

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program Biologie

Studijní obor Biologie

**Katedra parazitologie**



**Kristýna Hlavačková**

**Rod *Sergentomyia* a jeho role v přenosu leishmanií**

*Genus *Sergentomyia* and its role in the transmission of *Leishmania**

**BAKALÁŘSKÁ PRÁCE**

Školitel: Mgr. Vít Dvořák, Ph.D.

Konzultant: doc. RNDr. Jan Votýpka, Ph.D.

Praha 2012

### **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 11. 5. 2012

.....

### **Poděkování**

Ráda bych poděkovala svému školiteli za jeho laskavost a pomoc při sepisování této práce. Nemenší dík patří mému konzultantovi, a to především za přínosné zkrácení této práce.

## **Abstrakt**

Na území České republiky se sice flebotomové, zástupci podčeledi Phlebotominae, nevyskytují, ale už v Mediteránu je jejich fauna poměrně bohatá. Zástupce flebotomů bychom s výjimkami našli přibližně mezi 50° s. š. a 40° j. š. Druhy rodů *Phlebotomus*, *Sergentomyia* a *Lutzomyia* patří mezi medicínsky a veterinárně důležité přenašeče virových a bakteriálních onemocnění a leishmaniózy, jednoho z nejvýznamnějších protozoálních onemocnění.

Od popsání první zástupce uběhlo již 321 let, ale teprve před 110 lety započala intenzivní taxonomická práce. Během let bylo vytvořeno mnoho klasifikačních systémů, především na základě dělení morfologických znaků. Ani po několika důkladných taxonomických revizích není systematika flebotomů jednoznačně vyřešena, a mnohé otázky zůstávají zejména kolem rodu *Sergentomyia*, který je opakovaně zmiňován v souvislosti s možným přenosem savčích leishmanií.

Předložená bakalářská práce se zabývá souhrnem dosavadních taxonomických znalostí týkajících se flebotomů, zvláštní pozornost je pak věnována rodu *Sergentomyia*.

**Klíčová slova:** leishmanióza, morfologie, Phlebotominae, přenos, *Sergentomyia*, taxonomie

## **Abstract**

Sand flies, members of the subfamily Phlebotominae do not occur in the Czech Republic, but as near as in the Mediterranean their fauna is quite abundant. Sand flies can be found approximately between 50°N and 40°S. Species of genus *Phlebotomus*, *Sergentomyia* and *Lutzomyia* include medically and veterinary important vectors of viral and bacterial diseases as well as leishmaniasis, one of the most important human protozoal diseases.

321 years have passed since the first sand fly was described, but only 110 years ago intensive taxonomic work began. Over the years many classification systems have been proposed, mainly based on division of morphological characters. The classification is not clearly settled even after several taxonomic revisions and many questions remain, especially about genus *Sergentomyia*, which is repeatedly mentioned in connection with transmission of mammals' leishmaniasis.

This bachelor thesis gives contemporary summary of taxonomic knowledge of sand flies; special attention is given to genus *Sergentomyia*.

**Key words:** leishmaniasis, morphology, Phlebotominae, *Sergentomyia*, taxonomy, transmission

## OBSAH

<b>1. Úvod</b>	<b>1</b>
<b>2. Charakteristika rodu <i>Sergentomyia</i></b>	<b>2</b>
2.1. Podčeleď Phlebotominae (čeleď Psychodidae)	3
2.2. Paleontologický původ flebotomů	4
2.3. Taxonomie flebotomů	5
2.4. Podrody rodu <i>Sergentomyia</i>	12
2.5. Morfologická charakteristika	18
2.6. Morfologická diverzita rodů <i>Sergentomyia</i> , <i>Phlebotomus</i> a <i>Lutzomyia</i>	19
2.7. Životní cyklus	21
<b>3. Zástupci rodu <i>Sergentomyia</i> jako přenašeči onemocnění</b>	<b>23</b>
3.1. Onemocnění přenášená flebotomy (podčeleď Phlebotominae)	23
3.2. Rod <i>Sergentomyia</i> a přenos leishmaniózy	24
3.2.1. Druhy rodu <i>Sergentomyia</i> potenciálně zapojené do přenosu leishmanií	24
<b>4. Závěr</b>	<b>28</b>
<b>5. Použitá literatura</b>	<b>29</b>

## 1. Úvod

Flebotomové (Phlebotominae, Nematocera, Diptera) jsou drobný krevsající hmyz tropických a subtropických oblastí celého světa. Zástupci rodu *Sergentomyia* se však vyskytují pouze ve Starém světě. V současnosti je rod *Sergentomyia* považován za sesterský rodu *Phlebotomus*, ale jeho zařazení v rámci podčeledi nebylo dlouho příliš jasné a jeho pozice se často měnila. Taxonomickým zařazením rodu *Sergentomyia* se zabývalo mnoho významných odborníků, například R. Newstead, O. Theodor, G. B. Fairchild, D. J. Lewis, E. Abonnenc a mnoho dalších. Více méně každý z nich navrhl ve své době nový taxonomický systém a ani dnes neexistuje žádný všeobecně uznávaný. Ve své práci vycházím především z klasifikace, kterou v roce 1977 navrhl Lewis.

Rody podčeledi Phlebotominae se tradičně rozlišují především na základě morfologie. Ovšem ne vždy je tento postup použitelný a spolehlivý. Pomineme-li totiž různý geografický výskyt, jsou si jednotlivé rody dosti podobné, především pak rod *Phlebotomus* a *Sergentomyia*.

Morfologické určování má dlouhou historii a dnes je popsán na základě morfologických znaků vysoký počet druhů, a to i přesto, že řada z nich byla během let synonymizována. Problémem však zůstává nedostatek molekulárních dat, na jejichž základě by bylo možné ověřit, zda se jedná pouze o morfologickou variabilitu druhů nebo skutečně o variabilitu mezidruhovou, případně nebyly-li opomenuty kryptické druhy. Dalším problémem morfologického určování druhů je malá velikost jedinců (do 3-4 mm) a řada diagnostických znaků nalézajících se uvnitř těla, které tudíž nejsou příliš patrné (například počet a tvar zubů v cibáriu). U samců jsou nejdůležitějším morfologickým znakem vnější genitálie a u samic tvar spermatéky.

Flebotomové jsou důležití nejenom jako trapiči lidí a zvířat, ale též jako přenašeči infekčních onemocnění. Mezi významná infekční onemocnění přenášená hmyzem patří mimo jiné i leishmanióza, kterou se ročně nakazí několik stovek tisíc lidí. Leishmanióza má několik typů klinických projevů a záleží na řadě faktorů, jak se nemoc nakonec vyvine. Rozvinutí a průběh choroby značně ovlivňuje také přenašeč, který je však v některých oblastech dodnes neznámý, stejně jako rezervoár nákazy. V současné době se všeobecně považují za přenašeče leishmanií pouze druhy rodu *Phlebotomus* ve Starém světě a druhy rodu *Lutzomyia* v Novém světě. Ale již delší dobu jsou diskutováni i další možní přenašeči, především rod *Sergentomyia*. Ten je považován za hlavního přenašeče sauroleishmanií, sesterské skupiny leishmanií, parazitující na plazech. Existuje však několik studií, které ukazují právě na rod *Sergentomyia* jako na potenciálního přenašeče savčích leishmanií. Dogma o přenosu leishmanií výhradně rody *Phlebotomus* a *Lutzomyia* však nejvíce zpochybňuje Dougallova studie z roku 2011 z Austrálie, kde jsou leishmanie přenášeny tiplíky podrodu *Forcipomyia*, rod *Lasiohelea*. Jedná se o první seriózní studii, která uvádí jiného vektora leishmanií než flebotoma.

V této práci bych ráda shrnula dosavadní poznatky o rodu *Sergentomyia*, a to především z pohledu taxonomie a morfologie. V poslední kapitole se pak zaměřím na možnost přenosu leishmanií druhů tohoto rodu.

## 2. Charakteristika rodu *Sergentomyia*

Rod *Sergentomyia* z čeledi Psychodidae a podčeledi Phlebotominae náleží do řádu Diptera (dvoukřídli), který patří mezi nejvíce diverzifikovanou skupinu hmyzu, jak po stránce morfologické, tak biologické. V rámci tohoto řádu došlo také ke specializaci řady krevsajících zástupců na přenos patogenů. Z devíti nejrozšířenějších onemocnění přenášených hmyzem je sedm přenášeno zástupci řádu Diptera (malárie, leishmanióza, spavá nemoc, horečka dengue, žlutá zimnice, filarióza a onchocerkóza). Tato onemocnění postihují ročně přes půl miliardy lidí a dalších 3,5 miliardy lidí žije v rizikových oblastech.

Řád Diptera se dělí do dvou podřádů: Brachycera a Nematocera. Čeleď Psychodidae patří mezi nematocerní Diptera. Larva je maximálně několik milimetrů dlouhá a vždy apodní, s horizontálně pracujícími kusadly. Dospělci mají dlouhá, nitovitá tykadla tvořená šesti a více články, která jsou delší než zbytek těla, jediný funkční pár ochlupených křídel s řídkou charakteristickou žilnatinou, složené oči a v závislosti na druhu i jednoduchá očka (ocelli), často v trojici na temeni hlavy. Zástupci podčeledi Phlebotominae však žádná jednoduchá očka nemají.

Naprostá většina dvoukřídleho hmyzu vykazuje určitý stupeň sexuálního dimorfismu, a to jak v morfologii, tak v chování. Samci a samice se liší tvarem tykadel a samozřejmě genitáliemi, zároveň však i potravou. Například u krevsajících druhů sají krev, s výjimkou vyšších brachycer, aktivně jen samice, zatímco samci se živí pouze nektarem a rostlinnými šťávami. Proto aby mohly samice sát krev na hostiteli, mají speciálně přeměněné ústní ústrojí v bodavě-savé, které je tvořeno styletovitými kusadly. Krevsající hmyz aktivně vyhledává svého hostitele, pro tento účel se orientuje především pomocí olfaktorických signálů. Orientace je možná pomocí různých chemikálií, specifických pro jednotlivé druhy, nebo i pomocí zraku. Samičí abdomen je zakončen ovipositorem, naopak samčí abdomen je zakončen vnějšími genitáliemi, nesenými posledním abdominálním článkem. U některých druhů Nematocer i Brachycer mohou v době pohlavního dospívání genitálie samců rotovat o 180°, takže v důsledku působí, jako by byly vzhůru nohama. Struktura samčích i samičích genitálií je velice důležitým morfologickým znakem užívaným v taxonomii.

Diptera patří mezi holometabolní hmyz, tedy hmyz s proměnou dokonalou, v jehož vývoji se vyskytuje klidové stádium kukly, kdy dochází ke kompletní přestavbě těla a dospění jedince. Díky tomu mohou nedospělá stádia obývat jiné biotopy než dospělci, jinak se stravovat a tudíž dochází k minimalizaci vnitrodruhové kompetice. Zřejmě právě díky přeměně dokonalé byla v evoluci možná obrovská radiace a specializace řádu Diptera.

Samice dvoukřídlejších nejčastěji kladou vajíčka, ale některé skupiny (kuklorodky) kladou až plně vyvinutá larvální stádia. Larvy obývají většinou vodní či vlhká stanoviště. Většina Nematocer má čtyři larvální stádia a nepohyblivou kuklu. Samice musí vytipovat vhodné místo pro snůšku s dostatečným množstvím potravy a právě v tomto procesu mohou být velmi důležité olfaktorické ukazatele. U některých druhů hematofágních dipter je možné, že samice naklade první snůšku vajíček

bez toho, aby se nasála krve na hostiteli, tento jev se nazývá autogenie. Pro každou další snůšku však samice potřebuje alespoň jedno nasátí krve, aby měla živiny na tvorbu vajíček (Hall *et* Gerhardt 2009).

## 2.1. Podčeleď Phlebotominae (čeleď Psychodidae)

V dnešní době zahrnuje čeleď Psychodidae okolo 3000 druhů, které se dělí do šesti podčeledí: Bruchomiinae, Horaellinae, Phlebotominae, Psychodinae, Sycoracinae a Trichomyiinae. Krevsající druhy bychom ale našli pouze v podčeledích Phlebotominae a Sycoracinae, druhy druhé podčeledi jsou mimo jiné i důležitými vektory lidských a zvířecích onemocnění. Podčeleď Psychodinae zahrnuje pouze druhy obtížného hmyzu, ale larvy rodů *Clogmina* a *Psychoda* mohou být někdy zdraví škodlivé, tvorbou myiází. Zástupci podčeledí Bruchomiinae, Horaellinae a Trichomyiinae nesají krev a jsou medicínsky a veterinárně nevýznamné.

Do podčeledi Phlebotominae, kterou se budu dále zabývat, se řadí přibližně 700 druhů, rozdělených do pěti rodů. Jednotlivé rody se odlišují na základě morfologie thoraxu, nohou a žilkování křídel. Problémem zůstává, že řada druhů byla popsána pouze na základě jednoho exempláře. Podčeleď Phlebotominae je velice rozrůzněná a obývá rozmanité biotopy. Sice jsou její zástupci obecně považováni za obyvatele tropických oblastí, ale vyskytují se i mimo ně. K dokončení životního cyklu je ovšem zapotřebí, aby alespoň 50 dní v roce neklesla denní teplota pod 20 °C (Perfil'ev 1968). Flebotomové se nalézají ve většině Starého světa, mimo studených oblastí, od jižní Evropy přes Asii, Afriku, Austrálii a v Novém světě v centrální a jižní Americe. Jejich zástupce bychom ale nenašli na Tichomořských ostrovech, na Seychelách a rod *Phlebotomus* se nevyskytuje na Madagaskaru. Jejich nejsevernější rozšíření sahá až k 50° s. š. v západní Kanadě u Kamloops a u Ottawy ke 44° s. š. V západní Evropě, ve Francii, se nejseverněji vyskytuje *P. perniciosus* a *P. mascittii* u 49° s. š. (Lewis 1982). V Asii je potom nejsevernějším druhem *P. chinensis*, který je k nalezení až 48° s. š. v Mongolsku. Nejjižnější rozšíření sahá jen ke 40° j. š. v Novém i Starém světě (Perfil'ev 1968).

Asi 380 druhů obývajících Nový svět, mimo Aljašku a Havajské ostrovy, náleží do rodů *Lutzomyia*, *Brumptomyia* a *Warileya*. Z medicínského či veterinárního hlediska je důležitý pouze rod *Lutzomyia*. Starosvětští zástupci, obývající Evropu, Afriku a Asii, patří do rodů *Phlebotomus* a *Sergentomyia*, oba v roli vektorů onemocnění (Rutledge *et* Gupta 2009). V Austrálii je, na rozdíl od zbytku světa, fauna flebotomů velice chudá. Tento kontinent obývají pouze tři druhy; jeden náleží do podrodu *Australophlebotomus* a druhé dva do rodu *Sergentomyia* (Perfil'ev 1968). Zatímco zástupci rodu *Sergentomyia* se hojně vyskytují v subsaharské Africe a jihovýchodní Asii, tak areál oblasti výskytu rodu *Phlebotomus* zasahuje více na sever, do oblasti Mediteránu a pásma od východní Afriky po východní Indii.

Rod *Phlebotomus* najdeme především na severní polokouli a rod *Sergentomyia* v tropických a subtropických oblastech zejména jižní polokoule (Williams 1993). Co se týče početnosti a výskytu druhů ve výškových pásmech, pak nejvýše se pravděpodobně vyskytuje *P. rupester* v Afghánistánu, a to ve výšce 3300 m n. m. (Killick-Kendrick 1999). Ashford ve své práci z roku 1974 z Etiopie uvádí,

že rod *Sergentomyia* se vyskytuje spíše v nižších polohách, zato rod *Phlebotomus* je početnější ve vyšších oblastech, přičemž největší druhové bohatství bylo zaznamenáno mezi 1200 až 1300 m n. m. Po překročení 2000 m n. m. je pak druhová bohatost značně redukována a Ashford uvádí pouze dva druhy, a to *P. longipes* a *S. bedfordi*, přičemž *P. longipes* je v Etiopii endemický (Ashford 1974).

