

**Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta  
Katedra Zoologie**

**Charles University in Prague, Faculty of Science  
Department of Zoology**

Doktorský studijní program: Zoologie  
Ph.D. study program: Zoology

Autoreferát disertační práce  
Summary of the Ph.D. Thesis



**Řasníci a jejich hostitelská specializace  
Strepsiptera and their host specialization**

**Mgr. Kateřina Jůzová**

Školitel/Supervisor: Mgr. Jakub Straka, PhD.

Praha, 2016



## ABSTRAKT

Strepsiptera, as obligate parasites, have to face the constant selective pressure from their hosts. For this reason, high host specificity and many peculiar autapomorphies have developed in this group.

Only a little attention has been paid to the study of phylogeny within particular families of Strepsiptera. Without knowledge of a species concept, it is difficult to estimate different evolutionary scenarios of host-parasite relationships, especially when the species concept is used inconsistently. This situation is made even more difficult by the potential presence of cryptic species or species incorrectly synonymized. Therefore, we focused to the most diversified family of Strepsiptera – family Stylopidae which parasitizing bees (Anthophila: Andrenidae, Colletidae, Halictidae, Melittidae). As a model genus for our phylogenetic studies, we choose the genus *Stylops* Kirby, 1802 with holarctic distribution, whose representatives are parasites on bees of the genus *Andrena* Fabricius, 1755.

Using the methods of molecular phylogeny, we created the first phylogenetic study of the genus *Stylops*. Following the results, we could outline the approximate boundary for species delimitation and thereby critically resolve the confusing situation in the species diversity of this genus. Then we mapped the host subgenera into the phylogenetic tree and obtained information about parasitic strategy of genus *Stylops*. We have found that the individual crown groups, which should represent species lineages, are almost always specialized according to the host subgenus. This information can help to set up guidelines for further taxonomic studies. The only previously recognized European species so far, *Stylops mellitae* Kirby, 1802, was divided into 30 other species.

For this reason, the nomenclatural-taxonomic study followed, in which we have prepared a preliminary list of all the world's *Stylops* species. 67 valid species names were provided in total. We utilized the newly achieved results also for the taxonomic reinterpretation of the rediscovered species of *Stylops*. For redescription, we used integrative taxonomic approach with DNA barcoding, morphological descriptions, and a differential diagnosis. The dissertation thesis is complemented by a taxonomic article in which three new species are described, including a new genus of the family Stylopidae.

This partial information can add another missing piece to the jigsaw of our ideas about the coevolution of Strepsiptera and their hosts.

## ABSTRACT

Řasníci, jako obligátní parazité, musí čelit neustálému selekčnímu tlaku ze strany svých hostitelů. Z toho důvodu se u nich vyvinula vysoká hostitelská specializace a řada neobvyklých autapomorfii.

Jen malá pozornost byla upřena ke studiu fylogeneze uvnitř jednotlivých čeledí řasníků. Bez znalosti koncepce druhu lze jen těžko odhadovat různé scénáře evoluce hostitelsko-parazitických vztahů, tím spíše, když je druhový koncept použit nejednotně. Situaci navíc ještě znesnadňuje možná přítomnost kryptických druhů nebo druhy nesprávně synonymizované. Zaměřili jsme se proto na nejdiverzifikovanější čeleď řasníků – čeleď Stylopidae parazitující na včelách (Anthophila: Andrenidae, Colletidae, Halictidae, Melittidae). Jako modelový rod pro fylogenetické studie jsme si vybrali rod *Stylops* Kirby, 1802 s holarktickým rozšířením, jehož zástupci jsou parazité včel rodu *Andrena* Fabricius, 1755.

Pomocí molekulárně-fylogenetických metod jsme vytvořili první fylogenetickou studii rodu *Stylops*. Na tomto základě jsme nejprve navrhli možné rozdělení linií do druhů a díky tomu mohli zhodnotit druhovou diverzitu rodu. Poté jsme do fylogenetického stromu namapovali podrody hostitelů a získali tak informaci o parazitické strategii rodu *Stylops*. Zjistili jsme, že jednotlivé korunové linie, které by měly reprezentovat potenciální druhy, jsou specializovány téměř vždy podle podrodu hostitele. Tato informace může pomoci nastavit vodítko pro další taxonomické studie. Jediný dosud uznávaný evropský druh, *Stylops mellitae* Kirby, 1802, byl rozdělen na 30 dalších druhů.

