

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Aneta Špeldová

Tiplíci (Ceratopogonidae) jako hostitelé a přenašeči kinetoplastid

Biting midges (Ceratopogonidae) as hosts and vectors of kinetoplastid protists

Bakalářská práce

Vedoucí práce: doc. Mgr. Milena Svobodová, Dr.

Praha, 2024

V první řadě bych chtěla poděkovat mojí školitelce, za její ochotu, trpělivost a cenné rady. Dále mojí mamince, babičce, tátovi a sestře za péči a podporu. Nakonec Ladě za všechna milá slova v některých nemilých dnech.

Prohlášení:

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

V Praze, dne 6. 8. 2024

Aneta Špeldová

Abstrakt

Tato bakalářská práce má za cíl shrnout nejnovější poznatky o tiplících jako přenašečích a hostitelích kinetoplastid. Kinetoplastida jsou bičíkatí prvoci žijící jak volně, tak paraziticky. Jako paraziti se vyskytují v krvi a dalších tkáních obratlovců a v trávicí soustavě bezobratlých. Mezi nově objevené přenašeče a hostitele patří některé druhy tiplíků z čeledi Ceratopogonidae. Jedná se o drobné krev-sající dvoukřídlé nejčastěji spojované s přenosem virů. Tiplíci slouží jako přenašeči pro trypanosomy ptáků a obojživelníků. Nově jsou také považováni za potenciálně hlavní přenašeče podrodu *Leishmania* (*Mundinia*), který se může vyskytovat nejen u zvířat, ale i u člověka. V neposlední řadě jsou tiplíci hostitelé jednohostitelských rodů kinetoplastid (*Herpetomonas*, *Crithidia*, *Sergeia*).

Klíčová slova: *Culicoides*, prvok, trypanosoma, leishmania, přenašeč, hostitelská specifita

Abstract

This bachelor's thesis aims to summarize the latest findings on biting midges as vectors and hosts of kinetoplastids. Kinetoplastida are flagellated protozoans that live both freely and parasitically. As parasites, they are found in the blood and organs of vertebrates, and in the digestive tracts of invertebrates. Among the newly discovered vectors and hosts of kinetoplastids there are some species of biting midges from the Ceratopogonidae family. These small blood-sucking diptera are usually associated with the transmission of viruses. Biting midges serve as vectors for trypanosomes of birds and amphibians. Recently, they have also been considered potential primary vectors for the *Leishmania* subgenus *Mundinia*, which can occur not only in animals but also in humans. Lastly, biting midges host monoxenous genera of kinetoplastids (*Herpetomonas*, *Crithidia*, *Sergeia*).

Key words: *Culicoides*, protist, trypanosoma, leishmania, vector, host specificity

Obsah

1. Úvod	1
2. Tiplíci	2
2.1. Obecná charakteristika	2
2.2 Tiplíci jako přenašeči a trapiči	3
3. Kinetoplastea	4
3.1. Obecná charakteristika	4
3.2. Rod Trypanosoma	6
3.2.1. Ptačí trypanosomy	6
3.2.2. Role tiplíků v přenosu	7
3.3. Rod Leishmania	9
3.3.1. Kritéria pro přenašeče leishmanií	11
3.3.2. Role tiplíků v přenosu	11
3.4. Jednohostitelské druhy kinetoplastid	14
3.4.1. Druhy jednohostitelských kinetoplastid spojené s tiplíky	15
4. Závěr	17
5. Použitá Literatura	18

1. Úvod

Tiplíci (Ceratopogonidae) představují významnou a rozsáhlou skupinu krev-sajícího dvoukřídlého hmyzu. Vyskytují se prakticky po celém světě od tropů až po arktické oblasti. Jejich kosmopolitní rozšíření z nich dělá časté trapiče jak člověka, tak hospodářských i ostatních zvířat. Jejich abundance může ovlivňovat turistický ruch a zemědělství.

Nejvíce však jsou tiplíci nechvalně proslaveni jako přenašeči původců mnoha onemocnění. Mezi nejvýznamnější patří katarální horečka ovcí, jejíž epidemii si Česká republika zažila v roce 2007. Přenáší však také mnoho dalších virů, hlístice nebo krevní prvoky, takže si ze setkání tiplíkem člověk může odnést nejen štípance, ale i infekci virem Oropouche nebo nematodem rodu *Mansonella*.

Tiplíci byli v kontextu přenašečů krevních parazitů dlouho opomíjeni. Mnoho druhů není dobře morfologicky charakterizováno a obecně pro jejich malou velikost je není snadné druhově určit. Také často není známá ani jejich ekologie včetně hostitelských preferencí, a i přes jejich blízké soužití s člověkem si jejich existenci uvědomuje jen menšina lidí.

Tato práce má za cíl shrnout poznatky o tiplících jako hostitelích a přenašečích kinetoplastid (Euglenozoa: Kinetoplastea), mezi které se mimo jiné řadí rod *Leishmania* nebo rod *Trypanosoma*. Oba tyto rody způsobují vážná lidská onemocnění, mezi která patří spavá nemoc v Africe, Chagasova choroba v Jižní Americe a leishmaniózy. Tiplíci jsou spojováni hlavně s ptačími trypanosomami, které pro svůj asymptomatický průběh infekcí bývají často opomíjeny a nyní nově s leishmaniemi podrodu *Mundinia*, u kterých byl přenašeč dlouho záhadou. Pochopení role přenašečů je důležité pro prevenci, porozumění dynamiky přenosu a kontrolu nemocí způsobených těmito parazity.

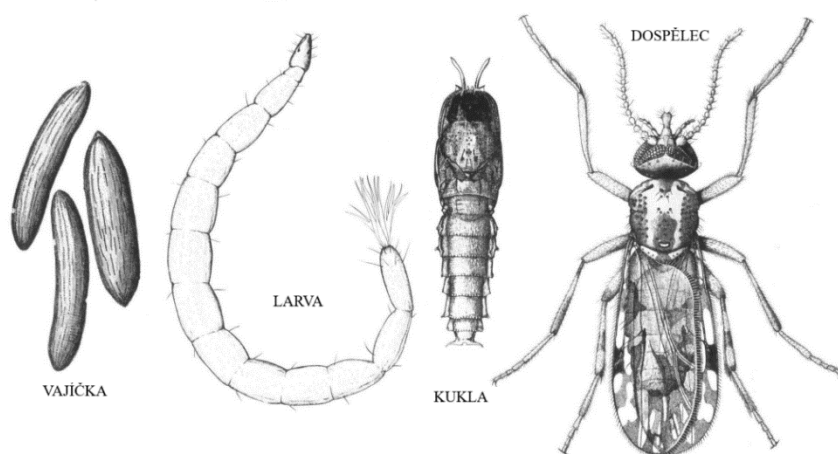
2. Tiplíci

2.1. Obecná charakteristika

Rod *Culicoides* (tiplík, biting midge) je drobný hmyz spadající do čeledi Ceratopogonidae, která je součástí řádu Diptera. V čeledi Ceratopogonidae se nachází čtyři podčeledi: Leptoconopinae, Forcipomyiinae, Dasyheleinae a Ceratopogoninae (Mullen & Murphee, 2018). Většina druhů je nektarofágní nebo entomofágní, ale s výjimkou Dasyhalinae, se v každé podčeledi nachází hematofágní zástupci (Mullen & Murphee, 2018). Do rodu *Culicoides* v současné době spadá 33 podrodů (Borkent & Dominiak, 2020).

Tiplíky nalezneme na všech kontinentech kromě Antarktidy, od tropických a subtropických oblastí až po tundry a temperátní oblasti (Mellor et al., 2000). Nejvíce se sdružují v blízkosti místa vylíhnutí. Do okolí se rozlétávají za účelem hledání partnera nebo hostitele (Mullen & Murphee, 2018), takto mohou jednotlivci aktivně letem překonat během několika dnů vzdálenosti až k 5 km (Elbers et al., 2015), ale většinou doletí maximálně do vzdálenosti 2-3 km (Mellor et al., 2000).

Životní cyklus sestává z vajíčka, čtyř larválních stádií, kukly a dospělého (Obr. 1). Po naklazení se z vajíček po 2-7 dnech líhnou larvy, které jsou podlouhlé, průhledné a apodní. V larválním stádiu může jedinec strávit dva týdny nebo i více než rok. V temperátních podmínkách tiplíci často přezimují ve 3. nebo 4. larválním stádiu (Mullen & Murphee, 2018). Larvy se živí především rozkládajícími se organickými zbytky a mikroorganismy, vyvíjejí se vlhkém nebo vodním prostředí (Becker, 1960). Kukly jsou typicky hnědavé a ve vodním prostředí se vznášejí u hladiny (Mullen & Murphee, 2018).



Obrázek 1 Vývojová stádia *Culicoides furens* (převzato a upraveno dle (Dove et al., 1932))

Dospělci rodu *Culicoides* dosahují velikosti 1-3 mm délky těla. Díky svému drobnému vzrůstu nepatří mezi silné letce s přibližnou rychlostí letu 0,5 m/s. I slabší vítr o rychlosti 2,5 m/s velmi ovlivňuje jejich doletovou vzdálenost a schopnost sát (Sellers, 1980). Důležitým taxonomickým znakem pro mnoho druhů jsou tmavší skvrny na křídlech tvořené drobnými chloupky (mikrotrichiemi a makrotrichiemi) (Harrup et al., 2015). Na hlavě s velkýma složenými očima se nachází i tykadla skládající se z 15 článků. Každý z těchto článků nese rozdílný počet senzil, které také patří mezi morfologické znaky pro určování druhů. Dříve se myslelo, že s počtem senzil souvisí i hostitelská preference tiplíků, kdy druhy sající spíše na ptácích jich mají více než druhy sající na savcích. Časem se ukázalo, že je to nespolehlivý znak a v dnešní době se spíše používají molekulární analýzy DNA nasáté krve (Mullen & Murphree, 2018).

Hostitelská preference přenašečů je důležitá pro epidemiologii přenášených patogenů. Tiplíci se často specializují buď na savčí, nebo ptačí hostitele, ale jsou i oportunistické druhy (Sunantaraporn et al., 2022; Viennet et al., 2013). Hostitelská preference tiplíků také ovlivňuje místo výskytu v rámci habitatu, kdy se například ornitofilní druhy pohybují spíše ve výškách, kde se mohou nacházet hnízda ptáků (Černý et al., 2011).