Různý výskyt zástupců Phlebotominae v jednotlivých oblastech je dán jednak rozrůzněním v rámci ekosystémů, a také exofilií či endofilií daných zástupců. Oba tyto faktory a způsob odchyty posléze ovlivňují úsudek o složení fauny flebotomů v daném místě. Navíc je známo, že flebotomové nejsou příliš zdatní letci, což výrazně ovlivňuje mozaikovitost jejich výskytu (Senghor *et al.* 2011). Jejich let je spíše na krátké vzdálenosti několika stovek metrů, ale výjimečně může dosáhnout až dvou kilometrů (Lewis 1982). Bylo také zaznamenáno, že flebotomové mají tendenci přilétat ve vlnách, což může souviset s větrným prouděním (Ashford 1974). Vzdušné proudy pravděpodobně mohou flebotomům pomoci překonat přírodní hranice, jako je například horské pásmo, které by jinak byly překážkou (Dvorak *et al.* 2011).

## 2.2. Paleontologický původ flebotomů

Čeď Psychodidae, do níž rod *Sergentomyia* náleží, se nejspíše objevila v období Jury, přibližně před 140 až 135 miliony let. Obecně se předpokládá, že během svrchního Permu se Diptera vyvinuly z mekopterního předka a zároveň se na základě jednoduché žilnatiny na křídlech zdá, že rody *Bruchomyia* a *Nemopalpus* patří mezi nejpůvodnější a nejjednodušší z řádu dvoukřídlych. Jsou nejméně specializované a zřejmě se z nich odvodily další zástupci čeledi Psychodidae (Fairchild 1955).

Nejstarší zástupci flebotomů byli nalezeni v jantarové fosílii v Libanonu, jejich stáří se odhaduje přibližně na 135 až 120 milionů let, následně byli zařazeni do paleorodu *Phlebotomites* (Henning 1972). Druhy rodu *Phlebotomites* mají podobné znaky, především křídelní žilnatinu, jako recentní americký rod *Warileya*, který patří mezi nejprimitivnější Phlebotominae (Artemiev 1991). Lewis se domnívá, že novosvětské a starosvětské druhy flebotomů (Phlebotominae) nejsou blízce příbuzné, protože se pravděpodobně objevily ještě před zformováním Atlantického oceánu v Juře asi před 190 miliony let. Přesto existuje více znaků, které, ač typické pro novosvětské či starosvětské zástupce, se vykytují i u opačné skupiny, například vyboulení cibária (Lewis *et al.* 1977).

Přibližně z doby před 30 miliony lety pochází další nález z jantaru popsáný jako *Phlebotomiella tipuliformis*, druh, který zřejmě obýval pryskyřicové lesy a sál na savcích. Henning tohoto zástupce zařadil do rodu *Phlebotomus* a dokonce i do podrodu *Euphlebotomus* nebo *Anaphlebotomus*. Druh *Lutzomyia paterna* je prvním nálezem z jantaru, který je příbuzný dnešním druhům sajícím na plazech (Henning 1972).

Trochu jiný paleotaxonomický pohled nabízí ve své práci z roku 1991 Artemiev, který navrhuje nové členění podčeledi Phlebotominae na dva triby. Tribus Idiophlebotomini byl rozšířen



v období Jury, ale vlivem změny klimatu se dnešních dob dožilo pouze několik zástupců, například již zmiňovaný rod *Warileya*. Naopak druhý tribus Phlebotomini se na postupnou změnu klimatu a vysušování adaptoval lépe a jeho jednotlivé větve diverzifikovaly (Artemiev 1991). Rispaill a Léger ve své studii, založené na numerické taxonomii morfologických dat, uvádějí výsledky kladistické analýzy, která ukazuje, že rod *Phlebotomus* je pravděpodobně nejmladší, a to i přes řadu plesiomorfických znaků, které má společné s fosilními zástupci. Také nastiňují evoluci určitých znaků, například, že cibárium bez armatury je nejspíše apomorfní znak, vyskytující se především u nejmladších skupin rodu *Phlebotomus* (Rispaill et Leger 1998).

### 2.3. Taxonomie flebotomů

Taxonomická úroveň a rozdělení jednotlivých druhů do skupin je často více méně subjektivní podle náhledu autora a charakteristik, na základě nichž klasifikaci provádí. Zařazení flebotomů bylo hodně diskutováno především v posledních 100 letech. Problematika zařazení se týká hlavně úrovní čeledí, podčeledí a rodů. Dnes v rámci čeledi Psychodidae rozeznáváme šest podčeledí: Bruchomiinae, Trichomiinae, Horeallinae, Psychodinae, Sycoracinae a Phlebotominae (Duckhouse 1973 cit. dle Lewis et al. 1977) a v rámci Phlebotominae pak pět rodů: *Brumptomyia*, *Lutzomyia*, *Phlebotomus*, *Sergentomyia* a *Warileya* (Lewis et al. 1977). Ovšem taxonomické zařazení některých rodů a podrodů se stále mění. Určitou šanci na ustálení taxonomického systému podčeledi Phlebotominae je rozvoj molekulární biologie, především sekvenace DNA. Ta by spolu s geometrickou morfometrií a numerickou taxonomií mohla pomoci ujasnit pozici nejasných druhů, podrodů a rodů (Munstermann 2004).

První popis flebotoma byl uveřejněn v roce 1691 (Williams 1993). V roce 1786 pak Scopoli popsal *Bibio* [= *Phlebotomus*] *papatasi*, ale neumístil ho do žádné skupiny nebo řádu. Latreille v roce 1796 popsal a pojmenoval [rod] *Psychoda*, jako odlišný od [rodů] *Bibio* a *Tipula*, ale nezmínil žádné jeho druhy. Pravděpodobně měl na mysli můry a jim podobný hmyz, jelikož pro ně se kolem roku 1801 používalo jméno „Psyche“. V roce 1825 Latreille zařadil do čeledi Nematocera [= Nematocera] tribus Tipulariae a skupinu *Gallicolae*, do které patřily „psychoda“ a další skupiny drobného dvoukřídlého hmyzu. Newman pak v roce 1834 zařadil rod *Psychoda* do přirozeného řádu Psychodites. Název Psychodites byl také později použit Henningem v roce 1972 jako rodové označení pro skupinu fosilních zástupců. Rondani v roce 1840 přišel s rodovým jménem *Flebotomus*, tyto zástupce pak zařadil do tribu Flebotomidae čeledi Flebotominae. V roce 1843 ale přeřadil flebotomy do tribu Tipulidae čeledi Hebotominae (jedná se o přepis Flebotominae) (vše cit. dle Lewis et al. 1977). Nakonec byl přijat název *Phlebotomus*, protože jméno *Flebotomus* je špatným přepisem a latinizací původně řeckého slova (Williams 1993). Název je odvozen od řeckého pojmenování žíly, fléva. Z tohoto slova vychází také medicínský název pro nařiznutí žíly, flebotomie.

Roku 1844 Loew popsal *Haemasson minutus* [= *Sergentomyia minuta*]. Posléze v roce 1848 Walker zařadil skupiny *Psychoda* a *Sycorax* do čeledi Tipulariae sekce Noctuaeformes a roku 1850

Zetterstedt umístil *Psychoda* mezi Psychodidae. Nakonec v roce 1851 Walker jako první uvedl Phlebotomidae mezi čeleděmi Dipter. V roce 1862 Loew spojil obě skupiny Psychodina a Phlebotomina v čeledi Psychodidae (Loew, Walker cit. dle Lewis *et al.* 1977), kterou Eaton v roce 1895 také dělil do podčeledí Psychodinae a Phlebotominae (Eaton cit. dle Williams 1993). Kertész poté v roce 1903 zařadil do podčeledi Phlebotominae skupiny *Phlebotomus* a *Sycorax* (Kertész cit. dle Lewis *et al.* 1977). V roce 1908 popsal Grassi nový druh *P. mascitti* z Říma a ve stejném roce Annandale a Brunetti popsali *P. argentipes* z Indie (Grassi, Annandale *et* Brunetti cit. dle Theodor 1948). Pak v roce 1911 popsal Newstead na Maltě *P. perniciosus* a *P. nigerrimus* (Newstead 1911), který byl později v roce 1954 Ryanalem synonymizován s *P. perniciosus* (Ryanal cit. dle Seccombe, Ready *et* Huddleston 1993).

Prvním pokusem o rozčlenění rodu *Phlebotomus* bylo Newsteadovo členění zástupců na Maltě podle postavení chloupků na abdominálních tergitech v roce 1911. Do skupiny s položenými chloupky na tergitech zařadil Newstead *P. nigerrimus* a *P. minutus* a do skupiny s chloupky postavenými na tergitech pak *P. perniciosus* a *P. papatasii* (Newstead 1911). V roce 1919 pak navrhnul França členění rodu *Phlebotomus* podle charakteristiky samčích genitálií na dva podrody, *Phlebotomus*, který se nacházel v Mediteránu a *Newsteadia*, který se vyskytoval v Africe. V roce 1920 França a Parrot přejmenovali podrod *Newsteadia* na *Sergentomyia* a přidali ještě třetí podrod *Neophlebotomus*, do nějž byly zařazeny druhy, které tvořily přechod mezi oběma původními podrody. Ve stejném roce definovali také podrod *Lutzia*, jako charakteristický pro Jižní Ameriku, který v roce 1924 França přejmenoval na *Lutzomyia* (França, Parrot cit. dle Theodor 1948).

V roce 1921 přišli França a Parrot s úplně novým rozčleněním rodu *Phlebotomus* na pět podrodů, podle charakteristiky křídel a samčích genitálií, *Brumptomyia*, *Lutzia*, *Phlebotomus*, *Prophlebotomus* a *Sergentomyia*. Skupinu *Sergentomyia* rozdělili na *Prophlebotomus* a *Sergentomyia* a podrod *Neophlebotomus* se v této klasifikaci již vůbec neobjevuje a jeho zástupci byli přeřazeni ke skupině *Sergentomyia*. Název *Neophlebotomus* se posléze stal synonymem pro jméno *Sergentomyia* (França *et* Parrot cit. dle Theodor 1948).

V roce 1922 Tonnoir oddělil skupiny *Trichomyia* a *Sycorax* od Phlebotominae a zavedl pro ně podčeleď Trichomyiinae, proto ve své práci z roku 1929 uvádí čeleď Psychodidae a její tři podčeledi Phlebotominae, Psychodinae a Trichomyiinae (Tonnoir cit. dle Lewis *et al.* 1977).

V roce 1926 popsali Adler a Theodor cibariální a faryngeální struktury mnoha zástupců skupiny *minutus* rodu *Phlebotomus*. Mezi významné znaky zařadili počet, tvar a velikost zubů a pigmentové skvrny. Na základě této studie se domnívají, že právě tyto znaky by mohly pomoci rozlišit jednotlivé druhy (Adler *et* Theodor 1926).

V své práci z roku 1927 Sinton uvádí, že tato jejich vlastnost je zvláště užitečná při určování druhů ze skupiny zástupců s položenými chloupky na abdominálních tergitech, přestože zuby a pigmentová skvrna byly viditelné i u zástupců skupiny se vztyčenými chloupky. V této práci dělí

Sinton rod *Phlebotomus* pouze na dvě skupiny druhů: na ty se vztyčenými a ty s položenými chloupky na abdominálních tergitech, a *S. squamipleuris* přiřadil do prvně jmenované (Sinton 1927).

V roce 1927 si Sinton také povšiml, že Newsteadovo rozdělení druhů podle chloupků na abdominálních tergitech koreluje s tvarem spermaték u samic; druhy se vztyčenými chloupky na abdomenu měly spermatéky segmentované a ty s položenými chloupky měly spermatéky hladké. Na základě toho vytvořil nový klasifikační systém, kde dělí zástupce do tří skupin, přičemž ve třetí skupině je pouze *S. squamipleuris*, která vykazuje intermediární znaky. První skupina obsahuje druhy se vztyčenými chloupky a druhá s položenými chloupky na abdominálních tergitech, přičemž obě skupiny se ještě dělí na dvě podskupiny, v prvním případě podle znaků cibária a farynxu, v druhém případě podle struktury genitálií samců (Sinton 1928).

V roce 1929 Alexander odlišil skupinu Phlebotominae od Bruchomyiinae (Alexander cit. dle Lewis *et al.* 1977). A stejného roku publikovali Adler a Theodor ve své práci, že flebotomové by měli být čeledí [Phlebotomidae], stejně jako to uvažoval Walker v roce 1851 (Adler *et* Theodor 1929).

V roce 1931 Nitzulescu navrhl novou klasifikaci, založenou na znacích cibária a tvaru spermatéky. Na základě tohoto rozpoznává dvě skupiny druhů, jedny s armaturou v cibáriu a druhé bez ní. Mezi skupiny s armaturou řadí podrody *Brumptius* a *Sintonius*, mezi ty bez armatury pak *Adlerius*, *Larrousius* a *Phlebotomus* (Nitzulescu 1931).

Následně v roce 1932 navrhl Theodor podčeď Phlebotominae, která by sdružovala krevsající druhy rodu *Phlebotomus*. Tato podčeď byla rozdělena na tři triby a ty na rody a podrody (Theodor cit. dle Theodor 1948).

Tonnoir v roce 1933 popsal v Novém světě úplně nový rod *Horaiella*, s velice dobře ozubenými mandibulami a zařadil jej do podčeďdi Trichomyiiane. Ovšem vzhledem k podobnosti rodu *Horaiella* k rodu *Phlebotomus* uvažoval, zdali jej nezařadit do podčeďdi Phlebotominae (Tonnoir cit. dle Theodor 1948).

Parrot v roce 1934 opět navrhnul rozdělit rod *Phlebotomus* na dva podrody *Phlebotomus* a *Prophlebotomus* (= *Sergentomyia*) a s výhradami víceméně souhlasil s dělením, jaké navrhl v roce 1931 Nitzulescu. Poukázal na to, že skupina druhů s vyvinutou armaturou v cibáriu odpovídá podrodu *Prophlebotomus*, podle França a Parrot 1921, a skupina druhů bez armatury odpovídá podrodu *Phlebotomus* (Parrot cit. dle Kirk *et* Lewis 1946).

Kirk a Lewis v roce 1946 definovali tři podrody rodu *Phlebotomus*. Opět rozeznávají podrod *Sintonius*, Nitzulescu 1931, a dále podrody *Phlebotomus* a *Prophlebotomus*. Jejich klasifikace je vlastně modifikací Parrotova systému z roku 1934. Podrod *Phlebotomus* je určen postavenými chloupky na abdominálních tergitech, cibáriem bez armatury a pigmentových skvrn a segmentovanou spermatékou u samic. Podrod *Prophlebotomus* je pravým opakem: chloupky na abdominálních tergitech jsou položené, v cibáriu je vidět charakteristická pigmentová skvrna a armatura, spermatéka je hladká. Podrod *Sintonius* je ze všech tří nejvíce homogenní, ale jeho typické znaky jsou viditelné spíše u samic, například vroubkovaná spermatéka. Mezi další znaky patří pigmentová skvrna v cibáriu

a jeho charakteristická armatura a více méně položené chloupky na abdominálních tergitech. U samců je velice těžké rozlišit mezi podrody *Prophlebotomus* a *Sintonius*. Podrod *Prophlebotomus* zahrnuje variabilnější druhy (Kirk *et* Lewis 1946).

