

# Nutriční symbiózy hmyzu

Je známo, že hmyz tvoří jednu z druhově nejpočetnějších skupin organismů na Zemi. Jedním z důvodů jeho velké evoluční úspěšnosti je mimo jiné to, že velmi často spolupracuje s ostatními organismy. Hmyzí zástupci tak téměř vždy mají specifické společenstvo mikroorganismů (mikrobiom) složené ze střevních bakterií (vzácněji i archeí), hub, protist a případně dalších skupin mikroorganismů. Mezi živočichy je hmyz ale především výjimečný tím, že pravidelně vstupuje do vnitrobuněčných symbióz s bakteriemi nebo houbami, které jsou poté přenášeny z matky na potomstvo v pohlavních buňkách (oocytech), tedy vertikálním transovariálním přenosem. U obratlovců nic takového nenajdeme. K článku se váže barevná obrazová příloha na str. 120 tohoto čísla Živy.

Málokdo také ví, že hmyzí buňky s bakteriemi jako jeden z prvních rozpoznal už český vědec a lékař Karel Šulc (1872–1952), a byl za to později nominován na Nobelovu cenu. Dne 5. listopadu 1909 přednesl prof. Šulc v Ostravě přednášku O biologii kvasinkových hub a jejich symbióze s hmyzem, kde jednoznačně představil tyto speciální buňky jako hostící mikroorganismy a pojmenoval je mycetocyty (později byl název upřesněn na bakteriocyty). Nezávisle na Šulcovi zhruba o měsíc později (19. prosince) přednášel v Neapoli o bakteriocytech také italský vědec Umberto Pierantoni (1876–1958). Termíny myceto-

cyt–mycetom byly po desítky let užívány jako synonyma k bakteriocyt–bakteriom, ale v dnešní době se od této matoucí terminologie ustupuje. Preferováno je tedy: bakteriocyt – buňka nesoucí symbiotické bakterie, bakteriom – orgán složený z bakteriocytů; mycetocyt – buňka nesoucí symbiotické houby (např. u některých mšic, kříšů a červců), mycetom – orgán tvořený z mycetocytů.

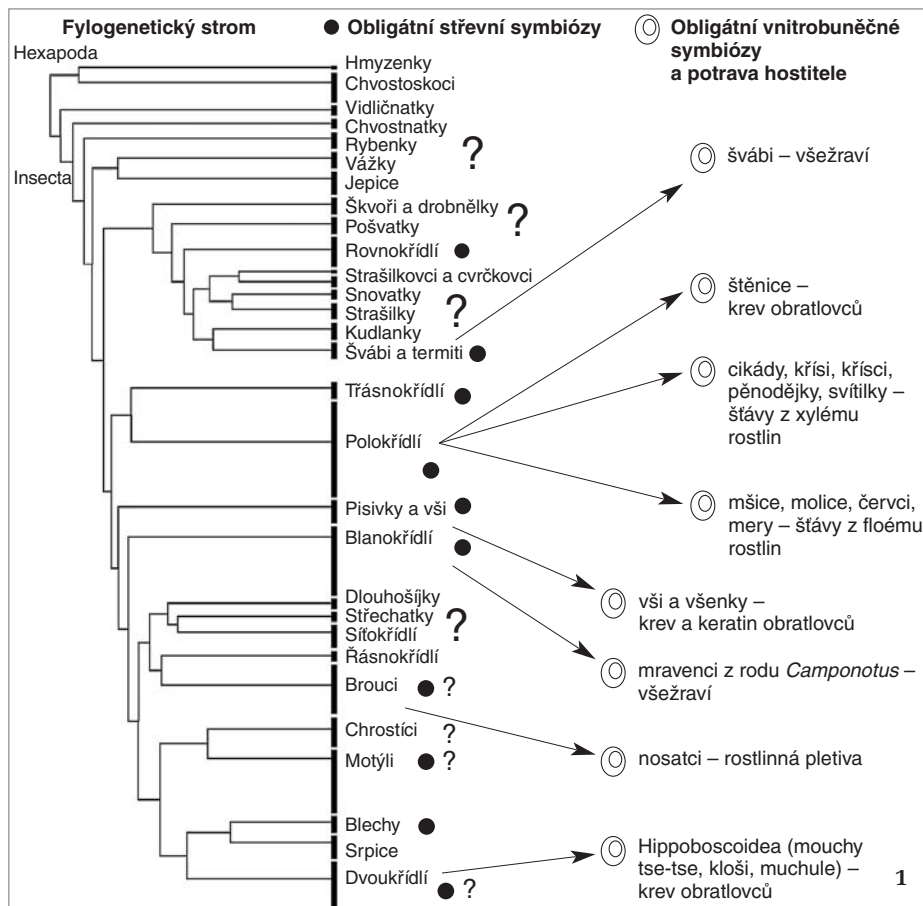
Stejně jako obratlovci, i většina hmyzu má svůj mikrobiom zodpovědný za lepší trávení nebo poskytování látek v potravě vzácných. Předpokládá se, že zhruba 5 až 20 % hmyzu hostí vnitrobuněčné symbion-