V dospělosti se samci i samice živí nektarem z kterého získávají energii pro let. Pouze samice sají krev, kterou potřebují pro vývoj vajíček, i když některé druhy mohou být autogenní a energii na první snůšku vajíček získat ze zásob z larválního stádia. Tiplíci patří mezi thelmofágy („pool feeders“), což znamená, že krev nesají z cév ale z drobných hematomů na povrchu pokožky. Po nasátí krve se samice schová do vegetace nebo jiného úkrytu, kde několik dní vyčkává, než jí dozrají vajíčka. Volně žijící jedinci mohou tento cyklus absolvovat někdy i dvakrát, ale málokdy se jim to podaří potřetí (Mullen & Murphree, 2018). Nejvíce aktivní bývají ve večerních a ranních hodinách kolem západu a východu slunce (Mullen & Murphree, 2018). Obecně jsou dospělci krátkověcí a málokdy se jedinci ve volné přírodě dožívají více než 10-20 dnů (Mellor et al., 2000).

2.2 Tiplíci jako přenašeči a trapiči

Tiplíci jsou významní nejen jako přenašeči, ale také jako trapiči. Díky svému drobnému vzrůstu jsou schopni proletět sítěmi proti komárům a dostat se tak do jinak chráněných míst. Abundance tiplíků tak může ovlivňovat turistický ruch a zemědělství (Mullen & Murphree, 2018).

Na pobodání tiplíky jsou velmi citliví koně; způsobuje jim dermatitidu zvanou „sweet itch“. Projevuje se začervenalými papulami a zvýšenou citlivostí kůže. Koně pak drbáním napadených míst ztrácejí srst, a to hlavně kolem ocasu, na krku a podél hřívky. Drbání zároveň

způsobuje oděrky, do kterých se může dostat sekundární infekce. Onemocnění se objevuje po celém světě s různou úrovní prevalence (Anderson et al., 1988).

Tiplíci jsou podezřívání z účasti na přenosu kolem 50 druhů virů (Mellor et al., 2000). Velká část těchto virů je ze skupin Bunyaviridae, Reoviridae a Rhabdoviridae. Většina záchytů je na základě detekce virů z volně žijících jedinců odchycených v terénu, tiplíci tak nemusí patřit mezi kompetentní přenašeče. Zároveň však polovina těchto virů nebyla nalezena v jiných členovcích (Mellor et al., 2000).

Pro člověka jsou tiplíci významní jako přenašeči virů a helmintů. Nejvýznamnějším virem je Oroupouche přenášený například *C. paraensis*. Jedná se o akutní febrilní onemocnění vyskytující se v Jižní a Střední Americe. Mezi hlavní symptomy patří horečka, bolesti hlavy, zvracení a bolesti kloubů (Travassos Da Rosa et al., 2017). Kousnutím tiplíci také mohou na člověka přenést tři druhy lidských hlístic, a to jmenovitě *Mansonella ozzardi*, *M. perstans* a *M. streptocerca* (Laurent Azonvide et al., 2022). Kvůli asymptotickému průběhu infekce jsou tyto filárie velmi málo prozkoumané.

Tiplíci jsou nejvíce studováni pro přenos zvířecích virů, z nichž nejvýznamnější jsou africký mor koní (AHSV), katarální horečka ovcí (BTV), epizootická hemoragická choroba (EHDV), koňská encefalitida (EEV), viry Akabane (AKAV), viry bovinní efemérní horečky (BEFV) a palyamské viry (Mellor et al., 2000).

Mezi další potvrzené patogeny přenášené tiplíky patří krevní parazité ptáků, a to například *Haemoproteus* (Valkiunas et al., 2002), u kterého infekce často probíhá asymptomaticky, ale ve vážnějších případech může končit i smrtí (Atkinson et al., 1988).

3. Kinetoplastea

3.1. Obecná charakteristika

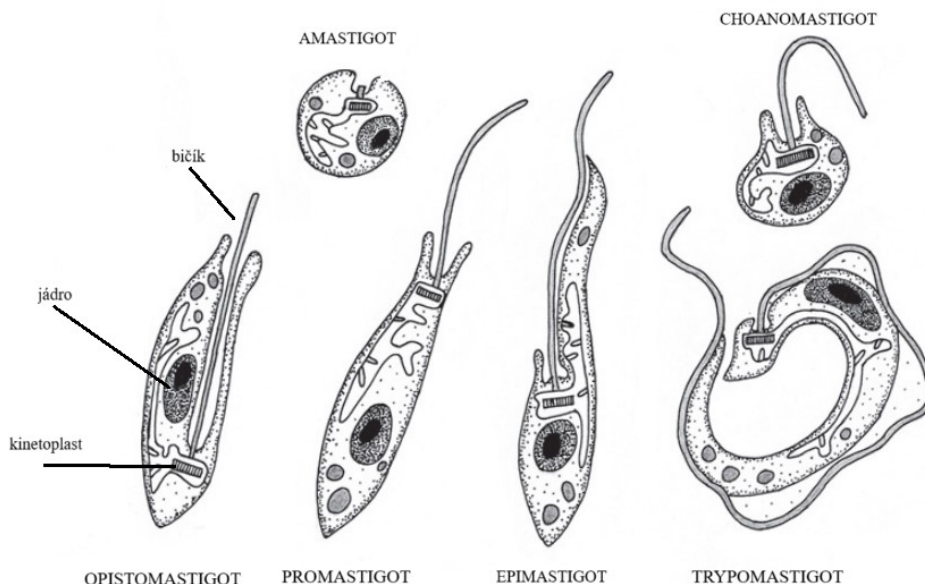
Třída Kinetoplastea je parazitologicky nejvýznamnější třída prvoků kmene Euglenozoa (Adl et al., 2019). Řadí se sem volně žijící i parazitičtí zástupci. Třída Kinetoplastea zahrnuje dvě podskupiny Metakinetoplastina a Prokinetoplastina, které se odlišují ve způsobu života a morfologických znacích. Zástupci Prokinetoplastina jsou méně známí i studováni.

Metakinetoplastina jsou dále rozdělena na 4 řády: Neobodonida, Paraneobonida, Eubodonida a Trypanosomatida (Adl et al., 2019). První tři řády zahrnují převážně vodní druhy, jak parazitické, tak volně žijící.

Sjednocujícím znakem pro Kinetoplastea je přítomnost unikátní organely kinetoplastu, který je součástí mitochondriálního genomu. Je zde nahromaděno velké množství extracelulární DNA v malých a velkých kruhových molekulách (Solter et al., 2012).

V řádu Trypanosomatida se nachází jak jednohostitelské (monoxenní), tak dvouhostitelské (dixenní) druhy. Monoxenní Trypanosomatida často absolvují větší část životního cyklu v trávicím ústrojí hmyzu (například rody *Crithidia* a *Herpetomonas*) (Vickerman, 1994). Dixenní Trypanosomatida během životního cyklu vystřídají bezobratlého i obratlovčího hostitele, kromě rodu *Phytomonas*, který napadá rostliny (Vickerman, 1994). Mezi dixenní zástupce jsou řazeny významné parazitické rody jako je například *Trypanosoma* nebo *Leishmania* (Warren & Esteban, 2019).

Během svého životního cyklu se Trypanosomatida mohou vyskytovat v různých morfologických formách (**Obr. 2**). V buňce trypomastigota jsou kinetoplast s kinetosomem blízko zadního konce za jádrem, bičík tvoří podél povrchu undulující membránu a může volně vybíhat před buňku. U amastigotů je bičík velmi krátký, prakticky nepřesahuje periflagelární kapsu. Buňka je sférická a často velmi drobná. U promastigotů se kinetoplast nachází před jádrem, bičík je na předním konci těla. Epimastigot má kinetoplast a kinetosom před jádrem nebo v těsné blízkosti, bičík tvoří krátkou undulující membránu a pokračuje volně před buňku. U choanomastigotů bičík vychází přes širokou límcovitou kapsu (choanosom), kinetoplast s kinetosomem jsou v přední části těla, buňka je hruškovitého tvaru. Opisthomastigoti mají kinetosom a kinetoplast mezi jádrem a zadním koncem buňky, bičík prochází skrz buňku, kde



Obrázek 2 Základní formy trypanosomatid (převzato a upraveno dle Maslov et al., (2013))

ústí do volného prostoru. Jako poslední byl popsán endomastigot u rodu *Wallaceina*, kdy je bičík obklopen buňkou (Gibson, 2017).

3.2. Rod *Trypanosoma*

Trypanosoma je monofyletický rod (Maslov et al., 2013). Trypanosomy parazitují na širokém spektru hostitelů a procházejí složitým životním cyklem, který se skládá z několika morfologicky odlišných stádií.

Trypanosomy se mohou v přenašeči vyvíjet dvěma způsoby. Některé druhy se vyvíjí v přední části trávicího traktu přenašeče a šíří se inokulativně při bodnutí a sání krve. Jiné druhy ukončují svůj vývoj v přenašeči v zadní části trávicího traktu a šíří se kontaminativně s výkaly (Kostygov et al., 2021) nebo pozřením celého přenašeče (Votýpka & Svobodová, 2004). Některé trypanosomy nemusí absolvovat vývoj v hmyzím přenašeči a šíří se mechanicky, například *T. evansi*, která se může šířit ovády (*Tabanus* spp.), nebo *T. equiperdum*, která se může šířit pohlavním stykem (Brun et al., 1997).

3.2.1. Ptačí trypanosomy

Ptačí trypanosomy jsou kosmopolitní (Valkiunas et al., 2011; Valkiūnas et al., 2016; Votýpka et al., 2012). V současnosti je popsáno kolem 100 druhů, avšak mnoho popisů vzniklo s myšlenkou, že každý hostitel má svého specifického parazita (Votýpka & Svobodová, 2004) a pouze 10 druhů bylo řádně molekulárně charakterizováno – *T. avium*, *T. bennetti*, *T. everetti*, *T. corvi*, *T. culicavium*, *T. gallinarum*, *T. polygranularis*, *T. naviformis*, *T. anguiformis* a *T. thomasbancrofti* (Bernotienė et al., 2020; Sehgal et al., 2006, 2015; Šlapeta et al., 2016; Valkiunas et al., 2011; Votýpka et al., 2012; Zídková et al., 2012a).

