Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie

Doktorský studijní program: Zoologie

Autoreferát disertační práce

Fylogeografie a ekologie štěnic rodu *Cimex* (Heteroptera: Cimicidae) v Evropě; evoluce taxonů a hostitelské specializace

Ondřej Balvín

Školitel: Doc. RNDr. Jitka Vilímová, CSc.

Praha, 2013

Abstrakt

U parazitických organismů lze pro jejich komplexní vztah s hostitelem nalézt neobvyklé a zajímavé mechanismy diverzifikace a speciace. Štěnice rodu *Cimex* (Heteroptera: Cimicidae) jsou jedna z obligátně ektoparazitických krevsajících skupin hmyzu. Na rozdíl od většiny ektoparazitů štěnice zaujaly strategii skrytého života v úkrytu hostitele, jehož tělo využívají pouze k potravě a transportu. Výhodu vyhnutí se konkurenci s jinými ektoparazity vyvažuje potřeba zvláště stabilního zdroje potravy, pro nějž si štěnice vybírají sociální hostitele žijící v koloniích. Nejčastějšími a také původními hostiteli štěnic jsou netopýři.

Spektrum hostitelů jednotlivých druhů je často spíše široké. Morfologická analýza skupiny druhů *Cimex pipistrelli* ovšem prokázala rozdíly mezi štěnicemi z různých druhů netopýrů a poukázala tak na potřebu určité míry adaptace na jednotlivé hostitele. Mitochondriální DNA ale rozdíly v morfologii nereflektovala. Takto podmíněná morfologická variabilita zřejmě stála za popisem celkem tří evropských druhů skupiny *C. pipistrelli*, z nichž dva byly prokázány za neplatné.

Štěnice jsou schopné sát na hostitelích značně vzdálených od zástupců jejich obvyklého hostitelské spektra. Dlouhodobé přežití ale vyžaduje velkou míru přizpůsobení, jehož vývoj může být v konfliktu s tokem genů z populací na původních hostitelích. Štěnice domácí *Cimex lectularius* parazituje vedle netopýrů i člověka. Na základě divergence v mitochondriální i jaderné DNA a morfologii bylo zřejmé, že evoluce štěnic z netopýrů a člověka se minimálně po několik desítek tisíc let ubírá nezávislými cestami a v současné době, a to i přes synantropii netopýrů, z nichž pocházejí zpracované vzorky, nedochází k žádnému toku genů.

Přechody z netopýrů na ptáky také vedly opakovaně ke zvýšení biodiverzity štěnic. Mitochondriální DNA naznačila, že každý z druhů

původního rodu *Oeciacus* asociovaný s vlaštovkovitými ptáky mohl vzniknout nezávislým přechodem z netopýrů. Tyto druhy jsou ale každopádně vnitřní skupinou rodu *Cimex*. Na první pohled viditelný rozdíl mezi druhy rodu *Cimex* a původního rodu *Oeciacus* je tak pouze důsledkem jejich rozdílné hostitelské specializace.

Úvod

Štěnice (Heteroptera: Cimicidae) jsou jedna z mnoha specializovaných haematofágních skupin ektoparazitů teplokrevných živočichů. Na rozdíl od většiny ostatních skupin nejsou pevně svázány s tělem hostitele a většinu času tráví v refugiích v jeho úkrytu (obr. 1), kde i přezimují. Tělo hostitele vyhledávají za účelem potravy a pravděpodobně také pasivního transportu do nových lokalit (Heise 1988, Balvín et al. 2012b).

Vzhledem ke své strategii úkrytového parazita si štěnice vybírají hostitele žijící v uzavřených hnízdech nebo prostorách a ve většině případů hostitele sociální nebo alespoň koloniální. Původními hostiteli štěnic jsou netopýři (Horváth 1913) a dosud jsou s nimi svázány asi dvě třetiny známých druhů. Ostatní štěnice se specializují na ptáky, zejména ze skupin koloniálních vlaštovek a rorýsů z čeledí Hirundinidae a Apodiidae. Podle Usingera (1966) došlo v rámci čeledi Cimicidae k přechodu z netopýrů na ptáky nejméně ve čtyřech nezávislých událostech. U dvou druhů (*Cimex hemipterus, C. lectularius*), možná ještě třetího (*Leptocimex vespertilionis*) asociovaných s netopýry se vyvinuly populace specializované na člověka.

V rámci čeledi Cimicidae jsou druhy rodů *Cimex* a *Oeciacus* nejvýznamnějšími parazity netopýrů a ptáků v holarktické oblasti. Byly považovány za sesterské, nicméně odlišné skupiny na základě morfologie a hostitelské specializace (Usinger 1966). V rodu *Oeciacus* byly popsány tři druhy (Péricart 1972) specializované na vlaštovkovité ptáky. Rod *Cimex* zahrnuje čtyři morfologicky definované skupiny druhů (Usinger 1966). Dvě zahrnují druhy parazitující vedle netopýrů také člověka (*C. lectularius, C. hemipterus*). Další skupiny, jedna palearktická a jedna nearktická, jsou svázané výlučně s netopýry.