Z tohoto důvodu následovala nomenklatoricko-taxonomická studie, ve které jsme připravili předběžný světový checklist všech druhů rodu *Stylops*. Celkem bylo stanoveno 67 validních druhových jmen. Nově dosažených výstupů jsme využili také při taxonomické reinterpetaci znovuobjeveného druhu rodu *Stylops*. Pro redeskripci jsme použili integrativní taxonomický přístup pomocí DNA barcodingu, morfologických deskripcí a diferenciální diagnózy. Disertační práci doplňuje taxonomický článek, ve kterém jsou popsány tři nové druhy včetně nového rodu čeledi Stylopidae.

Důležitost dílčích informací může přiložit další pomyslný chybějící díl ke skládačce našich představ o koevoluci řasníků a jejich hostitelů.

## ÚVOD

Řasníci (Strepsiptera) jsou holometabolní řád hmyzu s obligátním parazitismem. Devět stávajících čeledí tvoří asi 600 druhů. Parazitují na rybenkách (Zygentoma), švábech (Blattodea), kudlankách (Mantodea), rovnokřídlém (Orthoptera) a polokřídlém hmyzu (Hemiptera), dvoukřídlých (Diptera) a blanokřídlých (Hymenoptera) (Kathirithamby, 2009, 2016; Kinzelbach, 1971; Pohl and Beutel, 2008, 2013). Jakožto parazité, musí řasníci neustále interagovat s hostiteli. Řád je jako celek vysoce hostitelsky specializovaný a vykazuje mnoho adaptací. Koevoluční procesy jsou však velmi málo objasněné, stejně jako stupeň hostitelské specializace v jednotlivých druzích či čeledích, druhový koncept nebo hostitelská specifita, které jsou neoddělitelně spjaty. Druhový koncept řasníků závisí na pojetí druhu samotnými autory prací. Obvykle byla využívána morfologie dospělců řasníků a v případě dostupnosti i morfologie prvních larválních instarů (Bohart, 1941; Kinzelbach, 1978, 1971). To neplatí pro čeleď Stylopidae. Tato čeleď sestává z více než jedné třetiny všech známých druhů řasníků (Pohl and Beutel, 2008). Pro rod *Stylops* Kirby, 1802 bylo známo přes 110 druhových jmen, všechny však s nejasnou platností. Mnoho druhů, především ze Severní Ameriky a Japonska, bylo popsáno podle principu jednohostitelských asociací, kdy jeden druh řasníka náleží jen jednomu druhu hostitele (e.g. Hofeneder, 1924; Kifune, 1991; Pasteels, 1954; Perkins, 1918). Jiný koncept aplikovali Bohart (1941, 1937, 1936) nebo Luna de Carvalho (1974), kteří vzali v potaz také podobnosti mezi druhy řasníků z blízkce příbuzných hostitelů stejného podrodu. Oproti tomu Kinzelbach (1978) používal "supergeneralistický" koncept, kdy všechny známé druhy západního Palearktu synonymizoval pod jeden druh a rozlišení posunul na úroveň poddruhu. V důsledku všichni řasníci rodu *Stylops* z této oblasti nesli jediné jméno *Stylops mellitae* Kirby, 1802 (e.g. Bleidorn et al., 2004; Pohl and Oehlke, 2003; Smit and Smit, 2005).

Rozhodli jsme se proto blíže prozkoumat tuto čeleď v z pohledu taxonomie a hostitelsko parazitických vztahů.

## CÍLE PRÁCE

- Vytvořit fylogenezi rodu *Stylops* za použití molekulárně-fylogenetických metod, nabídnout možné hypotézy pro nastavení druhového konceptu, vyznačit přibližnou hranici pro rozdělení druhů a tím kriticky rozřešit nejasnou situaci ohledně druhové diverzity rodu, a nakonec zhodnotit stupeň hostitelské specializace za podpory namapovaných hostitelských taxonů do fylogenetického stromu parazitů.
- Zrevidovat alfa taxonomii a nomenklaturu jednotlivých druhů rodu *Stylops* a navrhnout nové přesnější rozdělení rodu do druhů pomocí integrativního taxonomického přístupu.
- Přepracovat popis a taxonomický statut znovuobjeveného řasníka rodu *Stylops* za použití integrativního taxonomického přístupu s využitím DNA sekvencí a morfologie, následovaného diferenciální diagnózou samic a prvních larválních instarů.
- Popsat nové taxony a poskytnout k nim diagnózy a klíče do druhů.