ty a většina ostatních druhů má pravděpodobně mimobuněčné střevní bakterie (viz obr. 1). Najdou se ale i skupiny hmyzu, které na symbionty nespolehají vůbec, např. někteří mravenci a motýli (včetně housenek) nebo zástupci dravého hmyzu. Další širokou a běžnou skupinou prospěšných symbióz jsou obranné fakultativní symbiózy. Často se však liší i mezi jedinci stejného druhu, protože neustále vznikají, zanikají a přesouvají se mezi jedinci na základě selekčního tlaku v prostředí, a tak o nich tolik nevíme. Obranní symbionti ale mohou např. bránit svého hostitele před parazitickými organismy (parazitoidy, hlísticemi, patogenními houbami, patogenními bakteriemi, viry apod.), škodlivými látkami nebo tepelným stresem. Velmi často k tomu využívají arsenál toxinů a antitoxinů posbíraný horizontálním přenosem genů od různých organismů (více o horizontálním přenosu genů na str. 117–120 této Živy). V tomto článku se zaměříme především na nutriční symbiózy hmyzu, v nichž symbionti hostitelům pomáhají zpracovávat těžko stravitelné a na některé látky chudé zdroje potravy, např. dřevo, krev obratlovců či rostlinná pletiva a šťávy (tekoucí floémem a xylémem).

## Mimobuněční symbionti a střevní mikrobiomy hmyzu

Oproti obratlovcům jsou mikrobiální společenstva ve střevech většiny druhů hmyzu výrazně chudší a hmyz se obvykle spokojí s méně než 10 druhy bakterií. Jedním z důvodů je u některých skupin životní cyklus s dokonalou proměnou (z larvy přes kuklu do dospělce), kdy dochází k radikální přestavbě střeva, většina bakterií je ztracena a musí být znovu získána z prostředí nebo od jedinců stejného druhu. Mezi hmyz s dokonalou proměnou patří např. blanokřídlí (Hymenoptera), dvoukřídlí (Diptera), brouci (Coleoptera), motýli (Lepidoptera), blechy (Siphonaptera), sítkokřídlí (Neuroptera) a srpice (Mecoptera). Střevní symbionti jsou u zástupců tohoto hmyzu asi častější než u hmyzu s proměnou nedokonalou (postupnou), ale nejde o jednoznačné pravidlo, protože i nedokonalá proměna způsobuje redukci počtu symbiontů. Případy této symbiózy známe např. u rovnokřídlých (Orthoptera, kobylky a saranče), švábů (Dictyoptera, zahrnujících i termity) a některých ploščic (Hemiptera: Heteroptera). Ostatní polokřídlí (Hemiptera, např. mšice, molice, červci, mery, cikády, svítilky, pěnodějky, kříši a křísci) mají vnitrobuněčné symbionty.

Střevní bakterie lze během larválního vývoje získat několika způsoby. Základní rozdělení je na přenos vertikální (z matky na potomstvo, případně mezi členy kolonie u sociálního hmyzu) a horizontální, z prostředí či mezi jedinci různých druhů. Některé ploščice a brouci používají fascinující

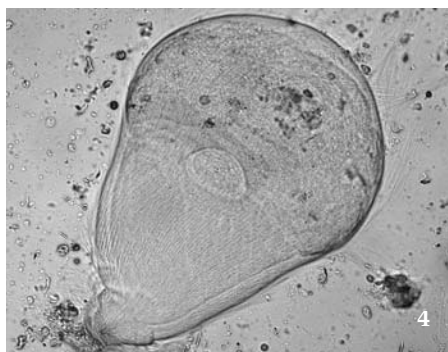
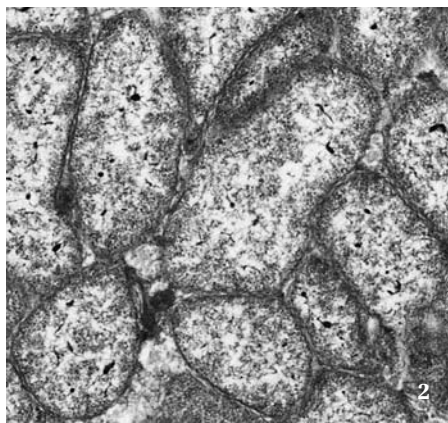


