of Pentatomomorpha (Hemiptera). *Proceedings of the Tenth International Congress of Entomology* **2**: 911-918.
- LESTON D., PENDERGRAST J.G. & SOUTHWOOD T.R.E. 1954: Classification of the terrestrial Heteroptera (Geocorisae). *Nature* **174**: 91.

- MANNA G.K. 1958: Cytology and inter-relationships between various groups of Heteroptera. *Proceedings of the Tenth International Congress of Entomology* **2**: 919-934.
- MANNA G.K. 1962: A further evaluation of the cytology and interrelationships between various groups of Heteroptera. *The Nucleus* **5**: 7-28.
- MANNA G.K. 1982: Evolution of the sex chromosome number and behaviour in Heteroptera. *Journal of Advanced Zoology* **3**: 20-32.
- MANNA G.K. 1984: Chromosomes in evolution in Heteroptera, pp.189-225. In: SHARMA A.K. & SHARMA A. (eds): *Chromosomes in evolution of eukaryotic groups*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- MCKEAN H.E. 1966: Inheritance of X chromosomes, pp.238-245. In: USINGER R.B.: *Monograph of Cimicidae (Hemiptera – Heteroptera)*. Entomological Society of America, Maryland, College Park, XI+585 pp.
- MITTAL O.P. & JOSEPH L. 1984: Morphometric analysis of the chromosomes in three species of male plataspidid bugs (Plataspididae: Heteroptera). *Caryologia* **37**: 393-399.
- NOKKALA S. 1986: The mechanism behind the regular segregation of the m-chromosomes in *Coreus marginatus* L. (Coreidae, Hemiptera). *Hereditas* **105**: 73-85.
- NOKKALA S. & NOKKALA CH. 1983: Achiasmatic male meiosis in two species of *Saldula* (Saldidae, Hemiptera). *Hereditas* **99**: 131-134.
- NOKKALA S. & NOKKALA CH. 1984: The occurrence of the X0 sex chromosome system in *Dictyonota tricornis* (Schr.) (Tingidae: Hemiptera) and its significance for concepts of sex chromosome system evolution in Heteroptera. *Hereditas* **100**: 299-301.
- NOKKALA S. & NOKKALA CH. 1997: The absence of chiasma terminalization and inverted meiosis in males and females of *Myrmus miriformis* Fn. (Corizidae, Heteroptera). *Heredity* **78**: 561-566.
- NOKKALA S. & NOKKALA CH. 1999: Chromosomes in two bug species of Hebrus (Hebridae, Heteroptera). The occurrence of neo-XY sex chromosome system in Heteroptera. *Caryologia* **52**: 27-30.
- NUAMAH K.A. 1982: Karyotypes of some Ghanaian shield-bugs and the higher systematics of the Pentatomoidea (Hemiptera: Heteroptera). *Insect Science and its Application* **3**: 9-28.
- PANAGIOTAKOPULU E. & BUCKLAND P.C. 1999: *Cimex lectularius* L., the common bed bug from Pharaonic Egypt. *Antiquity* **73**: 908-911.
- PAPESCHI A.G. 1996: Sex chromosome polymorphism in a species of *Belostoma* (Belostomatidae, Heteroptera). *Hereditas* **124**: 269-274.

- PAPESCHI A.G. & BRESSA M.J. 2006: Evolutionary cytogenetics in Heteroptera. *Journal of Biological Research* **5**: 3-21.
- PARSHAD R. 1957: A comparative study of the chromosomes in the male germ-cells of eleven species of the sub-family Pentatominae. *Research Bulletin of the Panjab University* **122**: 401-420.
- PÉRICART J. 1996: Family Cimicidae Latreille, 1802 - bed-bugs, pp. 141-144. In: AUKEMA B. & RIEGER C. (eds): *Catalogue of the Heteroptera of the Palearctic region, Vol. 2*. Netherlands Entomological Society, Wageningen, Netherland, XIV+361pp.
- * PIZA S. DE T. 1958: Normally dicentric insect chromosomes. *Proceedings of the Tenth International Congress of Entomology* **2**: 945-951 (podle Ueshima 1979).