## MATERIÁL A METODIKA

Materiál a metodika jsou detailně popsány u odpovídajících publikací.

Hlavními metodami byly:

Světelná mikroskopie, skenovací elektronová mikroskopie včetně přípravy vzorků (pokrývání zlatem, metoda kritického bodu), vědecká ilustrace, izolace DNA, PCR a purifikace jejího produktu, úprava DNA sekvencí a základní statistika (editování chromatogramu, alignment, BLAST), barcoding a fylogenetické analýzy (partitioning, testování modelů, analýzy maximální věrohodnosti, Bayesiánské analýzy, bootstrapování a ověřování konvergence).

## VÝSLEDKY A DISKUSE

Pokusili jsme se rozeznat možné znaky specializace i bez znalosti fylogeneze hostitelských linií. Poskytli jsme první molekulární fylogenezi čeledi Stylopidae na mezidruhové úrovni. Pro tento účel jsme vybrali 130 jedinců rodu *Stylops* ze 70 hostitelských druhů včel rodu *Andrena* Fabricius, 1755 náležejících do 25 hostitelských podrodů. 20 jedinců řasníků z jiných rodů i čeledí bylo využito jako outgroup. Monofylie celého rodu *Stylops* byla velmi dobře podpořena, stejně jako monofylie korunových linií. Pro věrohodnější hodnocení počtu druhů je zapotřebí morfologické a taxonomické revize. Je však zcela zjevné, že v západním Palearktu se nevyskytuje jen jediný druh řasnika rodu *Stylops*, jak navrhol Kinzelbach (1978). Velké množství vzorků hostitelských druhů umožnilo testovat tři hypotézy parazitických strategií: specifitu k hostitelským druhům, specifitu k podrodům hostitelů a specifitu k rodům hostitelů. Korunové linie, které by reprezentovaly samostatné druhy byly pospolu vždy podle hostitelských podrodů. Supergeneralistický koncept, stejně jako koncept extrémně specializovaného rodu *Stylops* byl tedy zavrhnut. Předpokladu, že se jednotlivé druhy rodu *Stylops* klastrují podle hostitelských podrodů může být využito jako pomocného nástroje, nikoli však striktně a je potřeba přistupovat ke každé linii individuálně. V opačném případě by to přineslo stejný problém, jako když každá nově známá asociace řasnika s hostitelem vedla k novému popisu druhu parazita, v tomto případě pouze na jiné taxonomické úrovni.

Náš výzkum položil základ pro budoucí práce taxonomické a pro studium koevolucí řasníků s hostiteli. Díky této práci jsme navázali nomenklatoricko-taxonomickou prací rodu *Stylops*. Použili jsme morfologické popisy z literatury, vzdálenosti bází DNA barcodingových sekvencí a jako pomocný nástroj závěry z předchozí fylogenetické studie. Rozlišili jsme velký počet možných druhových jmen, ta zrevidovali a nadefinovali druhový koncept. Mnoho druhů bylo synonymizováno. Připravili jsme předběžný checklist všech druhů rodu *Stylops* a ustanovili 67 validních jmen tohoto rodu. Seznam však zcela jistě není definitivní. Tato práce byla jen prvním krokem ke komplexní taxonomii rodu.

Objev parazitované včely *Andrena savygnyi* Spinola, 1838 umožnil získání DNA sekvencí a morfologie samic a prvních instarů asociovaného řasnika r. *Stylops*, původně popsaného jako *Stylops savygnyi* Hofeneder, 1924. Výsledky byly porovnány s příbuznými druhy pomocí DNA barcodingu a morfologie. Parazit byl popsán jako *S. nassonowi* Pierce, 1909, tudíž jsme předchozí název synonymizovali.