způsob vertikálního přenosu symbiontů – samice přilepí na nakladená vajíčka malý váček s inokulem bakterií, který je následně larvou pozřen a dá základ jejímu mikrobiomu. Sociální hmyz jako včely, mravenci a termity si často bakterie vyměňují mezi členy kolonie. Včely získávají bakterie při krmení od jedinců stejného druhu. Termity si mikrobiální společenstva bakterií, archeí a protist vyměňují uvnitř kolonie pomocí kapky tekutiny vypouštěné ze střeva (proktodeální trofolaxe). Mikrobiální inokulum pro novou kolonii tak naprosto závisí na mikrobiomu královny. Některé krevsající ploštice a blechy pravděpodobně spoléhají na koprofagii trusu od dospělců stejného druhu. Mnohé další skupiny se střevními symbionty (např. komáři a brouci) zřejmě získávají střevní bakterie v každé generaci z potravy nebo prostředí, následně si „profiltrují“ mikrobiom a ponechají si jen pro ně prospěšné druhy. Jak přesně toto třídění bakterií funguje, není příliš jasné, ale lze k tomu využívat antibakteriální peptidy účinkující pouze na určité druhy bakterií. Tento nejméně specifický typ získávání mutualistických bakterií nejspíše také způsobuje, že mikrobiomy těchto zástupců jsou dynamické, a je metodicky náročné potvrdit, zda jde o bakterie pro hostitele prospěšné, nebo o náhodné infekce. O symbiózách některých skupin hmyzu, hlavně druhově početných herbivorních brouků, tak nevíme téměř nic.

#### Jeden příklad za všechny:

##### mikrobiální „zoo“ ve střevech termitů

Termiti (obr. 3) jsou jednou z evolučních větví švábů. Sesterskou větví všech termitů jsou švábi z rodu *Cryptocercus*, kteří žijí v sociálních rodinách a živí se trouchnivějícím dřevem převážně v horských oblastech (např. Appalačské pohoří v USA). Druhově extrémně bohatý mikrobiom tzv. nižších termitů je pouze historickým dědicetvím od společného předka, kterého sdíleli s těmito netradičními šváby (u nichž navíc najdeme vnitrobuněčné symbionty z rodu *Blattabacterium* v buňkách tukového těla). Všichni „nižší termiti“ (a švábi z rodu *Cryptocercus*) mají v zadním střevě protista ze dvou evolučních skupin – Oxymonada a Parabasalia (česky někdy nazývané brvitky, obr. 4), pomáhající termitům trávit celulózu ze dřeva. Většina z těchto jednobuněčných eukaryot hostí navíc vlastní bakteriální (a vzácněji archeální) endosymbionty uvnitř buněk a ektsymbionty na povrchu buněk. Dále jsou ve střevě termitů mimobuněčné střevní bakterie a archea, podílející se také na zpracování dřevní hmoty. Jeden druh termita může mít od dvou do několika desítek druhů mutualistických protist a pravděpodobně stovky druhů bakterií a archeí. Tato mikrobiální „zoologická zahrada“ funguje společně jako malý bioreaktor na zpracování celulózy. U tzv. vyšších termitů byla funkce protist kompletně nahrazena bakteriemi a některé linie se adaptovaly na rostlinnou potravu jinou než mrtvé dřevo (např. živé rostliny, opadanku, trus živočichů), případně začaly pěstovat symbiotické stopkovýtrusné houby z rodu *Termitomyces*. Pokud si vše shrneme, u rodu *Cryptocercus* a termitů nacházíme úžasnou diverzitu symbióz – střevní bakterie, střevní archea,



symbiotické houby, mutualistická protista s vlastními endo-, ekto- i intranukleárními symbionty, a dokonce vnitrobuněčné bakterie (v *Cryptocercus* spp. a termitovi *Mastotermes darwiniensis*). A to jsem zamlčel mitochondriální organely hydrogenozomy a mitozomy (blíže v Živě 2018, 1: 26–28) v buňkách protist.

