

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra parazitologie



Autogenie u flebotomů

Autogeny in sand flies

Bakalářská práce

Michaela Pavlasová

Školitel: Doc. RNDr. Jan Votýpka, PhD.

2011

Prohlašuji, že jsem svou bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením školitele bakalářské práce a s použitím uvedené literatury.

V Praze dne 4.5.2011

Michaela Pavlasová

Na tomto místě bych ráda poděkovala panu docentu Janu Votýpkovi za jeho pomoc, trpělivost a cenné rady při psaní této práce. Poděkování patří také celému týmu laboratoře za velmi přátelský přístup, zejména pak Mgr. Veronice Šeblové za velkou pomoc při mých prvních zkušenostech s prací v laboratoři.

Abstrakt

Autogenie je způsob vývoje vajec a schopnost naklást první snůšku u hematofágního hmyzu bez sání krve na hostiteli. Vyvinula se u některých skupin hmyzu z řádu dvoukřídlí (Diptera), ale výjimečně i u ploštic (Heteroptera) a roztočů (Acari). Objevuje se většinou jako alternativní možnost vývoje v nepříznivých podmínkách nebo při nepřítomnosti hostitele. Tato bakalářská práce shrnuje poznatky o autogenii u flebotomů (podčeleď Phlebotominae), u čeledí komárovitých (Culicidae), muchničků (Simuliidae), tiplíků (Ceratopogonidae) a ovádů (Tabanidae) se zaměřením na faktory ovlivňující autogenii, především výživu během larválního stadia, genetické faktory, geografickou polohu, teplotu a fotoperiodu.

Práce je zaměřena zejména na flebotomy, kteří jsou významnými přenašeči různých patogenů, a na vliv autogenie na jejich vektorový potenciál.

Klíčová slova: autogenie, ovariální vývoj, Phlebotomus, Culicidae, Simuliidae, Ceratopogonidae, Tabanidae

Abstract

In haematophagous insect autogeny means an eggs development and ability to set first egg batch without previous blood-feeding on a host. Autogeny developed in several groups of invertebrates mainly order Diptera and more rarely orders Heteroptera and Acari. It occurs mostly as an alternative possibility of development in case of unsuitable conditions or absence of hosts. This thesis includes present findings about autogeny among subfamily Phlebotominae and families Culicidae, Simuliidae, Ceratopogonidae and Tabanidae. The thesis focuses on factors influencing autogeny such as nutrition during larval development, geographic and genetic factors, temperature and photoperiodic aspects.

The thesis is targeted mostly on sandflies, important vectors of many pathogens, and on influence of autogeny on its vectorial potential.

Key words: autogeny, ovarian development, Phlebotomus, Culicidae, Simuliidae, Ceratopogonidae, Tabanidae

Obsah

1. Úvod	4
2. Sání krve u členovců	5
3. Autogenie	6
4. Reprodukční systém hmyzu	7
4.1. Vývoj ovaríí	7
4.2. Využití krve k vývoji ovaríí	8
4.3. Autogenní vývoj ovaríí	9
5. Autogenie u řádu Diptera	10
5.1. Culicidae	10
5.2. Simuliidae	13
5.3. Ceratopogonidae	15
5.4. Tabanidae	16
5.5. Flebotomové	20
5.5.1. Autogenie u flebotomů	22
6. Závěr	26
7. Seznam použité literatury	27

Seznam použitých zkratk

A.	<i>Atylotus</i>
Ae.	<i>Aedes</i>
C.	<i>Culicoides</i>
Ch.	<i>Chrysops</i>
Cx.	<i>Culex</i>
E.	<i>Eusimulium</i>
H.	<i>Hybomitra</i>
JV	juvenilní hormon
Le.	<i>Leishmania</i>
L.	<i>Lutzomyia</i>
OEH	ovariální ekdysteroidní hormon
P.	<i>Phlebotomus</i>
Pr.	<i>Prosimulium</i>
S.	<i>Simulium</i>
WNV	West Nile virus

1. Úvod

Vývoj různých skupin hmyzu je velmi rozmanitý a v průběhu evoluce se vyvinuly rozličné vývojové strategie. Hematofágní druhy hmyzu využívají ke svému vývoji, zejména k produkci potomstva, krev hostitelů a proto znepríjemňují život člověku i dalším živočichům, a to nejen jako trapiči, ale i jako přenašeči nebezpečných patogenů. Krev je pro hematofágní hmyz zdrojem proteinů pro vývoj vajec a pro některé druhy i zdrojem energie. Pokud krev využívají jen pro vývoj vajec, sají pouze dospělé samice a tuto nutnost sání krve se některým skupinám hmyzu podařilo obejít. Tato schopnost se nazývá autogenie a umožňuje přežívání a udržování populací hematofágního hmyzu v nepříznivých podmínkách. Autogenní samice však může naklást pouze první snůšku, pro vývoj další snůšky již nemá dostatečné množství proteinů. Výhodou autogenie je, že samice neztrácí energii hledáním hostitele a nevystavuje se nebezpečí, které pro ni představuje sání na hostiteli.

Flebotomové, kterým se přednostně věnuje tato práce, jsou významnou skupinou krevsajícího hmyzu vyskytující se v tropech a subtropích celého světa a jsou známí především jako přenašeči leishmanií, přenášejí však i další infekční onemocnění.

Tato práce shrnuje poznatky o autogenii jak u flebotomů, tak i u dalších skupin, jako jsou komáři, muchničky, tiplíci a ovádi. Práce je zaměřena na faktory, které ovlivňují autogenii, jako je výživa během larválního stadia, genetické faktory, geografická poloha, teplota a fotoperioda. Zabývá se též způsobem, jakým autogenie ovlivňuje vektorový potenciál.

2. Sání krve u členovců

Sání krve, nebo též hematofágie, je způsob výživy některých skupin členovců, označovaných jako krevsající (hematofágní, sangvivorní). Proces příjmu krve začíná vyhledáním vhodného hostitele. Členovci se řídí chemickými signály (cítí oxid uhličitý v dechu, kyselinu mléčnou a mastné kyseliny v potu a pod.), zrakem a pomocí termoreceptorů vnímají infračervené záření vydávané tělem hostitele. Při vlastním sání krve musí nalézt cévu, narušit ji a zabránit srážení krve. Tento proces musí být co možná nejrychlejší, aby nedošlo k vyvolání imunitní reakce hostitele, zánětu (proto produkují např. apyrázy, protizánětlivé enzymy) a také obranné reakci hostitele, protože sání krve může být velice bolestivé. Po nasátí dochází k trávení krve. Nejdříve je krev zbavena přebytečné vody, poté dochází k hemolýze v trávicí soustavě a dále může být krev trávena pomocí hydrolytických enzymů proteáz (trypsin, chymotrypsin) (Volf, Horák a kol. 2007).

Kromě samotného sání krve a případných kožních reakcí mají hematofágové obrovský význam též při přenosu nemocí, bakteriálních, virových i parazitárních.

Členovci, kteří sají krev, ji využívají pro různé životní funkce a můžeme je rozdělit do tří základních skupin:

1. Členovci využívající krve pro všechny životní funkce, tedy pohyb, vývoj a kladení vajec. Krev sají obě pohlaví. U hmyzu s proměnou dokonalou (blechy, kloši, mouchy tse-tse) sají jen dospělá stádia. U roztočů (klíšťata, čmelíci) a hmyzu s proměnou nedokonalou (vši, ploštice, štěnice) sají i nedospělá stádia.

2. Některé druhy převážně z řádu Diptera potřebují krev jen pro vývoj ovarii a vajec, a proto sají jen dospělé samice. Některým druhům se však podařilo tuto nutnost obejít a vyvinula se u nich tzv. autogenie (viz. třetí skupina).

3. Autogenie, neboli schopnost klást vajíčka bez sání krve na hostiteli, se vyvinula u některých druhů z podřádu Nematocera a Brachycera (Diptera). Bez sání krve mohou samice naklásť jenom první snůšku, pro další kladení již nemají dostatečné množství proteinů a dalších živin. Autogenie je způsob, jak obejít nepřítomnost hostitele.

3. Autogenie

Mnoho druhů hmyzu je schopno v dospělosti klást vajíčka zcela bez příjmu potravy, a proto je označujeme jako autogenní. Nejtypičtějším příkladem jsou jepice, ale i mnoho druhů dvoukřídlých, brouků, motýlů a blanokřídlých (Engelmann, 1970).

Autogenie se výjimečně vyskytuje také u roztočů (Acari, Argasidae). Dva druhy rodu *Otobius* jsou známy jako obligátně autogenní, samice těchto druhů potravu nepřijímají vůbec a kladou jenom jednu autogenní snůšku (Balashov, 1967).

U krevsajících členovců je autogenie uváděna ve vztahu k sání krve. Dospělé samice potravu sice přijímají v podobě cukerných roztoků (rostlinné šťávy, medovice aj.), nikoli však krev. Autogenie, jev, kdy samice produkují vajíčka bez přijetí potravy, která obsahuje proteiny, byla popsána u několika hmyzích řádů (Engelmann, 1970). Nejvíce autogenních druhů patří do řádu Diptera, autogenie byla popsána ale i u řádu Heteroptera (Triatominae) (Balashov, 1967).