Dále jsme vytvořili diagnózy a popisy tří nových druhů nového rodu *Rozenia* gen. n. Připojili jsme klíč do druhů jak pro samice, tak pro první larvální instary. Zjistili jsme, že první larvální instary rodu *Rozenia* nesou některé výjimečné znaky (autapomorfie),

kteřé dosud nejsou známé z žádných jiných druhů řasníků. Byly to extrémně dlouhé kaudální stylety a přítomnost další řady dorsálních sět na hrudi. Do objevu těchto druhů se zdálo, že chetotaxie dorsálních sět má v evoluci redukční charakter. Možné adaptace pro extrémně dlouhé kaudální sěty, například snazší uchycení na hostiteli, jsou jen spekulací.

## **ZÁVĚRY**

Základním znakem všech parazitických organismů je jejich asociace s hostiteli. Studium hostitelsko-parazitických vztahů se neobjede bez znalostí o hostitelské specifitě a evoluční historii obou aktérů. Bez dobře rozřešené klasifikace parazitů do hierarchického systému je to však velmi obtížné. Tento nedostatek jsme se pokusili vyřešit.

Přikročili ke studiu hostitelské specializace u řasníků nejen pro to, abychom o nich získali jasnější představu, ale díky tomu můžeme vylepšit i naše znalosti o jejich hostitelích.



## POUŽITÁ LITERATURA

Bleidorn, C., Feitz, F., Schneider, N., Venne, C., 2004. Zum Vorkommen von *Stylops melittae* Kirby, 1802 (Insecta, Strepsiptera) in Luxemburg. Bulletin - Société Des Naturalistes Luxembourgeois 105, 137–142.

Bohart, R.M., 1937. A preliminary study of the genus *Stylops* in California (part II) (Strepsiptera, Stylopidae). Pan-Pacific Entomologist 13, 49–57.

Bohart, R.M., 1936. A preliminary study of the genus *Stylops* in California (part I) (Strepsiptera, Stylopidae). Pan-Pacific Entomologist 12, 9–18.

Bohart, R.M., 1941. A revision of the Strepsiptera with special reference to the species of North America. University of California Publications in Entomology 7, 91–160.

Hofeneder, K., 1924. Wissenschaftliche Ergebnisse der 2. Expedition nach dem Anglo-ägyptischen Sudan 1914. XVI. Hymenoptera. I. Anhang: Strepsiptera. Denkschriften - Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse 99, 254.

Kathirithamby, J., 2016. Strepsiptera [WWW Document]. Strepsiptera database. Last accessed 27.8.16. URL <http://rameau.snv.jussieu.fr/cgi-bin/strepsiptera.pl?db=strepsiptera&card=searching&lang=en>.

Kathirithamby, J., 2009. Host-parasitoid associations in Strepsiptera. Annual Review of Entomology 54, 227–249.

Kifune, T., 1991. Two new species of the genus *Stylops* (Strepsiptera, Stylopidae) with stylopized records of the Andrenid bees in Japan (Studies on the Japanese Strepsiptera XIV). Japanese Journal of Entomology 59, 155–163.

Kinzelbach, R.K., 1971. Morphologische Befunde an Fächerflüglern und ihre phylogenetische Bedeutung: Insecta: Strepsiptera. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung Naegel und Obermiller.

Kinzelbach, R., 1978. Fächerflügler (Strepsiptera), Die Tierwelt Deutschlands. Gustav Fischer, Jena.

Luna de Carvalho, E., 1974. Contribuição para o estudo dos *Stylops* da Península Iberica (Streps. Stylopidae). Eos: Revista Española de Entomologia 48, 301–365.

Pasteels, J., 1954. Enquêtes sur les Strepsiptères (4e série). - Strepsiptères du Musée zoologique de Lausanne. Bulletin et Annales de la Société Entomologique de Belgique 90, 349–355.

Perkins, R.C.L., 1918. Synopsis of British Strepsiptera of the genera *Stylops* and *Halictoxenus*. The Entomologist's Monthly Magazine 54, 67–76, plate 1.

Pohl, H., Beutel, R.G., 2008. The evolution of Strepsiptera (Hexapoda). *Zoology* 111, 318–338.

Pohl, H., Beutel, R.G., 2013. The Strepsiptera-Odyssey: the history of the systematic placement of an enigmatic parasitic insect order. *Entomologia* 1, e4.