##### Vnitrobuněční symbionti hmyzu

Přes střevní (extracelulární) mikrobiomy jsme se dopracovali k mnohem intimnějšímu typu hmyzích symbióz – obligátní vnitrobuněčné (intracelulární) symbióze, při které jsou na sobě oba partneři životně závislí. Vnitrobuněční mutualisti se přenášejí striktně vertikálně z matky na potomstvo a bakterie jsou po většinu životního cyklu uvnitř speciálních hmyzích buněk, již zmíněných bakteriocytů (obr. 2). Bakteriocyty mohou být součástí střeva, buněk tukového těla, nebo jsou oddělené od tkání, a dokonce mohou tvořit speciální orgán zvaný bakteriom. Obligátní vnitrobuněčné symbiózy vznikly v průběhu evoluce hmyzu mnohokrát nezávisle, z různých větví volně žijících bakterií (a několikrát i z hub) a často jsou tvořeny několika druhy spolupracujících nebo postupně se navzájem vytlačujících bakterií. Nejstarší současné obligátní intracelulární symbiózy v hmyzu vznikly před zhruba 300 miliony let a nejnovější pravděpodobně vznikají právě nyní.

2 Specializované buňky (bakteriocyty) hmyzu naplněné mutualistickými bakteriemi. Střevní buňka z krevsajícího parazita kloše ovčích (*Melophagus ovinus*) s mutualistickými bakteriemi *Arsenophonus melophagi*. Snímek z transmisního elektronového mikroskopu, archiv autora 3 a 4 Mikrobiální „zoo“ ve střevech termitů. Termit pacifický (*Zootermopsis angusticollis*, obr. 3) a mutualistický protist z rodu brvitka (*Trichonympha* sp.) vždy přítomný ve střevě tohoto druhu (4, fotografie ze světelného mikroskopu). Brvitky a další protista, bakterie a archea pomáhají termitům trávit celulózu z rostlinné stravy (především rozkládajícího se dřeva). Foto F. Husník (obr. 3 a 4)

Hmyzí hostitel poskytuje bakteriím bezpečný a na většinu látek bohatý životní prostor, bakterie na oplátku dodávají látky, které si hostitel neumí vyrobit a jeho specializovaná potrava je obsahuje v malých množstvích nebo neobsahuje vůbec. U některých skupin hmyzu vnitrobuněční symbionti zřejmě pomohli hostitelům specializovat se na jeden druh potravy a obsadit tak nové ekologické niky. Obligátně krevsající hmyz, např. mouchy tse-tse, vši a štěnice, získává od symbiontů vitamíny B a kofaktory, na které je krev obratlovců velmi chudá. Hmyz sající šťávy rostlin dostává od symbiontů především esenciální aminokyseliny – nezbytné stavební kameny pro výrobu proteinů. Ani jednu z těchto látek si živočichové neumějí vyrobit.

Život uvnitř buněk má ale také úskalí. Tím nejzásadnějším je nejspíše postupná ztráta genů a redukce genomu (detailně popsáno v článku o horizontálním přenosu genů na str. 17–20). Bakteriální symbionti hmyzu tak velice často „soupeří“ s organelami v počtu genů a někteří (např. bakterie rodu *Tremblaya* v červcích a *Nasuia* v křídlech) nemají ani 150 genů, tedy méně než některé genomy plastidů. V genomech těchto nekultivovatelných bakterií jsou zachovány pouze geny pro základní procesy (replikaci, transkripci, translaci) a syntézu látek poskytovaných hmyzímu hostiteli (viz příklad na webu Živý). Někteří symbionti pomáhají navíc hostitelům s metabolismem dusíku, např. bakterie rodu *Blochmannia* u mravenců dřevokazů (rod *Camponotus*) a *Blattabacterium* u švábů. V krevsajícím hmyzu najdeme např. mutualistické bakterie pojmenované *Wigglesworthia* v mouchách tse-tse nebo *Riesia* u vši lidoopů. Učebnicovými příklady symbióz u hmyzu sajícího šťávu z floému jsou zástupci rodu *Portiera* v molicích, *Carsonella* v merách, dvojice symbiontů *Sulcia* + *Zinderia* / *Baumannia* / *Nasuia* / *Hodgkinia* (u pěnodějek, křídů, křísků a cikád), *Tremblaya* a *Moranella* v červcích a *Buchnera* u mšic.

Přestože je hmyz v mnoha ohledech jednou z nejlépe prozkoumaných skupin živočichů spoléhajících na symbionty (spolu s obratlovci), experimentální data jsou dostupná jen pro velmi malou frakci této diverzifikované skupiny. Základní výzkum hmyzích symbióz tak každý rok přináší stovky nečekaných objevů, které mohou být i prakticky využity k eliminaci řady hmyzích škůdců a přenašečů chorob.

Doporučená literatura je na webu Živý.