Theodor v roce 1948 zařadil flebotomy do podčeledi Phlebotominae, čeledi Psychodidae a zároveň rozdělil čeleď Psychodidae do čtyř podčeledí: Bruchomyiinae, Phlebotominae, Psychodinae a Trichomyiinae. Starosvětští zástupci se potom přirozeně dělí na dva rody *Phlebotomus* a *Sergentomyia*, více méně podle charakteristiky cibária a farynxu. Rod *Phlebotomus* zahrnuje druhy sající na savcích včetně člověka a je tak zapojen do přenosu infekčních chorob. Cibárium je obvykle bez armatury a pigmentové skvrny. U zástupců rodu *Sergentomyia* se obecně předpokládá, že sají především na plazech a nejsou tak zapojeni do přenosu lidských patogenů. Theodor popisuje pouze několik druhů sajících na savcích, *S. africana*, *S. babu*, *S. schwetzi*. V jejich cibáriu je viditelná charakteristická pigmentová skvrna a armatura. Theodor vlastně sdružil podrod *Prophlebotomus* a *Sintonius*, jak je charakterizovali Kirk a Lewis v roce 1946, do rodu *Sergentomyia*. U novosvětských druhů zařadil Theodor ty s cibariální armaturou do rodu *Lutzomyia* a zástupce bez armatury zatím provizorně zařadil do rodu *Brumptomyia*, ale zvažoval, bylo-li by možné tyto druhy zařadit ke starosvětským zástupcům rodu *Phlebotomus* bez armatury. (Theodor 1948).

V roce 1951 Parrot navrhl zjednodušené dělení starosvětských druhů rodu *Phlebotomus* pouze do dvou podrodů *Phlebotomus* a *Prophlebotomus*, neboli *Sergentomyia* podle jiných autorů. Parrot uvedl název *Sergentomyia* podle França a Parrot 1920, jako synonymum názvu *Prophlebotomus* podle França a Parrot 1921, ale za správný název podrodu druhů skupiny minutus považoval *Prophlebotomus* a nikoliv *Sergentomyia* (Parrot cit. dle Abonnenc *et* Minter 1965). Název *Prophlebotomus* byl myšlen pro druhy, které sají na plazech (Lewis 1987).

Barreto v roce 1955 rozeznával druhy skupiny *Brumptomyia* jako rod a všechny novosvětské druhy nespádající do tohoto rodu zařadil mezi zástupce rodu *Sergentomyia*, protože nemálo novosvětských zástupců vykazuje nápadnou podobnost k druhům tohoto rodu. V roce 1961 začal Barreto v Nové světě rozpoznávat tři rody, a to *Brumptomyia*, *Lutzomyia* a *Warileya* a o rok později popsal sedm podrodů rodu *Lutzomyia* (Barreto cit. dle Theodor 1965).

Fairchild v roce 1955 změnil status rodů *Phlebotomus* a *Sergentomyia* pouze na podrody a jejich podrody změnil na skupiny. Zároveň rozdělil čeleď Psychodidae opět pouze do tří podčeledí Phlebotominae, Trichomyiinae a Psychodinae, a to na základě žilkování na křídlech. Fairchild uvádí, že podčeleď Phlebotominae je mnohem podobnější podčeledi Bruchomyiinae než Trichomyiinae nebo Psychodinae, takže by bylo nejlepší tyto dvě skupiny sloučit v jednu podčeleď, kde by se tyto dělily na úrovni tribů. Podčeleď Phlebotominae tedy dále rozdělil na dva triby Phlebotomini a Bruchomiini. Tribus Bruchomiini považoval za původnější a řadil do něj tři rody *Bruchomyia*, *Eutonnoiria* a *Nemopalpus*, do tribu Phlebotomini zařadil dva fosilní rody *Eophlebotomus* a *Phlebotomiella* a tři současné rody *Hertigia*, *Phlebotomus* a *Warileya*. Fairchild vycházel z klasifikace, kterou v roce 1948 předestřel Theodor, ale přistupoval k ní se značnou kritikou. Rod *Phlebotomus* rozdělil do pěti

podrodů *Brumptomyia*, *Phlebotomus*, *Psychodopygus*, *Sergentomyia* a *Viannamyia*. V rámci podrodu *Sergentomyia* rozeznával tři skupiny *Minulus*, *Hospilii* a *Mirabilis*, které po řadě odpovídají předchozím podrodům *Sergentomyia*, *Sintonius* a *Speleaomyia*, které ustanovil Theodor. Jednotlivé skupiny se liší na základě postavení chloupků na abdominálních tergitech a vlastností samčích a samičích genitálií (Fairchild 1955).

Rohdendorf v práci z roku 1964 označil flebotomy jako čeleď Phlebotomidae nadčeledi Psychodidae a infrařádu Tipulimorfa (Rohdendorf cit. dle Lewis *et al.* 1977). Henning v práci z roku 1972 uvedl flebotomy opět pouze jako podčeleď, kvůli jejich nejasnému vztahu k ostatním příbuzným rodům. Uvádí podčeledi Bruchomyiinae, Phlebotominae, Trichomyiinae a Psychodinae čeledi Psychodidae. Podle něj jsou Phlebotominae monofyletická skupina, skládající se ze tří monofyletických podskupin, rodu *Phlebotomus*, rodu *Sergentomyia* a skupiny čítající dva novosvětské rody *Brumptomyia* a *Lutzomyia* (Henning 1972).

Abonnenc v roce 1972 vycházel z klasifikace navržené Fairchildem v roce 1955, ale uznával pouze rody *Hertigia*, *Phlebotomus* a *Warileya*, ovšem navíc přidal rody *Idiophlebotomus* a *Spelaeophlebotomus* (Abonnenc 1972).

Nakonec v roce 1973 přišel Duckhouse s návrhem na rozdělení čeledi Psychodidae do šesti podčeledí, a to Bruchomyiinae, Horaellinae, Phlebotominae, Psychodinae, Sycoracinae a Trichomyiinae, což znamená, že Henningovy Trichomyiinae (1972) rozdělil do tří podčeledí Horaellinae, Sycoracinae a Trichomyiinae, protože rozdíly mezi těmito skupinami jsou stejně velké, jako rozdíly mezi podčeledmi Bruchomyiinae, Phlebotominae a Psychodinae. S tím posléze souhlasil Lewis ve své práci z roku 1977. Duckhouse také nadnesl, že mají-li být Phlebotominae uznáni jako čeleď, pak Bruchomyiinae by s nimi měli být sjednoceni a malé skupiny jako Horaellinae a Sycoracinae by měly mít status čeledi (Duckhouse cit. dle Lewis *et al.* 1977).

Ve své práci z roku 1974 Lewis pokládal Phlebotomidae za čeleď a dělil ji do šesti rodů, dvou ve Starém a čtyř v Novém světě. Rod *Phlebotomus* obsahoval jedenáct podrodů a rod *Sergentomyia* šest (Lewis 1974). O rok později se ale Lewis spolu s Theodorem a Youngem rozhodli, že nadále budou Phlebotominae uznávány pouze jako podčeleď. Silným důvodem pro zachování tohoto statutu bylo, že Phlebotominae sdílejí důležité morfologické charakteristiky s ostatními druhy z čeledi Psychodidae a také, že status čeledi není podpořen morfologickým srovnáním se zástupci ostatních čeledí Psychodidae (Lewis *et al.* 1977). Ve své práci z roku 1976 píše Abonnenc a Léger, že název Psychodidae (1854) je mladší než označení Phlebotominae (1851) a tudíž, čeleď Psychodidae by se správně měla nazývat Phlebotomidae. Dále také uvedli, že Phlebotomidae by měli být samostatná čeleď, která by se dělila do tří podčeledí, zahrnujících jednak pouze starosvětské druhy, současně starosvětské i novosvětské druhy anebo pouze novosvětské druhy. Tento návrh vedl ke změně názvů a rozdělení druhů do podčeledí, a to především podle pleurálních sít a žilkování na křídlech. Nově určené podčeledi se měly nazývat Euphlebotominae, Neophlebotominae a Disphlebotominae

(Abonnenc *et* Leger 1976), ale nakonec zůstali autoři u klasičtějších názvů Phlebotominae, Lutzomiinae a Hertigiinae.

Avšak proti tomuto novému dělení stojí Lewisovo rozdělení čeledi Psychodidae z roku 1977. Lewis v této práci navrhnul klasifikační systém, který v mnohém vychází z prací Fairchilda a Theodora. Důležité je podle něj udržet co nejmenší počet skupin v taxonomických úrovních a také zachovat hlavní páry rodů v Novém a Starém světě, protože ty zároveň vytvářejí jasný biogeografický koncept. Navíc zvýšení počtu rodových jmen by zároveň ztížilo možnost porovnávat starší literaturu s novější. Je to také jeden z důvodů, proč je mnoho starších článků opomíjeno a není možné je nějak jednotně shrnout v knihách a přehledných člancích. Lewis proto v této práci snížil status čeledi Phlebotomidae na podčeď s pěti rody v zájmu stability celého systému. Rozeznává rody *Phlebotomus* a *Sergentomyia* ve Starém světě a *Brumptomyia*, *Lutzomyia* a *Warileya* v Novém (Lewis *et al.* 1977). Ovšem již v roce 1982 uvedl, že status rodu by měl příslušet i skupinám *Idiophlebotomus* a *Spelaeophlebotomus* (Lewis 1982).

S dalším a novým členěním přišli v roce 1984 Artemiev a Neronov, kteří zařadili do podčeledi Phlebotominae 14 rodů (Artemiev *et* Neronov cit. dle Rispaill *et* Leger 1998) a nakonec v roce 1991 Artemiev sám rozčlenil Phlebotominae do 24 rodů. V této podobě představil své pojetí klasifikace podčeledi Phlebotominae. Tu dělí na dva triby *Idiophlebotomini* a *Phlebotomini* a sedm podtribů *Australopblebotomina*, *Brumptomviina*, *Hertiigina*, *Idiophlebotomina*, *Phlebotomina*, *Sergentomyiina* a *Spelaeomyiina*, dále na 24 rodů, 40 podrodů a 70 druhových skupin. Artemiev také vyjádřil nesouhlas s většinou klasifikačních systémů, které byly navrženy. Domnívá se, že se nejedná o práce, které by celou skupiny Phlebotominae klasifikovaly, ale že jsou to spíše pouze soupisy jejích jednotlivých skupin a zástupců. V rámci tribu *Sergentomyiina* rozeznává Artemiev tři rody *Demeillonius*, *Grassomyia* a *Sergentomyia*, přičemž rod *Sergentomyia* se dělí na dvanáct podrodů (Artemiev 1991).

Podle Williamse je nejnovější prací publikovanou na téma taxonomie a klasifikace Phlebotominae Lewisova práce z roku 1977, ačkoliv se domnívá, že Lewis spíše nežli taxonomii nabízí pouze soupis druhů, podrodů a rodů. Williams v této práci z roku 1993 člení čeď Psychodidae na čtyři podčeledi *Horaiellinae*, *Psychodinae*, *Sycoracinae* a *Trichomyiinae*. Takže původně podčeď Phlebotominae povýšil na čeď *Phlebotomidae*, kterou rozdělil na podčeledi *Bruchomyiinae* a *Phlebotominae*. Více méně tedy navazuje na systém, který navrhl v roce 1955 Fairchild, který rozdělil skupinu Phlebotominae na dva triby *Bruchomyiini* a *Phlebotomiini*. Williams stejně pak dělí podčeď *Bruchomyiinae* na tři rody *Bruchomyia*, *Eutonnoiria* a *Nemopalpus* a podčeď *Phlebotominae* na šest rodů *Chinius*, *Phlebotomus* a *Sergentomyia* ve Starém světě a *Brumptomyia*, *Lutzomyia* a *Warileya* v Novém (Williams 1993).

V roce 1998 provedli Rispaill a Léger studii fylogeneze starosvětských zástupců podčeledi Phlebotominae na základě numerické taxonomie. Výsledkem byly fenetická a kladistická analýza. První ukázala, že ve Starém světě najdeme alespoň šest rodů podčeledi Phlebotominae:

*Australophlebotomus*, *Chinius*, *Idiophlebotomus*, *Phlebotomus*, *Sergentomyia* a *Spelaephlebotomus*, přičemž rod *Phlebotomus* obsahuje dva klastry. První zahrnuje dvě skupiny blízce příbuzných podrodů a druhý tři podrody rodu *Phlebotomus* a navíc podrod *Parvidens*, který, ač je jí vzdálenější, není tudíž možno řadit mezi podrody rodu *Sergentomyia*. Kladistická analýza zase ukázala, že skupiny klasicky řazené do rodů *Phlebotomus* a *Sergentomyia* se dělí na dva jasné klastry. První obsahuje zástupce rodu *Sergentomyia*, přičemž skupina *Spelaomyia* je docela vzdálená a velice brzo se také odštěpují *Idiophlebotomus* a *Speleaphlebotomus*. Druhý klastr brzy odštěpuje skupiny *Australophlebotomus* a *Chinius*, ale také *Anaphlebotomus* a *Parvidens*. Z tohoto vychází jejich nový systém klasifikace, kdy ve Starém světě rozlišují sedm rodů, a to *Australophlebotomus*, *Chinius*, *Idiophlebotomus*, *Phlebotomus*, *Sergentomyia*, *Spelaomyia* a *Spelaephlebotomus* (Rispaill *et* Leger 1998).

Ve stejném roce publikoval Depaquit svou molekulární studii, založenou na analýze sekvence D2 domény 28S rDNA, ve které se zabývá příbuzností rodů *Lutzomyia*, *Phlebotomus* a *Sergentomyia*. Mimo jiné v ní uvádí, že rod *Sergentomyia* je bližší rodu *Lutzomyia* nežli rodu *Phlebotomus*. Rod *Lutzomyia* je nejspíše monofyletický a rod *Phlebotomus* parafyletický, z něho se brzy odštěpují podrody *Phlebotomus*, *Paraphlebotomus* a později i *Larroussius*. Podle Depaquita se tyto podrody odštěpily dříve, než došlo k rozdělení Nového a Starého světa (Depaquit *et al.* 1998).

Aransay svou studii založila na analýze malé podjednotky jaderné rDNA a potvrdila, že podčeleď Phlebotominae je monofyletická, stejně jako rod *Phlebotomus*. Kromě toho rozeznává ve Starém světě ještě rod *Chinius* a *Sergentomyia* a v Novém světě pak rody *Brumptomyia*, *Lutzomyia* a *Warileya*. Tato studie více méně souhlasí s prací Rispaill a Léger z roku 1998, s výjimkou pozice podrodu *Euphlebotomus*, který se zdá být bazální spolu s podrody *Adlerius* a *Larroussius*. Navíc tyto tři podrody zahrnují nejvíce starosvětských vektorů leishmanií z komplexu *L. donovani* (Aransay *et al.* 2000).

V roce 2004 publikoval Ilango svoji taxonomickou studii starosvětských zástupců Phlebotominae, založenou na znacích genitálií, především spermatékách samic. Výsledkem je, že starosvětští zástupci Phlebotominae jsou monofyletičtí, *Idiophlebotomus* a *Spelaephlebotomus* jsou bazální sesterské linie. Zatímco rod *Phlebotomus* je monofyletický, rod *Sergentomyia* je polyfyletický a zahrnuje rody *Chinensis* a *Grassomyia*. Vzhledem k tomu, že skupiny *Idiophlebotomus* a *Speleaphlebotomus* jsou velice primitivní a mají tudíž poměrně blízko k podčeledi *Sycoracinae*, navrhuje Ilango, že by mohly být sdruženy v nové taxonomické jednotce, například na úrovni tribu, a měly by dostat status rodů. Obě tyto skupiny jsou poměrně veliké a jejich zástupci obývají jeskyně, kde sají na netopýrech a drobných savcích (Ilango 2004).

