

Fascinující svět podkorního hmyzu – houbové symbiózy

Miroslav Kolařík

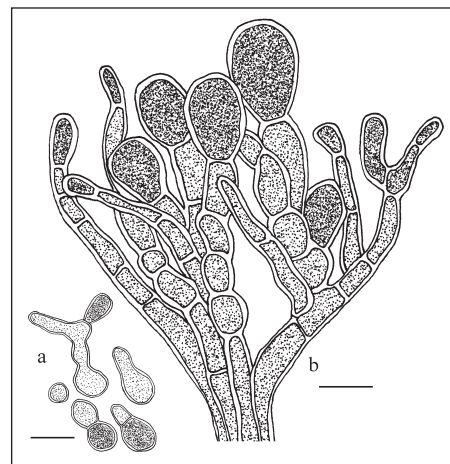
Pod kůrou stromů žije mnoho skupin hmyzu a řada z nich hostí ve svých požercích bohatá společenstva hub. Nejznámější skupiny podkorního hmyzu se specifickou vazbou na houby patří mezi brouky (*Coleoptera*), méně známé je toto spojení u hmyzu blanokřídlého (*Hymenoptera*) (viz tab.). Nika, kterou tento hmyz vytváří, je typická hojnou přítomností hub a přitahuje pozornost lesníků, chemiků a zejména biologů. Největšímu zájmu se těší kůrovci (*Coleoptera: Scolytidae*), a to zejména několik lesnických významných druhů (Živa 2002, 5: 220–222). Nejvíce je studována biologie kůrovců *Dendroctonus frontalis* a *Ips typographus* napadajících jehličnany. Výzkum propojení hostitelské dřeviny s kůrovcem a s houbou se tak soustředil na malou skupinu modelových organismů, což vedlo k jejímu všestrannému prozkoumání. Považuje se za interakce houby s podkorním hmyzem určuje jeho potravní strategie. Nejčastěji jde o požíráání dřevních pletiv napadených houbami (xylomycetofágie), lýka (floeomofágie) a odumřelých organismů (saprofágie).

Hmyz napadající dřevní část

Xylomycetofágní hmyz hlodá ve dřevě odumírajících a mrtvých dřevin, což je substrát chudý na živiny, zejména na dusík a fosfor. Proto je životně důležité jeho vzájemně soužití s houbami, jimiž se živí a získává z nich látky, které si sám neumí syntetizovat (vitaminy skupiny B, steroly). Tento mutualistický (vzájemně prospěšný) vztah je provázán potravně, způsobem rozšiřování hub i na úrovni chemismu. Nejznámějším příkladem jsou ambróziovní brouci.

Ambrózií byl v r. 1827 nazván povlak v chodbičkách některých kůrovců, kteří se jím živili. Teprve později bylo zjištěno, že ambrózií tvoří tzv. ambróziové houby. Rody primárních ambróziových hub, jako jsou *Ambrosiella*, *Raffaëlea* a *Endomycopsis*, patří mezi vrčkovitřusé houby (*Ascomycota*), a to do řádů *Ophiostomatales* a *Microascales*. V chodbách hmyzu se tyto houby nacházejí jako dominantní skupina a po zmizení brouka z požerku mizí brzy i ony. Od ostatních hub se liší především provázaností některých metabolických drah s hmyzem a pleomorfismem (přítomností morfologicky odlišných růstových forem). Ambróziové houby např. přeměňují některé druhotné metabolity dřeviny či brouka na hormony potřebné k dozrání pohlavních orgánů nebo k zakuklení hmyzu. Např. kůrovec *Xyleborus ferrugineus* používá hormon ergosterol tvořený těmito houbami jako výchozí látku pro tvorbu kuklíčního hormonu.

Některé ambróziové houby potřebují ke tvorbě výtrusů přítomnost dospělého hmyzu. Pro jejich výživu je dále důležitá močovina a kyselina močová, které se při svlékání larev dostávají do chodbičky. Obě sloučeniny z klasické myceliální formy houby stimulují vznik tzv. ambróziové neboli kvasinkové růstové formy. Ta je typická pučivým konidioforem (pozn. red.: hyfa, na níž se tvoří spory hub), s vrcholovou sporou nebo chlamydosporou (jiný typ spory) plnou živin. Vznik této růstové formy podpořený přidávkou solí kys. močové do umělého média, je znám i u druhu *Fusarium solani*, jinak běžné fytopatogenní houby, která je spolu s jinými druhy r. *Fusarium* považována za ambróziovou houbu kůrovců z tribu *Xyle-*