Ptačí trypanosomy se dělí na tři podrody; Trypanomorpha (*T. thomasbancrofti*, *T. avium*, *T. gallinarum*), Avitrypanum (*T. corvi*, *T. culicavium*) a Ornithotrypanum (*T. anguiformis*, *T. bennetti*, *T. everetti*, *T. naviformis*, *T. polygranularis*) (Kostygov et al., 2021). Tyto skupiny se liší morfologicky, molekulárně a preferencí přenašeč (Zídková et al., 2012).

Mezi potvrzené přenašeče ptačích trypanosom patří muchničky (Simuliidae), kloši (Hippoboscidae), komáři (Culicidae), flebotomové (Psychodidae: Phlebotominae), a také tiplici (Ceratopogonidae) (Votýpka & Svobodová, 2004; Baker, 1956; Svobodová & Rádřová, 2018; Votýpka et al., 2012; Svobodová et al., 2017), ale pro některé druhy trypanosom ještě nebyli objeveni.

Na rozdíl od nálezů způsobených nejznámějšími trypanosomami, ptačí nevykazují tolik patologických symptomů a obratlovci hostitelé se mohou jevit neovlivnění (Macfie & Thomson, 1929; Salakij et al., 2012), ale byly pozorovány i případy s vážnějšími projevy (ochabnutí

srdečního svalu a zvýšený počet bílých krvinek, Molyneux et al., 1983). Pro svůj často mírný až nedetekovatelný průběh infekcí nejsou ptačí trypanosomy tolik studované (Zídková et al., 2012).

Prevalence trypanosom u ptáků se pohybuje od méně než 1 % do více než 60 % (Kučera, 1983; Sehgal et al., 2001; Svobodová et al., 2023; Valkiūnas et al., 2016), kdy však musíme vzít v potaz to, že formy trypanosom jsou v krvi vzácné a určování prevalence z přítomnosti v periferní krvi může být zavádějící (Apanius, 1991). Trypanosomy mohou také přečkávat zimu v kostní dřeni ptáků, kdy parazitémie (přítomnost parazitů v krvi) nemusí být důvěryhodným indikátorem infekce (Apanius, 1991).

Trypanosomy parazitují v mnoha čeledích ptáků, nejčastěji v pěvcích a dravcích (Kučera, 1983). Také se častěji nacházejí u starších jedinců (Kučera, 1983).

3.2.2. Role tiplíků v přenosu

Jako přenašeče ptačích trypanosom tiplíky poprvé zkoumal Bennett, (1961). Došel k závěru, že tiplíci mohou být občasní, ne však důležití přenašeči. Později pozoroval vývoj trypanosomy, kterou označil jako *T. avium* v *C. sphagnumensis* a *C. stilobezzioides*, ale po neúspěšném přenosu na pokusné ptáky došel ke stejnému závěru (Bennett, 1970). Miltgen a Landau (1982) pozorovali vývoj molekulárně nespécifikované trypanosomy v *C. nubeculosus* po sání na nakaženém alexandru duhovém (*Psittacula roseata*), kdy byl také úspěšně proveden přenos na další ptáky. Tím byly podníceny další studie tiplíků jako přenašečů.

T. bennetti byla popsána z poštolky pestré (*Falco spaverius*) v Severní Americe (Kirkpatrick et al., 1986). Později byla nalezena i v Evropě, kde byl díky izolaci z ptačích mláďat potvrzen lokální přenos (Zídková et al., 2012), ale dlouho pro ni nebyl určen přenašeč.

Svobodová a kol., (2017) tedy testovali tiplíky jako možné přenašeče pro *T. bennetti*. Experimentální infekce kanárů divokých (*Serinus canaria*) byla vyvolána pouze po subkutánní inokulaci, tedy po podání střev tiplíků obsahujících trypanosomy do podkožní tkáně, kdy však lokalizace metacyklických stádií ve středním střevě tiplíků neumožňuje takovýto přenos. Dále bylo samicím *C. nubeculosus* umožněno sát na experimentálně infikovaných kanárech, kdy se ukázalo, že více než 90 % nasátých samic bylo infikováno *T. benetti* i po defekaci. Silné infekce byly pozorovány po 9–10 dnech v 80 % samic. Trypanosomy se vyskytovaly v břišní a hrudní části středního střeva ve volných i přisedlých formách (haptomonádách) a žádné nebyly pozorovány ve stomodeální valvě. Zároveň byli ve volné přírodě odchyceni čtyři jedinci tiplíků přirozeně infikováni trypanosomami ze skupiny *T. bennetti*. Jednalo se o *C. alazanicus*, *C. pictipennis*, *C. clastrieri* a *C. festivipennis*. Jedinci neobsahovali viditelné zbytky krve, což naznačuje, že se v nich parazit uchytil i po defekaci. (Svobodová et al., 2017). Dá se tedy říci, že tiplíci jsou pravděpodobní přenašeči *T. bennetti*.

Svobodová a kol., (2017) se také zabývali schopností *C. nubeculosus* přenášet *T. avium*. Samičím tiplíkům bylo umožněno sát na kanárech experimentálně infikovaných *T. avium*. Po sání krve bylo infikováno 85 % tiplíků a ve více než polovině jedinců byla pozorována silná infekce po 7-10 dnech. Pitva odhalila výskyt trypanosom v zadním střevě a poblíž rekta, kdy volné formy byli trypomastigoti.

Další částí výzkumu se zabývala schopností *C. nubeculosus* přenést *T. avium* na kanáry. Kanáři byli infikováni po orální inokulaci, tedy po podání do zobáku, a byla pozorována parazitémie detekovatelná po dobu 140 dnů po infekci (Svobodová et al., 2017).

Poslední část výzkumu se věnovala infekci tiplíků při sání na hostiteli. Z 20 tiplíků, kteří sáli na infikovaných kanárech, bylo 25 % pozitivních. Po sedmi dnech byly v jedné ze čtyř infikovaných samic pozorovány trypanosomy ve středním střevě (Svobodová et al., 2017). Roli tiplíků v přenosu *T. avium* podporuje detekce v *C. segnis* a *C. pictipennis* chycených ve volné přírodě (Bernotienė et al., 2020; Kazak et al., 2023)

T. everetti byla poprvé popsána v afrických pěvcích podle jejich morfologických a morfometrických vlastností (Molyneux, 1973). Je snadno rozpoznatelná díky unikátnímu tvaru krevních trypomastigotů (Valkiūnas et al., 2016).

V Litvě byli chyceni dvě jiříčky obecné (*Delichon urbicum*) a dva rákosníci proužkovaní (*Arcocephalus schoenobaenus*), kteří byli přirozeně nakaženi čtyřmi různými haplotypy *T. everetti* a použiti pro nakažení *C. nubeculosus* z laboratorních chovů a *C. impunctatus* chycených ve volné přírodě. U *C. nubeculosus* se počet infikovaných samic třemi různými haplotypy *T. everetti* pohyboval mezi 20-50 % po 2-9 dnech po sání. U *C. impunctatus* to bylo 11 % jedinců po 4-6 dnech po sání. V infikovaných tiplících byly pozorovatelné vyvíjející se trypanosomy v různých formách včetně metacyklických trypomastigotů, z jejichž přítomnosti lze odvodit schopnost dokončení vývoje v těchto druzích vektorů. *T. everetti* však nebyla detekována v žádném volně chyceném tiplíkově (Bernotienė et al., 2020).

Ještě bych chtěla zmínit dva nedávné záchyty *C. huffi* infikovaných *Trypanosoma* sp. v Thajsku. V této oblasti nejsou tiplíci jako přenašeči trypanosom zmapováni, pro určení jejich role v přenosu je potřeba další výzkum (Sunantaraporn et al., 2021,2022). Zmíněná trypanosoma patří do skupiny *T. bennetti* (Svobodová, osobní sdělení).

Kromě ptačích trypanosom můžeme v tiplících najít i trypanosomy obojživelníků. Rod *Corethrella*, jmenovitě *C. wirthi*, je schopný úspěšně přenášet trypanosomy na rosničky bělopruhé (*Hyla cinerea*) na Floridě. Nepojmenovaný druh trypanosomy byl v tiplících pozorován před i po sání na nakažených žábách ve středním a zadním střevě. Mechanismus přenosu není dosud objasněn, ale ve volné přírodě byla pozorována infekce původně zdravých

žab po sání *C. wirthi* (Johnsons et al., 1993). Výskyt trypanosom pouze v samcích žab naznačuje, že jeden nebo více druhů rodu *Corethrella* jsou přenašeči těchto trypanosom, protože tento rod tiplíků bývá přitahován právě kvákáním samců (Borkent, 2008).

Jako poslední bych zmínila australskou trypanosomu příbuznou nechvalně proslulé *T. cruzi*. Jedná se o *T. noyesi* izolovanou z klokánka králíkovitého (*Bettongia pencillata*). U klokánků byli odchyceni infikovaní tiplíci s prevalencí 57 %. Tím spolu s ovády (*Tabanidae*) tvoří pravděpodobné přenašeče tohoto druhu. Tiplíci však nebyli blíže určeni a zároveň nebyly pozorované vývojové fáze trypanosom v jejich trávicím ústrojí. Pro potvrzení jejich role v přenosu je potřeba další výzkum (Botero et al., 2016).

Tabulka 1 Shrnutí role tiplíků jako přenašečů trypanosom (dle Bernotienė et al., 2020; Johnsons et al., 1993; Kazak et al., 2023; Sunantaraporn et al., 2021, 2022; Svobodová et al., 2017)

Druh trypanosomy	Druhy tiplíků, ve kterých byla detekována DNA trypanosom	Druhy experimentálně infikované
<i>T. everetti</i>	-	<i>C. nubeculosus</i> <i>C. impunctatus</i>
<i>T. bennetti</i>	-	<i>C. nubeculosus</i>
skupina <i>T. bennetti</i>	<i>C. alazanicus</i> (CZ) <i>C. pictipennis</i> (CZ) <i>C. clastrieri</i> (CZ) <i>C. festivipennis</i> (CZ) <i>C. huffi</i> (TH)	-
<i>T. avium</i>	<i>C. segnis</i> (LT) <i>C. pictipennis</i> (LT)	<i>C. nubeculosus</i>
<i>Trypanosoma</i> sp.	<i>C. wirthi</i> (USA)	-

3.3. Rod *Leishmania*

Rod *Leishmania* obsahuje přes 50 druhů, ze kterých je 30 považováno za savčí patogeny. Leishmanie se dělí na čtyři podrody: *Leishmania*, *Sauroleishmania* a *Mundinia* vyskytující se ve Starém i Novém světě a *Viannia* vyskytující se v Novém světě (Kniha et al., 2023). Během svého životního cyklu střídají obratlovčího hostitele a přenašeče, kterými jsou hlavně flebotomové (Diptera: Psychodidae), a to rody *Phlebotomus* a *Sergentomyia* ve Starém světě a rod *Lutzomyia* v Novém světě (Arenas et al., 2017). Onemocnění způsobené leishmaniemi se nazývá leishmanióza a ve Starém světě se často vyskytuje jako zoonóza, rezervoár je tedy volně žijící savec (Kniha et al., 2023).