## 2.4. Podrody rodu *Sergentomyia*

Otázka pozice rodů a podrodů flebotomů je celkem komplikovaná. Původně bylo jejich dělení relativně jednoduché a založené na jasně viditelných vnějších morfologických znacích zástupců Starého světa. V roce 1926 Adler, Theodor a Sinton ovšem našli další vnitřní morfologické znaky, které se mezidruhově liší a tím došlo k obrovskému nárůstu počtu podrodů, především pak v Novém světě (Abonnenc *et* Minter 1965). Navíc morfologické rozdíly nejsou vždy tou nejlepší cestou k druhovému rozlišení, a to jak kvůli vnitrodruhové variabilitě jednotlivých znaků, tak kvůli existenci kryptických, morfologicky nerozlišitelných druhů (Lewis *et al.* 1977).

Rod *Sergentomyia* byl původně pouze podrodem rodu *Phlebotomus* a jako rod byl ustanoven teprve až Theodorem v roce 1948. Samostatný rodový status byl poté postupně akceptován i dalšími autory. První zmínku [o rodu *Sergentomyia*] najdeme v práci França z roku 1919, kde jsou tito zástupci řazeni do podrodu *Newsteadia* rodu *Phlebotomus*. V roce 1920 França a Parrot tento podrod přejmenovali na *Sergentomyia* a o rok později na *Prophlebotomus* (Theodor 1948).

Jak už bylo uvedeno výše, zástupci rodu *Sergentomyia* byli považováni za hmyz sající zejména na studenokrevných obratlovcích, ale existují i doklady o druzích sajících na savcích, (Theodor 1948). Přesto se předpokládá, že tento rod není zapojen do přenosu savčích leishmanií, ale pouze do přenosu sauroleishmanií mezi plazy (Seccombe, Ready *et* Huddleston 1993).

Dnes v rámci rodu *Sergentomyia* rozeznáváme celkem devět podrodů: *Capensomyia*, *Demeillonius*, *Grassomyia*, *Neophlebotomus*, *Parrotomyia*, *Parvidens*, *Sergentomyia*, *Sintonius* a *Spelaeomyia*, v rámci nich pak ještě existují různé druhové skupiny (Seccombe, Ready *et* Huddleston 1993).

Ač nelze skupinu *Sergentomyia* jasně morfologicky definovat vzhledem k různým výjimkám, tak mezi obvyklé charakteristické znaky patří často přítomnost vztyčených chloupků na abdominálních tergitech, vyvinutá armatura cibária a farynxu u samic a čtyři trny na stylu samců.

Velikost jednotlivých podrodů je jasně vidět z následující tabulky (Tab. 1) z počátku devadesátých let:

podrody rodu <i>Sergentomyia</i>	<i>Capensomyia</i>	<i>Demeillonius</i>	<i>Grassomyia</i>	<i>Neophlebotomus</i>	<i>Parrotomyia</i>
počet druhů	10	1	7	51 (5)	49 (2)
podrody rodu <i>Sergentomyia</i>	<i>Parvidens</i>	<i>Sergentomyia</i>	<i>Sintonius</i>	<i>Spelaeomyia</i>	nezařazené druhy
počet druhů	4	49	30	10	64 (1)

Tab 1. Počet druhů v jednotlivých podrodech rodu *Sergentomyia* (dle Seccombe, Ready *et* Huddleston 1993). Čísla v závorce označují formálně dosud nepopsané druhy.



- podrod *Capensomyia*

V době, kdy Davidson vytvořil tento podrod, do něj přesunul všechny druhy podrodu *Sintonius*, kromě jednoho, *Sergentomyia meilloni*. Rod *Sintonius* popsal v roce 1931 Nitzulescu jako podrod rodu *Phlebotomus*, později byl tento podrod přeražen do rodu *Sergentomyia*, kde zůstal. Morfologická charakteristika podrodu *Sintonius* však odpovídala pouze druhu *S. meilloni*, ostatní druhy tvořily skupinu definovanou jiným morfologickým popisem. Tato skutečnost vedla k vytvoření nového podrodu *Capensomyia*. Typovým představitelem tohoto podrodu je *Sergentomyia drakensbergi*. Spermátka této skupiny je dlouhá a složitě stočená, na rozdíl od spermátky podrodu *Sintonius*, která je úzká a segmentovaná. Samci se liší tvarem aedeagu; zatímco zástupci podrodu *Capensomyia* mají aedeagus dlouhý, kuželovitý, druhy podrodu *Sintonius* jej mají krátký a spíše špičatý. Faryngeální armatura je velice dobře vyvinutá u samic, stejně jako cibariální, u samců pak méně a navíc u druhů podrodu *Capensomyia* je mnohem zřetelnější než u druhů podrodu *Sintonius* (Davidson 1979).

Podrod *Capensomyia* se dělí na dvě poměrně dobře rozlišitelné skupiny. Skupina *caffratica* se vyskytuje v Zimbabwe a ve východní části jižní Afriky. Skupina *namibiensis* zase obývá pouze západní části jižní Afriky, Namibii. Samice obou skupin je možno rozlišit na základě charakteristiky farynxu, samci jsou však rozpoznatelní pouze podle místa výskytu (Davidson 1983). Zástupci skupiny *namibiensis* byli posbíráni převážně v zemních norách veverek druhu veverka žlutozobá (*Xerus princeps*) nebo ve skalních puklinách, *S. namibiensis*, a na jiných suchých stanovištích. *Sergentomyia kalaharia* a *S. xera* jsou pravděpodobně asociovány s veverka kapská (*Xerus inauris*) (Davidson 1979).

- podrod *Sintonius*

Tento podrod popsal v roce 1931 Nitzulescu a zařadil ho mezi podrody rodu *Phlebotomus*. Typovým druhem je *Sergentomyia simillima*. Většina zástupců obývá suché biotopy Starého světa a u některých druhů se uvažovalo, že by mohly být vektory leishmanií (Lewis 1978).

Zástupce je možné rozdělit na dvě skupiny: *clydei*, které mají v cibáriu maximálně 18 zubů a *hospitii*, které mají v cibáriu 35 a více zubů a úzký hrot do hypofarynxu. Pro druhy skupiny *clydei* jsou navíc charakteristické vztyčené chloupky na druhém až čtvrtém abdominálním tergitu. Samice mají malé segmentované spermátky (Lewis 1978).

U *S. adleri* bylo prokázáno, že v Keni a Súdánu saje na lidech. Navíc u ní byla nalezena blíže neurčená promastigotní infekce (Mutinga *et al.* 1986) a v Senegalu zástupci *Trypanosoma* sp. (Desjeux *et Waroquy* 1981). Také u *S. affinis affinis* bylo prokázáno, že saje na lidech, ale stejně tak i na plazech a v Guineji a Keni byli nalezeni zástupci infikovaní promastigoty (Kaddu 1986). Rovněž *Sergentomyia clydei* saje na savcích včetně člověka. V Čadu, Nigerii, Súdánu a Keni jsou opakovaně nalézáni jedinci infikovaní promastigoty a předpokládá se, že *S. clydei* je hlavní přenašeč *Sauroleishmania adleri* (Kaddu 1986). V Súdánu se předpokládá, že by mohla být přenašečem

*Sauroleishmania hoogstraali* a v Senegalu se našli jedinci infikovaní *Trypanosoma* sp. (Desjeux *et* Waroquy 1981). Posledním druhem, u kterého bylo zaznamenáno, že saje na lidech, je *S. graingeri* (Kaddu 1986).

- podrod *Demeillonius*

V Davidsonově práci z roku 1980 najdeme opravený popis samice druhu *Sergentomyia transvaalensis* a také první popis samce tohoto druhu vůbec, přičemž podrod *Demeillonius* byl ustaven pouze pro tento výjimečný druh obývající jižní Afriku.

Druh *S. transvaalensis* byl původně popsán Sintonem v roce 1933 z jediného exempláře samice jako zástupce se segmentovanou spermatékou a zařazen do podrodu *Sintonius* rodu *Phlebotomus* (Sinton 1933). Další studie ale ukázaly, že nemá shodnou morfologii s druhy tohoto podrodu. Farynx obsahuje mnoho zubů a na stylu samců najdeme šest trnů, což je u zástupců rodu *Sergentomyia* velice unikátní, proto byl pro tento druh vytvořen speciální podrod.

Spermatéka *S. transvaalensis* je cylindrická a nepravidelně žlábkovaná, cerky jsou dlouhé a osmý abdominální sternit nese mnoho tlustých dlouhých trnovitých sít. Aedeagus samců je velice dlouhý a úzký. Cibariální armatura a pigmentová skvrna jsou dobře vyvinuty (Davidson 1980).

- podrod *Grassomyia*

Tato skupina byla popsána v roce 1958 Theodorem jako podrod rodu *Sergentomyia* a typovým představitelem je *Sergentomyia squamipleuris*. Někteří autoři tuto skupinu považují spíše za rod, například Abonnenc a Léger (1976) a Lewis (1987), a to především kvůli pleurálním setám. Rodové zařazení této skupiny je také podporováno speciální strukturou jejich maxil. Maxily samic jsou obvykle holé, takže nenesou maxilární zoubky (Lewis 1987). Samice tohoto podrodu mají sklerotizované spermatéky, které jsou oblé nebo kulovité s obvodovými prstenci a pleurálními sětami. V cibáriu je zřejmá velice dobře vyvinutá armatura a třetí antenální segment nese ascoidy. Samci mají na stylu klasicky čtyři trny (Anjili *et al.* 2011).

Zástupci se vyskytují v Africe a na Blízkém východě, africké druhy jsou často asociovány s vegetací blízko vody. Druhy sají většinou na plazech, u jednoho druhu je dokonce známo sání na obojživelnících (Abonnenc 1972).

V *S. squamipleuris* byla nalezena infekce *Sauroleishmania adleri* v Keni a *Trypanosoma* sp. v Senegalu (Heisch, Guggisberg *et* Teesdale 1956).

- podrod *Neophlebotomus*

Název *Neophlebotomus* zavedli França a Parrot, když v roce 1920 definovali tuto skupinu jako podrod rodu *Phlebotomus*. Jako typový druh byl vybrán *Phlebotomus malarabicus*. Později v roce 1958 Theodor popsal podrod *Rondanomyia* rodu *Sergentomyia*, kde byl typovým druhem *Phlebotomus*

*squamirostris* (Theodor 1958). Nakonec však v roce 1978 oba tyto podrody synonymizoval Lewis v jeden podrod *Neophlebotomus* rodu *Sergentomyia* a typovým druhem ustanovil *S. malarabica* (Lewis 1978).

Název *Neophlebotomus* byl někdy používán i jako synonymum jména *Sergentomyia* a nebo byl použit i pro označení některých amerických druhů rodu *Phlebotomus* (Theodor 1948).

V roce 1948 Theodor některé zástupce rodu *Sergentomyia* zařadil do skupiny zeylanica, kterou rozdělil na dvě skupiny podle stylu samců, posléze v roce 1958 Theodor umístil tuto skupinu do podrodu *Rondanomyia*, ale o výše uvedených skupinách se již nezmiňuje. Dále u podrodu *Neophlebotomus* popsal tubulární spermatéku, ale celý podrod se podle tvaru spermatéky a charakteristiky cibária může podle Lewise dělit na pět skupin. Skupina dhandai má spermatéku dlouhou a cylindrickou, naopak skupina arboris má spermatéku spíše podlouhlou a samice mají v cibáriu tři a více řad zubů. Ve skupině balica je spermatéka stejného tvaru jako u skupiny arboris, ale v cibáriu mají samice méně než tři řady zubů. Skupina quatei má spermatéku s proximální boulí a hamidi skupina má trychtýřovité spermidukty (Lewis 1978).

Mimo tyto skupiny najdeme v podrodu *Neophlebotomus* ještě další zástupce. Někteří, jsou známí pouze z popisu samců z Malajsie (Seccombe, Ready *et* Huddleston 1993).

Druhy tohoto podrodu se nejčastěji vyskytují v oblastech se silnými dešti na východě Asie a také v centrální Africe a Austrálii (Lewis 1978).

Zajímavým druhem tohoto podrodu je *S. gombaki*, u něhož bylo prokázáno sání na opicích a člověku (Knudsen *et al.* 1979). U druhu *S. kirki* z Keni byla nalezena neurčená promastigotní infekce bičíkovců a bylo u něj též prokázáno sání na člověku (Abonnenc 1972).

- podrod *Parrotomyia*

Jako podrod rodu *Sergentomyia* jej popsal Theodor v roce 1958, za typový druh zvolil *Sergentomyia africana*. Tento podrod se vyskytuje prakticky na celém území Starého světa a také v Austrálii (Theodor 1958).

Druhy tohoto podrodu mají hřebenovitou strukturu cibária s vysokými počty zubů, často více než 60, spermatéka je eliptická. V rámci podrodu opět rozeznáváme několik skupin. Ve skupině africana nemají druhy na přední stěně cibária zářez, čímž se liší od skupiny babu, jejíž zástupci tento zářez v cibáriu mají. Obě skupiny mají velmi vysoký počet zubů v cibáriu a polodlouhou spermatéku. Druhy skupiny denticulata jsou velice podobné zástupcům skupiny africana, ale zuby v cibáriu mají tak úzké, že jsou často až neviditelné. Poslední skupina grekovi se odlišuje sférickou spermatékou (Lewis 1978).

V některých druzích, například *S. africana africana* byla nalezena blíže neurčená promastigotní infekce (Kaddu 1986) a v *S. magna* byli nalezeni zástupci *Trypanosma* sp. (Desjeux *et* Waroquy 1981).

- podrod *Parvidens*

Tento podrod rodu *Sergentomyia* byl popsán Theodorem a Mesghalim v roce 1964, kteří za typový druh zvolili *Sergentomyia lesleyae*. Do celého podrodu řadíme v dnešní době pouze čtyři zástupce.

Jedná se o malou skupinu obývající tropickou Afriku, která vykazuje znaky charakteristické jak pro rod *Phlebotomus*, tak pro rod *Sergentomyia*. Díky tomu ji někteří autoři stále řadí mezi zástupce rodu *Phlebotomus*. Henning v roce 1972 poukázal na dvě skupiny pleurálních sít u podrodu *Parvidens* a rodu *Warileya* a označil tento znak za synapomorfii (Henning 1972).

V práci z roku 1961 Lewis uvádí, že zástupci mají blíže k rodu *Sergentomyia* a měli by být zařazeni mezi jeho výjimečné druhy, spíše než pro těchto pár zástupců tvořit nový podrod (Lewis *et* Mesghali 1961).

Znaky, které sdílejí zástupci podrodu *Parvidens* s rodem *Sergentomyia* jsou tvar křídel, struktura křídelní žilnatiny a struktura spermatéky. S rodem *Phlebotomus* sdílejí znaky struktury cibariální a faryngeální armatury a přítomnost pěti chitinizovaných trnů na stylu samců. Těchto pět trnů je pravděpodobně původní znak, jelikož zástupci rodu *Sergentomyia* mají obvykle kromě čtyř trnů na stylu ještě malou pátou sítu, která by mohla být redukováným pátým trnem. To vedlo k teorii, že podrod *Parvidens* by mohly být původní skupinou předků Phlebotominae, z kterých se vyvinuly starosvětské rody (Davidson 1982).

Samice mají tenkostěnnou tubulární spermatéku a v cibáriu mezi 50 až 70 úzkými zuby tvořícími palisádu (Abonnenc *et* Minter 1965).

- podrod *Sergentomyia*

Nejprve nesl tento podrod jméno *Newsteadia*, jak ho pojmenoval v roce 1919 França a popsal jako podrod rodu *Phlebotomus*. O rok později França a Parrot tento podrod přejmenovali na *Sergentomyia* a o další rok později popsali podrod *Prophlebotomus*, který byl v roce 1948 s podrodem *Sergentomyia* synonymizován Theodorem (Theodor 1948). Typovým druhem byl zvolen *Hebotomus minutus*, což je pouze špatný přepis jména *Phlebotomus minutus*, dnes *Sergentomyia minuta*.