Ambróziová houba Ambrosiella xylebori. Ambróziové stadium (a) složené z pučivých buněk tvoří ambrózií na stěnách chodbiček vyhlodaných brouky ve dřevě a je přímo v mycetangii (dutinkách v kutikule brouků). Součástí ambrózie je i klasické myceliální stadium (b) s koncovými buňkami naplněnými živinami. Myceliální stadium lze také nalézt v komůrkách opuštěných hmyzem, dále při dopěstování dřevního výřezu ve vlhké komůrce nebo v běžné umělé kultuře. Měřítka 5 μm. Volně překresleno podle L. R. Batra (1967)

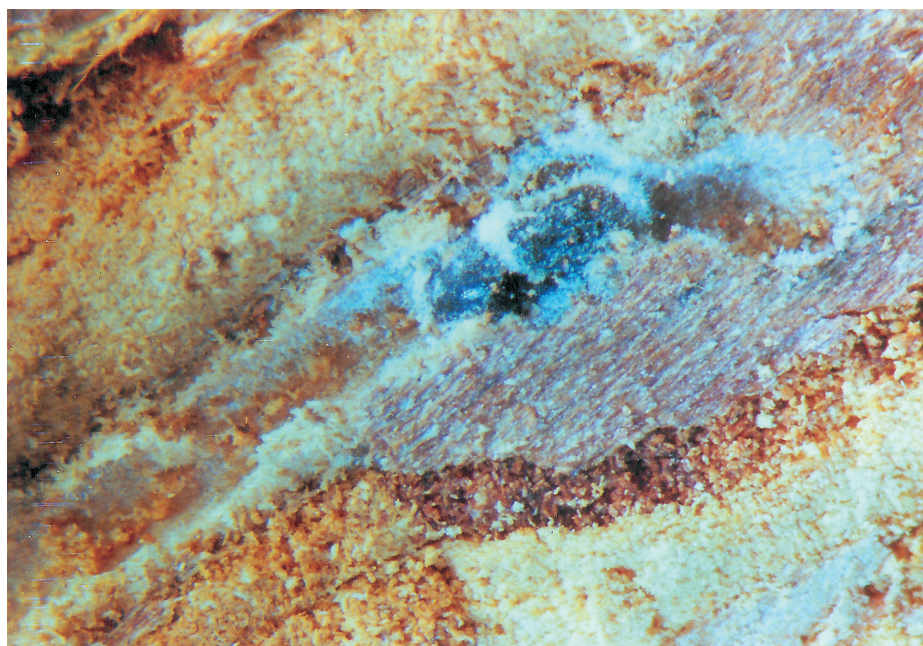
borini. Význam houby pro ambróziové brouky dokazuje i rozšíření tohoto hmyzu v různých klimatických pásmech. V našem mírném pásmu převažuje floemofágie (90 % druhů kůrovců), kdežto v tropech s podmínkami vhodnými pro růst hub je prevalence ambróziových kůrovců (60 %).

Kromě brouků se xylomycetofágie vyskytuje také u piložravců z řádu blanokřídlých (např. rody *Stirex*, *Urocerus*). Tyto piložravci žijí ve vzájemném vztahu se stopkovitřusými houbami z rodu pevník (*Amylostereum*). U běžného pevníku jedlového (*Amylostereum chailletii*) a p. smrkového (*A. areolatum*) byla zjištěna v rámci Evropy velmi malá genetická variabilita. Piložravci totiž šíří tyto houby pouze vegetativně a zanášejí je na nový substrát. Pohlavně vzniklé potomstvo houby se v přírodě patrně neprosadí a populace je tudíž klonální.

Pro hmyz z úzkou vazbou na houby je typický výskyt mycetangii (mycangii). Mycetangia jsou dutinky v exoskeletu (kutikule) dospělců (zejména samic), ve kterých jsou přítomné funkční žláznaté buňky, v nichž se přenáší ambróziové stadium houby. Sekrety těchto žláz (oleje, vosky, esenciální aminokyseliny) podporují růst ambróziových hub a potlačují ostatní druhy. Nepřítomnost mycetangii u některých ambróziových brouků (např. u r. *Dolichopygus*) ukazuje, že nejsou pro šíření těchto hub nezbytná a jejich tlustostěnné spory mohou být šířeny i v zaživacím traktu. Samičky piložravců mají také pravá mycetangia, a to přímo v kladélku, kde houbou očkují vajíčka během kladení.