Během svého životního cyklu se leishmanie vyskytují ve dvou základních morfologických formách; amastigot a promastigot. V přenašeči vývoj započne ve chvíli, kdy je

pozřena krev s makrofágy infikovanými amastigoty. Změna prostředí vyvolá přeměnu amastigota na procyklického promastigota, který se začne množit. Po 2-3 dnech se parazit přestane množit a přemění se na podlouhlého nektomonádního promastigota, který uniká z peritrofické matrix, obklopující nasátou krev (Dostálová & Volf, 2012). V tuto chvíli nastává kritický moment, kdy parazit musí předejít vyloučení se zbytky nestrávené krve přichycením ke stěně střeva. Úspěšní parazité se poté v přední části středního střeva přemění na krátké nektomonádní promastigoty (leptomonády), kteří se opět začnou množit a diferenciovat v metacyklické formy nebo pohyblivé i přichycené haptomonády vylučující promastigotní sekreční gel (PSG). Ten ucpává střevo a tím způsobuje hostiteli problémy při sání, díky kterým se parazité dostávají do obratlovčího hostitele (Ready, 2013). Během tvorby PSG probíhá kolonizace stomodeální valvy, která je nezbytná pro další úspěšnou infekci (Dostálová & Volf, 2012).

Leishmaniózy se mohou projevovat mnoha různými symptomy, ale dělí se na tři hlavní kategorie: kožní, kožně-slizniční a viscerální. Infekce vždy začíná v kůži a postupně se může dostat dál do dalších tělních tkání. Úroveň postupu závisí na vlastnostech parazita a odpovědi imunitního systému. Léze kožní leishmaniózy se obvykle vytvoří v místě kousnutí přenašeče a během týdnů až měsíců se vyvine v bezbolestný vřed, který se může zahojit, nebo zanechat jizvu. Kožně-slizniční forma vede k deformaci obličeje často i několik let po odeznění kožních příznaků. Nejzávažnější je forma viscerální, kdy jsou zasažena játra, slezina, kostní dřeň a lymfatický systém (Mann et al., 2021).

Leishmania (Mundinia) je nejnověji popsáný podrod leishmanií. V dnešní době je popsáno šest druhů. Tři z těchto druhů napadají člověka. Mezi ně patří *L. martiniquensis* (Pothirat et al., 2014), která způsobuje viscerální leishmaniózy; případy spojené s touto leishmanií byly zaznamenány v Evropě, Střední i Severní Americe a Asii (Lobsiger et al., 2010; Müller et al., 2009; Pothirat et al., 2014; Reuss et al., 2012). Další je *L. orientalis*, která se v lidech projevuje jako kožní leishmanióza a je endemická pro jihovýchodní Asii (Jariyapan et al., 2018). Jako poslední mezi ně patří *L. chancei* (Kwakyé-Nuako et al., 2023), způsobující hlavně dětské kožní leishmaniózy v Ghaně (Jariyapan et al., 2018).

Další tři zástupci člověka nenapadají, mezi ně patří *L. enriettii*, která byla izolována z morčat domácích (*Cavia porcellus*) v Brazílii (Muniz, 1948), *L. macropodum* (Rose et al., 2004), která způsobuje kožní leishmaniózu u klokanů v Austrálii, a *L. procaviensis* (Kwakyé-Nuako et al., 2023) izolována z damana skalního (*Procavia capensis*) v Nambii.

Pro žádnou z mundinií není zatím znám ověřený rezervoárový hostitel (Kwakyé-Nuako et al., 2023; Paranaíba et al., 2018).

3.3.1. Kritéria pro přenašeče leishmanií

Protože leishmaniózy mohou být způsobovány širokým spektrem parazitů, byla pro ně ustanovena kritéria, které by měl jejich přenašeč splňovat (Killick-Kendrick, 1990). Základních pět kritérií (1-5) stanovil Killick-Kendrick, (1990), ty byly rozšířeny o matematické modely (6 a 7, Ready, 2013), které se však moc nevyužívají.

Obecně tedy tyto kritéria zní:

1. Potencionální vektor má blízkou ekologickou vazbu s rezervoárovým hostitelem a člověkem a vyskytují se ve stejné oblasti.
2. Potencionální vektor je přitahován a saje na rezervoárovém hostiteli a na člověku.
3. Parazit dokáže dokončit svůj životní cyklus v potencionálním vektoru, a to až do metacyklických stádií, která se nacházejí ve středním střevě a v oblasti stomodeální valvy.
4. Paraziti jsou opakovaně izolováni z volně žijících přenašečů, ve kterých se už nevyskytuje nasátá krev a jsou shodní s parazity izolovanými z rezervoárových hostitelů.
5. Potencionální vektor přenáší parazita na přirozeného hostitele nebo laboratorní model během sání krve.
6. Pomocí retrospektivních dat lze sestavit matematický model potvrzující důležitost role přenašeče v udržování přenosu s nebo bez pomoci jiných přenašečů.
7. Lze sestavit matematický model demonstrující signifikantní pokles přenosu nákazy korelující s poklesem četnosti sání daného potencionálního vektora.

3.3.2. Role tiplíků v přenosu

Jako první se zabývali tiplíky jako možnými přenašeči leishmanií Dougall et al., (2011), kdy se snažili zjistit přenašeče pro australskou leishmanii vyskytující se v klokanech červených (*Macropus rufus*), později určenou jako *L. macropodum*. Původním cílem studie byl význam flebotomů jako potencionálních vektorů australských leishmanií, ale po terénním odchytu v areálu výskytu leishmanie a PCR testech nenašli ani jednoho pozitivního. Zaměřili se tedy na denní tiplíky rodu *Forcipomyia*, jejichž výskyt během monzunů koreloval s výskytem symptomů kožní leishmaniózy u dvou klokanů hbitých (*Macropus agilis*) (Dougall et al., 2009). Celková prevalence leishmanie v tiplících byla 5.8 %. Toto číslo může být podhodnoceno s ohledem na to, že zahrnuje i *F. townsvilensis* a *F. peregrinator*, které pravděpodobně nehrají v přenosu roli. U samotné *F. (Lasiohelea) sp.1.*, nového nepopsaného druhu, byla prevalence 13.8 %. Mikroskopicky byly pozorovány formy promastigotů ve střevech tiplíků i po defekaci, včetně struktury podobné promastigotnímu sekrečnímu gelu a kolonizaci stomodeální valvy. V této studii byla potvrzena první čtyři kritéria zmíněná výše (Dougall et al., 2011).

Na tyto výsledky navázali Seblova et al., (2015), kdy byli testováni *C. sonorensis* a *C. nubeculosus* jako možní přenašeči pro *L. enriettii* a *L. macropodum*. V samicích *C. sonorensis* byl pozorován přesun parazitů do stomodeální valvy a hrudní části středního střeva, formování typických rozet a přítomnost metacyklických promastigotů. Zároveň byl prokázán vývoj *L. enriettii* v *C. sonorensis* po sání na nakaženém morčeti. V *C. nubeculosus* se infekce nerozvíjela, dá se tedy usoudit, že mundínie jsou v rámci tiplíků do jisté míry hostitelsky specifické (Seblova et al., 2015).

Chanmol et al., (2019) testovali *C. sonorensis* jako přenašeče pro *L. orientalis*, kdy se setkali s obdobnými výsledky jako Seblova et al., (2015). V samicích tiplíků se paraziti vyvíjeli do metacyklických stádií a byla pozorována struktura podobná promastigotnímu sekrečnímu gelu a kolonizace stomodeální valvy.

Becvar et al., (2021) tyto výsledky ucelili. *C. sonorensis* testovali jako přenašeče *L. enriettii*, *L. macropodum*, *L. orientalis*, *L. chancei* a 4 kmeny *L. martiniquensis*. V tiplících byl opět pozorován rozvoj infekce, a to až do metacyklických stádií, byla viditelná struktura podobná a promastigotnímu sekrečnímu gelu a kolonizace stomodeální valvy. S liniemi *L. orientalis*, *L. martiniquensis*, *L. macropodum* a *L. chancei* byl také proveden experimentální přenos na BALB/c myši. Leishmanie byla pomocí PCR detekována v myších vystavených *C. sonorensis* infikovaných *L. martiniquensis*, *L. orientalis* a *L. chancei* (Becvar et al., 2021).

V posledních letech jsou tiplíci studováni jako přenašeči původců kožních leishmanií v Thajsku. Jako první se touto problematikou zabýval Sunantaraporn et al., (2021). V severním Thajsku byli chyceni volně žijící tiplíci, kdy nejčastějším druhem byl *C. mahasarakhamense*, ve kterém byla pomocí PCR detekována přítomnost *L. martiniquensis* s prevalencí 2.4 % (Sunantaraporn et al., 2021). Další studie proběhla na jihu Thajska, kde byli chyceni volně žijící tiplíci z okolí obydlí dvou pacientů s diagnostikovanou leishmaniózou. Přítomnost *L. martiniquensis* byla pomocí PCR zjištěna v samicích *C. peregrinus*, *C. oxystoma*, *C. mahasarakhamense*, *C. huffi*, *C. fordae* a *C. fulvus* a *L. orientalis* v samicích *C. peregrinus* a *C. oxystoma* s celkovou prevalencí 21.2 %. Tato vysoká hodnota může souviset s rychlou odezvou výzkumu na diagnostiku pacientů. (Songumpai et al., 2022).

Jako další byli testováni tiplíci chycení ve dvou lokalitách v severním Thajsku, kdy samice *C. peregrinus* byly PCR pozitivní pro *L. martiniquensis*. Během pitvy defekovaných samic byli paraziti pozorováni ve středním a zadním střevě ve formě choanomastigotů a procyklických, nektomonádních i leptomonádních promastigotů. Nebyly však pozorovány žádné metacyklické formy. (Kaewmee et al., 2023).