V rámci palearktické skupiny druhů žijících na netopýrech *Cimex pipistrelli* byly z Evropy popsány tři druhy (*C. pipistrelli, C. dissimilis, C. stadleri*). Někteří autoři (Hedicke 1935, Usinger 1966, Wagner 1967) uznávali

všechny tři druhy za platné, někteří pokládali *C. stadleri* za synonymum *C. dissimilis* (Stichel 1959, Péricart 1972) a někteří akceptovali pouze jeden druh (Wendt 1941, Povolný 1957, Lansbury 1961). Ovšem pouze někteří z těchto autorů (Wendt 1941, Usinger 1966) argumentovali na základě reprezentativního vzorku. Navíc, přestože byla morfologická variabilita v závislosti na hostiteli diskutována v kontextu štěnice domácí *C. lectularius* (Johnson 1939, Usinger 1966), tato myšlenka v diskuzi o platnosti druhů skupiny *C. pipistrelli* vůbec nezazněla.

Štěnici domácí jako parazitu člověka bylo věnováno v literatuře mnoho prostoru. Mnohé studie se věnují její fyziologii a chování (např. Johnson 1941, Aboul-Nasr & Erakey 1967, Pfiester et al. 2009). Tyto studie doplňují experimenty s její praktickou kontrolou (např. Feroz 1969, Anderson et al. 2009, Kilpinen et al. 2011). Méně prostoru je věnováno historii štěnice jako lidského parazita. Usingerovu domněnku (1966), že štěnice přešla na člověka v jeskyních pravděpodobně na Středním Východě doplňuje nález možné autochtonní populace v jeskyni v Afghánistánu (Povolný & Usinger 1966).

Štěnice domácí provázela člověka minimálně po několik posledních tisíciletí (Panagiotakopulu & Buckland 1999), ale vážným problémem se stala v období první světové války. Do té doby se datuje rozvoj chemických prostředků kontroly, který ve 40. a 50. letech 20. století vyvrcholil praktickou eradikací štěnice v západním světě pomocí DDT (Reinhardt & Siva-Jothy 2007). Během 90. let se ale štěnice do těchto oblastí vrátila a minimálně ve velkých městech USA se stala pravidelným obyvatelem domácností. Molekulární studie ukazující na zdroje a příčiny této expanze se však objevily až v posledních letech (Szalanski et al. 2008, Booth et al. 2012, Saenz et al. 2012).

Štěnice jsou pro svůj unikátní způsob parazitického života a vazbu na zajímavé sociální hostitele včetně člověka vděčným objektem studia dokládajícím diverzitu možných cest evoluce. O jejich ekologii však stále existuje minimum informací omezených hlavně na druhy vázané na člověka.

Nejasnosti v taxonomii některých skupin pak dokládají limity aplikace přístupů tradiční zoologické systematiky na ektoparazitické organismy formované vztahy s různými hostiteli.

Obr. 1. Agregace štěnic v refugiu v kolonii netopýrů. Točník, ČR. Foto O. Balvín.

Cíle práce

1. Vyřešení taxonomie evropských druhů skupiny *Cimex pipistrelli* prostřednictvím revize diagnostických morfologických znaků a molekulárních markerů. Stanovení populační struktury a variace fenotypu druhů skupiny *C. pipistrelli* v závislosti na geografii a hostitelských druzích netopýrů.
2. Zjištění historie hostitelské specializace štěnice domácí *Cimex lectularius* na netopýrech a člověku. Stanovení fenotypové diferenciace štěnice domácí v závislosti na hostiteli. Vyšetření populační struktury populací štěnice na člověku a netopýrech a testování jejich vzájemného kontaktu.
3. Návrh možné fylogeneze druhů rodu *Cimex* a jejich hostitelské specializace. Revize diagnostických morfologických znaků.
4. Rozšíření znalosti ekologie studovaných taxonů, zejména druhu *C. lectularius* a skupiny *C. pipistrelli*: mechanismy šíření štěnic, spektrum hostitelů a hostitelské preference. Revize geografického rozšíření studovaných druhů.

Metodika

S žádostí o pomoc se sběrem materiálu bylo navštíveno několik mezinárodních chiropterologických konferencí a řada setkání České společnosti pro ochranu netopýrů (ČESON) a Spoločnosti pre ochranu netopierov na Slovensku (SON). Velká část materiálu byla shromážděna za účasti autora na pravidelném monitoringu kolonií prováděném chiropterology. Další materiál byl nasbírán samotnými odborníky v koloniích nebo z netopýrů odchycených do sítě. Materiál štěnic z vlaštovkovitých ptáků byl nasbírán ornitology v příslušných regionech. Štěnice domácí z lidských obydlí byla vzorkována prostřednictvím deratizačních firem.

Sekvence dvou studovaných regionů mitochondriální DNA (mtDNA) byly pro studium populační struktury druhu *C. lectularius* a skupiny *C. pipistrelli* zpracovány standardními metodami populační genetiky (AMOVA, Network), ale v případě *C. lectularius* byly použity i přístupy založené na recentních modelech evoluce (Isolation with Migration Model). Genotypy *C. lectularius* získané analýzou 20 mikrosatelitových lokusů byly porovnávány pomocí mnoha populačně genetických analýz (např. STRUCTURE, Factorial Correspondence Analysis, Genetic Landscape Analysis). Pro rekonstrukci fylogeneze bylo kromě mtDNA použito i několik jaderných lokusů. Jejich analýzy vždy zahrnuly několik rozdílných modelů a výsledky byly srovnány.