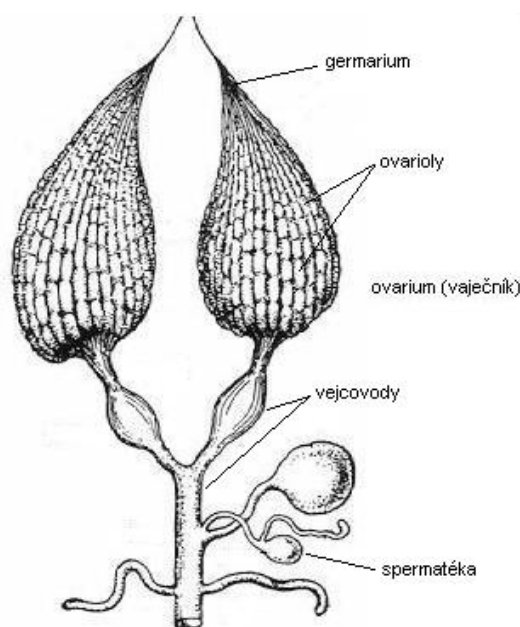
Nejlépe prostudovanou skupinou jsou komáři, kteří vykazují řadu fenotypů v autogenních a anautogenních tendencích. Autogenie může být fakultativní nebo obligátní. U méně extrémní verze autogenního vývoje mohou produkovat některé druhy komárů první snůšku autogenně, pro další kladení vajec však samice již potřebují krev. Fakultativně autogenní komáři tedy sají krev, pokud dostanou příležitost, ale první snůšku mohou produkovat bez sání, nicméně za cenu výrazně nižšího počtu vajec (O'Meara a Evans, 1973; O'Meara a Edman, 1975). Někteří fakultativně autogenní komáři však vyžadují specifické vnější a výživové podmínky během larválního vývoje, aby u nich došlo k autogennímu vývoji vajec (O'Meara, 1979).

Oproti tomu, obligatorně autogenní hematofágové nesají krev vůbec. Například asi 2,5 % druhů muchniček z arktických oblastí je obligatorně autogenní a dokonce jim chybí části ústního ústrojí nutné pro sání krve. Výskyt těchto obligatorně autogenních druhů lze vysvětlit tím, že v arktických oblastech je sezóna velmi krátká a počty hostitelů mohou být limitovány (Danks, 2004).

Faktorů, které ovlivňují autogenii a její různé formy je mnoho, například vlivy prostředí, genetické faktory, výživa během larválního vývoje a v neposlední řadě i fotoperioda a teplota.

4. Reprodukční systém hmyzu

Samičí pohlavní orgány se skládají především z páru vaječníků, z nichž každý je tvořen z velkého množství ovariol, jejich počet se liší podle druhu hmyzu a velikosti těla. Počet ovariol také určuje, kolik vajec může být produkováno během jednoho cyklu. Ovariolu tvoří germarium (terminální část) a primární folikuly obsahující jeden oocyt a několik podpůrných buněk obklopených vrstvou epiteliálních buněk (Riehle a Brown, 2002). Dalšími orgány jsou vejcovody, pochva, přídatné žlázy a spermatéka. Spermatéka umožňuje uchovávat sperma po dobu mezi pářením a oplodněním. Vývoj vaječnicku začíná ihned po vylíhnutí, folikuly se zvětšují, folikulární buňky diferencují a zvyšují svůj počet.



Obr. 1. Schéma samičích reprodukčních orgánů. Převzato a upraveno z entomology.ucr.edu.

4.1. Vývoj ovarii

Vaječnický autogenních samic jsou schopny dozrát, i v případě, že samice v dospělosti přijímají jen cukry a vodu, naopak anautogenní samice musí přijímat potravu obsahující dusík, obvykle ve formě proteinů. Regulace reprodukce u anautogenních samic je složitá a mnohostranná. Potrava bohatá na dusík (krev) slouží ke dvěma účelům,

většina je využita na vývoj oocytů, zbytek pak na aktivaci řady endokrinologických pochodů. Reprodukce může být ovlivněna mnoha faktory, např. jako je výživa během larválního vývoje nebo zda samice přijímala cukr před nebo i po páření. Základním požadavkem pro zrání primárních oocytů je uvolňování juvenilního hormonu (JV) a některých dalších hormonů, např. ovariálního ekdysteroidního hormonu (OEH) (Browne, 2001). Mechanismus uvolňování OEH je považován za základní endokrinologický rozdíl mezi autogenní a anautogenní reprodukci. Z endokrinologického hlediska lze reprodukci rozdělit do tří fází: previtelogenní, vitelogenní a postvitelogenní. V previtelogenní fázi je primární juvenilní hormon, který připravuje vaječníky k reakci na další hormony včetně OEH. Vitelogenní fáze začíná, když se po sání krve uvolní OEH (u anautogenního vývoje), který stimuluje vaječníky k produkci ekdysteroidů (podporují oddělení sekundárních folikul). Během postvitelogenní fáze dochází k poklesu hormonů a následné inhibici vývoje sekundárních folikulů. Pokud nedochází k nasátí, reprodukční cyklus se přerušuje. U autogenního vývoje se OEH neuvolňuje po nasátí, ale do několika hodin po svlékání dospělce, někdy dokonce i před svlékáním (Jennings, 2010).

4.2. Využití krve k vývoji ovaríí

Energie a živiny získané z krve jsou potřebné pro syntézu peritrofické matrix, sekreci enzymů, zahájení vitelogeneze a vylučování toxických metabolitů (Clements, 1992).

Nervové signály vyvolané roztažením střeva po nasátí a výskyt produktů trávení (aminokyselin) v hemolymfě je zapojen do zahájení uvolňování OEH a JV, které jsou nezbytné pro zrání vajec. Vztah mezi stupněm ovariálního vývoje a množstvím přijaté potravy bohaté na aminokyseliny může být ovlivněn zásobami získanými během larválního vývoje, dostupností cukrů v dospělosti a pářením. Vysoká úroveň výživy larev a dostupnost cukrů zvyšují stupeň ovariálního vývoje. Využití bílkovin pro dozrávání oocytů je závislé na přijímání nebílkovinné potravy a její přítomnost v potravě zvyšuje produktivitu. U některých druhů komárů bylo navíc dokázáno, že počet zralých oocytů se lišil podle různých druhů krve (Browne, 2001). Briegel a kol. (1985) např. zjistil, že samice *Ae. aegypti* sající na hlodavcích měly ve vaječnicích více dusíku, než samice sající na člověku. Lidská krev má méně isoleucinu než hlodavčí, což je pro tyto samice limitující. Potrava stejného složení (aminokyselin), stejného

množství, ale různých koncentrací přímo ovlivňuje počty zralých vajec - nižší koncentrace aminokyselin způsobovaly nižší počty zralých vajec a naopak.

Pokud nedozrávají všechny oocyty, které v jednom cyklu mohou dozrát, znamená to, že některé ovarioly neprodukují zralá vejce. Může to být v důsledku nedostatku bílkovinné potravy, a proto primární folikuly nezahájí vývoj, nebo je vývoj zahájen a následně přerušen a dochází k atrézii (zánik folikulu) (Briegel, Lea a kol., 1978). Nedožrání folikulu je většinou výsledkem atrézie. Počet vyvíjejících se folikulů závisí na množství nasáté krve. Pokud samice přijme bílkovinnou potravu v množství menším, než je potřeba pro dozrání oocytů v každé ovariole, může ukončit vývoj všech primárních folikulů ve stejné fázi vývoje, nebo nechat dozrát menší počet oocytů. Závisí to na uvolnění OEH, vývoj pokračuje, pokud množství uvolněného OEH překročí určitou hodnotu, jinak dochází k ukončení vývoje. (Williams a kol., 1979).

4.3. Autogenní vývoj ovarii

Fyziologické rozdíly mezi autogenií a anautogenií jsou vysvětlovány na základě rozdílů v množství bílkovin a aminokyselin ve vaječnicích a prostřednictvím uvolňování hormonů (Gulivard a kol., 1984). Zásoby proteinů jsou mimo jiné důležitou součástí pro vytvoření proteinů žloutku, hlavní součástí žloutku jsou ale lipidy, které slouží jako zdroj energie.

Významnou rolí v projevu autogenie je larvální výživa. Vývoj autogenních larev je delší a proto čerstvě vylíhlé autogenní samice jsou obvykle těžší a mají větší zásoby tuků, glykogenu a proteinů než samice anautogenní. Právě tyto zásoby přenesené z larválního stadia přes stadium kukly až do dospělosti jsou využity pro vývoj žloutku a také jako zdroj energie pro dospělce. Některé mastné kyseliny z larválních zásob mohou také působit jako hormony (kyselina linoleová a kys. arachidonová) a nebo přímo působí na vitelogeninové hormony, které uvolňují (Sawabe a Moribayashi, 2000).

5. Autogenie u řádu Diptera

Diptera (Dvoukřídlí) jsou jednou z nejpočetnějších skupin hmyzu. Druhý, zadní pár křídel je zakrnělý a přeměněn na tzv. kyvadélka (haltery), které slouží především jako smyslové orgány. Ačkoli je většina zástupců neparazitická, mnozí žijí alespoň po část svého života paraziticky: jedná se o parazitoidy, mouchy tvořící myíaze, krevsajcí mikropredátory nebo rostlinné škůdce (Volf, Horák a kol., 2007).