Pohl, H., Oehlke, J., 2003. Verzeichnis der Fächerflügler (Strepsiptera) Deutschlands. *Entomologische Nachrichten und Berichte, Entomofauna Germanica* 8, 273–275.

Smit, J.T., Smit, J., 2005. De waaiervleugeligen (Strepsiptera) van Nederland. *Entomologische Berichten, Amsterdam* 65, 43–51.

## CURRICULUM VITAE

### **Mgr. Kateřina Jůzová**

Datum a místo narození: 24. března 1987, Praha  
Adresa působiště: Univerzita Karlova v Praze,  
Katedra Zoologie,  
Viničná 7, 128 44 Praha 2  
E-mail: katerina.juzova@aculeataresearch.com

### ***Vzdělání***

2012-nyní Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta  
Postgraduální studium, obor: Zoologie  
Téma disertační práce: Řasníci (Strepsiptera)  
a jejich hostitelská specializace  
Vedoucí práce: Mgr. Jakub Straka, PhD.  
2009-2012 Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta  
Magisterské studium, obor: Zoologie  
Téma diplomové práce: Hostitelská specializace a druhová  
diverzita řasníků rodu *Stylops* (Strepsiptera).  
Vedoucí práce: Mgr. Jakub Straka, PhD.  
2006-2009 Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta  
Bakalářské studium, obor: Ekologická a evoluční biologie  
Téma bakalářské práce: Koevoluce řasníků (Strepsiptera)  
a jejich hostitelů. Vedoucí práce: Mgr. Jakub Straka, PhD.

### ***Pedagogická činnost***

Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta  
od 2014 Vedení bakalářských prací.  
Pomoc při zajišťování výuky předmětů:  
2013 Terénní cvičení ze zoologie (MB170T24)  
od 2013 Praktikum z Úvodu do entomologie (MB170P79)  
od 2013 Praktikum ze Zoologie bezobratlých (MB170C09)

### **Výzkumné stáže**

2015-2016                      Friedrich Schiller University Jena, Institute of Systematic  
(9 měsíců)                      Zoology and Evolutionary Biology with Phyletic Museum,  
Německo, vedení stáže: PD Dr. Hans Pohl, Prof. Rolf Beutel

### **Výzkumné zahraniční cesty a práce v terénu**

Španělsko (2012), Rumunsko (2013), Ázerbajdžán (2014), Borneo (2015),  
Libérie (2016)

### SEZNAM PUBLIKACÍ

**Jůzová, K.**, Nakase, Y., Straka, J., 2015. Host specialization and species diversity in the genus *Stylops* (Strepsiptera: Stylopidae), revealed by molecular phylogenetic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 174, 228–243.

Straka, J., **Jůzová, K.**, Nakase, Y., 2015. Nomenclature and taxonomy of the genus *Stylops* (Strepsiptera): An annotated preliminary world checklist. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* 55, 305–332.

Straka, J., Alqarni, A.S., **Jůzová, K.**, Hannan, M.A., Hinojosa-Díaz, I.A., Engel, M.S., 2015. Rediscovered parasitism of *Andrena savignyi* Spinola (Hymenoptera, Andrenidae) by *Stylops* (Strepsiptera, Stylopidae) and revised taxonomic status of the parasite. *Zookeys* 117–139.

Straka, J., **Jůzová, K.**, Batelka, J., 2014. A new genus of Strepsiptera, *Rozenia* gen. n. (Stylopidae), a parasite of bee genera *Acamptopoeum* and *Calliopsis* (Andrenidae, Panurginae, Calliopsini). *Zookeys* 31–49.