Variabilita fenotypu byla studována pomocí detailní analýzy velkého počtu znaků (40-60). Získaná data byla analyzována standardními statistickými postupy: PCA (Principal Component Analysis) a následný test faktor scores vzorků na jednotlivých osách pomocí ANOVA (Analysis of Variance) a post hoc testů pro testování párových rozdílů. Hodnoty jednotlivých diagnostických znaků byly srovnávány regresní analýzou z důvodu odfiltrování vlivu celkové velikosti těla (ANCOVA - Analysis of Covariance).

Výsledky a diskuze

Skupina Cimex pipistrelli

Ze skupiny *Cimex pipistrelli* bylo zpracováno celkem 225 jedinců odebraných ze 69 kolonií netopýrů a ze 44 netopýrů odchycených do sítě v 13 evropských zemí a Libanonu (Balvín et al. 2013a). Na základě 42 polymorfních míst v mitochondriálním genu cytochrom oxidáza podjednotka I (COI) bylo rozlišeno 28 haplotypů, které kromě jednoho odlehlého haplotypu z oblasti Uralu v Rusku tvořily dvě kompaktní skupiny.

Morfologická analýza odhalila v diagnostických znacích na materiálu představujícím jednu nebo druhou skupinu haplotypů takovou variabilitu, že bylo možné v rámci obou skupin identifikovat všechny tři popsané druhy. Je tedy zřejmé, že původně popsané druhy nemají ve své morfologické definici žádnou taxonomickou hodnotu. Tento závěr je v souladu s některými z předešlých studií (Wendt 1941, Povolný 1957). Usinger (1966) ovšem zmiňuje výsledek hybridizačního testu mezi dvěma evropskými populacemi prokazující existenci alespoň dvou samostatných druhů. Na základě analýzy morfologie a sekvencí čtyř jaderných genů nebyl však Usingerův závěr, který byl navíc postavený na vágně popsaném experimentu, potvrzen.

Morfologická analýza ovšem ukázala výraznou diferenciaci fenotypu skupin štěnic z různých hostitelských druhů netopýrů, která se ale neodrazila v mitochondriální DNA. Jelikož tok jaderných genů mezi koloniemi různých druhů netopýrů nebyl znám, nebylo možné říct, zda jsou rozdíly ve fenotypu štěnic způsobené lokální adaptací nebo fenotypovou plasticitou.

Štěnice domácí Cimex lectularius

Do iniciální studie štěnice domácí (Balvín et al. 2012a) bylo zahrnuto 189 jedinců z 91 lokalit ze 14 evropských zemí rovnoměrně zastupující populace z člověka a netopýrů. Při rekonstrukci sekvencí mtDNA (COI a ribosomální

podjednotka 16S) z výstupů čtení z jednoho a druhého směru DNA pro jedince a při alignmentu jedinců ze stejných lokalit nebyly zaznamenány žádné podezřelé inkonsistence a elekroferogramy nebyly studovány do detailu. Bohužel tak byla přehlédnuta široce rozšířená heteroplasmie (Balvín & Vilímová manuskript). Na základě později vyšetřených vzorků (celkem 628 jedinců z 211 lokalit z 20 zemí) bylo z čistých sekvencí rozlišeno celkem 36 haplotypů (Balvín & Vilímová manuskript); všech 21 haplotypů rozlišovaných v iniciální studii bylo potvrzeno.

Přes možnou nepřesnost některých populačně genetických analýz poukazují výsledky studia mtDNA na několik zřejmých skutečností. Populace štěnice domácí na člověku a netopýrech mají společnou historii, ale jsou po dlouhou dobu izolované. Časový odhad divergence populací štěnic na člověku a netopýrech byl stanoven na 240 tisíc let s konfidenčním intervalem definovaným 90% nejvyšší posteriorní pravděpodobnosti 100 – 900 tisíc let. S ohledem na nepřesnost výpočtu vzhledem k heteroplasmii a možnou zvýšenou mutační rychlost mtDNA u parazitů (např. Johnson et al. 2003) lze ale s jistotou říci, že jde minimálně o desítky tisíc let. Historie asociace člověka a štěnice je tak mnohem starší než nejstarší doklady (Panagiotakopulu & Buckland 1999).

Analýza 20 mikrosatelitových lokusů 757 jedinců ze 103 lokalit ze 13 evropských zemí (Booth et al. manuskript) hlubokou divergenci štěnice domácí na lidech a na netopýrech potvrdila. Mezi těmito populacemi nebyl zjištěn žádný recentní tok genů. Na populaci z člověka je tak možné pohlížet jako na nově vznikající druh. Studie také poukázala na výrazně vyšší diverzitu štěnic v jednotlivých koloniích netopýrů než ve vzorcích z lidských příbytků. Tento rozdíl pravděpodobně reflektuje 1) zavlékání štěnic do lidských příbytků ve velmi malém počtu a jejich obvyklé rychlé vyhubení a 2) transport štěnic mezi stabilními populacemi v jednotlivých koloniích netopýrů.