- POGGIO M.G., BRESSA M.J., PAPESCHI A.G., DI IORIO O. & TURIENZO P. 2009: Insects found in birds' nests from Argentina: cytogenetic studies in Cimicidae (Hemiptera) and its taxonomical and phylogenetic implications. *Zootaxa* **2315**: 39-46.
- PURO J. & NOKKALA S. 1977: Meiotic segregation of chromosomes in *Drosophila melanogaster* oocytes. A cytological approach. *Chromosoma* **63**: 273-286.
- REBAGLIATI P.J., PAPESCHI A.G. & MOLA L.M. 2003: Meiosis and fluorescent banding in *Edessa meditabunda* and *E. rufomarginata* (Heteroptera: Pentatomidae: Edessinae). *European Journal of Entomology* **100**: 11-18.
- REINHARDT K. & SIVA-JOTHY M.T. 2007: Biology of the bed bugs (Cimicidae). *Annual Review of Entomology* **52**: 351-374.
- RYCKMAN R.E. & UESHIMA N. 1964: Biosystematics of the *Hesperocimex* complex (Hemiptera: Cimicidae) and avian hosts (Piciformes: Picidae; Passeriformes: Hirundinidae). *Annals of the Entomological Society of America* **57**: 624-638.
- SAILER R.I. 1952: The bedbug. An old bedfellow that's still with us. *Pest Control* **20**: 22, 24, 70, 72.
- SCHAEFER C.W. 2000: Bed bugs (Cimicidae), pp. 519-538. In: SCHAEFER C.W. & PANIZZI A.R. (eds): *Heteroptera of economic importance*. CRC Press, Boca Raton, London, New York, Washington, D.C., 828 pp.
- SCHAEFER C.W. 2003: Heteropteran adventitious biters (Hemiptera): Primitively predaceous?. *Entomological News* **114**: 211-216.
- SCHAEFER C.W. & PANIZZI A.R. 2000: Heteroptera of economic importance: A general view, pp. 3-7. In: SCHAEFER C.W. & PANIZZI A.R. (eds): *Heteroptera of economic importance*. CRC Press, Boca Raton, London, New York, Washington, D.C., 828 pp.
- SCHUH R.T. 1979: Evolutionary trends in Heteroptera. Part 2. Mouthpart-structures and feeding strategies. Cobben R.H. 1978. Mededlingen Landbouwhogeschool Wageningen, 78-5. 407 pp. *Systematic Zoology* **28**: 653-656.

- SCHUH R.T. & SLATER J.A. 1995: *True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera)*. Cornell University Press, Ithaca, XII+336 pp.
- SCHUH R.T. & ŠTYS P. 1991: Phylogenetic analysis of cimicomorphan family relationships (Heteroptera). *Journal of the New York Entomological Society* **99**: 298-350.
- SCHUH R.T., WEIRAUCH CH., HENRY. T.J. & HALBERT S.E. 2008: Curaliidae, a new family of Heteroptera (Insecta: Hemiptera) from the Eastern United States. *Annals of the Entomological Society of America* **101**: 20-29.
- SCHUH R.T., WEIRAUCH CH. & WHEELER W.C. 2009: Phylogenetic relationships within the Cimicomorpha (Hemiptera: Heteroptera): a total-evidence analysis. *Systematic Entomology* **34**:15-48.
- SIMOV N., IVANOVA T. & SCHUNGER I. 2006: Bat-parasitic Cimex species (Hemiptera: Cimicidae) on the Balkan Peninsula, with zoogeographical remarks on *Cimex lectularius* Linnaeus. *Zootaxa* **1190**: 59-68.
- SLACK H.D. 1938: Chromosome numbers in *Cimex*. *Nature* **142**: 358.
- SLACK H.D. 1939a: Structural hybridity in *Cimex l.* *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie. Abteilung B, Chromosoma* **1**: 104-118.
- SLACK H.D. 1939b: Chromosomes of *Cimex*. *Nature* **143**: 78.