Diptera se dělí na Brachycera a Nematocera, u kterých je autogenie popsána u několika čeledí, nejčastěji je studována u čeledi Culicidae (komplexu *Culex pipiens*). Další čeledi s autogenními zástupci jsou Ceratopogonidae, Simuliidae a Psychodidae. U brachycerních dipter se autogenie vyskytuje u několika druhů čeledi Tabanidae. U všech výše zmíněných čeledí sají krev pouze samice.

5. 1. Culicidae

Čeleď Culicidae je rozšířená po celém světě a samice sají na velmi širokém spektru obratlovců. Nejpočetnější jsou rody *Culex* a *Aedes* a většina druhů je aktivní v noci.

Culex pipiens komplex zahrnuje dva z nejrozšířenějších komářích druhů na světě, *Culex quinquefasciatus* v tropických a subtropických oblastech a *Culex pipiens* v temperátních oblastech. Nominální druh tohoto komplexu *Cx. pipiens* s.s. je představován ze dvou odlišných biologických forem, *pipiens* a *molestus*, které jsou morfologicky nerozeznatelné, ale vykazují důležité behaviorální a fyziologické odlišnosti. Forma *molestus* je stenogamní (páří se v uzavřených prostorách, <0,1 m³), autogenní (může klást vejce bez sání krve), mamofilní (preferuje sání na savcích, včetně člověka) a homodynamická (zůstává aktivní během zimy). Oproti tomu je forma *pipiens* eurygamní (páří se v otevřených prostorách), anautogenní (pro kladení vyžaduje sání krve), ornitofilní¹ (převládá sání na ptácích) a heterodynamická (prochází zimní diapauzou) (Gomes, Sousa a kol., 2009). Druhy komplexu *Cx. pipiens* jsou považovány za primární vektory řady infekčních onemocnění včetně West Nile virus (WNV), protože jsou nejběžnějšími komáry v obytných oblastech. WNV se vyskytuje

¹ Platí pouze pro severní populace (severní a střední Evropa), jihoevropské populace jsou mamofilní.

v Africe, Evropě, centrální Asii a nejnověji i v Severní Americe. (Fonseca, Keyghobadi a kol., 2004).

V rámci výzkumu WNV u *Cx. pipiens* (Gomes, Sousa a kol., 2009) byly určovány behaviorální a fyziologické rozdíly mezi formami *molestus* a *pipiens* a posuzován stupeň hybridizace mezi oběma formami a potenciální vliv na přenos arbovirů. Ze 145 samic F1 generace nakladlo první snůšku bez sání krve 115 (79 %), a většina (109 ze 115) nakladla první snůšku do dvou dnů po vylíhnutí. U zbývajících 30 samic došlo ke kladení vajec až po nasátí krve.

Některé populace medicínsky významného komára *Culex tritaeniorhynchus* (vektor některých arbovirů, např. západní koňské encefalitidy, St. Louis encefalitidy a WNV) mohou vyvíjet první snůšku autogenně, pokud nenajdou vhodného hostitele. Přestože většina samic pro další snůšku krev saje, snižuje se takto pravděpodobnost, že se komár infikuje a stane přenašečem, neboť málo samic přežívá tento způsob vývoje (Reeves, 1990). Autogenie u *Cx. tritaeniorhynchus* se liší geograficky, sezónně, podle genetických faktorů a změn prostředí (Eberle a Reisen, 1986; Brust, 1991). Autogenie u některých populací *Cx. tritaeniorhynchus* dosahuje až 95 % (Spadoni a kol., 1974).

Autogenie má genetický základ, způsob dědičnosti zatím ale není objasněn. Autogenní samice jsou schopny syntetizovat vitelogenin (prekurzor proteinů vaječného žloutku) ze zásob získaných během larválního vývoje. Vitelogenin je nutný pro vývoj oocytů a *Cx. tritaeniorhynchus* má čtyři vitelogeninové geny. Autogenní transkripce těchto genů je zahájena 12-24 hod. (previtelogeninová fáze) po vylíhnutí a překvapivě byla zjištěna exprese těchto genů již při larválním vývoji a stadiu kukly, ale bez produkce vitelogeninu. Některé autogenní samice se již líhnou s vaječníky po previtelogeninové fázi. Ke zrání vajec dochází 3-4 dny po vylíhnutí dospělců. Naopak u anautogenních samic dochází k transkripci vitelogeninových genů až 3-6 hod. po nasátí (Provost-Javler, Chen a Jasgon, 2010).

U anautogenní linie *Culex fatigans* z Dillí (Indie) byla zjišťována možnost konverze z anautogenie k autogenii. Jako původci autogenie byly použity autogenní linie *Cx. pipiens (molestus)* z Hamburku. Křížení bylo úspěšné, pokud se pářily samice z Dillí (anautogenní) se samci z Hamburku (autogenní). V opačném případě (autogenní samice s anautogenními samci) bylo páření neúspěšné, samice sice vejce nakladly, ale žádné se nevyvíjelo. Výsledky zpětného křížení F1 hybridních samců se samicemi z

rodičovské (anautogenní) linie ukazují, že i hybridní samci zachovávají anautogenní z původní linie z Dillí, larvy se vyvinuly ve zdravé dospělé, kteří byli také hybridní. V rozporu s očekáváním až 83 % F1 samic vyvíjelo vejce autogenně, což ukazuje, že tento znak byl dominantní. Existují dvě vysvětlení, buď anautogenní linie (z Dillí) obsahuje faktory pro autogenní, nebo byla autogenie odvozena z hamburské linie. Samice F2 generace pocházející z autogenních F1 již vykazovaly pokles autogenie o 50% (Krishnamurthy a Laven, 1961). Autogenie má tedy genetický základ, ale je ovlivňována více faktory, které se často projeví teprve spolu s vlivy prostředí (např. larvy žijící ve stísněných versus volných prostorech), množstvím a druhem potravy apod.

Komár *Aedes togoi* vyskytující se v jihovýchodní Asii (Vietnam, Thajsko, Japonsko, Čína, Korea) (Ramalingam, 1968) a Severní Americe (Kanada) (Belton a Belton, 1990) je považován za nejběžnějšího komára v pobřežních oblastech vyvíjející se v litotelmech s brakickou vodou. *Ae. togoi* sají krev jak ve dne, tak i v noci (Lee, 2001) a je úzce spojován s přenosem filarióz v Asii (*Brugia malayi*) (Sasa a kol., 1952).

Autogenie může být podmíněná geografickou polohou, délkou dne a teplotou. Předpokládá se, že autogenie umožňuje přežívání v nepříznivých podmínkách, například v oblastech chudých na hostitele nebo oblastech, kde je velmi krátká sezóna. U *Ae. togoi* byly studovány rozdíly v autogenní mezi subarktickými liniemi z Japonska a subtropickými liniemi Taiwanu, Malajsie a Kanady. Míra autogenie u populace ze subarktických oblastí byla 74 %, vyšší než u všech ostatních populací z temperátních a subtropických oblastí. Autogenie u populací temperátních zón se pohybovala mezi 0-60 %, ale bez jakékoli geografické tendence. Subtropické populace vykazovaly autogenní velice rozmanitě v rozmezí 0-100 % (některé velmi malé populace dosahovaly až 100 %), na severním okraji subtropické zóny se autogenie nevyskytovala vůbec (Sota a Mogi, 1995). Autogenní vývoj subarktických *Ae. togoi* není inhibován dlouhou denní dobou (>15 h), jak je tomu v mírném a subtropickém pásmu, takže samice mohou v letním období klást první snůšku bez sání krve. U populací z mírného a subtropického pásma se autogenie mění sezónně, je častá od podzimu do jara, kdy je nízká teplota a délka dne krátká, v létě se autogenie nevyskytuje vůbec nebo jen v omezené míře (Omori a Ito, 1962). Přestože se předpokládá, že anautogenní samice kladou větší snůšky než autogenní, vysoce autogenní subarktické a tropické populace

Ae. togoi produkovaly výrazně více vajec, než méně autogenní populace z temperátních a subtropických oblastí (Sota a Mogi, 1995).

Lokality, ve kterých je *Ae. togoi* vektorem lidské filariózy, leží v mírných a subtropických zónách, kde se autogenie vyskytuje méně. Ačkoli tropické *Ae. togoi* jsou experimentálními přenašeči filariózy, silné sklony k autogenii snižují roli tohoto druhu u přenosu parazitů v daných oblastech. Je však možné, že se aktivita sání dočasně zvýší, pokud dojde k potlačení autogenie např. vlivem stresu z nedostatku potravy během larválního stádia. Takový jev však doposud popsán nebyl (Mogi, Okazawa a Sota, 1995).

I jiné druhy komárů se liší v autogenii podle geografického rozmístění. Rioux, Croset a kol. (1973) objevili zcela autogenní populace *Ae. detritus* ve Francii a zcela anautogenní populaci v Tunisku. Také *Ae. atropalpus* v Severní Americe má čtyři poddruhy, některé jsou zcela anautogenní (jižní oblasti) u jiných se vyskytuje autogenie (sever, severovýchod) (O'Meara a Craig, 1970). Ukázalo se však, že většina populací *Ae. atropalpus*, které byly autogenní, měly často stejně vysokou produkci vajec jako samice u anautogenních populací. Naopak podle očekávání, anautogenní *Ae. taeniorhynchus* produkovaly mnohem větší první snůšky než autogenní samice. Nepříznivé podmínky mohou výrazně omezit příležitosti sání některých druhů, nezdá se ale, že by tyto faktory byly klíčové pro vznik autogenie. Ve skutečnosti mnoho vysoce autogenních populací žije v mírnějším podnebí než anautogenní populace (O'Meara a Edman, 1975).