Štěnice domácí na netopýrech a lidech vykazují výrazně odlišné fenotypy (Balvín et al. 2012a). Nejvýraznější rozdíly poukazují na možný adaptivní

význam konkrétních znaků. Je možné, že například delší a štíhlejší nohy se u štěnice vyvinuly v reakci na nově objevenou možnost aktivní disperze mezi lidskými obydlími, která nebyla mezi v přírodě roztroušenými koloniemi netopýrů možná.

Mezi vzorky štěnice domácí z netopýrů druhů *Myotis myotis* a *M. emarginatus* žádný morfologický rozdíl zjištěn nebyl. Tento výsledek je v kontrastu s diferenciací štěnic skupiny *C. pipistrelli* mezi různými hostiteli (Balvín et al. 2013a). Zde se ovšem štěnice lišily mezi hostiteli s rozdílnou ekologií. Minimálně úkrytová ekologie *M. myotis* a *M. emarginatus* je velmi podobná, je tedy možné, že fenotyp štěnic je závislý spíše na ekologii, případně charakteru úkrytu hostitele, než na jeho fyzických parametrech.

***Evoluce druhů rodů* Cimex**

Druhy rodu *Oeciacus* byly původně použity jako outgroup pro fylogenetickou studii rodu *Cimex*, neboť tyto dva taxony byly pokládány za sesterské (Usinger 1966). Analýza sekvencí genů COI a 16S, stejně jako několika jaderných lokusů ukázala, že rod *Oeciacus* je vnitřní skupinou rodu *Cimex* příbuznou skupině *C. pipistrelli* (Balvín et al. 2013b). Rozdílný fenotyp rodů *Cimex* a *Oeciacus* je tak dán rozdílnou hostitelskou specializací, nikoliv fylogenetickou vzdáleností. Rod *Oeciacus* byl stanoven mladším synonymem rodu *Cimex*.

Analýza mitochondriálních markerů navíc nasvědčovala tomu, že skupina druhů asociovaná s vlaštovkovitými ptáky, tedy původní rod *Oeciacus* spolu s pravděpodobným novým druhem z Japonska, je buď polyfyletická, nebo parafyletická vzhledem ke skupině *C. pipistrelli*. Je tedy pravděpodobné, že buď každý z druhů asociovaných s ptáky vznikl nezávisle změnou hostitele, nebo skupina *C. pipistrelli* vznikla v rámci skupiny druhů asociovaných s ptáky zpětným přechodem na netopýry. Oba scénáře zahrnují nápadnou konvergenci fenotypu. Podpora monofylie druhů asociovaných s vlaštovkovitými ptáky na základě jaderných lokusů nebyla silná.

Fylogenetická analýza potvrdila identitu čtyř tradičních morfologicky definovaných skupin rodu *Cimex*. Vztahy mezi nimi však nebyly uspokojivě vyřešeny. Pouze *C. hemipterus* byl navržen příbuzným skupině *C. pipistrelli*, tedy i druhům asociovaným s ptáky.

Disperzní ekologie štěnic

Během sběru materiálu pro populačně genetické a fylogenetické studie bylo shromážděno také značné množství štěnic nalezených na netopýrech mimo kolonii (obr. 2, Balvín et al. 2012b). Téměř všechny takto nalezené štěnice byly dospělé, navíc v 72% samičího pohlaví. Dospělá štěnice má po transportu na novou lokalitu mnohem větší šanci na podíl na založení nové populace. Samice, pokud je spářená, může novou populaci založit sama. Převaha dospělých štěnic nalezených na netopýrech mimo kolonii je v kontrastu se strukturou populace v koloniích, kde mnohdy převažují larvy. Je pravděpodobné, že dospělé štěnice se ocitají na těle netopýrů záměrně za účelem disperze, nikoliv pouze náhodou, kdy netopýr opustí úkryt spolu se sající štěnicí. Zastoupení štěnic na netopýrech odchycených mimo kolonii v našem materiálu je v souladu s předchozími studiemi, z nichž některé (Loye 1985, Heise 1988) myšlenku úmyslné pasivní disperze již formulovaly.

Ovšem žádná z těchto studií se nepozastavila nad naprostou převahou netopýrů rodu *Nyctalus* přenášející štěnice mezi koloniemi vhledem k zastoupení druhů odchytávaných netopýrů. Z netopýrů rodu *Nyctalus* pochází 82% nálezů v našem materiálu, v předchozích studiích je tato převaha ještě nápadnější. Z netopýrů rodu *Pipistrellus* pochází 11% našich nálezů, z ostatních druhů jde o jednotlivé nálezy. Je možné, že se chování štěnic na jednotlivých druzích netopýrů liší a to zřejmě v závislosti na rozdílné ekologii netopýrů. Druhy rodu *Pipistrellus* a zejména rodu *Nyctalus* používají během sezóny i během jedné noci více úkrytů. Pro štěnice je proto výhodné s netopýry cestovat. Mnohé druhy rodu *Myotis* jsou naproti tomu obvykle věrné svým úkrytům a

štěnice, která s netopýrem vylétne, se s velkou pravděpodobností vrátí do stejného úkrytu.