## INTRODUCTION

Strepsiptera, also known as twisted-wing parasites, are an endopterygote order of insects with obligatory mode of parasitism. They form about 600 species in nine extant families, which parasitize in Zygentoma, Blattodea, Mantodea, Orthoptera, Hemiptera, Diptera and Hymenoptera (Kathirithamby, 2016, 2009; Kinzelbach, 1971; Pohl and Beutel, 2013, 2008). As parasites, Strepsiptera have to constantly interact with their hosts. The order as a whole is highly specialized with many adaptations. Nevertheless, the pattern of their coevolution is poorly known, neither is the degree of host specialization, species concept or host specificity, which are inextricably linked together. The species concept of Strepsiptera depends usually on the opinion based concept for species recognition. Usually, morphology of adults and first instars were used, if available (Bohart, 1941; Kinzelbach, 1978, 1971), but not for family Stylopidae, which constitute of more than one quarter of known Strepsiptera species (Pohl and Beutel, 2008). There were over 110 available species names of genus *Stylops* Kirby, 1802 from this family, but with uncertain validity. Many of the species, especially in North America and Japan, were described on the principle of single host association (e.g. Hofeneder, 1924; Kifune, 1991; Pasteels, 1954; Perkins, 1918). Contrary to this, Bohart (1941, 1937, 1936) or Luna de Carvalho (1974) took into consideration similarities of *Stylops* from related hosts from the same subgenus. By contrast, Kinzelbach (1978) used “supergeneralistic” concept, in which all the recognized species of the Western Palaearctic were synonymized and placed them on the subspecies level. Since then, all the *Stylops* parasites from *Andrena* Fabricius, 1755 hosts carried just one name *Stylops mellitae* Kirby, 1802 (e.g. Bleidorn et al., 2004; Pohl and Oehlke, 2003; Smit and Smit, 2005).

We decided to use this family (and genus) for detailed investigation of their taxonomy and host-parasitic associations.

## AIMS OF THE STUDY

- To create the phylogeny of the genus *Stylops* Kirby, 1802 using molecular-phylogenetic methods, suggest possible hypotheses for assessing the species concept, outline the approximate boundary for species delimitation and thereby critically resolve the confusing situation in the species diversity of this genus and evaluate the degree of host specialization with alongside support of mapped host taxa onto the tree of the parasites.
- To revise the alpha taxonomy and nomenclature for particular species of the genus *Stylops* and propose a new, more accurate division of this genus into species by means of an integrative taxonomic approach.
- To redescribe and reinterpret the taxonomic status of rediscovered *Stylops* species by integrative taxonomic approach using DNA sequences and morphology, followed by a differential diagnosis of the females and first instars.
- To describe new taxa, provide diagnosis and key to species.

## MATERIAL AND METHODS

Materials and methods are described in detail in the original publications.

The main methods were:

Light microscopy, scanning electron microscopy + preparation of samples (golden sputter, critical point drying), scientific illustration, DNA isolation, PCR + purification of PCR product, preparation of DNA sequences and basic statistics (editing the chromatogram, aligning, BLAST), barcoding, phylogenetic analyses (partitioning, testing the models, maximum-likelihood analyses, Bayesian analyses, bootstrapping, examining the convergence).

## RESULTS AND DISCUSSION

We tried to pick out a pattern of specialization of Strepsiptera, even without knowledge of the host's phylogeny. We continued through nomenclatural and taxonomic study, thanks to which we have examined a large number of potential species names, defined species concept, and revised the known species names. Our effort on taxonomic investigations also resulted in two descriptive articles.

We have provided the first molecular phylogeny of family Stylopidae on interspecific level. For this aim we chose 130 individuals from the genus *Stylops* associated with 70 host species of genus *Andrena* Fabricius, 1755 belonging to 25 subgenera. 20 individuals of Strepsiptera from other genera or even family were used as an outgroup. The monophyly of entire genus *Stylops* was well supported as well as monophyly of more than 30 crown groups. For more accurate evaluation of number of species, morphological and taxonomical revision is needed. In all cases, it is obvious, that there is not just one species of *Stylops* in West Palearct, as was assumed according to Kinzelbach (1978). Broad sampling of host species allowed testing three hypotheses of parasitic strategy: specificity to host species, specificity to host subgenus and specificity to host genus. The lineages, which should represent species lineages, were mostly clustered according to the host subgenus. Supergeneralistic concept as well as the concept of superspecialized *Stylops* species was rejected. The premise, that *Stylops* species are sorted according to host subgenera can be used as a support tool, but not as a strict one and it is necessary to approach to each lineage individually. Otherwise, it would bring a similar problem, as when a new association with a host led to description of a new species of parasite, only in our case it would be on different level.