Poslední výzkum na toto téma se zabýval samicemi chycenými v severním Thajsku v oblasti obydlí pacienta s diagnostikovanou kožní leishmaniózou. PCR testy odhalily celkovou prevalenci 26.7 % v druzích *C. mahasarakamense*, *C. guttifer*, *C. (Trithecoides) sp.*, *C. jacobsoni*, *C. oxystoma* a *C. orientalis*. Leishmanie byly určeny jako *L. martiniquensis* a *L. orientalis*. Tyto leishmanie se molekulárně shodovaly s haplotypem leishmanií izolovaných z tamějších pacientů. Zajímavé je, že ve více než polovině případů se jednalo o koinfekci těchto dvou leishmanií (Ampol et al., 2024).

Ve zmíněných studiích převažovali abundancí *C. mahasarakamense*, *C. peregrinus* a *C. oxystoma*, dá se tedy předpokládat jejich role v epidemiích kožní leishmaniózy v Thajsku, ale žádný z výše uvedených druhů sám o sobě nesplňuje všechna základní kritéria pro přenašeče leishmanií. Zároveň pro *L. martiniquensis* ani *L. orientalis* nebyli potvrzeni rezervoároví hostitelé v oblastech výskytu v Thajsku, byl pouze nalezen jeden pravděpodobný pro *L. martiniquensis*, a to krysa obecná (*Rattus rattus*) (Leelayoova et al., 2017).

Leishmanie ve volně žijících tiplících byly detekovány napříč kontinenty, kdy v Tunisku byli *C. imicola* a *C. circumscriptus* PCR pozitivní pro *L. infantum*. Samice sice obsahovaly krev, ale ne z rezervoárových hostitelů v této oblasti (Slama et al., 2014). V Brazílii byla pomocí nespecifické PCR detekována *L. amazonensis* v *C. filariferus* a *C. flavivenula* a *L. braziliensis* v *C. ignacioi*, *C. insignis* a v *C. foxi* (Rebêlo et al., 2016). V Mexiku byla pomocí nespecifické PCR detekována *L. mexicana* v *C. furens* (Ríos-Tostado et al., 2021). Na Srí Lance byla pomocí nespecifické PCR detekována *L. donovani* v tiplíkovi podobnému *C. imicola* (Wimalasiri et al., 2023). Tyto záchyty podporují důležitost role tiplíků jako přenašečů leishmanií, ale měly by se brát s nadhledem a další výzkum je potřeba pro objasnění vztahů mezi jednotlivými druhy tiplíků a leishmaniemi.

Je tedy patrné, že tiplíci nějakou roli v přenosu leishmanií hrají. Nejvíce kritérií pro přenašeče leishmanií zatím splňuje *Forcipomyia (Lasiohelea) sp. 1.*, a to první čtyři pro *L. macropodum*. Dalšími velmi pravděpodobnými přenašeči jsou *C. peregrinus*, u kterých byl pozorován vývoj leishmanií, i když ne do metacyklických stádií, a *C. mahasarakhamense*, který často převažoval v záchytech v Thajsku a byl v něm izolován shodný haplotyp leishmanie jako v pacientech infikovaných *L. martiniquensis* (kritérium 4). U thajských druhů je také problémem neznalost rezervoárových hostitelů, a tedy potvrzení prvních dvou kritérií. U *C. sonorensis* byl experimentálně potvrzen vývoj i přenos (kritérium 3 a 5), ale tento druh se přirozeně vyskytuje v Severní Americe, kde nebyl zachycen infikovaný leishmaniemi. Tiplíci zatím tedy jako celek splňují všechna základní kritéria, ale ne jako daný druh pro danou leishmanii; i tak to jsou hlavní kandidáti na přenos mundinií.

Tabulka 2 Shrnutí role tiplíků jako přenašečů *leishmanii* (dle Ampol et al., 2024; Becvar et al., 2021; Chanmol et al., 2019; Dougall et al., 2011; Kaewmee et al., 2023; Rebêlo et al., 2016; Seblova et al., 2015; Slama et al., 2014; Songumpai et al., 2022; Sunantaraporn et al., 2021; Wimalasiri et al., 2023)

*pouze nespecifické PCR

Druh leishmanie	Druhy tiplíků pozitivní na leishmanie	Druhy tiplíků podporující vývoj L.
<i>L. amazonensis</i>	<i>C. filariferus</i> * (BR) <i>C. flavivenula</i> * (BR)	-
<i>L. braziliensis</i>	<i>C. ignacioi</i> * (BR) <i>C. insignis</i> * (BR) <i>C. foxi</i> * (BR)	-
<i>L. donovani</i>	druh podobný <i>C. imicola</i> * (LK)	-
<i>L. enriettii</i>	-	<i>C. sonorensis</i>
<i>L. infantum</i>	<i>C. imicola</i> * (TN) <i>C. circumscriptus</i> * (TN)	-
<i>L. macropodum</i>	<i>Forcipomyia (Lasiohelea)</i> sp.1. (AU)	<i>Forcipomyia (Lasiohelea)</i> sp.1. <i>C. sonorensis</i>
<i>L. martiniquensis</i>	<i>C. mahasarakhamense</i> (TH), <i>C. peregrinus</i> (TH) <i>C. oxystoma</i> (TH) <i>C. huffi</i> (TH) <i>C. fordae</i> (TH) <i>C. fulvus</i> (TH) <i>C. (Trithecoides)</i> sp. (TH) <i>C. jacobsoni</i> (TH) <i>C. guttifer</i> (TH)	<i>C. sonorensis</i> , <i>C. peregrinus</i>
<i>L. mexicana</i>	<i>C. furens</i> * (MX)	-
<i>L. orientalis</i>	<i>C. mahasarakhamense</i> (TH) <i>C. peregrinus</i> (TH) <i>C. oxystoma</i> (TH) <i>C. guttifer</i> (TH) <i>C. oxystoma</i> (TH) <i>C. (Trithecoides)</i> sp. (TH) <i>C. jacobsoni</i> (TH)	<i>C. sonorensis</i>
<i>L. chancei</i>	-	<i>C. sonorensis</i>

3.4. Jednohostitelské druhy kinetoplastid

V současné době se v čeledi Trypanosomatidae nachází 24 rodů, z nichž je 19 monoxenních. Některé rody, například *Crithidia* a *Leptomonas*, však nejsou monofyletické, jiné rody zase obsahují pouze jeden popsáný druh (Frolov et al., 2021).

Jednohostitelské druhy kinetoplastid se nejčastěji nachází ve dvou řádech hmyzu; Diptera a Hemiptera (Maslov et al., 2013). Nejčastější způsob života těchto parazitů zahrnuje dvě životní

formy; první forma se obvykle vyskytuje ve střevě hmyzu a druhá pohyblivá nebo nepohyblivá forma je vylučovaná s fekáliemi. Jiný hmyz se tak může nakazit z kontaminovaných povrchů nebo přímo z fekálií v rámci koprofágie. Mezi další způsoby přenosu patří kanibalismus a predace (pouze u hostitelsky nespecifických zástupců)(Kostygov et al., 2021).

Celkově jsou tyto rody považovány za nepatogenní, či dokonce za komenzály. Byl však prokázán neblahý vliv těchto parazitů na plošnice, včely a další hmyz, a to například v podobě zkrácení délky života, zpomaleného vývoje a ztráty hmotnosti. Tyto vlastnosti mohou hrát důležitou roli v kontrole velikostí populací jejich hostitelů (Kostygov et al., 2021).

3.4.1. Druhy jednohostitelských kinetoplastid spojené s tiplíky

Rod *Herpetomonas* u svých hostitelů obecně ovlivňuje larvární vývoj, fitness a plodnost (Schaub, 1992). Parazituje převážně na řádu Diptera a vyskytuje se kosmopolitně (Maslov et al., 2013).

U tiplíků byl jako první popsán *H. ztiplika*, který byl izolován ze samice *C. kibunensis*, chycené na hnízdě s mláďaty káněte lesního (*Buteo buteo*) v blízkosti Mikulova na jihu Moravy. Parazit se vyskytoval v zadním střevě a v malpighických trubicích ve formě promastigotů (Podlipaev et al., 2004). *H. ztiplika* byl také zachycen v *C. obsoletus* v Litvě (Bernotienė et al., 2020).

Ze stejné lokality v blízkosti Mikulova byl také z *C. truncorum* popsán *H. trimorpha*. Fylogenetická analýza ukázala, že je blízce příbuzný *H. ztiplika*. V tiplíkovi se také nacházel v malpighických trubicích v jedné morfologické formě, a to jako promastigot. V kultuře byl poté pozorován ve třech morfortypech. Zároveň byla úspěšně provedena experimentální infekce laboratorně chovaného *C. nubeculosus*. Počet infikovaných jedinců se pohyboval v nízkých hodnotách, pravděpodobně kvůli použití jiného druhu tiplíka (Zídková et al., 2010).

Mezi další jednohostitelské parazity tiplíků patří *Sergeia podlipaevi*, která byla izolována a popsána jako nově ustanovený rod z *C. festivipennis* a *C. truncorum*, chycených ve volné přírodě. V tiplících se vyskytovala v malpighických trubicích a abdominální části středního střeva. Experimentální přenos tohoto parazita byl také úspěšně proveden na laboratorně chovaného *C. nubeculosus* (Svobodová et al., 2007). Její vliv na hostitele však není popsán.

Rod *Crithidia* je nejvíce studován jako parazit včel a čmeláků a svým hostitelům může například zkracovat délku života nebo zpomalovat vývoj (Gómez-Moracho et al., 2020; Yourth et al., 2008), ale i tak mnoho aspektů životního cyklu není objasněno. Dlouhodobě byl tento rod považován za parazita bezobratlých, ale například *C. mellificae*, původně asociována se včelami, se objevuje i v savčích hostitelích (Dario et al., 2021).

V tiplících byla detekována *C. brevicula* v *C. festivipennis*, *C. kibunensis*, *C. pictipennis* a *Crithidia* sp. v *C. pictipennis* a *C. festivipennis* v Litvě (Bernotienė et al., 2020; Kazak et al., 2023). Dále pak *Crithidia* sp. v *C. peregrinus* v několika lokalitách v Thajsku. Zde je zajímavé podotknout, že se někdy v tiplících vyskytovala jako koinfekce s *L. martiniquensis* (Kaewmee et al., 2023; Songumpai et al., 2022; Sunantaraporn et al., 2021, 2022).