Obr. 2. Štěnice nalezená na křídle netopýra. Balvín et al. (2012b), Foto M. Celuch.

Spektrum hostitelů a biogeografie štěnic

Materiál použitý v populačně genetických a fylogenetických studiích přinesl také cenné informace o vztazích s hostiteli a geografickém rozšíření štěnic (Balvín et al. 2013c). Druh *Cimex lectularius* byl z Evropy dosud znám z 11 netopýřích druhů. Byl potvrzen na pěti z nich a nově nalezen na dvou dalších. Druhy skupiny *C. pipistrelli* byly známé z 16 evropských druhů netopýrů. Byly potvrzeny u osmi z nich a nově nalezeny u jednoho dalšího.

V oblasti střední Evropy byly druhy *Cimex lectularius* i skupina *C. pipistrelli* prokázány jako druhy pravidelně se vyskytující v koloniích mnoha druhů netopýrů. Kolonie byly podrobně studovány také v Bulharsku a Srbsku (Simov et al. 2006, Balvín et al. 2013c), kde byly štěnice nalézány jen ojediněle. V případě štěnice *C. lectularius*, která u netopýrů na Balkáně chybí zcela, je možné, že je její rozšíření limitované ekologií jejích hlavních hostitelských druhů netopýrů. Ty zde tvoří kolonie v jeskyních, které jsou pro štěnice příliš

vlhké a chladné (Simov et al. 2006). V případě skupiny *C. pipistrelli* s bohatším spektrem běžných hostitelů není důvod vzácného výskytu zřejmý. Všechny záznamy z jižní Evropy pochází z druhu *Nyctalus noctula*, který se zde nerozmnožuje a může tak jít o náhodné zavlékání štěnic z jeho mateřských kolonií na severu spíše než o tvorbu trvalých populací.

Skupina *Cimex pipistrelli* byla nově nalezena ve Španělsku, Ukrajině a Libanonu. Známé rozšíření *C. lectularius* na netopýrech nově zahrnuje Maďarsko, Švýcarsko a Ukrajinu

.

Závěry

- Evropské druhy skupiny *Cimex pipistrelli* popsané pomocí morfologických znaků byly prokázány za neplatné. Na území Evropy byly zjištěny dvě mitochondriální haploskupiny, které mohou představovat samostatné druhy. Ani nukleární DNA ani morfologie jejich existenci ale nepodpořila.
- Ve skupině *C. pipistrelli* byla zjištěna diferenciace fenotypu v závislosti na hostitelském druhu netopýra. V mitochondriální DNA se tato diferenciace neodrazila.
- Na základě mitochondriální i jaderné DNA byla zjištěna hluboká divergence mezi populacemi štěnice domácí (*Cimex lectularius*) na člověku a na netopýrech. Po přechodu štěnice z netopýrů na člověka došlo k izolaci těchto populací minimálně před několika desítkami tisíc let. V současné době mezi nimi nedochází k žádnému toku genů a lze je chápat jako samostatné druhy.
- Štěnice domácí z jednotlivých kolonií netopýrů jsou z důvodu stability kolonií a kontaktu mezi nimi výrazně geneticky diverzifikovanější než štěnice z jednotlivých lidských obydlí, které jsou zpravidla brzy hubeny.
- Morfologická diferenciace štěnice domácí na člověku a netopýrech poukázala na potenciálně adaptivní změny fenotypu v populaci na člověku, spojené například s jinými možnostmi disperze.
- Rod *Oeciacus*, zahrnující druhy žijící na vlaštovkovitých ptácích, byl na základě sekvencí mitochondriálních i jaderných genů shledán vnitřní skupinou rodu *Cimex* a stanoven jeho mladším synonymem. Diagnostické morfologické znaky rodů, které jsou nadále použitelné k determinaci druhu, jsou tak důsledkem rozdílné hostitelské specializace, nikoliv fylogenetické vzdálenosti.

- Naprostá převaha dospělců většinou samičího pohlaví mezi štěnicemi odchycenými na netopýrech mimo kolonii naznačila, že štěnice cestují na těle netopýrů záměrně, nikoliv pouze náhodou, kdy netopýr opustí kolonii se sající štěnicí. Je navíc možné, že toto disperzní chování štěnic je různé na různých druzích netopýrů pravděpodobně jako adaptace na jejich rozdílnou ekologii.
- Byla revidována znalost geografického rozšíření a spektra hostitelů druhu *Cimex lectularius* i skupiny *C. pipistrelli.* Tyto taxony byly nově nalezeny v několika zemích a na několika druzích netopýrů.

Seznam použité literatury

Práce označené * jsou zahrnuté v disertační práci.

Aboul-Nasr, A.E., Erakey, M.A.S. (1967) On the behaviour and sensory physiology of the bed-bug, I. Temperature reactions. *Bulletin de la Société Entomologique d'Egypte* 51: 43-53.

Anderson, J.F., Ferrandino, F.J., McKnight, S., Nolen, J., Miller, J. (2009) A carbon dioxide, heat and chemical lure trap for the bedbug, *Cimex lectularius*. *Medical and Veterinary Entomology* 23: 99–105.