Jedná se o velkou skupinu, v rámci níž se vyskytovalo mnoho forem a variet druhů, které byly postupně různými autory synonymizovány. Dnes můžeme většinu druhů rozdělit do tří skupin: bedfordi, fallax a schwetzi (Seccombe, Ready *et* Huddleston 1993).

Spermatéka samic je dlouhá a široká, s hladkými stěnami, občas se záhyby, a širokými spermidukty. Samci mají tlustý a polymorfický aedeagus. Pigmentová skvrna je velice tmavá a výrazná, stejně jako zvláštní zuby v cibáriu a farynxu (Davidson 1987).

Zástupci obývají především západní Asii a Afriku (Lewis 1978) a pravděpodobně sají jak na savcích, tak na plazech, jelikož u nich byly často nalezeny obě infekce, jak savčími leishmaniemi, tak i sauroleishmaniemi (Githure *et al.* 1995 cit. dle Anjili *et al.* 2011).

*S. antennata* je v Keni velice častá v termištích a někdy saje na savcích. Také u ní byla nalezena neurčená promastigotní infekce (Kaddu 1986). Dalším velice zajímavým druhem je *S. arpaklensis*, dnes *S. sintoni*, vyskytující se v Turkmenistánu a Uzbekistánu, u níž bylo prokázáno, že saje na různých druzích pískomilů i na člověku. Navíc u ní byla identifikována promastigotní infekce v ohnisku kutánní leishmaniózy a pravděpodobně by tak mohla být jejím vektorem mezi pískomily (Adler *et* Theodor 1957). Dále byl u tohoto druhu prokázán přenos *Sauroleishmania gymnodactyli* mezi ještěrkami (Killick-Kendrick 1979).

*S. bedfordi* je velice variabilní druh, který obývá široké spektrum habitatů. Vyskytuje se i v blízkosti člověka, na kterém také saje a byla u ní nalezena promastigotní infekce (Kaddu 1986). V Keni byla prokázána jako přenašeč *Sauroleishmania adleri* (Heisch, Guggisberg *et* Teesdale 1956) a v Etiopii *Trypanosoma boueti*, jejímž hostitelem je scink *Mabuya raddoni* (Ashford 1974). U *S. dubia* v Senegalu byla nalezena přímo infekce *Sauroleishmania tarentoale* (Desjeux *et* Waroquy 1981).

*Sergentomyia minuta minuta* byla shledána vektorem *Sauroleishmania tarentoale* a *Trypanosoma platyductyli*, hostitelem jsou gekoni, ve Francii, Itálii a na Maltě (Adler *et* Theodor 1957). *Sergentomyia schwetzi* je velice častá v termištích a v obydlích lidí a byla u ní také nalezena promastigotní infekce (Kaddu 1986). V Senegalu byl tento druh prokázán jako přenašeč *Trypanosoma* sp. (Desjeux *et* Waroquy 1981). V Keni byla v samicích druhů *S. kitonyii* a *S. schwetzi* nalezena leishmaniová infekce, která byla posléze identifikována blíže neuvedenou metodou jako *L. donovani* (Anjili *et al.* 2011).

- podrod *Spelaeomyia*

Tuto skupinu popsal v roce 1948 Theodor jako podrod rodu *Phlebotomus* a jako typový druh zvolil *Sergentomyia mirabilis*. Jedná se o zvláštní subsaharskou skupinu jeskynních druhů, z nichž některé, například *S. mirabilis*, sají na netopýrech.

Na stylu samců bychom našli pouze dva trny, z nichž jeden je terminální, a malou sétu. U báze koxitu vyrůstají dlouhé séty a aedeagus je rudimentární. Spermatéky samic jsou nepravidelně plisované. V cibáriu mají dlouhé a špičaté zuby a farynx je bez zubů (Theodor 1948).

- nezařazené druhy rodu *Sergentomyia*

Velice důležitým, a přesto nezařazeným, druhem je *S. garnhami*, o které je známo, že saje na savcích, včetně člověka, a na ještěrkách. Byli nalezeni jedinci infikovaní neurčenými trypanosomami a také promastigoty, nejspíše *Sauroleishmania adleri* (Kaddu 1986).

Mnoho nezařazených druhů je známo pouze z jednoho nekompletního exempláře, například *S. fupingensis*, *S. suni* a *Okinawa* sp. (Seccombe, Ready *et* Huddleston 1993).

## 2.5. Morfologická charakteristika

Velikost dospělců se obvykle pohybuje mezi 2,5 až 3,5 mm a je hodně ovlivněna množstvím potravy v larválním stádiu (Theodor 1948). Barva lavíruje od světle hnědé po okrovou či šedivou až černou. Celé tělo dospělého je hustě pokryto chloupky. Hlava je malá a hypognátní s velkýma tmavýma složenýma očima a nenesou žádné ocelli. Oči jsou u obou pohlaví vždy oddělené (Williams 1993). Ústní ústrojí je u samců a u samic rozdílné. V ústním ústrojí samců chybí mandibuly a ostatní části jsou silně redukovány, protože nesají krev, ale pouze nektar a rostlinné šťávy. Nicméně Silva uvádí, že samci *L. migonei* mandibuly mají, ovšem kratší než samice (Silva et Grunewald 2000). V jiné práci Silva zvažuje možnost zapojení samců do přenosu leishmanií, jelikož bylo pozorováno, že samci jsou schopni sát krev z rány (Silva et Grunewald 1999). Mandibuly samic slouží k naříznutí kůže hostitele a maxily zajišťují uchycení v ráně, krev je následně sána z místa vpichu, kde došlo k poškození vlásečnic (Rutledge et Gupta 2009).

Cibárium je taxonomicky důležitá struktura mezi farynxem a proboscis. Uvnitř jsou dvě řady zubů, jedna vertikální a jedna horizontální. Na stěně cibária může, ale nemusí, být přítomna pigmentová skvrna, jejíž velikost a tvar je druhově různý. Na cibárium navazuje farynx, na jehož bázi jsou zubní lišty nebo šupinky, jejichž počet, tvar a velikost je opět druhově variabilní. Funkce zubů v cibáriu ani ve farynxu není známá, ale zřejmě se podílejí na drcení krevních elementů (El-Hossary 2006). U rodu *Sergentomyia* je na základě charakteristiky cibária a farynxu jasně rozpoznatelné pohlaví, protože armatura je mnohem méně vyvinuta u samců než u samic (Theodor 1948).

Dlouhé antény jsou podobné jak u samic, tak u samců a každý jejich článek nese sety. Celkem mají antény 16 segmentů, které jsou různě dlouhé. Segmenty také nesou senzorká čidla a receptory, například ascoidy, jejichž délka a tvar variuje s druhem (Theodor 1948). Dále se na hlavě nacházejí palpy, které se skládají z pěti segmentů a jsou připojené u báze labra. Jejich první a druhý článek může být téměř srostlý. Taxonomicky jsou velice důležité, protože délka jednotlivých segmentů se mezi druhy liší. Na bázi třetího segmentu je chemoreceptor tvořený krátkými silnými chloupky, Newstedův orgán (El-Hossary 2006).

Thorax flebotomů je složen se tří segmentů, prothoraxu, mesothoraxu a metathoraxu. Každý hrudní článek nese jeden pár nohou, mesothorax navíc nese křídla a metathorax modifikované haltery. Flebotomy je možné poznat na první pohled díky jejich charakteristickému postavení křídel do tvaru písmene V. Křídla jsou velká, eliptického tvaru a pokryta mnoha sětami (El-Hossary 2006). Žilnatina je u všech druhů skupiny Phlebotominae více méně stejná, ale přesné postavení jednotlivých žilek, jejich délka a větvení je jedním z nejdůležitějších determinačních znaků, ačkoliv existují jisté neshody v klasifikaci jednotlivých žilek. Jednou z hlavních příčin užívání žilek jako identifikačního znaku, je z důvodu jejich dobrého zachování ve fosiliích (Fairchild 1955). Někteří autoři ovšem tento znak příliš neuznávají pro jeho nespolehlivost a variabilitu. Někteří měření na křídlech sice druhy rozdělila do rodů smysluplně, ale jiná se ukázala jako nepoužitelná, jelikož variabilita znaku byla vnitrodruhově

příliš veliká (Theodor 1948). Na thoraxu se dále nacházejí znaky, na základě nichž se rozlišují především jednotlivé druhy rodu *Lutzomyia*, například sěty a pigmentace.

Nohy jsou dlouhé a štíhlé. Skládají se z pěti různorodých článků a pěti stejných tarsálních, poslední je zakončen párem jednoduchých drápků. Některé druhy mohou mít na femuru trny, například zástupci rodu *Lutzomyia* a podrod *Sintonius* rodu *Sergentomyia* (El-Hossary 2006).

Poslední částí těla Phlebotominae je abdomen, který se skládá z šesti až deseti článků, podle různých autorů, přičemž na poslední článek přisedají vnější kopulační orgány (Rutledge *et* Gupta 2009). Jednotlivé segmenty jsou kryty tergity a sternity spojenými pružnou pleurální membránou a nesou množství chloupků, které jsou vztyčené nebo položené podle druhového určení. Vztyčené chloupky mají bázi kruhovou a položené půlměsíční. Genitálie samců i samic jsou párové (El-Hossary 2006).

Samčí abdomen končí segmentem osm. Jednotlivé části genitálií, jako koxit, stylus, surtylus a cerky, jsou podle El-Hossaryho tvořeny přeměněnými posledními články abdomenu. Na konci stylu nebo po celé jeho délce jsou trny, které se svým umístěním a počtem liší mezi rody a druhy. Tvar paramer a především aedeagu je také determinativně velmi důležitý (El-Hossary 2006). Aedeagus, tak jak ho vidíme, je pouze chitinným pouzdem na ochranu konce genitálních filament. Genitálie celé skupiny Psychodidae, s výjimkou podčeledí *Sycorax* a možná *Horaiellinae*, po vylihnutí rotují o 180° (Fairchild 1955).

Samičí genitálie jsou oproti samčím ukryty uvnitř abdomenu. Nejdůležitějším znakem je tvar a velikost spermatéky, která je uložena v šestém segmentu (Heisch *et* Guggisberg 1952) a během gonotrofického cyklu se mění. Spermatéky a spermidukty jsou opřeny o sklerotizovanou genitální vidličku tvaru Y. Na segmentu devět je pouze tergite a místo sternitu genitální membrána s ústím spermiduktů (El-Hossary 2006).

## 2.6. Morfologická diverzita rodů *Lutzomyia*, *Phlebotomus* a *Sergentomyia*

Rozlišení jednotlivých zástupců do druhů a rodů je často velice složité, a to nejen vzhledem k jejich malé velikosti, ale také protože se řada rozlišovacích znaků nalézá uvnitř těla jedince. Poté, co se ukázalo, jak důležitý je z pohledu taxonomie tvar spermatéky a charakteristika cibariální a faryngeální armatury, bylo popsáno mnoho nových druhů (Kirk *et* Lewis 1946). Obvykle je také velice těžké najít znaky, ať plesiomorfní či apomorfní, které by nějak jednoznačně oddělovaly rody *Phlebotomus*, *Sergentomyia* a *Lutzomyia*.

Typickým znakem rodů *Phlebotomus* a *Lutzomyia* jsou vztyčené chloupky na druhém až šestém abdominálním tergite. Pro rod *Sergentomyia* je naopak typické, že mají tyto chloupky položené na tergitech, ale existuje několik výjimek, které, jako například podrod *Sintonius* rodu *Sergentomyia*, mají chloupky na tergitech vztyčené (Lane 1993). Stejně tak někteří zástupci rodu *Phlebotomus* vykazují charakteristickou armaturu v cibáriu, jinak velice typickou pro rod *Sergentomyia* (Ashford 1991), což je v rozporu se starší prací Theodora, který píše, že v cibáriu rodu *Phlebotomus* můžeme

sice najít samostatné zuby, ale ty nikdy netvoří armaturu (Theodor 1948). S tím souhlasí Anjiliho práce, která uvádí, že zástupci rodu *Phlebotomus* mají v cibáriu spíše drobné trny a navíc u nich nikdy není viditelná pigmentová skvrna. U rodu *Phlebotomus* se též nesetkáme s pleurálními chloupky (Anjili *et al.* 2011). Rody *Sergentomyia* a *Phlebotomus* se liší také tvarem špičky hypofarynxu; zatímco u *Sergentomyia* je špička hladká, u rodu *Phlebotomus* je pilovitá (El-Hossary 2006). Dalším znakem, jenž by mohl být označen jako typický pro rod *Sergentomyia*, je přítomnost pouze čtyř trnů na stylu u samců a u samic nepřítomnost vyboulení cibária (Freitas *et Barrett* 1999), ale jak u samců, tak u samic může být vidět pigmentová skvrna. Pleurální chloupky mohou, ale nemusí být přítomné (Anjili *et al.* 2011). Zástupci rodu *Phlebotomus* mají na stylu tři až pět trnů, z nichž pouze jeden nebo dva jsou terminální (Lewis 1982).

Lépe lze od obou rodů odlišit rod *Lutzomyia*, jehož typickým znakem je přítomnost sít na thorakálních pleurách a dorzální vyboulení cibária, přestože se najdou i starosvětské druhy s těmito znaky (Ashford 1991). Právě Theodor se ve svém článku z roku 1965 snažil rod *Lutzomyia* vymezit na základě dorzálního vyboulení cibária, které označil za synapomorfii rodů *Lutzomyia* a *Brumptomyia*, nicméně Lewis později tuto strukturu popsal u druhu *Phlebotomus (Australophlebotomus) brevifilis* z Austrálie (Lewis *et al.* 1977). Dalším znakem jsou dvě skupiny mesanepisterálních sít, které jsou také typické pro rod *Lutzomyia*, ale ve Starém světě je můžeme najít u podrodů *Grassomyia* a *Parvidens* rodu *Sergentomyia*, (Rispaill *et Leger* 1998) a pár ascoidů na anténách samců (Freitas *et Barrett* 1999).

Rod *Lutzomyia* je ale navíc určen svým geografickým rozšířením, které je omezeno na Nový svět. Ovšem použití argumentů geografického rozšíření je podle Ashforda nepřipustné, protože pak dochází k opomenutí některých znaků. Uvádí, že například Lewis a ostatní, kteří svůj návrh uspořádání podčeledi Phlebotominae v práci z roku 1977 opřeli mimo jiné i o geografická fakta, tak opomenuli podobnosti mezi podrody *Parvidens* a *Grassomyia* s novosvětskými druhy a pouze je označili jako pozoruhodné skupiny (Ashford 1991). Naopak třeba Abonnenc a Léger ve své práci z roku 1976 uvažují skupiny, které zahrnují jak novosvětské, tak starosvětské druhy (Abonnenc *et Leger* 1976).

Freitas s Barrettem se ve své práci z roku 1999 nesouhlasí s Lewisovou prací z roku 1977, protože ten pochybuje o bližší příbuznosti mezi novosvětskými a starosvětskými druhy. Jako příklad této příbuznosti Freitas a Barretto uvádějí nový druh *Lutzomyia derelicta*, který označují za možnou plesiomorfni variantu afrického rodu *Sergentomyia* a novosvětského rodu *Lutzomyia*. Tuto hypotézu podporují morfologické znaky, které ač jsou typické pro jeden či druhý rod se u tohoto druhu vyskytují zároveň. Mezi starosvětskými druhy je *L. derelicta* morfologicky nejbližší zástupcům podrodu *Sintonius* rodu *Sergentomyia*, podle charakteristik uváděných Rispaill a Léger (1998). Mezi znaky, které odlišují *L. derelicta* od podrodu *Sintonius*, je absence trnů na femuru, relativně veliká vzdálenost trnů na stylu, tvar paramer a ascoidy u samic. Dále mesanepisterální sěty a chloupky na



tergitech. Samci *L. derelicta* jsou jediní zástupci amerických flebotomů, kteří mají na stylu pouze čtyři trny (Freitas *et* Barrett 1999).