5. 2. Simuliidae

Muchničky se vyskytují po celém světě a jejich larvy jsou náročné na obsah kyslíku ve vodě, žijí ve sladkých tekoucích vodách. Mají převážně denní aktivitu, jsou striktní exofágové (sají ve volných prostranstvích), a jejich bodnutí je velmi bolestivé a často provázeno silnou kožní reakcí. Muchničky sají hlavně na savcích a ptácích a anautogenní druhy jsou někdy klasifikovány jako mamofilní nebo ornitofilní na základě tvaru samičího tarzálního drápku, který umožňuje přichytit se na vhodného hostitele. Jejich čelisti jsou navíc vyzbrojeny vroubky, resp. zuby, které chybí u obligatorně autogenních druhů. Některé druhy mají tuto část ústního ústrojí částečně vyvinutou a jsou klasifikovány jako fakultativně autogenní. Celosvětově je asi 2,5 % druhů

muchniček autogenních a téměř všechny pochází z arktických oblastí nebo vysokých nadmořských výšek. Tento jev je obzvláště výrazný na severní polokouli (Curie, 1997).

Raastad a Solem (1989) studovali v Norsku autogenii muchniček jako adaptaci na nepříznivé podmínky ve vysokých nadmořských výškách. Muchničky se vyskytovaly jen od konce července do září, ale zato ve velkých počtech. Dominantní byly tři autogenní druhy: *Cnephia tredecimata*, *Eusimulium crassum* a *Prosimulium ursinum*. Pitvané samice těchto tří druhů měly zralá vejce, ale prázdné a nefunkční střeva a byly obligatorně autogenní. Davies a kol. (1977) dokázali, že *E. crassum* je autogenní, protože má redukované části ústního ústrojí a nemůže tedy sát krev, což bylo zjištěno i u dalších druhů muchniček v této oblasti. V nejvyšších polohách se vyskytovaly autogenní *Pr. ursinum*, které jsou navíc triploidní a partenogenetické. Carlsson (1962) dokonce uvádí, že se někdy líhnou larvy z vajec, které dozrávají už v kuklách, a tak je téměř eliminováno dospělé stadium. *Pr. ursinum* je běžný druh v Grónsku, Islandu a v dalších arktických oblastech, kde je sezóna velmi krátká, a proto je výrazně zkrácen i životní cyklus. Autogenie spojená s nepohlavním rozmnožováním (partenogenezí) poskytuje selektivní výhodu ve vysokých nadmořských výškách a arktických oblastech (Raastad a Solem, 1989).

Většina autogenních muchiček (*Prosimulium*, *Cnephia* a *Gymnopsis*) jsou dokonce schopné produkovat zralá vejce i bez přijímání cukerné potravy (Anderson, 1987), což je možné i u některých autogenních druhů rodu *Simulium* (např. *S. vittatum*) ačkoli produkují mnohem více vajec, pokud cukry přijímají (Mokry, 1980). Většina autogenních muchniček rodu *Simulium* však k dokončení ovariálního vývoje vyžaduje cukernou potravu (Hunter, 1977).

Jedním z mála nearktických autogenních druhů je *Simulium aureohirtum*. U tří populací tohoto druhu z ostrovů Okinawa, Iriomote a Ishigaki (Japonsko) bylo zkoumáno, zda pro první gonotrofický cyklus vyžadují příjem cukrů a jak autogenie a plodnost závisí na velikosti těla. Ukázalo se, že plodnost byla podstatně ovlivněna obdobím hladovění, které trvalo několik dnů po vylíhnutí dospělců. Během hladovění docházelo k resorpci částečně vyvinutých folikulů, takže počet následně zralých vajec byl výrazně redukován. Z toho vyplývá, že *S. aureohirtum* vyžaduje k vývoji vajec zdroj cukrů. Počet zralých vajec vyvíjených autogenně pozitivně koreluje s velikostí těla (měřeno podle velikosti křídla), což pravděpodobně souvisí se zásobami získaných

během larválního stadia. Malou velikost těla mohla způsobit nedostatečná výživa, ale také teplota vody, ve které se larvy vyvíjely (Takaoka, 1988).

5. 3. Ceratopogonidae

Pakomárovcovití jsou velmi drobní dvoukřídlí s celosvětovým rozšířením. Larvy žijí ve vodním nebo vlhkém prostředí (kompost, bažina, kůra stromů atd.). Nejznámějším zástupcem je většinou exofágní rod *Culicoides* (česky tiplíci) s převážně ranní a večerní aktivitou. Životní strategie pakomárovcovitých jsou různé, patří sem i predátoři a opylovači.

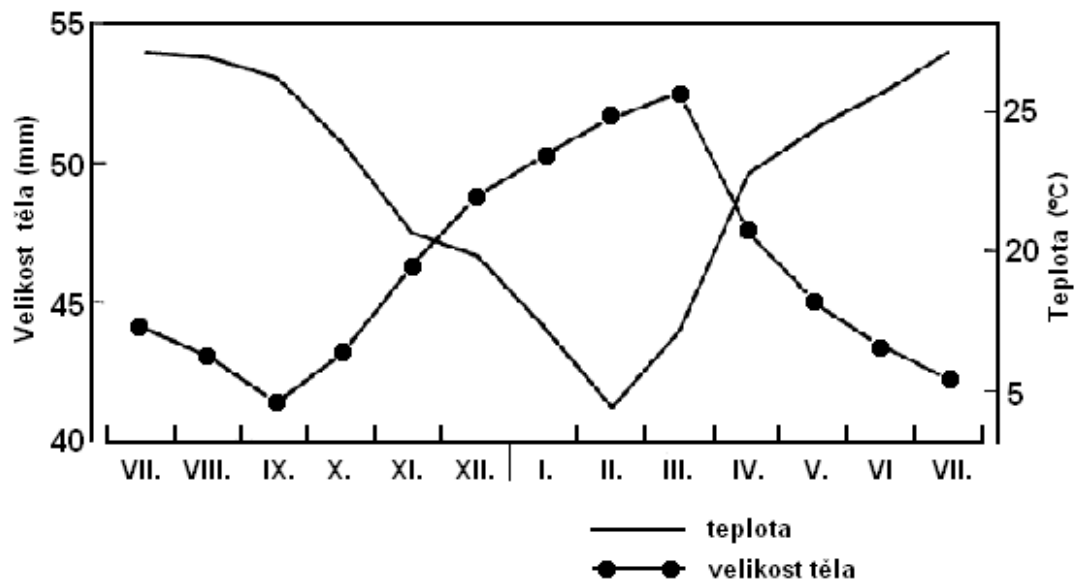
Relativně hodně druhů pakomárovcovitých nevyžaduje pro vývoj vajec příjem krve, jsou tedy autogenní. Jedná se především o některé zástupce z rodů *Culicoides*, *Leptoconops* a *Forcipomyia* a dva druhy jsou dokonce partenogenetické (*C. bermudensis* a *C. bambusicola*). U několika druhů byl zkoumán stav vaječnicků ve stadiu kukly a při líhnutí a bylo zjištěno, že některé samice měly předčasný vývoj vaječnicků a jejich folikuly byly dobře vyvinuté již při líhnutí. Autogenní samice *Leptoconops bequaerti* (nepříliš vysoce autogenní druh) byly pitvány do tří hodin po vylíhnutí a zjistilo se, že měly 97,5% folikulů zralých (Linley, 1968). I další druhy měly při vylíhnutí vaječnický v pokročilém stadiu vývoje, např. *Leptoconops linleyi*, *C. furens*. či *C. consinensis* (Linley, 1983).

Blackwell a kol. (1992) zjistil, že přežívání samic u *Culicoides* ve Skotsku, které se vyvíjely autogenně se pohybuje okolo 57%, a že autogenní snůšky mají tendenci vyvíjet se podstatně rychleji než anautogenní.

Culicoides furens (přenašeč *Mansonella ozzardi*) z Floridy je autogenní a experimenty ukázaly, že až 60 % vajec je vyvíjeno tímto způsobem, proto bylo považováno za důležité autogenii studovat (Linley, 1969). *C. furens* navíc podléhá intenzivním kontrolám, ale i přesto se stále vyskytuje ve velkých počtech a představuje velký problém (Rogers, 1962).

Linley a Evans (1970) sledovali u *C. furens* z Floridy závislost autogenie na velikosti těla a teplotě v přírodě. V jarních měsících (březen, duben), kdy okolní teplota stoupá, byla pozorována zvýšená rychlost líhnutí a samice vylíhlé v tomto období měly větší tendenci k autogenii, protože se vyvíjely během chladných měsíců (leden, únor) a

doba larválního stadia je během chladnějších měsíců delší. Měly proto větší velikost těla a podstatně větší zásoby, než samice vylíhlé v létě.