* Balvín, O., Munclinger, P., Kratochvíl, L., Vilímová, J. (2012a) Mitochondrial DNA and morphology show independent evolutionary histories of bedbug *Cimex lectularius* (Heteroptera: Cimicidae) on bats and humans. *Parasitology Research* 111: 457-469.

* Balvín, O., Ševčík, M., Jahelková, H., Bartonička, T., Orlova, M., Vilímová, J. (2012b) Transport of bugs of the genus *Cimex* (Heteroptera: Cimicidae) by bats in western Palaearctic. *Vespertilio* 16: 43-54.

* Balvín, O., Kratochvíl, L., Vilímová, J. (2013a) Batbugs (*Cimex pipistrelli* group, Heteroptera: Cimicidae) are morphologically, but not genetically differentiated among bat hosts. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* in press.

* Balvín, O., Roth, S., Vilímová, J. (2013b) Molecular evidence places the swallow bug genus *Oeciacus* within the bat and bed bug genus *Cimex* (Heteroptera: Cimicidae). *Systematic Entomology* submitted.

* Balvín, O., Bartonička, T., Simov, N., Paunovic, N., Vilímová, J. (2013c) Distribution and host relations of species of the genus *Cimex* on bats in Europe. Manuscript for submission to *Vespertilio*: 17.

* Balvín, O., Vilímová, J. Indication for frequent paternal inheritance of mitochondria in the bed bug (Heteroptera: Cimicidae: *Cimex lectularius*). Manuscript for submission to *Molecular Ecology*.

* Booth, W., Balvín, O., Shall, C., Vargo, E.L., Vilímová, J. Host type differentiation drives deep divergence in the common bed bug, *Cimex lectularius*. Manuscript for submission to *Molecular Ecology*.

Booth, W., Saenz, V.L., Santangelo, R.G., Schal, C., Vargo, E.L. (2012) Molecular markers reveal infestation dynamics of the bed bug, *Cimex lectularius*, in apartment buildings. *Journal of Medical Entomology* 49: 535-546.

Feroz, M. (1969) Toxological and genetical studies of organophosphorus-resistance in *Cimex lectularius* L. *Bulletin of Entomological Research* 59 (1968): 377-382.

Hedicke, H. (1935) 1. Unterordnung: Ungleichflügler, Wanzen, Heteroptera. Quelle&Meyer, Leipzig. 15-111 pp.

Heise, G. (1988) Zum Transport von Fledermauswanzen (Cimicidae) durch ihre Wirte. *Nyctalus* 2: 469-473.

Horváth, G. (1913) La distribution géographique des cimicides et l´origine des punaises des lits. Pp.: 294–299 in: Joubin L. (ed.) Éxtrait du IXe Congres International de Zoologie, 25–30 March. Monaco, 928 pp.

Johnson, C.G. (1939) Taxonomic characters, variability, and relative growth in *Cimex lectularius* L. and *C. columbarius* Jenyns (Heteropt. Cimicidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 89: 543-568.

Johnson, C.G. (1941) The ecology of the bed-bug, *Cimex lectularius* L., in Britain. *Journal of Hygiene* 41: 345-361.

Johnson, K.P., Cruickshank, R.H., Adams, R.J., Smith, V.S., Page, R.D.M., Clayton, D.H. (2003) Dramatically elevated rate of mitochondrial substitution in lice (Insecta: Phthiraptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26: 231–242.

Kilpinen, O., Kristensen, M., Jensen, K.M.V. (2011) Resistance differences between chlorpyrifos and synthetic pyrethroids in *Cimex lectularius* population from Denmark. *Parasitology Research* 109: 1461-1464.

Lansbury, I. (1961) Comments on the genus *Cimex* (Hem. Het. Cimicidae) in the British Isles. *The Entomologist* 94: 133-134.

Loye, J.E. (1985) The life history and ecology of the cliff swallow bug, *Oeciacus vicarius* (Hemiptera: Cimicidae). *Entomologie médical et parasitologique* 23: 133-139.

Panagiotakopulu, E., Buckland, P.C. (1999) *Cimex lectularius* L., the common bed bug from Pharaonic Egypt. *Antiquity* 73: 908-911.

Péricart, J. (1972) Hémipteres - Anthocoridae, Cimicidae et Microphysidae de l´Ouest-Paléarctique. Masson et Cie Éditeurs, Paris, France. 402 pp.

Pfiester, M., Pereira, M.H., Koehler, P.G. (2009) Efffect of population structure and size on aggregation behavior of the bed bug *Cimex lectularius* L. *Journal of Medical Entomology* 46: 1015-1020.

Povolný, D. (1957) Kritická studie o štěnicovitých (Het. Cimicidae) v Československu. [Review study on cimicids (Het. Cimicidae) in Czechoslovakia] (in Czech). *Zoologické listy, Folia Zoologica* 6 (10): 59-80.

Povolný, D., Usinger, R.L. (1966) The discovery of a possibly aboriginal population of the bed bug (*Cimex lectularius* Linnaeus, 1958). *Acta Musei Moraviae, Scientae naturales* 51: 237-242.