Jeden kmen *Crithidia* sp. izolovaný z tiplíků byl zařazen jako blízce příbuzný s *C. thermophila* (termotolerantní druh). Tento kmen byl dále testován na možný přenos na savce, kdy tato *Crithidia* dokázala infikovat myši makrofágy a přetrvat v nich po dobu 48 h, rozmnožování však nebylo pozorováno (Kaewmee et al., 2023). Zmiňuji to z důvodu nedávných studií na výskyt tohoto rodu v imunodeficientních i imunokompetentních pacientech. V těch imunokompetentních se vyskytoval buď jako koinfekce s *L. major* (Boucinha et al., 2022) nebo *L. infantum* (Rogerio et al., 2023), kdy průběh leishmaniózy měl vážnější projevy než při infekci pouhou leishmanií, nebo se tento rod vyskytoval samotný s podobnými symptomy jako kožní leishmanióza (Boucinha et al., 2022). Tiplíci by tak potencionálně mohli hrát roli i v těchto přenosech, ale je potřeba další výzkum a hlubší porozumění daným infekcím.

Nedávno byl v tiplících detekován rod *Obscuromonas* v jednom zástupci *C. kibunensis* v Litvě (Kazak et al., 2023). Jedná se o první případ záchyty tohoto rodu v tiplících.

Tabulka 3 Nálezy jednohostitelských druhů kinetoplastid v tiplících (dle Bernotienė et al., 2020; Kaewmee et al., 2023; Kazak et al., 2023; Podlipaev et al., 2004; Songumpai et al., 2022; Sunantaraporn et al., 2021, 2022; Svobodová et al., 2007; Zídková et al., 2010)

Jednohostitelský kinetoplastid	Druh hostitelského tiplíka
<i>H. ztiplika</i>	<i>C. kibunensis</i> (CZ)
	<i>C. obsoletus</i> (LT)
<i>H. trimorpha</i>	<i>C. truncorum</i> (CZ)
<i>Sergeia podlipaevi</i>	<i>C. festivipennis</i> (CZ)
	<i>C. truncorum</i> (CZ)
<i>C. brevicula</i>	<i>C. festivipennis</i> (LT)
	<i>C. kibunensis</i> (LT)
	<i>C. pictipennis</i> (LT)
<i>Crithidia</i> sp.	<i>C. festivipennis</i> (LT)
	<i>C. pictipennis</i> (LT)
	<i>C. peregrinus</i> (TH)
<i>Obscuromonas</i> sp.	<i>C. kibunensis</i> (LT)

4. Závěr

Tato bakalářská práce měla za cíl shrnout roli tiplíků jako hostitelů a přenašečů kinetoplastid. Prokázat druh vektora jako přenašeče původců onemocnění může být náročné. Pro některé rody, jako je například *Leishmania*, jsou stanovena kritéria, které vektor musí splnit, aby byl plnohodnotně prohlášen za přenašeče. U jiných taková kritéria chybí a přenašeči nemusí být správně určeni. Z literární rešerše je však patrné, že tiplíci jsou kompetentní přenašeči alespoň některých druhů kinetoplastid.

U ptačích trypanosom je zjevné, že tiplíci hrají roli v jejich přenosu ve střední Evropě, kde probíhalo nejvíce odchytů. V tiplících byl pozorován vývoj parazitů až do metacyklických stádií a infikovaní jedinci byli chyceni ve volné přírodě. Přenos byl experimentálně prokázán u tří druhů těchto parazitů; *T. avium*, *T. bennetti* a *T. everetti* a u dvou druhů tiplíků; *C. impuctatus* a *C. nubeculosus*. Ve volné přírodě byla *T. bennetti* detekovaná v *C. alazanicus*, *C. clastrieri*, *C. festivipennis* a *C. pictipennis*.

Z dostupných zdrojů vyplývá, že tiplíci hrají zásadní roli v přenosu leishmanií, přesněji podrodu *Mundinia*. Prozatím žádný druh tiplíků nesplnil všechna kritéria pro přenašeče leishmanií a další výzkum je potřeba pro jejich definitivní potvrzení, ale i tak to jsou hlavní adepti mezi ostatními rody dvoukřídlých. Nejvíce kritérií splňuje zástupce rodu *Forcipomyia* (*Lasiohelea*) a *C. peregrinus* a u laboratorních *C. sonorensis* byl pozorován vývoj leishmanií i přenos parazitární DNA. Leishmanie byly sice v tiplících detekovány napříč druhy i kontinenty, ale pořád je spousta aspektů v přenosu neobjasněných.

Tiplíci mohou sloužit i jako hostitelé monoxenních kinetoplastid, a to druhů *H. ztiplika*, *H. trimorpha*, *S. podlipaevi*, *C. brevicula*, *Crithidia* sp. a *Obscuromonas* sp.

Do budoucna je třeba upřesnit roli tiplíků jako přenašečů kinetoplastid a dále zkoumat jejich potenciál přenášet zmíněné a další parazity.

5. Použitá Literatura

* - shrnující články/kapitoly učebnic

- *Adl, S. M., Bass, D., Lane, C. E., Lukeš, J., Schoch, C. L., Smirnov, A., Agatha, S., Berney, C., Brown, M. W., Burki, F., Cárdenas, P., Čepička, et al. (2019). Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 66(1), 4–119.
- Ampol, R., Somwang, P., Khositharattanakool, P., Promrangsee, C., Pataradool, T., Tepboonreung, P., Siriyasatien, P., & Preativatanyou, K. (2024). Nanopore-based surveillance of *Leishmania* parasites in *Culicoides* Latrielle (Diptera: Ceratopogonidae) caught from the affected community and Tham Phra cave in Chiang Rai Province, the endemic area of Leishmaniasis in Northern Thailand. *Insects*, 15(5).
- Anderson, G. S., Belton, P., & Kleider, N. (1988). The hypersensitivity of horses to *Culicoides* bites in British Columbia. *The Canadian Veterinary Journal*, 29(9), 718.
- *Apanius, V. (1991). Avian trypanosomes as models of hemoflagellate evolution. *Parasitology Today*, 7(4), 87–90.
- *Arenas, R., Torres-Guerrero, E., Quintanilla-Cedillo, M. R., & Ruiz-Esmenjaud, J. (2017). Leishmaniasis: A review. *F1000Research*, 6.
- Atkinson, C. T., Forrester, D. J., & Greiner, E. C. (1988). Pathogenicity of *Haemoproteus meleagridis* (Haemosporina: Haemoproteidae) in experimentally infected domestic turkeys. *The Journal of parasitology*, 228-239.
- Baker, J. R. (1956). Studies on *Trypanosoma avium* Danilewsky 1885 II. Transmission by *Ornithomyia avicularia* L. *Parasitology*, 46(3–4), 321–334.
- Becker, P. (1960). Life Cycle and Immature Stages of *Culicoides circumscriptus* Kieff. 363 XV.- Observations on the Life Cycle and Immature Stages of *Culicoides circumscriptus* Kieff. (Diptera, Ceratopogonidae). *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biology*, (1960), 363-386, 67(4).
- Becvar, T., Vojtkova, B., Siriyasatien, P., Votypka, J., Modry, D., Jahn, P., Bates, P., Carpenter, S., Volf, P., & Sadlova, J. (2021). Experimental transmission of *Leishmania* (Mundinia) parasites by biting midges (Diptera: Ceratopogonidae). *PLoS Pathogens*, 17(6), e1009654.
- Bennett, G. F. (1961). On the specificity and transmission of some avian trypanosomes. *Canadian Journal of Zoology*, 39(1), 17-33.
- Bennett, G. F. (1970). Development of trypanosomes of the *T. avium* complex in the invertebrate host. *Canadian Journal of Zoology*, 48(5), 945–957.
- Bernotienė, R., Iezhova, T. A., Bukauskaitė, D., Chagas, C. R. F., Kazak, M., & Valkiūnas, G. (2020). Development of *Trypanosoma everetti* in *Culicoides* biting midges. *Acta Tropica*, 210, 105555.

- ***Borkent, A., & Dominiak, P. (2020).** Catalog of the biting midges of the world (Diptera: Ceratopogonidae). *Zootaxa*, 4787(1), 1-377.
- ***Borkent, Art. (2008).** The frog-biting midges of the world (Corethrellidae: Diptera). *Zootaxa*, 1804(1), 1-456.
- Botero, A., Cooper, C., Thompson, C. K., Clode, P. L., Rose, K., & Thompson, R. C. A. (2016).** Morphological and phylogenetic description of *Trypanosoma noyesi* sp. nov.: an Australian wildlife trypanosome within the *T. cruzi* clade. *Protist*, 167(5), 425-439.
- ***Boucinha, C., Andrade-Neto, V. V., Ennes-Vidal, V., Branquinha, M. H., Santos, A. L. S. dos, Torres-Santos, E. C., & d'Avila-Levy, C. M. (2022).** A stroll through the history of monoxenous trypanosomatids infection in vertebrate Hosts. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 12, 804707.
- ***Brun, R., Hecker, H., & Lun, Z.-R. (1998).** *Trypanosoma evansi* and *T. equiperdum*: distribution, biology, treatment and phylogenetic relationship (a review). *Veterinary Parasitology*, 79(2), 95–107.
- Černý, O., Votýpka, J., & Svobodová, M. (2011). Spatial feeding preferences of ornithophilic mosquitoes, blackflies and biting midges. *Medical and Veterinary Entomology*, 25(1), 104–108.
- Dario, M. A., Lisboa, C. V., Silva, M. V., Herrera, H. M., Rocha, F. L., Furtado, M. C., Moratelli, R., Rodrigues Roque, A. L., & Jansen, A. M. (2021).** *Crithidia mellificae* infection in different mammalian species in Brazil. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 15, 58–69.
- ***Dostálová, A., & Volf, P. (2012).** *Leishmania* development in sand flies: parasite-vector interactions overview. *Parasites & vectors*, 5, 1-12.
- Dougall, A. M., Alexander, B., Holt, D. C., Harris, T., Sultan, A. H., Bates, P. A., Rose, K., & Walton, S. F. (2011).** Evidence incriminating midges (Diptera: Ceratopogonidae) as potential vectors of *Leishmania* in Australia. *International Journal for Parasitology*, 41(5), 571–579.
- Dougall, A., Shilton, C., Low Choy, J., Alexander, B., & Walton, S. (2009).** New reports of Australian cutaneous leishmaniasis in Northern Australian macropods. *Epidemiology and Infection*, 137(10), 1516–1520.
- Dove, W. E., Hall, D. G., & Hull, J. B. (1932).** The Salt Marsh Sand Fly Problem (Culicoides). *Annals of the Entomological Society of America*, 25(3), 505-527.
- ***Elbers, A. R. W., Koenraadt, C. J. M., & Meiswinkel, R. (2015).** Mosquitoes and Culicoides biting midges: vector range and the influence of climate change. *Rev Sci Tech*, 34(1), 123-37.
- ***Frolov, A. O., Kostygov, A. Y., & Yurchenko, V. (2021).** Development of Monoxenous Trypanosomatids and Phytomonads in Insects. *Trends in Parasitology*, 37(6), 538–551.
- ***Gibson, W. (2017).** Kinetoplastea. In *Handbook of the Protists* (s. 1089–1138). Springer International Publishing.
- Gómez-Moracho, T., Buendía-Abad, M., Benito, M., García-Palencia, P., Barrios, L., Bartolomé, C., Maside, X., Meana, A., Jiménez-Antón, M. D., Olías-Molero, A. I., Alunda,**