Obr. 2: Závislost velikosti těla *C. furens* na okolní teplotě. Upraveno dle Linley, Evans a Evans, 1970.

Teplota ovlivňuje dobu larválního stadia, gonotrofického cyklu, rychlost metabolismu apod. Během chladného období se larvy vyvíjí velmi pomalu a nekuklí se. Larvální stadium je potom velmi dlouhé a získané zásoby jsou velké. Zjara, kdy jsou časté teplotní výkyvy, se larvy okamžitě kuklí a samice vylíhlé v tomto období jsou většinou autogenní. S postupně rostoucí teplotou se zrychluje gonotrofický cyklus, larvální vývoj není tak dlouhý, získané zásoby jsou nižší a míra autogenie klesá (Linley, Evans a Evans, 1970).

5.4. Tabanidae

Ovádi jsou velcí a často pestře zbarvení dvoukřídlí z podřádu dlouhoroží (Brachycera). Jsou rozšířeni po celém světě a k vývoji larev dochází ve vlhké půdě (břehy rybníků, bažiny). Kořist vyhledávají zrakem a napadají hlavně velká zvířata, jako jsou koně a skot, ale i menší savce včetně člověka. Jsou striktní exofágové a můžou se stát pasivními přenašeči některých patogenů. Na našem území se nejčastěji vyskytují zástupci rodů *Tabanus*, *Hybomitra*, *Chrysops* a *Haematopota*.

Autogenní druhy ovádů náleží nejčastěji do rodů *Tabanus* a *Chrysops* (Anderson, 1971). Hayakawa (1980) popsal tři rozdílné způsoby reprodukce u *T. iyoensis*: autogenní bez sání krve, autogenní se sáním krve a anautogenní. Příjem krve nemusí vždy znamenat, že je krev využita pro vývoj vajec (pokud už jsou vejce zralá při nasátí), což je známo i u jiného hematofágního hmyzu. Lake a Burger (1980) ukázali, že v Nové Anglii (severovýchod USA) je *Chrysops ater* autogenní a *Ch. mitos* je anautogenní, ale tyto výsledky nesouhlasí s pozorováním v jiných oblastech. Autogenie by v některých oblastech mohla být fakultativní a v některých ne. Trendy v autogenii u ovádů jsou velmi rozmanité a autogenie je především ovlivněna geografickou polohou a zdroji potravy.

U různých druhů tabanidů z ostrova Hokkaido byly studovány rozdíly mezi autogenií a anautogenií (stav folikulů po vylíhnutí a četnost páření). Samice byly odchycené v přírodě a chovány v laboratorních podmínkách. Zjistilo se, že druhy, které se v sítích páří více jak ze 70% jsou autogenní (Hayakawa 1980). Anautogenní druhy vykazovaly větší sezónní změny v četnosti páření, nejspíše proto, že jsou závislé na přítomnosti velkých savců. Koexistující populace *H. pluvialis* s rozdílnou mírou páření se lišily i barevně (hnědé samice byly autogenní a šedé anautogenní), což je poměrně unikátní rozdíl (Kniepert, 1983), který nebyl bohužel dále studován, a to ani z pohledu taxonomického postavení. Davies (1975) odlišuje autogenní a anautogenní druhy na základě sezónních změn a navrhuje dva typy u anautogenních tabanidů: první skupina s nízkou četností páření na začátku sezóny ale se strmým nárůstem v průběhu sezony a druhá s nízkým stupněm páření po celou sezónu. Některé autogenní druhy z Hokkaido nebyly vůbec autogenní v jiných částech světa (nebo podstatně méně), a naopak, některé anautogenní druhy z Hokkaido se v určitých oblastech vyvíjely autogenně. Autogenie u ovádů je tedy určitě podmíněna geograficky.

	Vývoj folikulů po vylíhnutí (bez sání krve)	Procento samic, které se pářily	Sezónní změny v páření	Autogenie
Chrysops suavis	zastaven	24	různé, závislé na možnostech sání	ne
Chrysops vanderwulpi kitaensis	pokračuje bez zpoždění	100	ne	ano
Hybomitra tarandina	zastaven	73	ne	ano/ne
Hybomitra distinguenda	zastaven	34	vzestup s počátečním zpožděním (závislost na velkých savcích)	ne
Hybomitra borealis	pokračuje s krátkým zpožděním	100	ne	ano
Hybomitra olsoi	pokračuje s krátkým zpožděním	99	ne	ano
Tabanus trigeminus	zastaven	18	ne	ne
Tabanus kinoshitai	pokračuje s krátkým zpožděním	87	ne	ano
Tabanus nipponicus	zastaven	75	strmý vzestup ke konci sezóny (závislé na velkých savcích)	ne

Tab. 1. Přehled některých druhů tabanidů z ostrova Hokkaido. Dle Inaoka, 1992.

Samice *Atylotus bicolor* zřídka sají na lidech, ale sají na skotu a koexistují s ostatními druhy ovádů, kteří v Severní Americe přenášejí *Borrelia burgdorferi*. Proto byl u *A. bicolor* zjišťován vektorový potenciál (podle fáze vývoje folikulů). Samice, které nakladly vejce neměly v trávicím traktu žádnou trávenou krev, takže se nejspíš vyvíjí autogenně. K vývoji vajec využívají zásob uložených z larválního stadia. Na začátku druhého gonotrofického cyklu již vyžadují příjem krve, tak jako ostatní druhy ovádů (Magnarelli, 1976). Samice *A. bicolor* přijímají fruktózu a sacharózu a tento zdroj pravděpodobně využívají, aby splnily vysoké energetické nároky letu. U druhého

gonotrofického cyklu je tedy výhodné přijímat s krví i rostlinné cukry. I přestože pro vývoj druhé snůšky musí *A. bicolor* sát krev, je vektorový potenciál v této oblasti nízký, neboť s dokončením prvního cyklu je spojena vysoká úmrtnost (Magnarelli, 1987).

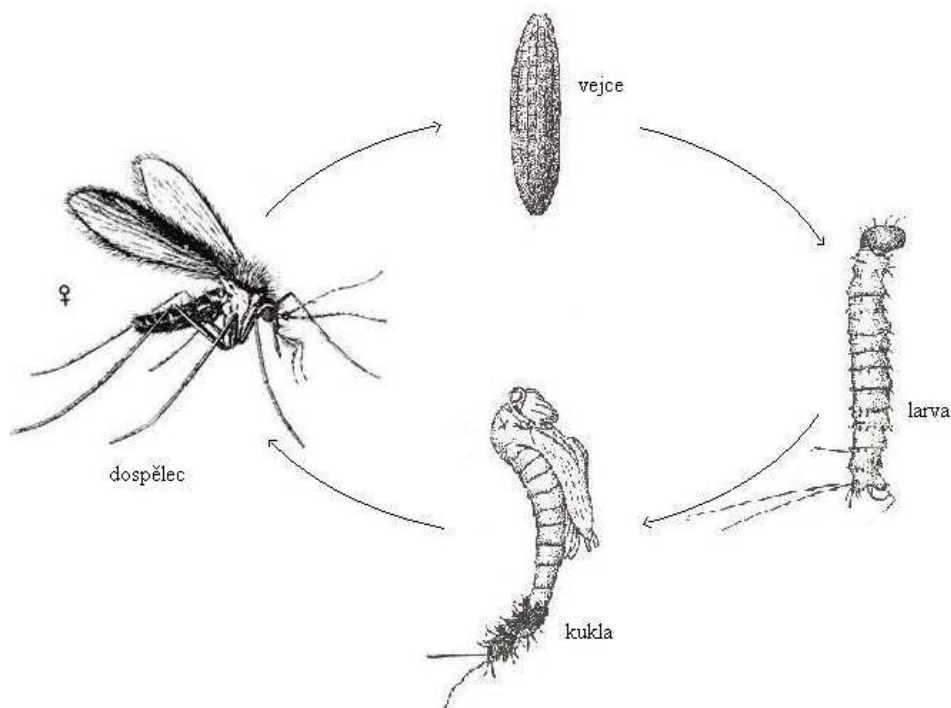
5.5. Flebotomové

Flebotomové (čeleď Psychodidae, podčeleď Phlebotominae) se vyskytují především v tropech a subtropích celého světa. Ze šesti rodů mají medicínský význam dva, *Phlebotomus* ve Starém Světě a *Lutzomyia* v Novém Světě. Jsou světle až hnědavě zbarvení a jejich velikost většinou nepřesahuje 3mm, nejsou dobrými letci a většinou se nevzdalují daleko od svých líhnišť. Flebotomové jsou aktivní za soumraku nebo v noci, jen některé druhy sají i ve dne. Během dne se ukrývají na vlhčích stanovištích, v norách savců, ptačích hnízdech, sklepích, puklinách nebo husté vegetaci. Samci i samice ze živí rostlinnými šťávami, medovicí apod., samice navíc sají krev. Některé druhy jsou autogenní a jeden druh Nového Světa je jak autogenní, tak partenogenetický (Killick-Kendrick, 1999).

Flebotomové jsou nejen významnými trapiči, ale především přenášejí závažné onemocnění leishmaniózu (Rioux a Lanotte, 1990). Časté sání zvyšuje frekvenci kontaktu mezi vektory a obratlovci a zefektivňuje přenos leishmaniosy. Infikované samice mají tendenci sát opakovaně a tento faktor tedy může zvyšovat efektivitu přenosu (Killick-Kendrick, 1977).