Reinhardt, K., Siva-Jothy, M.T. (2007) Biology of the Bed Bugs (Cimicidae). *Annual Rewiev of Entomology* 52: 351-374.

Saenz, V.L., Booth, W., Schal, C., Vargo, E.L. (2012) Genetic analysis of bed bug (*Cimex lectularius* L.) populations reveals small propagule size within individual infestations but high genetic diversity across infestations from the eastern U.S. *Journal of Medical Entomology* 49: 865-875.

Simov, N., Ivanova, T., Schunger, I. (2006) Bat-parasitic *Cimex* species (Hemiptera: Cimicidae) on the Balkan Peninsula, with zoogeographical remarks on *Cimex lectularius,* Linnaeus. *Zootaxa* 2006: 59-68.

Stichel, W. (1959) Illustrierte Bestimmungstabellen der Wanzen, II. Europa (Hemiptera-Heteroptera Europae). Berlin. 65-96 pp.

Szalanski, A.L., Austin, J.W., McKern, J.A., Steelman, C.D., Gold, R.E. (2008) Mitochondrial and ribosomal Internal Transcribed Spacer 1 diversity of *Cimex lectularius* (Hemiptera: Cimicidae). *Journal of Medical Entomology* 45: 229-236.

Usinger, R.L. (1966) Monograph of Cimicidae. Entomological Society of America, Washington, D.C., United States. i-xi + 585 pp.

Wagner, E. (1967) Wanzen oder Heteropteren II. Cimicomorpha. Gustav Fischer Verlag, Jena. 179 pp.

Wendt, A. (1941) Über *Cimex pipistrelli* Jenyns und seine Formen (Hex., Rhynchota). *Zeitschrift für die Parasitenkunde* 12: 259-272.

Životopis

Narozen: 28. června 1983 v Praze.

Adresa: Karlova Univerzita, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie, Viničná 7, 128 44, Praha 2, tel. +420221951836; fax: +420221951841.

Domácí adresa: Vybíralova 934, 19800, Praha 9, tel.: +420737400238.

Email: o.balvin@centrum.cz

Vzdělání

1994 – 2002: Gymnázium Jana Keplera, Praha.

2002-2008: Magisterské studium biologie na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy v Praze ve specializaci zoologie: entomologie zakončené obhajobou diplomové práce s názvem „Revize druhů rodu *Cimex* (Heteroptera: Cimicidae) ve střední Evropě" (školitel: Doc. RNDr. Jitka Vilímová, CSc.).

2008 až dosud: postgraduální studium na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy v Praze ve specializaci zoologie: entomologie.

Ostatní výzkumné aktivity

- Kontinuální faunistický výzkum řádů Orthoptera a Heteroptera v České republice. Účast v mnoha inventarizačních a EIA (Environmental Impact Assessment) průzkumech jako specialista na tyto řády.
- Monitoring invazní kobylky Meconema meridionale v České a Slovenské republice.

Granty a ocenění

- Granty Ministerstva školství, výchovy a sportu č. MSM 0021620828 (do 2011) a č. SVV-2013-267 201 (od 2012).
- Granty Grantové agentury Karlovy Univerzity č. 122/2006/B-BIO/PrF (2006-2008) a č. 2010/45610 (2010-1012).
- Cena časopisu Živa za nejlepší článek do 25 let (2009).

- Nils Møller Andersen Award za příspěvek na 4th Meeting of International Heteropterists' Society (Tianjin, Čína, červenec 2010) pokrývající účast.
- Michail Josifov Award za studentský příspěvek na 6th European Hemiptera Congress, (Blagoevgrad, Bulgaria, červen 2012).

Výzkumné pobyty a účast na konferencích

- Velká Británie (2006): British Museum of Natural History, Londýn a Oxford University Museum of Natural History: studium typového a jiného materiálu. Okolí Bournemouthu: sběr štěnic v koloniích netopýrů.
- Bulharsko: Primorsko, Červen, jeskyně Devetaška (2006): sběr štěnic v koloniích netopýrů. Blagoevgrad (2012): 6th European Hemiptera Congress, aktivní účast (přednáška).
- Itálie: Ivrea (2007): 4th European Hemiptera Congress, aktivní účast (poster).
- Česká republika: České Budějovice (2008), Praha (2011), Olomouc (2012): Zoologické dny, aktivní účast (postery). Praha (2010): 15th International Bat Research Conference in Prague, aktivní účast (přednáška, poster).
- Hungary (2009): Aggtelek a okolí: sběr štěnic v koloniích netopýrů. Velence: 5th European Hemiptera Congress, aktivní účast (přednáška).
- Čína (2010): Tianjin: 4th Meeting of International Heteropterists' Society, aktivní účast (přednáška). Guilin a okolí: sběr štěnic v koloniích netopýrů.
- Slovenská republika (2010, 2011): sběr štěnic v koloniích netopýrů.

Seznam publikací

Kvalifikační práce

Balvín, O. (2005) Středoevropské druhy rodu *Cimex* (Heteroptera: Cimicidae): literární přehled. Bakalářská práce. Katedra Zoologie, Přírodovědecká Fakulta Univerzity Karlovy v Praze, 48 s.