- J. M., Martín-Hernández, R., & Higes, M. (2020).** Experimental evidence of harmful effects of *Crithidia mellificae* and *Lotmaria passim* on honey bees. *International Journal for Parasitology*, 50(13), 1117–1124.
- ***Harrup, L. E., Bellis, G. A., Balenghien, T., & Garros, C. (2015).** *Culicoides* Latreille (Diptera: Ceratopogonidae) taxonomy: Current challenges and future directions. *Infection, Genetics and Evolution*, 30, 249–266.
- Chanmol, W., Jariyapan, N., Somboon, P., Bates, M. D., & Bates, P. A. (2019).** Development of *Leishmania orientalis* in the sand fly *Lutzomyia longipalpis* (Diptera: Psychodidae) and the biting midge *Culicoides soronensis* (Diptera: Ceratopogonidae). *Acta Tropica*, 199, 105157.
- Jariyapan, N., Daroontum, T., Jaiwong, K., Chanmol, W., Intakhan, N., Sor-Suwan, S., Siriyasatien, P., Somboon, P., Bates, M. D., & Bates, P. A. (2018).** *Leishmania* (*Mundinia*) *orientalis* n. sp. (Trypanosomatidae), a parasite from Thailand responsible for localised cutaneous leishmaniasis. *Parasites and Vectors*, 11(1).
- Johnsons, R. N., Young, D. G., & Butler, J. F. (1993).** Trypanosome transmission by *Corethrella wirthi* (Diptera: Chaoboridae) to the green treefrog, *Hyla cinerea* (Anura: Hylidae). *Journal of Medical Entomology*, 30(5), 918-921.
- Kaewmee, S., Mano, C., Phanitchakun, T., Ampol, R., Yasanga, T., Pattanawong, U., Junkum, A., Siriyasatien, P., Bates, P. A., & Jariyapan, N. (2023).** Natural infection with *Leishmania* (*Mundinia*) *martiniquensis* supports *Culicoides peregrinus* (Diptera: Ceratopogonidae) as a potential vector of leishmaniasis and characterization of a *Crithidia* sp. isolated from the midges. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1235254.
- Kazak, M., Bernotienė, R., Treinys, R., & Bukauskaitė, D. (2023).** Trypanosomatids in bloodsucking Diptera insects (Ceratopogonidae and Simuliidae) wild-caught at raptor bird nests in temperate forests. *Diversity*, 15(5), 692.
- ***Killick-Kendrick, R. (1990).** Phlebotomine vectors of the leishmaniasis: A review. In *Medical and Veterinary Entomology*, 4(1), 1–24.
- Kirkpatrick, C. E., Terway-Thompson, C. A., & Iyengar, M. R. (1986).** Biochemical characterization of some raptor trypanosomes. II. Enzyme studies, with a description of *Trypanosoma bennetti* n. sp. *Canadian Journal of Zoology*, 64(1), 195–203.
- ***Kniha, E., Aspöck, H., Auer, H., & Wakichnik, J. (2023).** *Leishmania* infections and *Leishmania* species in central Europe. *Wiener Tierärztliche Monatsschrift – Veterinary Medicine Austria*, 110.
- ***Kostygov, A. Y., Karnkowska, A., Votýpka, J., Tashyreva, D., Maciszewski, K., Yurchenko, V., & Lukeš, J. (2021).** Euglenozoa: Taxonomy, diversity and ecology, symbioses and viruses. *Open Biology*, 11(3), 200407.
- Kučera, J. (1983).** Incidence and some ecological aspects of avian trypanosomes in Czechoslovakia. *Folia Parasitologica*, 30(3), 209–222.
- Kwakye-Nuako, G., Mosore, M. T., Boakye, D., & Bates, P. A. (2023).** Description, biology, and medical significance of *Leishmania* (*Mundinia*) *chancei* n. sp. (Kinetoplastea: Trypanosomatidae)

from Ghana and *Leishmania (Mundinia) procaviensis* n. sp. (Kinetoplastea: Trypanosomatidae) from Namibia. *The Journal of Parasitology*, 109(1), 43-50.

Laurent Azonvide, C., Adjobimey, T., Sina, H., Nyabuga Nyariki, J., & Baba-Moussa, L. (2022). High prevalence of *Mansonella perstans* infection maintained in South Benin by *Culicoides milnei*, *Culicoides imicola*, and *Culicoides inornatipennis*. *The Journal of Parasitology and Vector Biology*, 14(1), 31-40.

***Leelayoova, S., Siripattanapipong, S., Manomat, J., Piyaraj, P., Tan-Ariya, P., Bualert, L., & Mungthin, M. (2017).** Leishmaniasis in Thailand: A review of causative agents and situations. In *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 96(3), 534–542.

Lobsiger, L., Müller, N., Schweizer, T., Frey, C. F., Wiederkehr, D., Zumkehr, B., & Gottstein, B. (2010). An autochthonous case of cutaneous bovine leishmaniasis in Switzerland. *Veterinary Parasitology*, 169(3–4), 408–414.

Macfie, W. S., & Thomson, J. G. (1929). A Trypanosome of the Canary (*Serinus canarius* Koch). *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 23(2), 185-191.

***Mann, S., Frasca, K., Scherrer, S., Henao-Martínez, A. F., Newman, S., Ramanan, P., & Suarez, J. A. (2021).** A review of Leishmaniasis: Current knowledge and future directions. *Current Tropical Medicine Reports*, 8(2), 121–132.

***Maslov, D. A., Votýpka, J., Yurchenko, V., & Lukeš, J. (2013).** Diversity and phylogeny of insect trypanosomatids: All that is hidden shall be revealed. *Trends in parasitology*, 29(1), 43-52.

***Mellor, P. S., Boorman, J., & Baylis, M. (2000).** *Culicoides* biting midges: Their role as arbovirus vectors. *Annual review of entomology*, 45, 307–340.

Miltgen, F., & Landau, I. (1982). *Culicoides nubeculosus*, experimental vector of a new trypanosome of Psittaciformes, *Trypanosoma bakeri* n. sp.

Molyneux, D. H. (1973). *Trypanosoma everetti* sp. Nov. A trypanosome from the black-rumped waxbill *Estrilda t. Troglodytes* Lichtenstein. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 67(2), 219–222.

Molyneux, D. H., Cooper, J. E., & Smith, W. J. (1983). Studies on the pathology of an avian trypanosome (*T. bouffardi*) infection in experimentally infected canaries. *Parasitology*, 87(1), 49-54.

***Mullen, G. R., & Murphree, C. S. (2018).** Biting midges (Ceratopogonidae). In *Medical and veterinary entomology* (pp. 213-236). Academic Press.

Müller, N., Welle, M., Lobsiger, L., Stoffel, M. H., Boghenbor, K. K., Hilbe, M., Gottstein, B., Frey, C. F., Geyer, C., & von Bomhard, W. (2009). Occurrence of *Leishmania* sp. in cutaneous lesions of horses in Central Europe. *Veterinary Parasitology*, 166(3–4), 346–351.

Muniz, J., & Medina, H. (1948). Cutaneous Leishmaniasis in the Guineapig.

***Paranaíba, L. F., Pinheiro, L. J., Macedo, D. H., Menezes-Neto, A., Torrecilhas, A. C., Tafuri, W. L., & Soares, R. P. (2018).** An overview on *Leishmania (Mundinia) enriettii*: Biology,

immunopathology, LRV and extracellular vesicles during the host-parasite interaction. In *Parasitology*, 145(10), 1265–1273.