Our study laid the foundation for future studies on taxonomy and coevolution with strepsipteran hosts. We continued by nomenclature and taxonomy of genus *Stylops*. We used morphological descriptions from literature, distances of DNA barcode sequences and previous phylogenetic study as an auxiliary tool. When several names were proposed from the same host subgenus, synonymy was considered, but just as a guideline and not as a rule. Many species had to be synonymized as conspecific species. We prepared the preliminary nomenclatural list of all *Stylops* species and highlighted 67 valid species names for genus *Stylops*. The list is surely not definitive. This study should be just a first step towards comprehensive taxonomy of *Stylops*.

A rediscovery of parasitized *Andrena savygnyi* Spinola, 1838 enabled to obtain DNA sequences and morphology of females and first instars of associated *Stylops* sp., originally described as *Stylops savygnyi* Hofeneder, 1924.

Results were compared with DNA and morphology of related species. The parasite was redescribed as conspecific *S. nassonowi* Pierce, 1909, so we synonymized the former name.

We have also provided the diagnosis and descriptions of three new species from new genus *Rozenia* gen. n. The key to species was attached for both females and first instar larvae. We have found, that first instars of *Rozenia* species possess some exceptional characters not known for any other species of Strepsiptera. These were extremely long caudal setae and the presence of additional row of setae on dorsal thoracic segments. We named that row an „interstitial row“. Until the discovery of *Rozenia*, the chaetotaxy of dorsal rows seemed to be reductive in evolution of the order. Possible adaptation of such long caudal setae is unknown. An easier attachment to the host is only a speculation.

## CONCLUSIONS

The elementary characteristic of all of the parasitic organisms is their association with hosts. The study of host-parasite relationship cannot do without knowledge of host specificity and evolutionary history of both parasites and hosts. Without well resolved classification of parasites into hierarchical system it would be hard to do so. We have contributed to the resolution of that part.

At the current stage of knowledge, we proceed deeper into the study of host-parasite specialization in Strepsiptera not just to get clearer picture about Strepsiptera, but we can also improve our knowledge about their hosts.



## REFERENCES

- Bleidorn, C., Feitz, F., Schneider, N., Venne, C., 2004. Zum Vorkommen von *Stylops melittae* Kirby, 1802 (Insecta, Strepsiptera) in Luxemburg. Bulletin - Société Des Naturalistes Luxembourgeois 105, 137–142.
- Bohart, R.M., 1937. A preliminary study of the genus *Stylops* in California (part II) (Strepsiptera, Stylopidae). Pan-Pacific Entomologist 13, 49–57.
- Bohart, R.M., 1936. A preliminary study of the genus *Stylops* in California (part I) (Strepsiptera, Stylopidae). Pan-Pacific Entomologist 12, 9–18.
- Bohart, R.M., 1941. A revision of the Strepsiptera with special reference to the species of North America. University of California Publications in Entomology 7, 91–160.
- Hofeneder, K., 1924. Wissenschaftliche Ergebnisse der 2. Expedition nach dem Anglo-ägyptischen Sudan 1914. XVI. Hymenoptera. I. Anhang: Strepsiptera. Denkschriften - Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse 99, 254.
- Kathirithamby, J., 2016. Strepsiptera [WWW Document]. Strepsiptera database. Last accessed 27.8.16. URL <http://rameau.snv.jussieu.fr/cgi-bin/strepsiptera.pl?db=strepsiptera&card=searching&lang=en>.
- Kathirithamby, J., 2009. Host-parasitoid associations in Strepsiptera. Annual Review of Entomology 54, 227–249.
- Kifune, T., 1991. Two new species of the genus *Stylops* (Strepsiptera, Stylopidae) with stylopized records of the Andrenid bees in Japan (Studies on the Japanese Strepsiptera XIV). Japanese Journal of Entomology 59, 155–163.
- Kinzelbach, R.K., 1971. Morphologische Befunde an Fächerflüglern und ihre phylogenetische Bedeutung: Insecta: Strepsiptera. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung Naegel und Obermiller.
- Kinzelbach, R., 1978. Fächerflügler (Strepsiptera), Die Tierwelt Deutschlands. Gustav Fischer, Jena.
- Luna de Carvalho, E., 1974. Contribuição para o estudo dos *Stylops* da Peninsula Iberica (Streps. Stylopidae). Eos: Revista Española de Entomologia 48, 301–365.
- Pasteels, J., 1954. Enquêtes sur les Strepsiptères (4e série). - Strepsiptères du Musée zoologique de Lausanne. Bulletin et Annales de la Société Entomologique de Belgique 90, 349–355.
- Perkins, R.C.L., 1918. Synopsis of British Strepsiptera of the genera *Stylops* and *Halictoxenus*. The Entomologist's Monthly Magazine 54, 67–76, plate 1.