Flebotomové přenášejí kromě leishmanií i další infekční onemocnění, z virů například *Phlebovirus* z čeledi Bunyaviridae (3 sérotypy: Sicílie, Neapol, Toscana) způsobující horečku papatači ve Středomoří, z bakteriálních infekcí *Bartonella bacilliformis* v Jižní Americe (Bartonelóza, Cariónova nemoc) (Anderson a Neuman, 1997).

Flebotomové nejsou svým vývojem vázání na vodní prostředí, jak je tomu např. u muchniček a komárů. Jejich životní cyklus má několik stadií, mezi nedospělá stadia patří vejce, čtyři larvální instary a kukla, z které se líhne dospělec. Z vajec se líhnou larvy 7-10 dní po naklazení. Larvy jsou terestrické, podle pozorování hlavně vyžadují vlhkost, poměrně chladno a organický materiál pro potravu. Larvální vývoj je relativně pomalý, trvá nejméně tři týdny, než dochází ke kuklení. Dospělci se líhnou z kukel po 10 dnech, zpočátku převažují samci (Killick-Kendrick 1999).



Obr. 3: Cyklus flebotomů: dospělá samice, vejce, larva a kukla.

Ačkoli jen samice flebotomů jsou hematofágní, obě pohlaví využívají jako hlavní zdroj energie sacharidy z cukerných roztoků (rostlinné šťávy, medovice apod.) (Samie a kol., 1990). Složení cukerných šťáv má pravděpodobně vliv na přežívání a plodnost flebotomů a interakce cukerné potravy a krve může mít vliv na konečný reprodukční potenciál (Kassem, 1998). Foster (1995) poukázal na to, že ani úplné nasátí neinicuje vývoj vajec u několika druhů komárů, pokud jsou jejich energetické zásoby příliš malé v důsledku nedostatku cukru, a že je tedy nutné k dokončení gonotrofického cyklu poskytnout dostatečné množství energie jak z krve, tak ze zásob získaných z cukerné potravy. Čas od sání krve k dozrání vajec závisí na druhu, rychlosti trávení a na okolní teplotě. V laboratorních podmínkách trvá v rozmezí 4-8 dnů (Killick-Kendrick, 1999).

5.5.1. Autogenie u flebotomů

Studium vývoje vaječníků a způsobů sání krve flebotomů může poskytovat důležité údaje pro stanovení reprodukčního potenciálu a schopností přenosu patogenů (Kassem a Hassan, 2003). Autogenie byla zjištěna u následujících druhů: *Phlebotomus papatasi* (Dolmatova, 1946), *Phlebotomus mascittii* (Ready a Ready, 1981), *Phlebotomus bergeroti* (Kassem a Hassan, 2003)., *Lutzomyia gomezi* (Johnson, 1961) a *Lutzomyia lichyi* (Montoya-Lerma, 1992).

Chelbi a Zhiouha (2007) studovali autogenii a produktivitu (procento vajec z každé generace, které se úspěšně vyvine v dospělce) u kolonie *P. papatasi*, pocházející z roku 2003 ze středního Tuniska. Ve 14-ti anautogenních generacích bylo celkově 529 samic, které nakladly 27 187 vajec. Jako zdroj krve jim byla poskytnuta morčata. Od F1 do F6 generace byla kolonie udržována na teplotě 26-27°C s produktivitou 44 %. Od F7 do F14 generace byla teplota zvýšena na 29-30°C a jejich produktivita stoupla na 59 %.

Z výchozí skupiny 50 samic jich 25 vyprodukovalo F1 generaci. Z této F1 generace bylo 50 samic odděleno k výzkumu autogenie, neměly tedy možnost sání. Z těchto samic jich 40 nakladlo vejce, stupeň autogenie byl 80 %, v další F2 generaci 75,6 %, F3 byl stupeň autogenie 90,7 %. (viz tab.2)

Generace	Počet samic, které nakladly vejce	Stupeň autogenie (%)	Průměrný počet nakladených vajec na jednu samici	Celkový počet vajec	Produktivita (% vajec úspěšně vyvinutých v dospělce)
P1	25	nezjišťováno	27,4	685	51,2
F1	40	80	50,9	2038	57
F2	23	75,6	39,3	905	56,5
F3	32	90,7	35,2	128	61,7

Tab. 2: Produktivita kolonie *P. papatasi* (autogenní linie). Převzato a upraveno podle Chelbi, Zhioua, 2007.

Křížení autogenních samic (35 samic z tuniské linie) s anautogenními samci (35 samců z turecké linie) bylo úspěšné a 23 samic vyprodukovalo F1 generaci. Z F1 generace (297 samic) držené bez přístupu ke krvi jen 4 samice nakladly životaschopná

vejce, ze kterých se vyvinuli dospělci. Stupeň autogenie byl tedy 1,34 % a podle očekávání se ukázalo, že anautogenie byla dominantní. Při opačném křížení (samice z anautogenní linie autogenními samci) nebyla nakladena žádná vejce. Křížení autogenních a anautogenních linií se u některých druhů nedaří vůbec, samice sice vejce nakladou, ale žádné se nevylíhne v larvu, např. u *L. gomezi* (Johnston, 1961). Velká část tuniských *P. papatasi* se tedy může v přírodě vyvíjet autogenně, turecký kmen *P. papatasi* je anautogenní. Chelbi a Zhioua studovali autogenii jen po čtyři generace, poté byl bohužel výzkum přerušen.

Schmidt (1965) ukázal, že rychlost reprodukce autogenních linií byla výrazně nižší než anautogenní kolonie a schopnost kladení vajec autogenních linií je významně nižší než u anautogenních. Autogenie se nevyskytuje v úplně celém rozsahu *P. papatasi*, ale jen u některých linií v určitých oblastech. Dolmatova (1946) potvrzuje, že *P. papatasi* v Tádžikistánu jsou autogenní a z Gruzie jsou anautogenní. Zdá se, že autogenie umožňuje přežívání a udržování populace, když jsou zdroje krve omezené (Chelbi a Zhioua, 2007).

Benkova a Volf (2007) zjišťovali u *P. papatasi* závislost metabolismu na okolní teplotě. Kolonie pocházela z 200 nasátých samic, nachytaných v Turecku v roce 1999. Byly vytvořeny dvě skupiny, první byla udržována při 23° C a druhá při 28° C. Podle očekávání byl při nižší teplotě metabolismus pomalejší, defekace, kladení vajec a líhnutí vajec začínalo později a trvalo déle. Mortalita nasátých samic byla významně nižší při 23° C. Samice udržované při 28° C kladly 3-12 dní po nasátí, skupina při 23° C kladla později o cca 3,5 dne. Některé nasáté samice při 23° C kladly již po 6 dnech, což by se dalo vysvětlit autogenií. V kontrolní skupině s přístupem pouze k cukerné potravě bylo zaznamenáno 7,7 % samic, které nakladly snůšku. Tyto autogenní samice nakladly výrazně méně vajec než anautogenní linie. Počet vajec nakladených autogenními samicemi a průměrná doba k jejich snesení neukázala žádné významné rozdíly v závislosti na teplotě a mortalita těchto samic byla také podobná u obou teplot. (viz. tab. 3)

	23° C	28° C
Anautogenní	pomalejší metabolismus delší larvální vývoj pozdější kladení vajec nižší mortalita	rychlejší metabolismus kratší larvální vývoj dřívější kladení vajec vyšší mortalita
Autogenní	žádná závislost na teplotě (podobná doba kladení vajec, podobná mortalita atd.)	

Tab. 3: Závislost metabolismu *P. papatasi* na okolní teplotě.

P. papatasi je hlavním vektorem *Le. major* na poloostrově Sinai v Egyptě (Fryauff a Hanafi, 1993), s *P. papatasi* se v této oblasti často vyskytuje také *P. bergeroti* (Kassem a kol. 1999) a pravděpodobně také přenáší *Le. major*, protože některé případy kožní leishmaniózy se objevují i v oblastech, kde se nevyskytuje *P. papatasi*, ale jen *P. bergeroti*.

Kassem a Hassan (2003) studovali ovariální vývoj a sání krve u *P. bergeroti* z Egypta. Část kolonie byla udržována jen na cukerných šťávách, část měla přístup ke zdroji krve. Samice s přístupem jen k cukerné potravě měly zralé vejce 4-10 dní po jejich vylíhnutí, u některých se ale vývoj vajec zastavil. Celkový stupeň autogenie byl 89 % (55/62). Samice, které sály krev byly pitvány 1-3 dny po nasátí, aby se zjistilo, v jakém stupni vývoje vejce jsou, protože pokud samice při nasátí již měly zralá vejce, tak krev nebyla využita na jejich vývoj. Nasátí nemusí nutně znamenat anautogenní vývoj. U 64% samic se zdálo, že jsou anautogenní (stupeň vývoje byl nižší) a 36% samic bylo autogenní. Podle očekávání, všechny nasáté samice pitvané 4-5 dní po nasátí měly plně vyvinuté vejce. Samice, které měly k dispozici jen cukernou potravu kladly vejce až po 11 dnech, bez žádného významného vrcholu v jejich kladení. Jejich nasáté „sestry“ nejvíce kladly vejce 5 dní po nasátí. Autogenní samice kladly 7 až 67 vajec, většina nasátých kladla 89 až 121 vajec.