- Podlipaev, S., Voty'pka, J., Voty'pka, V., Jirků, M., Svobodová, M., & Lukeš, J. (2004).** *Herpetomonas ztiplika* n. sp. (Kinetoplastida: Trypanosomatidae): A parasite of the blood-sucking biting midge *Culicoides kibunensis* Tokunaga, 1937 (Diptera: Ceratopogonidae). *The Journal of parasitology*, 90(2), 342–347.
- Pothirat, T., Tantiworawit, A., Chaiwarith, R., Jariyapan, N., Wannasan, A., Siriyasatien, P., Supparatpinyo, K., Bates, M. D., Kwakye-Nuako, G., & Bates, P. A. (2014).** First isolation of *Leishmania* from Northern Thailand: case report, identification as *Leishmania martiniquensis* and phylogenetic position within the *Leishmania enriettii* complex. *PLoS neglected tropical diseases*, 8(12), e3339.
- *Ready, P. D. (2013).** Biology of phlebotomine sand flies as vectors of disease agents. *Annual review of entomology*, 58(1), 227–250.
- Rebêlo, J. M. M., Rodrigues, B. L., Bandeira, M. da C. A., Moraes, J. L. P., Fonteles, R. S., & Pereira, S. R. F. (2016).** Detection of *Leishmania amazonensis* and *Leishmania braziliensis* in *Culicoides* (Diptera, Ceratopogonidae) in an endemic area of cutaneous leishmaniasis in the Brazilian Amazonia. *Journal of Vector Ecology*, 41(2), 303–308.
- Reuss, S. M., Dunbar, M. D., Mays, M. B. C., Owen, J. L., Mallicote, M. F., Archer, L. L., & Wellehan, J. F. X. (2012).** Autochthonous *Leishmania siamensis* in Horse, Florida, USA. *Emerging Infectious Diseases*, 18(9), 1545–1546.
- Ríos-Tostado, J. J., Castillo-Ureta, H., Torres-Montoya, E. H., Torres-Avenidaño, J. I., Olimón-Andalón, V., Romero-Higareda, C. E., Silva-Hidalgo, G., & Zazueta-Moreno, J. M. (2021).** Molecular detection of *Leishmania* (L.) *mexicana* (Kinetoplastida: Trypanostomatidae) DNA in *Culicoides furens* (Diptera: Ceratopogonidae) from an area with autochthonous canine Leishmaniasis in northwestern Mexico. *Acta Parasitologica*, 66(3), 1055–1058.
- Rogério, L. A., Takahashi, T. Y., Cardoso, L., Takamiya, N. T., de Melo, E. V., de Jesus, A. R., de Oliveira, F. A., Forrester, S., Jeffares, D. C., da Silva, J. S., Ribeiro, J. M., Almeida, R. P., & Maruyama, S. R. (2023).** Co-infection of *Leishmania infantum* and a Crithidia-related species in a case of refractory relapsed visceral leishmaniasis with non-ulcerated cutaneous manifestation in Brazil. *International Journal of Infectious Diseases*, 133, 85–88.
- Rose, K., Curtis, J., Baldwin, T., Mathis, A., Kumar, B., Sakthianandeswaren, A., Spurck, T., Low Choy, J., & Handman, E. (2004).** Cutaneous leishmaniasis in red kangaroos: Isolation and characterisation of the causative organisms. *International Journal for Parasitology*, 34(6), 655–664.
- Salakij, C., Kasorndorkbua, C., Lertwatcharasarakul, P., & Salakij, J. (2012).** Hematology, molecular phylogeny and ultra-structure of *Trypanosoma corvi* in a Shikra. *Comparative Clinical Pathology*, 21(6), 1757–1761.
- Seblova, V., Sadlova, J., Carpenter, S., & Volf, P. (2012).** Development of *Leishmania* parasites in *Culicoides nubeculosus* (Diptera: Ceratopogonidae) and implications for screening vector competence. *Journal of Medical Entomology*, 49(5), 967–970.

- Seblova, V., Sadlova, J., Vojtkova, B., Votypka, J., Carpenter, S., Bates, P. A., & Volf, P. (2015).** The biting midge *Culicoides sonorensis* (Diptera: Ceratopogonidae) is capable of developing late stage infections of *Leishmania enriettii*. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 9(9): e0004060.
- Sehgal, R. N. M., Iezhova, T. A., Marzec, T., & Valkiunas, G. (2015).** *Trypanosoma naviformis* sp. nov. (Kinetoplastida: Trypanosomatidae) from widespread African songbirds, the Olive sunbird (*Cyanomitra olivacea*) and yellow-whiskered greenbul (*Andropadus latirostris*). *Zootaxa*, 4034(2), 342–350.
- Sehgal, R. N. M., Jones, H. I., & Smith, T. B. (2001).** Host specificity and incidence of *Trypanosoma* in some African rainforest birds: A molecular approach. *Molecular Ecology*, 10(9), 2319–2327.
- Sehgal, R. N. M., Valkiunas, G., Iezhova, T. A., & Smith, T. B. (2006).** Blood parasites of chickens in Uganda and Cameroon with molecular descriptions of *Leucocytozoon schoutedeni* and *Trypanosoma gallinarum*. *Journal of Parasitology*, 92(6), 1336–1343.
- *Sellers, R. F. (1980).** Weather, host and vector - their interplay in the spread of insect-borne animal virus diseases. *Journal of Hygiene*, 85(1), 65–102.
- *Schaub, G. A. (1992).** The effects of trypanosomatids on insects. *Advances in parasitology*, 31, 255–319.
- Slama, D., Haouas, N., Remadi, L., Mezhoud, H., Babba, H., & Chaker, E. (2014).** First detection of *Leishmania infantum* (Kinetoplastida: Trypanosomatidae) in *Culicoides* spp. (Diptera: Ceratopogonidae). *Parasites & Vectors*, 7, 1-3.
- *Solter, L. F., Becnel, J. J., & Vávra, J. (2012).** Research methods for entomopathogenic microsporidia and other protists. *Manual of techniques in invertebrate pathology*, 12, 329-371.
- Songumpai, N., Promrangsee, C., Noopetch, P., Siriyasatien, P., & Preativatanyou, K. (2022).** First evidence of co-circulation of emerging *Leishmania martiniquensis*, *Leishmania orientalis*, and *Crithidia* sp. in *Culicoides* Biting Midges (Diptera: Ceratopogonidae), the putative vectors for autochthonous transmission in southern Thailand. *Tropical Medicine and Infectious Disease*, 7(11), 379.
- Sunantaraporn, S., Hortiwakul, T., Kraivichian, K., Siriyasatien, P., & Brownell, N. (2022).** Molecular identification of host blood meals and detection of blood parasites in *Culicoides* Latreille (Diptera: Ceratopogonidae) collected from Phatthalung Province, southern Thailand. *Insects*, 13(10), 912.
- Sunantaraporn, S., Thepparatid, A., Phumee, A., Sor-Suwan, S., Boonserm, R., Bellis, G., & Siriyasatien, P. (2021).** *Culicoides* Latreille (Diptera: Ceratopogonidae) as potential vectors for *Leishmania martiniquensis* and *Trypanosoma* sp. in northern Thailand. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 15(12): e0010014.
- Svobodová, M., Čepička, I., Zídková, L., Kassahun, A., Votýpka, J., Peške, L., Hrazdilová, K., Brzoňová, J., Voříšek, P., & Weidinger, K. (2023).** Blood parasites (*Trypanosoma*, *Leucocytozoon*, *Haemoproteus*) in the Eurasian sparrowhawk (*Accipiter nisus*): Diversity, incidence and persistence of infection at the individual level. *Parasites and Vectors*, 16(1), 15.

- Svobodová, M., Dolnik, O. V., Čepička, I., & Rádrová, J. (2017).** Biting midges (Ceratopogonidae) as vectors of avian trypanosomes. *Parasites and Vectors*, 10(1), 224.
- Svobodová, M., Volf, P., & Votýpka, J. (2015).** Trypanosomatids in ornithophilic bloodsucking Diptera. *Medical and Veterinary Entomology*, 29(4), 444–447.
- Svobodová, M., Zídková, L., Čepička, I., Oborník, M., Lukeš, J., & Votýpka, J. (2007).** *Sergeia podlipaevi* gen. nov., sp. nov. (Trypanosomatidae, Kinetoplastida), a parasite of biting midges (Ceratopogonidae, Diptera). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 57(2), 423–432.
- Šlapeta, J., Morin-Adeline, V., Thompson, P., McDonell, D., Shiels, M., Gilchrist, K., Votýpka, J., & Vogelnest, L. (2016).** Intercontinental distribution of a new trypanosome species from Australian endemic Regent Honeyeater (*Anthochaera phrygia*). *Parasitology*, 143(8), 1012–1025.
- *Travassos Da Rosa, J. F., De Souza, W. M., De Paula Pinheiro, F., Figueiredo, M. L., Cardoso, J. F., Acrani, G. O., & Teixeira Nunes, M. R. (2017).** Oropouche virus: clinical, epidemiological, and molecular aspects of a neglected Orthobunyavirus. *The American journal of tropical medicine and hygiene*, 96(5), 1019.
- Valkiunas, G., Iezhova, T. A., Carlson, J. S., & Sehgal, R. N. M. (2011).** Two new trypanosoma species from African birds, with notes on the taxonomy of avian trypanosomes. *The Journal of Parasitology*, 97(5), 924–930.
- Valkiūnas, G., Iezhova, T. A., & Sehgal, R. N. M. (2016).** Deforestation does not affect the prevalence of a common trypanosome in African birds. *Acta Tropica*, 162, 222–228.
- Valkiunas, G., Liutkevičius, G., & Iezhova, T. A. (2002).** Complete development of three species of Haemoproteus (haemosporida, haemoproteidae) in the biting midge *Culicoides impunctatus* (diptera, ceratopogonidae). *The Journal of Parasitology*, 88(5), 864–868.
- *Vickerman, K. (1994).** The evolutionary expansion of the trypanosomatid flagellates. *International journal for parasitology*, 24(8), 1317–1331.
- Viennet, E., Garros, C., Gardès, L., Rakotoarivony, I., Allène, X., Lancelot, R., Crochet, D., Moulia, C., Baldet, T., & Balenghien, T. (2013).** Host preferences of palaeartic culicoides biting midges: Implications for transmission of orbiviruses. *Medical and Veterinary Entomology*, 27(3), 255–266.
- Votýpka, J., & Svobodová, M. (2004).** *Trypanosoma avium*: Experimental transmission from black flies to canaries. *Parasitology Research*, 92(2), 147–151.
- Votýpka, J., Szabová, J., Rádrová, J., Zídková, L., & Svobodová, M. (2012).** *Trypanosoma culicavium* sp. nov., an avian trypanosome transmitted by *Culex* mosquitoes. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 62(3), 745–754.
- *Warren, A., & Esteban, G. F. (2019).** Protozoa. *Thorpe and Covich's Freshwater Invertebrates: Volume 4: Keys to Palaeartic Fauna*, eds D. C. Rogers and J. H. Thorpe, 7–42, Boston: Academic Press.

- Wimalasiri, U., Wijerathna, T., Gunathilaka, N., Wijegunawardana, A., & Rodrigo, W. W. P. (2023).** Presence of *Leishmania donovani* DNA in wild-caught biting midges *Culicoides* sp. at a Leishmaniasis disease endemic area in Sri Lanka; An alternative vector for disease transmission. *Journal of Multidisciplinary and Translational Research*, 9(1).
- Yourth, C. P., Brown, M. J. F., & Schmid-Hempel, P. (2008).** Effects of natal and novel *Crithidia bombi* (Trypanosomatidae) infections on *Bombus terrestris* hosts. *Insectes Sociaux*, 55(1), 86–90.
- Zídková, L., Cepicka, I., Szabová, J., & Svobodová, M. (2012).** Biodiversity of avian trypanosomes. *Infection, Genetics and Evolution*, 12(1), 102–112.
- Zídková, L., Cepicka, I., Votýpka, J., & Svobodová, M. (2010).** *Herpetomonas trimorpha* sp. nov. (Trypanosomatidae, Kinetoplastida), a parasite of the biting midge *Culicoides truncorum* (Ceratopogonidae, Diptera). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 60(9), 2236–2246.