Balvín, O. (2008) Revize druhů rodu *Cimex* (Heteroptera: Cimicidae) ve střední Evropě. Diplomová práce. Katedra Zoologie, Přírodovědecká Fakulta Univerzity Karlovy v Praze, Prague, 94 s.

Odborné články a kapitoly v monografiích

Balvín, O. (2007) Faunistic records from the Czech Republic 231. Heteroptera: Tingidae. *Klapalekiana* 43: 2000.

Balvín, O. (2008) Revision of the West Palaearctic *Cimex* species. Preliminary report. *Bulletin of Insectology* 61 (1): 129-130.

Balvín, O. (2008) Štěnice naší fauny. *Živa* 2008 (6): 274-276.

Balvín, O. (2010) Evolution and ecology of the bat bugs of the family Cimicidae (Heteroptera). V: Horáček, I. & Uhrin, M. (eds.): A tribute to Bats. Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy. 400 s.

Balvín, O., Munclinger, P., Kratochvíl, L., Vilímová, J. (2012) Mitochondrial DNA and morphology show independent evolutionary histories of bedbug *Cimex lectularius* (Heteroptera: Cimicidae) on bats and humans. *Parasitology Research* 111 (1): 457-469.

Balvín, O., Ševčík, M., Jahelková, H., Bartonička, T., Orlova, M., Vilímová, J. (2012) Transport of bugs of the genus *Cimex* (Heteroptera: Cimicidae) by bats in western Palaearctic. *Vespertilio* 16: 43-54.

Quetglas, J., Balvín, O., Lučan, R., Benda, P. (2012) First records of the bat bug *Cacodmus vicinus* (Heteroptera: Cimicidae) from Europe and further data on its distribution. *Vespertilio* 16: 243–248.

Vlk, R., Balvín, O., Kristin, A., Marhoul, P., Hrúz, V. (2012) Distribution of the southern oak bush-cricket *Meconema meridionale* (Orthoptera, Tettigoniidae) in the Czech Republic and Slovakia. *Folia Oecologica* 39: 155-164.

Balvín, O., Kment, P., Linnavuori, R.E. (2013) Order Hemiptera, suborder Heteroptera, Infraorder Cimicomorpha, family Cimicidae. In: Van Harten, A. (ed.): Arthropod fauna of the UAE. Dar Al Ummah, Abu Dhabi, UAE, v tisku.

Balvín, O., Kratochvíl, L., Vilímová J. (2013) Batbugs (*Cimex pipistrelli* group, Heteroptera: Cimicidae) are morphologically, but not genetically differentiated among bat hosts. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*: v tisku (doi: 10.1111/jzs.12031).

Konferenční abstrakta

Balvín, O., Jahelková, H. (2005) West-Palearctic species of the bat bugs: Genus *Cimex* (Heteroptera: Cimicidae). Abstracts of Conference. Xth European Bat Research Symposium, 21. – 26. srpna 2005, Galway, Irsko.

Balvín, O. (2007) Revision of the West-Palaearctic *Cimex* species (Heteroptera: Cimicidae). Abstracts. 4th European Hemiptera Congress, 10. – 14. září 2007, Ivrea, Itálie.

Balvín, O. (2008) Evoluce taxonů a hostitelské specializace štěnic rodu *Cimex* (Insecta: Heteroptera) ve střední Evropě. Abstrakta. Zoologické dny, 14. - 15. února 2008, České Budějovice.

Balvín, O., Vilímová, J. (2009) The phylogeny of the genus *Cimex* and reinterpretation of the swallow bugs of the genus *Oeciacus* (Heteroptera: Cimicidae). Abstracts. 5th European Hemiptera Congress, 31. srpna – 4. září 2009, Velence, Maďarsko.

Balvín, O. (2010) Bat bugs of the family Cimicidae (Heteroptera). Abstracts. 15th International Bat Research Conference in Prague, 22. – 27. srpna 2010, Praha.

Balvín, O. (2010) Štěnice (Heteroptera: Cimicidae): parazité netopýrů, ptáků a člověka. Abstrakty referátov. Chiropterologický seminár 2010, 11. – 12. listopadu 2010, Košice, Slovensko. *Vespertilio* 13–14: 309–316.

Balvín, O. & Vilímová, J. (2010) Mitochondrial and morphological diversity in the bed bug *Cimex lectularius* (Heteroptera: Cimicidae) on different hosts. Abstracts. 4th meeting of the International Heteropterist´s Society, 12. – 17. července 2010, Tianjin, Čína.

Balvín, O., Vlk, R., Marhoul, P. (2011) Rychlá expanze bezkřídlé kobylky. Abstrakta. Zoologické dny, 12. až 13. února 2010, Praha.

Balvín, O., Vilímová, J., Sadílek, D. (2012) Host-dependant diversity of the genus *Cimex* (Heteroptera: Cimicidae). Abstracts. 6th European Hemiptera Congress. 25. až 29. června, Blagoevgrad, Bulharsko..

Sadílek, D., Vilímová, J., Balvín, O., Šťáhlavský, F. (2012) Srovnávací cytogenetika štěnice domácí (*Cimex lectularius* Linnaeus, 1758). Abstrakta. Zoologické dny, 9. – 10. února 2012, Olomouc.