Kolonie *P. bergeroti* zahrnovala jedince autogenní i anautogenní, ale autogenie zde byla převládající. To, že autogenní samice hledaly zdroje krve ve všech fázích ovariálního vývoje ukazuje, že sání krve je u této kolonie jen fakultativní. Ačkoli autogenní vývoj vajec většinou inhibuje vyhledávání hostitele a sání (Klowden, 1996 dle Kassem a Hassan 2003), u *P. bergeroti* nebyla tato inhibice prokázána.

Jen málo samic *P. bergeroti* potřebovalo k produkci vajec sát krev, přestože sání krve výrazně zvyšovalo plodnost, snížilo dobu gonotrofického cyklu téměř o jeden den. Autogenie u *P. bergeroti* umožňuje přežívání a reprodukci i při nedostatku zdrojů krve. Je nejasné, jak autogenie ovlivňuje schopnost přenášení patogenů. Mohlo by se zdát, že autogenní populace jsou horšími přenašeči, ale autogenní samice mohou být přenašeči stejně tak jako anautogenní, protože pokud mají příležitost, krev sají také. Možnost, že *P. bergeroti* hraje významnou roli v přenášení *Le. major* v jižním Sinaji, hlavně v oblastech, kde se nevyskytuje *P. papatasi*, zůstává (Kassem a Hassan, 2003).

6. Závěr

V této bakalářské práci jsou shrnuty základní poznatky o autogonii několika významných skupin krevsajícího hmyzu. Autogenie je poměrně intenzivně zkoumána a v mnoha studiích se autoři zabývají tím, jak je autogenie ovlivněna geografickou polohou. Některé druhy jsou autogenní pouze v určitých oblastech, autogenie se málokdy vyskytuje v celém areálu rozšíření. Poměrně málo studií se zabývá genetickými příčinami autogenie. U většiny skupin hmyzu popsaných v této práci hraje největší roli larvální výživa, neboť dostatečné zásoby umožňují naklást snůšku bez sání krve. Autogenie je i adaptací na extrémní podmínky chladných oblastí, kde je velmi krátká sezóna a zdroje krve jsou limitovány, což je běžné např. u muchniček. Také u populací v mírnějších podmínkách se autogenie vyskytuje častěji během chladnějších období a umožňuje přežívání populací. Dalším faktorem ovlivňujícím autogonii je teplota. Při vyšších teplotách je většinou rychlejší metabolismus, tedy i vývoj dospělců a larev, larvální vývoj je kratší a uchované zásoby menší.

Autogenie podstatně ovlivňuje vektorový potenciál, odložení prvního sání až pro druhou snůšku snižuje riziko přenosu, navíc je často s dokončením prvního cyklu spojena vysoká úmrtnost. U obligatorně autogenních druhů, kde je sání znemožněno morfologickou změnou sacího nebo trávícího ústrojí, je vektorový potenciál nulový.

Během psaní této práce jsem se seznámila s chovem autogenního druhu *P. bergeroti* pocházejícího z Etiopie, který vykazuje vysokou míru autogenie (pohybující se odhadem okolo 95%). Samice této populace jsou nápadně velké, což může být ovlivněno i larvální výživou a může s autogonií souviset. Podle předběžných pozorování, samice, které sály krev, kladou větší počty vajec než samice autogenní, což je ve shodě s publikovanými studiemi. U autogenních samic je však poměrně velký podíl nakladených vajec, z nichž se nevylíhnou larvy, příčina je ale neznámá. Rozdíly v délce vývoje autogenních a anautogenních samic se zatím neprojevíly. Naším cílem je vyselektovat anautogenní linii.

7. Seznam literatury

- Anez N., Nieves E., Carzola D. (1989).** The validity of the developmental patterns in the sandfly for classification of *Leishmania*. Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene. 83: 634-635.
- Anderson B.E., Neuman M.A. (1997).** *Bartonella* spp. as Emerging Human Pathogens. Clinical Microbiology Reviews. 10: 203-219.
- Anderson J.R. (1987).** Reproductive strategies and gonotrophic cycles of black flies. In: Black Flies Ecology, Population Management and Annotated World List (ed., Kim K.C., Merritt R.W.). The Pennsylvania State University Press, University Park and London. p. 276-293.
- Attardo G.M., Hansen I.A., Raikhel A.S. (2005).** Nutritional regulation of vitellogenesis in mosquitoes: Implications for anautogeny. Insect Biochemistry and Molecular Biology. 35: 661–675.
- Balashov Y. S. (1967).** Blood Sucking Tick (Ixodoidea). Transmitters of Humans and Animal Diseases. Akadademie Nauk USSR, Zoological Institute of Leningrad.
- Belton P., Belton O.C. (1990).** *Aedes togoi* comes aboard. Journal of The American Mosquito Control Association. 6: 328-329.
- Benkova I., Volf P. (2007).** Effect of Temperature on Metabolism of *Phlebotomus papatasi* (Diptera: Psychodidae). Journal of Medical Entomology. 44: 150-154.
- Blackwell A., Mordue (Luntz) A.J., Young M.R., Mordue W. (1992).** Bivoltinism, survival rates and reproductive characteristics of the Scottish biting midge, *Culicoides impunctatus* (Diptera: Ceratopogonidae) in Scotland. Bulletin of Entomological Research. 82: 299–306.

- Briegel H. (1985).** Mosquito reproduction: incomplete utilization of the blood meal protein for oogenesis. *Journal of Insect Physiology*. 31: 15–21.
- Briegel H., Lea A.O., Lea H.M. (1978).** Arrest, resorption, or maturation of oocytes in *Aedes aegypti*: dependence on the quantity of blood and the interval between blood meals. *Physiological Entomology* 3: 309–316.
- Browne L.B. (2001).** Quantitative aspects of the regulation of ovarian development in selected anautogenous Diptera: integration of endocrinology and nutrition. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 100: 137–149.
- Brust R.A. (1991).** Environmental regulation of autogeny in *Culex tarsalis* (Diptera: Culicidae) from Manitoba, Canada. *Journal of Medical Entomology*. 28: 847-853.
- Carlsson G. (1962).** Studies on Scandinavian black flies (Fam. Simuliidae Latr.). *Opuscula entomologica Supplementa*. 21: 1-280.
- Chelbi I., E. Zhioua (2007).** Biology of *Phlebotomus papatasi* (Diptera: Psychodidae) in the laboratory. *Journal of Medical Entomology*, 44: 597-600.
- Clements A.N. (1992).** The biology of mosquitoes, vol. 1: Development, nutrition and reproduction. London. Chapman & Hall.
- Currie D.C. (1997).** Black Flies (Diptera: Simuliidae) of the Yukon, with Reference to the Black-fly Fauna of Northwestern North America. In: *Insects of the Yukon* (Danks H.V., Downes J.A) (cdi.). Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods). Ottawa. In press.
- Danks H.V. (2004).** Seasonal Adaptations in Arctic Insects. *Integrative and Comparative Biology*. 44: 85-94.

- Davies D.M., Troubridge D.A. (1975).** Seasonal changes in physiological age composition of Tabanid (Diptera) populations in southern Ontario. *Journal of Medical Entomology*. 12: 453-457.
- Davies D.M., Gyorkos H., Raastad J.E. (1977).** Simuliidae (Diptera) of Rendalen, Norway. IV. Autogeny and anautogeny. *Norwegian Journal of Entomology*. 24: 19-23.
- Dolmatova A.V. (1946).** The autogenous development of eggs in *Phlebotomus papatasi* (Scopoli). *Medical Parasitology (Moscow)*. 15: 58-62.
- Eberle M.W., Reisen W.K. (1986).** Studies on autogeny in *Culex tarsalis*: 1. Selection and genetic experiments. *Journal of The American Mosquito Control Association*. 2: 38-43.
- Engelmann F. (1970).** The physiology of insect reproduction. Pergamon. Oxford.
- Fonseca D.M., Keyghobadi N., Malcolm C.A., Neumet C., Schaffner F., Mogi M., Fleischer R.C., Wilkerson R.C. (2004).** Emerging Vectors in the *Culex pipiens* Complex. *Science*. 303: 1535-1538.
- Foster W.A. (1995).** Mosquito sugar feeding and reproductive energetics. *Annual Review of Entomology*. 49: 443-447.
- Fryauff D.J., Modi G.B., Mansour N.S., Kreutzer R.D., Soliman S., Youssef F.G. (1993).** Epidemiology of cutaneous leishmaniasis at a focus monitored by the multinational force and observers in the northeastern Sinai desert of Egypt. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 49: 598-607.