Pohl, H., Beutel, R.G., 2008. The evolution of Strepsiptera (Hexapoda). *Zoology* 111, 318–338.

Pohl, H., Beutel, R.G., 2013. The Strepsiptera-Odyssey: the history of the systematic placement of an enigmatic parasitic insect order. *Entomologia* 1, e4.

Pohl, H., Oehlke, J., 2003. Verzeichnis der Fächerflügler (Strepsiptera) Deutschlands. *Entomologische Nachrichten und Berichte, Entomofauna Germanica* 8, 273–275.

Smit, J.T., Smit, J., 2005. De waaiervleugeligen (Strepsiptera) van Nederland. *Entomologische Berichten, Amsterdam* 65, 43–51.

## CURRICULUM VITAE

### **Mgr. Kateřina Jůzová**

Date and place of birth: 24<sup>th</sup> March 1987, Prague, Czech Republic  
Institutional address: Charles University, Faculty of Science,  
Department of Zoology, Viničná 7, 128 44 Prague 2  
E-mail: katerina.juzova@aculeataresearch.com

### ***Education***

2012-now Charles University in Prague, Faculty of Science  
Postgradual studium, study programme: Zoology  
Title of Ph.D. Thesis: Strepsiptera and their host specialization  
Supervisor: Mgr. Jakub Straka, PhD.

2009-2012 Charles University in Prague, Faculty of Science  
Master's degree, study field: Zoology  
Title of master thesis: Host specialization and species diversity  
of the genus *Stylops* (Strepsiptera).  
Supervisor: Mgr. Jakub Straka, PhD.

2006-2009 Charles University in Prague, Faculty of Science  
Bachelor's degree, study field:  
Ecology and evolutionary biology  
  
Title of bachelor's thesis:  
Coevolution of Strepsiptera and their hosts  
Supervisor: Mgr. Jakub Straka, PhD.

### ***Internships***

2015-2016 Friedrich Schiller University Jena, Institute of Systematic  
(9 months) Zoology and Evolutionary Biology with Phyletic Museum,  
Německo; supervisors: PD Dr. Hans Pohl, Prof. Rolf Beutel

### ***Research field trips***

Spain (2012), Romania (2013), Azerbaijan (2014), Borneo (2015), Liberia (2016)

## **Teaching activities**

Charles University in Prague, Faculty of Science

Since 2014                    Supervising of bachelor theses

Assistance with lectures:

2013                         Field course of zoology (MB170T24)

Since 2013                 Basic entomology practises (MB170P79)

Since 2013                 Invertebrate zoology practises (MB170C09)

## SELECTED PUBLICATIONS

**Jůzová, K.**, Nakase, Y., Straka, J., 2015. Host specialization and species diversity in the genus *Stylops* (Strepsiptera: Stylopidae), revealed by molecular phylogenetic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 174, 228–243.

Straka, J., **Jůzová, K.**, Nakase, Y., 2015. Nomenclature and taxonomy of the genus *Stylops* (Strepsiptera): An annotated preliminary world checklist. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* 55, 305–332.

Straka, J., Alqarni, A.S., **Jůzová, K.**, Hannan, M.A., Hinojosa-Díaz, I.A., Engel, M.S., 2015. Rediscovered parasitism of *Andrena savignyi* Spinola (Hymenoptera, Andrenidae) by *Stylops* (Strepsiptera, Stylopidae) and revised taxonomic status of the parasite. *Zookeys* 117–139.

Straka, J., **Jůzová, K.**, Batelka, J., 2014. A new genus of Strepsiptera, *Rozenia* gen. n. (Stylopidae), a parasite of bee genera *Acamptopoeum* and *Calliopsis* (Andrenidae, Panurginae, Calliopsini). *Zookeys* 31–49.