- ŠTYS P. & KERZHNER I.M. 1975: The rank and nomenclature of higher taxa in recent Heteroptera. *Acta Entomologica Bohemoslovaca* **72**: 64-79.
- ŠŤÁHLAVSKÝ F. & KRÁL J. 2004: Karyotype analysis and achiasmatic meiosis in pseudoscorpions of the family Chthoniidae (Arachnida: Pseudoscorpiones). *Hereditas* **140**: 49-60.
- THOMAS D.B 1996: Role of polyploidy in the evolution of the Heteroptera, pp.159-178. In: SCHAEFER C.W. (ed.): *Studies of hemipteran phylogeny*. Entomological Society of America, Lanham, III+244 pp.
- UESHIMA N. 1963: Chromosome behavior of the *Cimex pilosellus* complex (Cimicidae: Hemiptera). *Chromosoma* (Berlin) **14**: 511-521.
- UESHIMA N. 1964: Experiments on reproductive isolation in *Cimex lectularius* and *Cimex columbarius* (Hemiptera: Cimicidae). *The Pan-Pacific Entomologist* **40**: 47-53.
- UESHIMA N. 1966: Cytology and cytogenesis, pp.183-237. In: USINGER R.B.: *Monograph of Cimicidae (Hemiptera – Heteroptera)*. Entomological Society of America, Maryland, College Park, XI+585 pp.
- UESHIMA N. 1967: Supernumerary chromosomes in the human bed bug *Cimex lectularius* Linn. (Cimicidae: Hemiptera). *Chromosoma* (Berlin) **20**: 311-331.

- UESHIMA N. 1968a: Cytology and bionomics of *Primicimex cavernis* Barber (Cimicidae: Hemiptera). *The Pan-Pacific Entomologist* **44**: 145-152.
- UESHIMA N. 1968b: Distribution, host relationships and speciation of the genus *Paracimex* (Cimicidae: Hemiptera). *Mushi* **42**: 15-27.
- UESHIMA N. 1979: *Hemiptera II: Heteroptera*, pp. V+117. John B. (ed.): Animal Cytogenetics. Vol. 3: Insecta 6. Gebrüder Borntraeger, Berlin-Stuttgart.
- USINGER R.B. 1966: *Monograph of Cimicidae (Hemiptera – Heteroptera)*. Entomological Society of America, Maryland, College Park, XI+585 pp.
- VOLF P. & VOTÝPKA J. 2007: Parazitičtí členovci (lékařská entomologie), pp.232-299. In: VOLF P., HORÁK P. A KOLEKKTIV: *Paraziti a jejich biologie*. Triton, Praha/Kroměříž, 318 pp.
- WEBB P.A., HAPP CH.M., MAUPIN G.O., JOHNSON B.J.B., CHIN-YIH OU & MONATH T.P. 1989: Potential for insect transmission of HIV: Experimental exposure of *Cimex hemipterus* and *Toxorhynchites amboinensis* to human immunodeficiency virus. *The Journal of Infectious Diseases* **160**: 970-977.
- WHEELER W.C., SCHUH R.T. & BANG R. 1993: Cladistic relationships among higher groups of Heteroptera: Congruence between morphological and molecular data sets. *Entomologica Scandinavica* **24**:121-137.
- * WILSON E.B. 1905: Studies on chromosomes. II. The paired microchromosomes, idiochromosomes and heterotropic chromosomes in Hemiptera. *Journal of Experimental Zoology* **2**: 507-545 (podle Papeschi & Bressa 2006).
- YING TIAN, WEIBING ZHU, MIN LI, QIANG XIE & WENJUN BU 2008: Influence of data conflict and molecular phylogeny of major clades in cimicomorphan true bugs (Insecta: Hemiptera: Heteroptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **47**: 581-597.
- ZIMA J. 2004: Cytogenetika, pp.51-86. In ZIMA J., MACHOLÁN M., MUNCLINGER P. & PIÁLEK J.: *Genetické metody v zoologii*. Nakladatelství Karolinum, Praha, 239 pp.