- Gomes B., Sousa C.A., Novo M.T., Freitas F.B., Alves R., Côrte-Real A.R., Salgueiro P., Donnelly M.J., Almeida A.PG., João Pinto J.(2009).** Asymmetric introgression between sympatric *molestus* and *pipiens* forms of *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) in the Comporta region, Portugal. *BMC Evolutionary Biology*. 9: 262.
- Guilvard E., De Reggi M., Rioux J.A. (1984).** Changes in ecdysteroid and juvenile hormone titres correlated to the initiation of vitellogenesis in two *Aedes* species (Diptera,Culicidae). *General and Comparative Endocrinology*. 53: 218-223.
- Hayakawa H. (1980).** Biological studies on *Tabanus iyoensis* group of Japan, with special reference to their blood-sucking habits (Diptera, Tabanidae). *Bulletin of Tohoku National Agricultural Experimental Station*. 62: 131-321.
- Hunter D.M. (1977):** Sugar-feeding in some Queensland black flies (Diptera: Simuliidae). *Journal of Medical Entomology*. 14: 229-232.
- Inaoka T. (1992).** Reproductive life histories of hematophagous tabanids (Diptera: Tabanidae) in Hokkaido with special reference to their autogeny. *Japanese Journal of Sanitary Zoology*. 43: 177-193.
- Jennings P. (2010).** Hormonal control of mosquito oogenesis: the role of ovary ecdysteroidogenic hormone I. *Medical Entomology*. Iowa State University of Science and Technology.
- Johnson P.T. (1961).** Autogeny in Panamanian *Phlebotomus* sandflies (Diptera: Psychodidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 54: 116-118.
- Kassem. H.A. (1998).** Optimised dietary regimens for the laboratory maintenance of *Phlebotomus langeroni* Nitzulescu (Diptera: Psychodidae). *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*. 92: 615-620.

- Kassem H.A., Hassan A.N., Kamal H.A. (1999).** Spatial distribution of *Phlebotomus papatasi* (Scopoli) and *P. bergeroti* Parrot in Sinai, Egypt, in relation to some landscape variables. Journal of the Egyptian-German Society of Zoology. 28: 189-201.
- Kassem. H.A., Hassan A.N. (2003).** Ovarian development and blood-feeding activity in *Phlebotomus bergeroti* Parrot (Diptera: Psychodidae) from Egypt. Annals of Tropical Medicine and Parasitology. 97: 521-526.
- Klowden M.J. (1996).** Vector behaviour. In: The Biology of Disease Vectors (Eds. Beaty B.J., Marquardt W.C.). University Press of Colorado. p. 34-50.
- Kniepert F.W. (1983).** Ernährung, Oogenese und Dimorphismus bei der Regenbremse *Haematopota pluvialis* (L.) (Diptera, Tabanidae). Zoologischer Anzeiger Jena. 210: 44-52.
- Krishnamurthy B.S., Laven H. (1962).** A note on inheritance of autogeny in *Culex* mosquitoes. Bulletin of the World Health Organization [0042-9686]. 24: 675.
- Lee D.K. (2001).** Field evaluation of an insect growth regulator, pyriproxyfen, against *Aedes togoi* larvae in brackish water in South Korea. Journal of Vector Ecology. 26: 39-42.
- Linley J.R. (1968).** Autogeny and polymorphism for wing length in *Leptoconops bequarti* (Kieff.) (Diptera: Ceratopogonidae). Journal of Medical Entomology. 5: 53-66.
- Linley J.R. (1969).** Studies on larval development in *Culicoides furens* (Poey) (Diptera: Ceratopogonidae). I. Establishment of standard rearing technique. Annals of the Entomological Society of America. 62: 702-711.

- Linley J.R. (1983).** Autogeny in the Ceratopogonidae: Literature and notes. Florida Entomologist. 66: 228-234.
- Linley J.R., Evans F.D.S., Evans H.T. (1970).** Seasonal emergence of *Culicoides furens* (Diptera: Ceratopogonidae) at Vero Beach, Florida. Annals of the Entomological Society of America. 63: 1332-1339.
- Magnarelli L.A. (1976).** Physiological age of Tabanidae (Diptera) in eastern New York State, U.S.A. Journal of Medical Entomology. 12: 679-682.
- Magnarelli L.A. (1987).** Parity and sugar feeding in *Atylotus bicolor* (Diptera: Tabanidae). Journal of the New York Entomological Society. 95: 487-490.
- Mogi M., Okazawa T., Sota T. (1995).** Geographical pattern in autogeny and wing length in *Aedes togoi* (Diptera: Culicidae). Mosquito Systematics. 27: 155-166.
- Mokry J.E. (1980).** Laboratory studies on blood-feeding of blackflies (Diptera: Simuliidae), 2. Factors affecting fecundity. Tropenmedizin und Parasitologie. 31: 374-380.
- Montoya-Lerma J. (1992).** Autogeny in the Neotropical sand fly *Lutzomyia lichyi* (Diptera: Psychodidae) from Colombia. Journal of Medical Entomology. 29: 698-699.
- Omori N., Ito S. (1962).** On the autogeny of *Aedes togoi* in Nagasaki. Japanese Journal of Sanitary Zoology. 13: 169.
- O'Meara G.F. (1979).** Variable expressions of autogeny in three mosquito species. International Journal of Invertebrate Reproduction. 1:253-261.
- O'Meara G.F., Edman J.D. (1975).** Autogenous egg production in the salt-marsh mosquito, *Aedes taeniorhynchus*. Biological Bulletin. 149: 384-396.

- O'Meara G.F., Evans D.G. (1973).** Blood-feeding requirements of the mosquito: Geographical variation in *Aedes taeniorhynchus*. *Science*. 180 : 1291-1293.
- O'Meara G.F., Craig Jr. G.B. (1970).** Geographical variation in *Aedes atropalpus* (Diptera : Culicidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 63: 1392-1400.
- Provost-Javier K.N., Chen S., Rasgon J.L. (2010).** Vitellogenin gene expression in autogenous *Culex tarsalis*. *Insect Molecular Biology* 19: 423–429
- Raastad J.E., Solem J.O. (1989).** Autogeny as successful reproductive strategy in high altitude blackflies (Diptera, Simuliidae). *Annals de Limnologie*. 25: 243-249.
- Ramachandran C.P., Wharton R.H., Dunn F.L., Kershaw W.E. (1963).** *Aedes* (Finlaya) *togoi* Theobald, a useful laboratory vector in studies of filariasis. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*. 57: 443-445.
- Ramalingam S. (1968).** New record of *Aedes* (Finlaya) *togoi* (Theobald) in West Malaysia. Presented at Seminar of Society of Parasitology and Tropical Medicine, Kuala Lumpur.
- Ready P.D., Ready P.A. (1981).** Prevalence of *Phlebotomus* spp. in southern France: sampling bias due to different man-biting habits and autogeny. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*. 75: 475-476.
- Reeves W.C. (1990).** Epidemiology and Control of Mosquito-Borne Arboviruses in California. *California Mosquito and Vector Control Association*. p. 1943–1987.
- Riehle M.A., Brown M.R. (2002).** Insulin receptor expression during development and a reproductive cycle in the ovary of the mosquito *Aedes aegypti*. *Cell and Tissue Research*. 308: 409–420.

- Rioux J.A., Croset H., Gabinaud A., Papierok B., Belmonte A. (1973).** Monofactorial inheritance of autogeny in *Aedes (Ochlerotatus) detritus* (Diptera, Culicidae). Paris Academy of Sciences. 276: 991-994.
- Rioux J.A., Lanotte G. (1990).** *Leishmania infantum* as a cause of cutaneous leishmaniasis. Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene. 84: 898.
- Rogers A.J. (1962).** Effects of impounding and filling on the production of sandflies (*Culicoides*) in Florida salt marshes. Journal of Economic Entomology. 55: 521-527.
- Samie M., Wallbanks K. R., Moore J. S., Molyneux D. H. (1990).** Glycosidase activity in the sandfly *Phlebotomus papatasi*. Comparative Biochemistry and Physiology. 96: 577-579.
- Sasa M., Hayashi S., Kano R., Sato K. (1952).** Studies on filariasis due to *Wuchereria malayi* (Brug, 1927) discovered from Hachiji-Koshima Island, Japan. Japanese Journal of Medicine. 22: 357.
- Sawabe K., Moribayashi A. (2000).** Lipid Utilization for Ovarian Development in an Autogenous Mosquito, *Culex pipiens molestus* (Diptera: Culicidae). Journal of Medical Entomology, 37: 726-731.
- Schmidt M.L. (1965).** Autogenic development of *Phlebotomus papatasi* (Scopoli) from Egypt. Journal of Medical Entomology 1: 356.
- Sota T., Mogi M. (1995).** Geographic variation in the expression of autogeny in *Aedes togoi* (Diptera: Culicidae) under different temperature and photoperiod conditions. Journal of Medical Entomology. 32: 181-189.

- Spadoni R.D., Nelson R.L., Reeves W.C. (1974).** Seasonal occurrence, egg production, and blood-feeding activity of autogenous *Culex tarsalis*. *Annals of the Entomological Society of America*. 67: 895-902.
- Takaoka H. (1989).** Further observations on the autogeny of *Simulium aureohirtum* Bruneti (Diptera: Simuliidae) in the Ryukyu Islands. *Japanese Journal of Sanitary Zoology*. 40: 21-28.
- Volf P., Horák P, Čepička I., Flegr J., Lukeš J., Mikeš L., Svobodová M., Vávra J., Votýpka J. (2007).** *Paraziti a jejich biologie*. (1.Vydání). Praha. Triton.
- Williams K.L., Browne L.B., Gerwen A.C.M. (1979).** Quantitative relationships between the ingestion of proteinrich material and ovarian development in the Australian sheep blowfly, *Lucilia cuprina* (Wied.). *International Journal of Invertebrate Reproduction*. 1: 75–88.