Znakem, který by mohl podle Ashforda pomoci rozlišit jednotlivé rody, respektive odlišit rod *Sergentomyia* od rodů *Phlebotomus* a *Lutzomyia*, jsou mikrotrichy na abdominálních tergitech. U všech zástupců rodu *Sergentomyia*, s jedinou výjimkou *S. (Parvidens) heischii*, se na šestém abdominálním tergitu u samců nalézají mikrotrichy dvou různých velikostí. U některých druhů byl tento znak pozorován dokonce i na tergitech čtyři a pět. *Sergentomyia (Parvidens) lesleyae* měla tyto dimorfní mikrotrichy přítomny na tergitech pět a šest. Velké mikrotrichy jsou na tergitech samců mnohem méně početné, než mikrotrichy malé velikosti a jsou mezi nimi rozmístěny náhodně bez jakéhokoliv vzoru. U samců rodu *Phlebotomus*, *Chinensis* a *Lutzomyia* byly všechny mikrotrichy na abdominálních tergitech stejné velikosti. Dalším zjištěním bylo, že u samců *S. (Sergentomyia) schwetzi* a *S. (Sintonius) clydei* úplně chybí chloupky na šestém tergitu. Důvodem je pravděpodobně zvětšení tohoto tergitu u obou druhů (Ashford 1991).

Mnohem jednodušší a spolehlivější je ovšem odlišení rodu *Sergentomyia* na základě samčích genitálií, které jsou u všech zástupců rodu velice podobné, na rozdíl od rodu *Phlebotomus*, kde značně varírují. Zástupci rodu *Sergentomyia* nemají výběžek nesoucí sěty na koxitu, s výjimkou dvou druhů *S. (Spelaeomyia) mirabilis* a *S. (Spelaeomyia) darlingi*, a na stylu jsou vždy pouze čtyři trny, které jsou u většiny druhů terminální (Theodor 1948). Výjimku tvoří již uvedené dva druhy, spolu se skupinou druhů *S. lesleyae*, *S. heischii* a *S. iranica*, které mají na stylu pět trnů. Poslední tři jmenované je velice těžké jednoznačně zařadit, původně byli popsáni jako zástupci rodu *Phlebotomus*, ale posléze zařazeni do podrodu *Parvidens*, rodu *Sergentomyia* (Theodor *et* Mesghali 1964). Jediné, co více odlišuje jednotlivé druhy rodu *Sergentomyia*, je tvar aedeagu spolu s charakteristikou cibária u samců a u samic armatura cibária a farynxu, která je velice variabilní, ještě více se ale liší tvar spermatéky (Theodor 1965). Spermatéky rodu *Phlebotomus* jsou buď celé nebo alespoň z části segmentované, kdežto u rodu *Sergentomyia* jsou většinou hladké, i když existují i druhy, jejichž spermatéka je pokryta trny nebo je nedokonale segmentovaná, jako příklad *S. (Grassomyia) squamipleuris* nebo druhy podrodu *Sintonius*, který by se dal považovat za jakýsi přechod mezi rodem *Phlebotomus* a *Sergentomyia* (Theodor 1948).

## 2.7. Životní cyklus

Studie, zabývající se potravou dospělých flebotomů ukázaly, že rostlinné šťávy sají jak samci, tak samice. Navíc Killick-Kendrick předpokládá, že zdrojem cukrů by mohla být i medovice mšic a červců (Killick-Kendrick 1979). Tento předpoklad potvrdila i studie vedená Jane MacVicker, a též ukázala, že tento zdroj potravy není nijak výjimečný (MacVicker *et al.* 1990). Samice ale navíc ještě sají krev na obratlovcích, protože ta je potřeba k vývoji vajíček. (Killick-Kendrick 1999). Po nasátí krve se krevní elementy při trávení rozpadají a tvoří se peritrofická matrix. Následuje absorpce a asimilace krve a s tím přímo souvisí dozrávání vajíček v ovariích (Rutledge *et* Gupta 2009). U několika druhů

pozorována také vlastnost autogenie, ale autogenní snůška je vždy menší; zřejmě se jedná o nouzové řešení v případě nedostatku hostitelů (El-Kammah 1973).

Z vykladených vajíček se líhnou larvy a živí se tlejícím organickým materiálem, houbami a mikroorganismy. K vývoji proto dochází v humidních terestrických biotopech, ideálním místem jsou praskliny v půdě, skalách, zdích, lesní opadanka, termišťe, zvířecí nory, obydlí a okolní odpad (Hanson 1961). Průzkumem různých typů půd bylo prokázáno, že žádný druh není specifický pro určitý typ půdy (Gebre-Michael *et al.* 2004). Některé studie však ukazují, že rozdíly mezi jednotlivými populacemi, mohou být způsobeny různými podmínkami v larválním stádiu vývoje, tedy i rozdílnými typy půd. Basimike ve své práci uvádí, že rod *Sergentomyia* je velice přizpůsobivý, co se týče chemických a fyzikálních vlastností půd a to by podle něho mohlo vysvětlovat vysoký počet nalézáných jedinců. Dále uvádí, že rod *Phlebotomus* je početnějším druhem v norách savců, zřejmě proto, že na nich sají a rod *Sergentomyia* je častější v termišťích, navíc počet jejich zástupců lehce stoupá v období dešťů (Basimike *et al.* 1992). Konkrétní místa vývoje larev jsou ovšem známá pouze u několika druhů flebotomů, jelikož najít jednotlivá vývojová stadia v přírodě je téměř nemožné vzhledem k jejich malé velikosti a skrytému způsobu života (Felicangeli 2004).

Celkem následují čtyři larvální stadia a kukla. Rychlost vývoje je výrazně ovlivněna podnebím a teplotami (Lewis 1982). První se pak líhnou především samci.

Délka život dospělců se pohybuje většinou kolem tří týdnů, aktivita je většinou noční nebo soumravná, ačkoliv několik druhů je možno potkat i ve dne (Killick-Kendrick 1999). Během dne se samice často zdržují v okolí míst, kde sají, tedy i kolem vesnic, jsou-li antropofilní (Rutledge *et Gupta* 2009). Flebotomové, ovšem nejsou primárně antropofilní, a zdá se, že se spíše jedná o adaptaci na přežití v urbánních oblastech, kde je člověk nejdostupnějším hostitelem (Killick-Kendrick 1999).

### 3. Zástupci rodu *Sergentomyia* jako přenašeči onemocnění

K potvrzení určitého druhu jako přenašeče patogenního agens existuje několik pravidel: i) vektor musí být přítomen ve stejném prostředí jako rezervoárový hostitel, ii) vektor musí sát na rezervoárovém hostiteli, iii) vektor umožňuje vývoj parazita poté, co jej nasál s krví, v případě leishmanií do infekčních metacyklických stádií, iv) paraziti izolovaní z vektora musí být stejní, jako ti, kteří byli izolováni z rezervoárového hostitele, v) je pozorován přenos parazita na dalšího hostitele prostřednictvím sání vektora (Killick-Kendrick 1990).

#### 3.1. Onemocnění přenášená flebotomy (podčeď Phlebotominae)

Zástupci podčeď Phlebotominae patří mezi obtížný hmyz. Před tím, než se plně nasají, často opakovaně nabolávají svého hostitele. Vzhledem k tomu, že jejich sliny obsahují řadu látek usnadňujících jim sání, jako jsou třeba imunosupresivní faktory, následuje po bodnutí hostitele kožní reakce (Theodor 1935).

Flebotomové však nejsou pouze trapiči, ale především přenašeči řady virových, bakteriálních a protozoálních onemocnění. Rody *Lutzomyia* a *Phlebotomus* jsou hlavními vektory patogenů lidí a druhy rodů *Brumptomyia*, *Sergentomyia* a *Warileya* jsou zapojeny do přenosu zvířecích patogenů a onemocnění (Rutledge *et* Gupta 2009). Mezi hlavní virová onemocnění, přenášená rody *Lutzomyia* a *Phlebotomus* patří novosvětská i starosvětská „flebotomií“ horečka působená viry rodu *Phlebovirus*; Naples, Sicilian a Toscana virus jsou přenášeny především druhy *P. papatasi*, *P. perfiliewi* a *P. perniciosus* v severní a západní části Mediteránu, v Novém světě pak *L. trapidoi* a *L. ylephiletor* přenášejí Chagres a Punta Toro viry (Depaquit *et al.* 2010).

Toscana virus byl pomocí PCR amplifikace specifického markeru nalezen i v *Sergentomyia minuta*, tedy v druhu, u kterého se předpokládá, že sají výhradně na ještěrkách a gekonech (Charrel *et al.* 2006).

Flebotomií horečka je nespecifické horečnaté onemocnění. Většina těchto virů byla izolována ze zástupců rodů *Lutzomyia* a *Phlebotomus*. Onemocnění se prakticky nevyskytuje v oblasti jihovýchodní Asie a Austrálie, jelikož tam je dominujícím rodem *Sergentomyia* (Tesh 1988). Flebotomové jsou rovněž zapojeni do přenosu 10 z 16 známých vesiculovirů (Comer *et* Tesh 1991), z nichž některé způsobují vezikulární stomatitidu, jejíž projevy jsou u zvířat stejné jako projevy slintavky a kulhavky a u lidí způsobují encefalitidu (Lane 1993).

Bartonelóza je působená bakterií *Bartonella bacilliformis*. O kolování tohoto onemocnění je známo velice málo, avšak například v Peru je potvrzeným přenašečem *L. verrucarum* (Cohnstaedt *et al.* 2012), ale onemocnění se vykytuje i v nepřítomnosti vektora (Schultz 1968). Dalším možným vektorem je *L. colombiana*, která by přenášela onemocnění v Kolumbii (Lane 1993).

Nejdůležitějším onemocněním přenášeným flebotomy je však leishmanióza, která je po malárii jedním z nejdůležitějších protozoálních onemocnění. Je působena prvky rodu *Leishmania* a

ve skutečnosti se jedná o komplex onemocnění působených různými parazitickými druhy, které jsou schopny působit nejrůznější klinické projevy. Přenos parazita do hostitele se děje během sání, předpokládá se, že k přenosu dochází díky regurgitaci obsahu trávicího traktu do tkáně hostitele (Schlein, Jacobson *et* Messer 1992).

Z mnoha důvodů však většina druhů flebotomů nehraje v přenosu leishmaniózy vůbec žádnou roli. Buďto tyto druhy nikdy nesají na vhodných hostitelích, nebo je jejich rozšíření jiné, než je rozšíření rezervoárových druhů, či jejich potravní preference nezahrnují rezervoárový druh, případně se v nich není parazit schopen vyvinout. Leishmanie se obvykle vyvíjejí ve střevech nasáté samice, ale nesmí dojít k defekaci parazita, tím by vývoj skončil (Killick-Kendrick 1985). Aby promastigoti přežili, musí uniknout z peritrofické matrix. Leishmanie se během svého vývoje musí přizpůsobit různým prostředím v přenašeči. Některé zástupce rodů *Lutzomyia* a *Phlebotomus* řadíme mezi specifické vektory, jelikož přenášejí pouze určité druhy leishmanií, naopak mnoho jiných druhů umožňuje vývoj širokého spektra druhů leishmanií a jsou tedy permissivními přenašeči (Volf, Hostomska *et* Rohousova 2008).

Rod *Sergentomyia* je znám především jako přenašeč leishmaniových organismů rodu *Sauroleishmania* parazitující plazy ve Starém světě (Lane 1993). Promastigoti sauroleishmanií se obvykle vyvíjejí v posteriorní části zadního střeva samic. Ze sedmi známých druhů sauroleishmanií má alespoň jeden stejné antigeny jako lidská leishmanie a může tak infikovat i člověka (Manson-Bahr 1971 cit. dle Lewis 1974). Dodnes neexistuje žádný jednoznačný důkaz o tom, že by rod *Sergentomyia* byl zapojen i do přenosu savčích leishmanií ať již mezi zvířaty, či mezi lidmi, ale jsou druhy, u kterých se o zapojení do koloběhu leishmanií uvažovalo (Killick-Kendrick 1990), jak bude diskutováno níže.

Dále je rod *Sergentomyia* předpokládaným přenašečem trypanosom u plazů. Už v roce 1935 Adler a Theodor na základě svého experimentu předpokládali, že *Trypanosoma platyductyli* je mezi gekony přenášena *S. minuta* (Adler *et* Theodor 1935) a *S. bedfordi* zase patří mezi možné přenašeče *T. boueti* (Ashford 1974). V Senegalů bylo odchyceno pět druhů, *S. adleri*, *S. clydei*, *S. magna*, *S. schweti* a *S. squamipleuris*, v nichž byly nalezeny trypanosomy blíže neurčeného druhu (Desjeux *et* Waroquy 1981).

V zástupcích rodu *Sergentomyia* byly též objeveny různé viry, například Chandipura virus patřící do rodiny Rhabdovirů, který by poprvé izolován z pacienta v Indii a nyní byl nalezen v *S. babu*, *S. bailyi* a *S. punjabensis* (Geevarghese *et al.* 2005). Tento virus byl také izolován z druhů, patřících pravděpodobně do rodu *Sergentomyia*, v Senegalů (Fontenille *et al.* 1994). Perint virus byl izolován z druhu *S. berentiensis*, nachytaného na Madagaskaru a předpokládá se tedy, že by mohl být vektorem (Comer *et* Tesh 1991).

### 3.2. Rod *Sergentomyia* a přenos leishmaniózy

Abychom mohli uvažovat o případném zapojení zástupců rodu *Sergentomyia* do přenosu savčích leishmanií, je nutné, aby tito zástupci sáli na savcích. Tento fakt byl mnohokrát pozorován a také potvrzen (Parvizi *et* Amirkhani 2008). K přenosu lidských patogenů je nutné, aby sáli i na lidech, což bylo u některých druhů také pozorováno. Obecné dogma předpokládá, že zástupci rodu *Phlebotomus* sají na savcích a druhy z rodu *Sergentomyia* na plazech a obojživelnících, ale existuje řada výjimek a výsledky analýzy nasáté krve ukazují, že často záleží na lokalitě, sezóně a dostupnosti hostitelů (Lewis 1974).

Lewis se domnívá, že není-li možné najít vektora z rodu *Phlebotomus*, mělo by se uvažovat právě o možnosti přenosu zástupci rodu *Sergentomyia*, jelikož v nich byla několikrát nalezena leishmaniová infekce (Lewis 1974). Lawyer ale ve své práci upozorňuje, že klasické postupy pro identifikování vektora onemocnění mohou být zkresleny nalezením brzkých neinfekčních stádií parazita v přenašeči. Záleží na tom, jestli flebotomus nabízí parazitovi prostředí, ve kterém by se mohl vyvíjet a dokončit svůj cyklus až do fáze infekčních stádií (Lawyer *et al.* 1990).

K úspěšnému vývoji leishmanií je také nutné, aby samice sály cukrové šťávy, což se ukázalo při prvních pokusech s experimentálním přenosem, kdy samice sáté jenom na krvi nebyly schopné leishmanie přenést (MacVicker *et al.* 1990). Cukrové šťávy jsou totiž důležité pro vývoj promastigotů, kteří se mohou vyvíjet pouze v přítomnosti cukru (Lewis *et* Domoney 1966).

#### 3.2.1. Druhy rodu *Sergentomyia* potenciálně zapojené do přenosu leishmanií

Většinou se předpokládá, že druhy rodu *Sergentomyia* nesají na lidech a nemohou tak přenášet leishmanie nebo jiné patogeny lidí. Novější práce však tento názor zpochybňují (Berdjane-Brouk *et al.* 2012). Z rozborů nasáté krve samic rodu *Sergentomyia* jasně vyplynulo, že většina druhů sice preferuje sání na plazech, ale existují četné výjimky. Sání na savcích bylo pozorováno u *S. adleri*, *S. africana*, *S. antennata*, *S. bedfordi*, *S. clydei*, *S. ingrani* a *S. schwetzi*, přičemž jednotlivé druhy preferovaly různé hostitele, a to nezávisle na jejich velikosti. Nejvíce jedinců přitahovala kuřata, kozy, psi, potkani, ještěrky a promyky. U *S. adleri* a *S. antennata* nebyla pozorována žádná potravní preference (Mutinga *et al.* 1986). Zároveň bylo pozorováno i sání některých druhů na lidech, například *S. clydei* a *S. schwetzi* (Quate 1964), i když *S. schwetzi* nejvíce preferovala jako zdroj krve ještěrky (Mutinga *et al.* 1986). Naopak u *S. clydei* se ukázalo, že může experimentálně přenášet *Sauroleishmania adleri* z plazů na člověka a působit tak přechodnou infekci (Lewis 1974).

Dalším druhem rodu *Sergentomyia*, který saje na lidech, je *S. garnhami*. Ta saje na lidech stejně často jako druhy rodu *Phlebotomus*, ale neexistuje žádný důkaz, že by byla zapojena do přenosu lidských patogenů. Stejně tak některé druhy podrodu *Sintonius* sají na lidech, ale většina zástupců preferuje plazy, mezi kterými jsou přenašeči sauroleishmanií (Lane 1993). *Sergentomyia sintoni*, dříve

známá jako *S. arpaklensis*, byla podezřelá z přenosu *Leishmania major* v Turkmenistánu a Uzbekistánu (Lewis 1974).

Novější studie z Keni, Indie a Íránu ukazují, že *S. garnhami*, *S. ingrami*, *S. babu* a *S. sintoni* mohou být přirozeně infikovány savčí leishmanií, což je řadí mezi potenciální vektory onemocnění. Ze *S. garnhami* byly izolovány leishmanie, které byly identifikovány jako *Leishmania major*. Ve všech případech byla infekce nalezena v přední část středního a předního střeva. Ačkoliv se rod *Sergentomyia* považuje za nedůležitý, co se týče přenosu lidské leishmaniózy, tak dva druhy, *S. garnhami* a *S. ingrami* se zdají být potenciálními vektory viscerální (*L. donovani*) i kutánní (*L. major*) leishmaniózy v Keni. Posléze se ukázalo, že *S. ingrami* je zapojena do zoonotického přenosu *L. major* v oblasti jezera Baringo (Mutinga *et al.* 1986), a je antropofilní, stejně jako *S. garnhami*, která se zdá být vektorem *L. donovani* v oblasti Machakos (Mutinga 1982 cit. dle Kaddu 1986). Navíc se uvažuje o zapojení *S. garnhami* do zoonotického cyklu *L. major* v oblasti Kitui, jedná se totiž o nejčastějšího flebotoma v této oblasti. Dále bylo experimentálně prokázáno, že *L. major* se v *S. garnhami* může vyvíjet a paraziti migrují do přední části střeva (Kaddu 1986). Také míra infekce je dostatečně vysoká a *S. garnhami* ochotně saje na rezervoárových hostitelích *L. major*. Ovšem skutečný přenos parazitů nebyl ještě nikdy pozorován. Podobně byla zvažována možná účast *S. ingrami* na kolování *L. major* v oblasti Baringo (Mutinga *et al.* 1986). *Sergentomyia babu* se vyskytuje v okolí obydlí a *S. baryi* saje na člověku. Je třeba další výzkum, aby bylo potvrzeno, zda *S. babu* opravdu může přenášet kala-azar, působenou *L. donovani*. Zatím je rod *Sergentomyia* v oblasti východní Indie znám jen jako přenašeč *Sauroleishmania tarentolae* mezi ještěrkami (Mukherjee *et al.* 1997). Studie z Íránu uvádí *S. sintoni* jako možného přenašeče *L. major* a *L. gebrilli*, protože v ní byla nalezena jejich DNA. Avšak pro potvrzení možného přenosu leishmanií mezi hostiteli, především pískomily, potažmo jejího přenosu na lidi, je třeba další výzkum (Parvizi *et al.* 2008). Leishmaniové organizmy byly pozorovány také ve střevech *S. affinis*, *S. bedfordi* a *S. multidens* (Mutinga *et al.* 1994).

Možnost přenosu leishmanií zástupci rodu *Sergentomyia* však zpochybňuje Lawyerova práce z roku 1990, kde uvádí, že *L. major* se nemůže úspěšně experimentálně vyvíjet v *S. schwetzi*. Ačkoliv prvních 48 hodin po infekčním sání se parazité vyvíjeli obdobně jako v přirozeném hostiteli (*Phlebotomus papatasi*), infekce byla příliš nízká. Již 6 hodin po nasátí začala přeměna amastigotů v procyklické promastigoty. Parazité se však množili velice pomalu, nemigrovali do přední části trávicího traktu a do dalších stádií se vyvinula pouze malá část jedinců. Několik přeměněných nektomonád navíc poměrně rychle zaniklo, takže 48 hodin po nasátí byli parazité vzácní a po 90 hodinách byli všichni mrtví. Žádná z nakažených samic *S. schwetzi* také nepřežila ovipozici, aby se mohla znovu nasát (Lawyer *et al.* 1990).

Naopak mladší studie ze Senegalu uvádí, že *S. dubia* a *S. schwetzi* mohou savčí leishmanie přenášet. V oblasti Mont Roland je vysoká séropozitivita mezi lidmi i psy, ale dodnes nebyl nalezen žádný vektor psí leishmaniózy. Rod *Phlebotomus* není na daném území s výskytem onemocnění příliš četný. Nejčastějším druhem je druh *S. dubia* a začalo se proto uvažovat, že právě on by mohl být

vektorem onemocnění. Dalším velice častým druhem, zvláště v přítomnosti psů, je *S. schwetzi*, a proto se také uvažuje o jejím možném zapojení do přenosu. (Senghor *et al.* 2011).

Nejnovější práce z ohniska kutánní leishmaniózy v Mali předpokládá možné zapojení *S. darlingi* do jejího přenosu. Nejen, že se jedná o nejčastější druh flebotomy v dané oblasti, ale byla u něho též nalezena DNA *L. major*. Navíc v jenom vzorku byla nalezena i lidská DNA z předchozího sání krve. Ovšem k potvrzení, že *S. darlingi* je opravdu přenašečem *L. major*, je ještě nutné prokázat možnost vývoje parazita, tedy najít metacyklické promastigoty, a jeho přenos do hostitele (Berdjane-Brouk *et al.* 2012).

Důležitou prací, která vyvrací teorii o přenosu leishmanií výhradně flebotomy je Dougallova studie z roku 2011. Tento výzkum se týkal přenosu leishmaniózy v Austrálii mezi klokany, přičemž nejpravděpodobnějším vektorem se jeví, nikoliv flebotomové, nýbrž tiplice z podrodu *Forcipomyia*, rodu *Lasiohelea* (Dougall *et al.* 2011).

Z dosavadních studií tedy vyplývá, že existují druhy rodu *Sergentomyia*, které by měly potenciál přenášet i savčí leishmanie. Navíc je možné, že se v budoucí době objeví ještě další skupiny Dipter, které by do přenosu leishmanióz mohly být zapojeny.

#### 4) Závěr

Rody podčeledi Phlebotominae jsou významnými přenašeči různých patogenů lidí i zvířat, z nichž nejvýznamnější je leishmanióza. Až do nedávné doby byl výzkum přenosu tohoto onemocnění ovlivněn přesvědčením, že savčí leishmanie mohou být přenášeny pouze druhy rodu *Phlebotomus* ve Starém světě a zástupci rodu *Lutzomyia* v Novém světě. Různé studie tento názor zpochybňují a je proto za potřebí další výzkum zaměřující se zejména na rod *Sergentomyia*.

Stejně úsilí by mělo být věnováno i studiu taxonomie podčeledi Phlebotominae, protože ani dnes neexistuje obecně uznávaný systém této skupiny. V mnoha ohledech by mohla pomoci molekulární fylogenetika, jelikož hodnocení morfologických znaků je značně subjektivní.

Ve své budoucí diplomové práci bych se chtěla zabývat právě taxonomickým členěním rodu *Sergentomyia*, k jehož klasifikaci bychom použili metodu DNA-barcoding s využitím mitochondriálního genu cytochromu *b*. Podobným způsobem již byla klasifikována fauna flebotomů v Afgánistánu (Kruger *et al.* 2011). Ve své diplomové práci bych se konkrétně zaměřila na flebotomí faunu Etiopie, kde v současnosti probíhá výzkum přenosu viscerální leishmaniózy (Ecology and transmission dynamics of Kala-Azar in Ethiopia), do kterého je zapojena i naše laboratoř prof. P. Volfa.



## 5) Použitá literatura

### primární citace:

- Abonnenc, E. (1972) Les Phlébotomes de la région Ethiopienne (Diptera, Psychodidae). *Mémoires ORSTOM*, 55, 1-289.
- Abonnenc, E. & N. Léger (1976) Sur une classification rationnelle des Diptères Phlebotomidae. *Cahiers ORSTOM, Serie Entomologie Medicale et Parasitologie*, 14, 69-78.
- Abonnenc, E. & D. M. Minter (1965) Keys for the identification of the sandflies of the Ethiopian region. *Cahiers ORSTOM, Serie Entomologie Medicale et Parasitologie*, 5, 25-63.
- Adler, S. & O. Theodor (1926) On the minutus group of the genus *Phlebotomus* in Palestine. *Bulletin of Entomological Research*, 16, 399-405.
- (1929) Distribution of sandflies and leishmaniasis in Palestine, Syria and Mesopotamia. *Annales of Tropical Medicine and Parasitology*, 23, 269-303.
- (1935) Investigations on mediterranean Kala-Azar. Note on *Trypanosoma platydictyli* and *Leishmania tarentolae*. *Proceedings of the Royal Society of London*, 116, 543-544.
- (1957) Transmission of disease agents by Phlebotomine sand flies. *Annual Review of Entomology*, 2, 203-226.
- Anjili, C. O., P. M. Ngumbi, J. C. Kaburi & L. W. Irungu (2011) The Phlebotomine sandfly fauna (Diptera: Psychodidae) of Kenya. *Journal of Vector Borne Diseases*, 48, 183-189.
- Aransay, A. M., E. Scoulica, Y. Tselentis & P. D. Ready (2000) Phylogenetic relationships of Phlebotomine sandflies inferred from small subunit nuclear ribosomal DNA. *Insect Molecular Biology*, 9, 157-168.
- Artemiev, M. M. (1991) A classification of the subfamily Phlebotominae. *Parassitologia, Vol 33, Suplemento, December 1991: Proceedings of the First International Symposium on Phlebotomine Sandflies*, 69-77.
- Ashford, R. W. (1974) Sandflies (Diptera: Phlebotomidae) from Ethiopia - taxonomic and biological notes. *Journal of Medical Entomology*, 11, 605-616.
- (1991) A new morphological character to distinguish *Sergentomyia* and *Phlebotomus*. *Parassitologia, Vol 33, Suplemento, December 1991: Proceedings of the First International Symposium on Phlebotomine Sandflies*, 79-83.
- Basimike, M., M. J. Mutinga, R. Kumar & D. Munyinyi (1992) Relative abundance of adult Phlebotomine sand flies (Diptera: Psychodidae) in relation to soil characteristics of their breeding sites in Baringo district, Kenya. *Environmental Entomology*, 21, 1114-1120.
- Berdjane-Brouk, Z., A. K. Kone, A. A. Djimde, R. N. Charrel, C. Ravel, P. Delaunay, P. del Giudice, A. Z. Diarra, S. Doumbo, S. Goita, M. A. Thera, J. Depaquit, P. Marty, O. K. Doumbo & A. Izri (2012) First detection of *Leishmania major* DNA in *Sergentomyia (Spelaemyia) darlingi* from cutaneous leishmaniasis foci in Mali. *Plos One*, 7.

- Charrel, R. N., A. Izri, S. Temmam, X. de Lamballerie & P. Parola (2006) Toscana virus RNA in *Sergentomyia minuta* flies. *Emerging Infectious Diseases*, 12, 1299-300.
- Cohnstaedt, L. W., A. C. Caceres, L. Beati & L. E. Munstermann (2012) The population structure of *Lutzomyia verrucarum* (Diptera: Psychodidae), a *Bartonella bacilliformis* and *Leishmania peruviana* vector in Peru. *Journal of Medical Entomology*, 49, 77-84.
- Comer, J. A. & R. B. Tesh (1991) Phlebotomine sand flies as vectors of vesiculoviruses - a review. *Parassitologia, Vol 33, Supplemento, December 1991: Proceedings of the First International Symposium on Phlebotomine Sandflies*, 143-150.
- Davidson, I. H. (1979) Studies of southern African sandflies (Diptera: Psychodidae, Phlebotominae), the subgenus *Sintonius* of *Sergentomyia* with description of a new subgenus. *Madoqua, Vol 2, 3*, 217-227.
- (1980) *Sergentomyia transvaalensis*, an aberrant Phlebotomine from southern Africa (Diptera: Psychodidae). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 43, 65-70.
- (1982) The taxon *Parvidens* (Diptera: Psychodidae, Phlebotominae) with description of a new species from Nambia. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 45, 105-108.
- (1983) The subgenus *Capensomyia* of *Sergentomyia* (Diptera: Phlebotominae), two new species from South Africa and Namibia, with a key to all known species. *Zeitschrift für Angewandte zoologie, Vol 70, 2*, 217-24.
- (1987) New species of the subgenus *Sergentomyia* (Diptera: Psychodidae, Phlebotominae) from southern Africa. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 50, 331-342.
- Depaquit, J., M. Grandadam, F. Fouque, P. Andry et C. Peyrefitte (2010) Arthropod-borne viruses transmitted by Phlebotomine sandflies in Europe: a review. *Euro Surveill, Vol 10, 15*, 1-8.
- Depaquit, J., S. Perrotey, G. Lecointre, A. Tillier, S. Tillier, H. Ferté, M. Kaltenbach, N. Léger (1998) Systématique moléculaire des Phlebotominae: Étude pilote. Paraphylie du genre *Phlebotomus*. *Comptes Rendus de la Academie de Sciences de Paris Sciences de la Vie*, 321, 849-855.
- Desjeux, P. & L. Waroquy (1981) Étude entomologique de 3000 phlébotomes (Diptera: Psychodidae) du Sénégal. Infestation spontanée par Trypanosomatidae. *Afrique Medicale*, 20, 347-349.
- Dougall, A. M., B. Alexander, D. C. Holt, T. Harris, A. H. Sultan, P. A. Bates, K. Rose & S. F. Walton (2011) Evidence incriminating midges (Diptera: Ceratopogonidae) as potential vectors of *Leishmania* in Australia. *International Journal for Parasitology*, 41, 571-579.
- Dvorak, V., J. Votypka, A. M. Aytekin, B. Alten & P. Volf (2011) Intraspecific variability of natural populations of *Phlebotomus sergenti*, the main vector of *Leishmania tropica*. *Journal of Vector Ecology*, 36, S49-S57.
- El-Hossary, S. (2006) Morphological characteristic for sand fly taxonomy. *Research and Training Center of diseases, Ain Shams University*, 1-25.
- El-Kammah, K. M. (1973) Studies of autogeny in *Phlebotomus* (Scopoli) (Diptera: Psychodidae). *Journal of Medical Entomology*, 10, 261-263.

- Fairchild, G. B. (1955) The relationships and classification of the Phlebotominae (Diptera: Psychodidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 48, 182-196.
- Feliciangeli, M. D. (2004) Natural breeding places of phlebotomine sandflies. *Medical and Veterinary Entomology*, 18, 71-80.
- Fontenille, D., M. Traorelamizana, J. Trouillet, A. Leclerc, M. Mondo, Y. Ba, J. P. Digoutte & H. G. Z. Zeller (1994) First isolations of arboviruses from Phlebotomine sand flies in West Africa. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 50, 570-574.
- Freitas, R. A. & T. V. Barrett (1999) *Lutzomyia derelicta* (Diptera: Psychodidae) a singular new Phlebotomine sand fly from an inselberg in northeastern Amazonia. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 94, 629-633.
- Gebre-Michael, T., J. B. Malone, M. Balkew, A. Ali, N. Berhe, A. Hailu & A. A. Herzi (2004) Mapping the potential distribution of *Phlebotomus martini* and *P. orientalis* (Diptera: Psychodidae), vectors of kala-azar in East Africa by use of geographic information systems. *Acta Tropica*, 90, 73-86.
- Geevarghese, G., V. A. Arankalle, R. Jadi, P. C. Kanojia, M. V. Joshi & A. C. Mishra (2005) Detection of chandipura virus from sand flies in the genus *Sergentomyia* (Diptera: Phlebotomidae) at Karimnagar District, Andhra Pradesh, India. *Journal of Medical Entomology*, 42, 495-496.
- Hall, R. D. & R. R. Gerhardt (2009) Flies (Diptera). *Medical and Veterinary Entomology*, 137-152.
- Hanson, W. J. (1961) The breeding places of *Phlebotomus* in Panama (Diptera: Psychodidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 54, 317-22.
- Heisch, R. B. & C. A. W. Guggisberg (1952) Notes on the identification of Kenya sandflies. *The East African Medical Journal*, Vol 10, 10, 423-432.
- Heisch, R. B., C. A. W. Guggisberg & C. Teesdale (1956) Studies in leishmaniasis in East Africa II. The sandflies of the Kitui kala-azar area in Kenya, with descriptions of six new species. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, Vol 50, 3, 209-226.
- Hennig, W. (1972) Insektenfossilien aus der interen Kreide. IV. Psychodidae (Phlebotominae), mit einer kritischen Uebersicht über das phylogenetische System der Familie und die bisher beschriebenen Fossilien (Diptera). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, 241, 1-69.
- Ilango, K. (2004) Phylogeny of the Old World Phlebotomine sandflies (Diptera: Psychodidae) with special reference to structural diversity of female spermathecae. *Oriental Insects*, 38, 419-461.
- Kaddu, J. B. (1986) *Leishmania* in Kenyan Phlebotomine sandflies. 3. Advances in the investigations of vectorial capacity and vector parasite relationship of various species of sandflies in Kenya. *Insect Science and Its Application*, 7, 207-212.
- Killick-Kendrick, R. (1979) Biology of *Leishmania* in Phlebotomine sandflies. *Biology of the Kinetoplastida*, 2, 396-460.

- (1985) Some epidemiological consequences of the evolutionary fit between Leishmaniae and their Phlebotomine vectors. *Bulletin of the Exotic Pathology Society*, 78, 747-755.
- (1990) Phlebotomine vectors of the leishmaniasis - a review. *Medical and Veterinary Entomology*, 4, 1-24.
- (1999) The biology and control of Phlebotomine sand flies. *Clinics in Dermatology*, 17, 279-289.
- Kirk, R. & D. J. Lewis (1946) Taxonomy of the Ethiopian sandflies (*Phlebotomus*). 1. Classification and synonymy. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 40, 34-51.
- Knudsen, A. B., D. J. Lewis, R. B. Tesh, A. Rudnick, J. Jeffrey & I. Singh (1979) Phlebotomine sandflies (Diptera: Psychodidae) from a primary hill forest in West Malaysia. *Journal of Medical Entomology*, 15, 286-291.
- Kruger, A., L. Struven, R. J. Post & M. Faulde (2011) The sandflies (Diptera: Psychodidae, Phlebotominae) in military camps in northern Afghanistan (2007-2009), as identified by morphology and DNA 'barcoding'. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 105, 163-176.
- Lane, R. P. (1993) Sandflies (Phlebotominae). *Medical Insects and Arachnids*, 78-119.
- Lawyer, P. G., P. M. Ngumbi, C. O. Anjili, S. O. Odongo, Y. B. Mebrahtu, J. I. Githure, D. K. Koech & C. R. Roberts (1990) Development of *Leishmania major* in *Phlebotomus dubosqui* and *Sergentomyia schwetzi* (Diptera: Psychodidae). *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 43, 31-43.
- Lewis, D. J. (1974) The biology of Phlebotominae in relation to leishmaniasis. *Annual Review of Entomology*, 19, 363-384.
- (1978) The phlebotomine sandflies (Diptera: Psychodidae) of the Oriental region. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 37, 217-343.
- (1982) A taxonomic review of the genus *Phlebotomus* (Diptera: Psychodidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 45, 121-209.
- (1987) Phlebotomine sandflies (Diptera: Psychodidae) from the Oriental region. *Systematic Entomology*, 12, 163-180.
- Lewis, D. J. & C. R. Domoney (1966) Sugar meals in Phlebotominae and Simuliidae (Diptera). *Proceedings of the Royal Entomological Society*, 41, 175-179.
- Lewis, D. J. & A. Mesghali (1961) A remarkable new Phlebotomine sandfly (Diptera: Psychodidae) from Iran. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, 30, 121-123.
- Lewis, D. J., D. G. Young, G. B. Fairchild & D. M. Minter (1977) Proposals for a stable classification of the Phlebotomine sandflies (Diptera: Psychodidae). *Systematic Entomology*, 2, 319-332.
- MacVicker, J. A. K., J. S. Moore, D. H. Molyneux & M. Maroli (1990) Honeydew sugars in wild-cought Italian Phlebotomine sandflies (Diptera: Psychodidae) as detected by high-performance liquid-chromatography. *Bulletin of Entomological Research*, 80, 339-344.

- Mukherjee, S., M. Q. Hassan, A. Ghosh, K. N. Ghosh, A. Bhattacharya & S. Adhya (1997) Short report: *Leishmania* DNA in *Phlebotomus* and *Sergentomyia* species during a kala-azar epidemic. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 57, 423-425.
- Munstermann, L. E. (2004) Phlebotomine sand-flies, the Psychodidae. *Biology of Disease Vectors*, 141-151.
- Mutinga, M. J., F. M. Kyai, C. Kamau & D. M. Omogo (1986) Epidemiology of leishmaniasis in Kenya. 3. Host preference studies using various types of animal baits at animal burrows in Marigat, Baringo district. *Insect Science and Its Application*, 7, 191-197.
- Mutinga, M. J., N. N. Massamba, M. Basimike, C. C. Kamau, F. A. Amimo, A. E. Onyido, D. M. Omogo & F. M. Kyai (1994) Cutaneous leishmaniasis in Kenya - *Sergentomyia garnhami* (Diptera: Psychodidae), a possible vector of *Leishmania major* in Kitui district - a new focus of the disease. *East African Medical Journal*, 71, 424-428.
- Newstead, R. (1911) The papataci flies (*Phlebotomus*) of the Maltese Islands. *Bulletin of Entomological Research*, 2, 47-78.
- Nitzulescu, V. (1931) Essai de classification des phlébotomes. *Annales de Parasitologie*, 3, 271-275.
- Parvizi, P. & A. Amirkhani (2008) Mitochondrial DNA characterization of *Sergentomyia sintoni* populations and finding mammalian *Leishmania* infections in this sandfly by using ITS-rDNA gene. *Iranian Journal of Veterinary Research*, 9, 9-18.
- Perfil'ev, P. P. (1968) Fauna of U.S.S.R., Diptera, Phlebotomidae (sandflies). *Academy of Sciences of the USSR, Zoological Institute, Vol 3, 2*, 1-363.
- Quate, L. W. (1964) *Phlebotomus* sandflies of the Paloich area in the Sudan (Diptera: Psychodidae). *Journal of Medical Entomology*, 3, 213-268.
- Rispail, P. & N. Leger (1998) Numerical taxonomy of Old World Phlebotominae (Diptera: Psychodidae). 2. Restatement of classification upon subgeneric morphological characters. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 93, 787-793.
- Rutledge, L. C. & R. K. Gupta (2009) Moth flies and sand flies (Psychodidae). *Medical and Veterinary Entomology*, 153-168.
- Schlein, Y., R. L. Jacobson & G. Messer (1992) *Leishmania* infections damage the feeding mechanism of the sandfly vector and implement parasite transmission by bite. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 89, 9944-9948.
- Schultz, M. G. (1968) A history of bartonellosis (Carrions disease). *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 17, 503-515.
- Secombe, A. K., P. D. Ready & L. M. Huddleston (1993) A Catalogue of Old World Phlebotomine sandflies (Diptera: Psychodidae, Phlebotominae). *Department of Entomology, The Natural History Museum*, 8, 1-57.

- Senghor, M. W., M. N. Faye, B. Faye, K. Diarra, E. Elguero, O. Gaye, A. L. Banuls & A. A. Niang (2011) Ecology of Phlebotomine sand flies in the rural community of Mont Rolland (Thies Region, Senegal): Area of transmission of canine leishmaniasis. *Plos One*, 6.
- Silva, O. S. & J. Grunewald (1999) Natural haematophagy of male *Lutzomyia sandflies* (Diptera: Psychodidae). *Medical and Veterinary Entomology*, 13, 465-466.
- (2000) Comparative study of the mouthparts of males and females of *Lutzomyia migonei* (Diptera: Psychodidae) by scanning electron microscopy. *Journal of Medical Entomology*, 37, 748-753.
- Sinton, J. A. (1927) Notes on some Indian species of the genus *Phlebotomus*, Part XX. The morphology of the buccal cavity in some species. *Indian Journal of Medical Research*, 15,29-32.
- (1928) The synonymy of the Asiatic species of *Phlebotomus*. *Indian Journal of Medical Research*, 16, 297-324.
- (1933) A new African sandfly - *Phlebotomus transvaalensis* n. sp. *Indian Journal of Medical Research*, 20, 879-881.
- Tesh, R. B. (1988) The genus phlebovirus and its vectors. *Annual Review of Entomology*, 33, 169-181.
- Theodor, O. (1935) A study of the reaction to phlebotomus bites with some remarks on "harara". *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 19, 273-284.
- (1948) Classification of the Old World species of the subfamily Phlebotominae (Diptera: Psychodidae). *Bulletin of Entomological Research*, 39, 85-115.
- (1958) Psychodidae-Phlebotominae. *Die Fliegen der Palaearktischen Region*, 9, 1-55.
- (1965) On the classification of American Phlebotominae. *Journal of Medical Entomology*, 2, 171-97.
- Theodor, O. & A. Mesghali (1964) On the Phlebotominae of Iran. *Journal of Medical Entomology*, 1, 285-300.
- Volf, P., J. Hostomska & I. Rohousova (2008) Molecular crosstalks in *Leishmania*-sandfly-host relationships. *Parasite-Journal De La Societe Francaise De Parasitologie*, 15, 237-243.
- Williams, P. (1993) Relationships of Phlebotomine sand flies (Diptera). *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 88, 177-183.

**sekundární citace:**

- Alexander, C. P. (1929) A revision of the American two-winged flies of the Psychodid sub-family Bruchomyiinae. *Proceedings of the United States National Museum*, 7, 1-9.
- Artemiev, M. M. & V. M. Neronov (1984) Distribution and ecology of sandflies of the Old World (genus *Phlebotomus*). *Institute of Evolutionary Morphology and Ecology of Animals, USSR Academy of Science*, 1-208.
- Barretto, M. P. (1955) Sobre a sistemática da subfamília Phlebotominae Rondani. *Revista Brasileira de Entomologia*, 3, 173.
- (1961) Subfamílias e gêneros neotropicais da família Psychodidae. *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia de São Paulo*, 14, 211.
- (1962) Novos subgêneros de *Lutzomyia* França, 1924 (Psychodidae, subfamília Phlebotominae). *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 4, 91.
- Duckhouse, D. A. (1973) Family Psychodidae. A catalog of the Diptera of the Oriental Region. *University Press of Hawaii, Vol 1*, 226-244.
- Eaton, A. E. (1895) Supplement to a synopsis of British Psychodidae. *Entomologist's monthly Magazine*, 6, 208-213.
- França, A. C. (1919) Observations sur le genre *Phlebotomus* I. *Brotéria, Série Zoológica*, 17, 102.
- França, A. C. & T. L. Parrot (1920). Introduction à l'étude systématique des diptères du genre *Phlebotomus*. *Bulletin of the Exotic Pathology Society*, 13, 695.
- (1921) Essai de classification des *Phlébotomes*. *Archives de l'Institut Pasteur de Africa Norte*, 1, 279.
- Githure, J. I., C. O. Anjili, P. M. Ngumbi, P. J. Mwanjumba, R. Lugalua, D. K. Koech, G. K. Kinoti (1995) Isolation and characterization of flagellates animal reservoirs from Masinga, Machakos district, Kenya. *African Journal of Health Science*, 2, 372-5.
- Grassi, B. (1907) Ricerche sui flebotomi. *Memories of the Italian Society of Natural Science*, 14, 353.
- Kertész, K. (1903) Katalog der Paläarktischen Dipteren. I. Orthorrhapha Nematocera. *Budapest*.
- Latreille, P. A. (1796) Précis des caractères génériques des Insectes disposés dans un ordre naturel. *Bordeaux*.
- (1825) Familles naturelles du règne animal. *Bailliére, Paris*.
- Loew, H. (1844) Beschreibung einiger neuen Gattungen der europäischer Dipterenfauna. *Stettiner entomologische zeitung*, 5, 114-130.
- (1862) Monographs of the Diptera of North America. Part I. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 6, 1-221.
- Manson-Bahr, P. E. C. (1971) Leishmaniasis. *International Review of Tropical Medicine*, 4, 123-40.
- Mutinga, M. J. & T. R. Odhiambo (1982) Studies on infection rates of human-baited anthropophilic sandflies, in Machakos District, Kenya. *Insect Science and Its Application*, 3, 211-214.

- Newman, E. (1834) Attempted division of British inset into natural orders. *Entomological Magazine*, 2, 379-431.
- Parrot, L. (1934) Notes sur les Phlébotomes. XI: Sur les Phlébotomes du groupe *minutus* et sur la classification des Phlébotomes en général. *Archives de l'Institut Pasteur de Algérie*, 12, 389.
- (1951) Notes sur les Phlebotomes LXI. A propos de classification. *Archives de l'Institut Pasteur de Algérie*, 29, 28-45.
- Rohdendorf, B. B. (1964) Historical development of Diptera. *Paleontological Institute, Trudy*, 100, 1-300.
- Rondani, C. (1840) Sopra una specie di insetto dittero. Memoria prima per servire alla ditteologia italiana. *Donati, Parma*.
- (1843) Species italicae generis Hebotomi, ex insectis dipteris: fragmentum septimum ad inveniendam dipterologiam italicam. *Annales de la Société Entomologique de France*, 1, 263-267.
- Ryanal, J. (1954) Les phlébotomes de France et leur distribution régionale. *Annales Parasitologie Humaine et Comparée*, 29, 297-323.
- Theodor, O. (1932) Ueber eine neue Methode zur Klassifizierung von Phlebotomen und ihre Bedeutung für das Studium der durch Phlebotomen übertragenen Krankheiten. *Archivo Zoologico, Torino*, 18, 1340.
- Tonnoir, A. L. (1922) Notes sur le genre *Nemopalpus* (Diptera: Psychodidae) et description d'une espèce nouvelle. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 62, 125-136.
- (1933) Descriptions of remarkable Indian Psychodidae and their early stages, etc. *Records of the Indian Museum*, 35, 53.
- Walker, F. (1848) List of the specimens of Dipterous insects in the collection of the British Museum. Part I. *British Museum, London*.
- (1851) Insecta Britannica. Diptera 1. *Reeve & Benham, London*.
- Zetterstedt, J. W. (1850) Diptera scandinavica disposita et descripta. *Lundae*, 9, 3367-3710.