Během klasického životního cyklu ambróziového brouka začne hlodat samec nebo samička chodby ve dřevě, kde se poté rozroste ambrózie (palisáda složená z myceliální i ambróziové houby). Dospělec se jí začne živit, teprve poté mu dozrají pohlavní orgány a může se pářit a nakládat

Mrtvá samička bělokaze ovocného (Scolytus rugulosus) na švestce Prunus spinosa s bílým porostem hub r. Geosmithia



vajíčka. Vylíhlé larvy využívají mateřské chodby nebo hlodají pouze krátké chodby larevně. Chodby ambróziových brouků mají délku jen několik málo centimetrů, jsou duté (nevyplněné drtinkami — zbytky dřeva) a všude stejně široké, protože larva nebo dospělec při sklízení své „zahrádky“ leze v obou směrech. Nově vylíhlí brouci opouštějí dřevo otvorem, který vylodali dospělci. Ambrózií brouci nehynou po skončení rozmnožování, jako je tomu u floemofágních kůrovců. Dále spásají houbová mycélia a zatím neznámým způsobem udržují monokulturu ambrózií houby. Když dospělci ambrózií kůrovců zahynou, larvy dále také žít nemohou, protože neumějí udržovat čistotu houbové „zahrádky.“

Hmyz požírající lýko

Floemofágní podkorní hmyz hlodá v lýku bohatém na živiny, napadá oslabené, odumírající nebo čerstvě odumřelé dřeviny, a patří sem většina fytopatologicky významných druhů kůrovců (např. lýkožrout smrkový — *Ips typographus*). Skupina kůrovců označovaná jako primární (např.

druhy *Dendroctonus micans* a lýkožrout smrkový na koniferách a bělokaz *Scolytus ratzeburgii* na bříze) je schopna napadnout zdravý nebo téměř zdravý strom a při invazi ho i zničit. Také floemofágní hmyz přenáší velké množství různých hub, a to buď aktivně v mycetangiích, nebo pasivně ve vnitřnostech a v různých záhybech exoskeletu. Některé z těchto hub jsou s hmyzem úzce mutualisticky provázané, i když ne do takové míry jako houby ambrózií.

Nejnámější druhy těchto hub patří mezi vrčkovýtusé do řádu *Ophiostomatales* (r. *Ophiostoma*) a *Microascales* (r. *Ceratocystis*). Obecně bývají nazývány jako ophiostomatální houby a hrají různé ekologické role. Mohou tvořit přídatný zdroj potravy larev a dospělců nebo oslabovat napadenou dřevinu. Např. larvy lýkožrouta *Ips paraconfusus* se experimentálně vyvíjely se svými houbami (ophiostomatální houby, kvasinky) rychleji a byly větší než při výživě sterilním lýkem, kdy aby se nasatily, musely vrtat mnohem delší chodbičky. Jedním z důvodů je fakt, že tyto houby zvyšují koncentraci dusíku. V okolí požerků kůrov-

ce *Dendroctonus frontalis* s vyvinutou mutualistickou mykoflorou byla naměřena 2× větší koncentrace dusíku než v lýku bez napadení. Naproti tomu houby, které přenášejí na povrchu těla floemofágní lýkožrout *I. grandicollis*, jsou schopny zvyšovat obsah dusíku jen 1,3×. Pro získání dostatečného množství dusíku musí proto tento kůrovec hlodat mnohem delší chodby než kůrovci r. *Dendroctonus*. U mycetangiální houby *Ophiostoma minus* je známo antagonistické působení na potomstvo kůrovce *D. frontalis*. Houba neškodí hmyzu přímo, ale produkcí izokumarinu tlumí růst ostatních mycetangiálních hub. Druh *O. minus* nezvyšuje obsah dusíku v okolí požerku jako jiné mycetangiální houby, a tím zpomaluje vývoj larev. Tyto nové poznatky ukazují, že strategie získání potřebného množství dusíku (a fosforu) je klíčová k pochopení vztahů hub a floemofágního hmyzu.

Houby hrají důležitou roli v narušení obranného systému dřevin. Jedním typem obranného mechanismu je výron pryskyřice. Houba rostoucí kolem požerku zaroste pryskyřičné kanálky a kůrovec, který je svým žírem naruší, pak není uvězněn v pryskyřici. Houby mohou pomáhat rozkládat látky chránící dřevo (zejména terpeny) před žírem a měnit hmyzí hormony. (Např. agregační feromon, lákavý kůrovce k obsazení napadeného stromu, tvořený cis-verbolenem, který produkují lýkožrouti z r. *Ips* z α -pinenu — monoterpenu stromového původu, je houbami — zejména kvasinkami — přeměněn na verbenon, který slouží jako antiagregační feromon — aneb signál: tento strom je již obsazen.)

Působení fytopatogenních hub je dalším příkladem interakce mezi houbou a kůrovcem. Chřadnoucí větve vzniklé přirozeným prosycháním stromu osídlí kůrovec. Fytopatogenní houby jím přenesené pak způsobí odumření celého stromu a tím ho zpřístupní dalším kůrovcům. Nejnámější je případ nemoci jilmů — grafiózy, způsobené houbou *Ophiostoma novo-ulmi* (dříve *O. ulmi*).

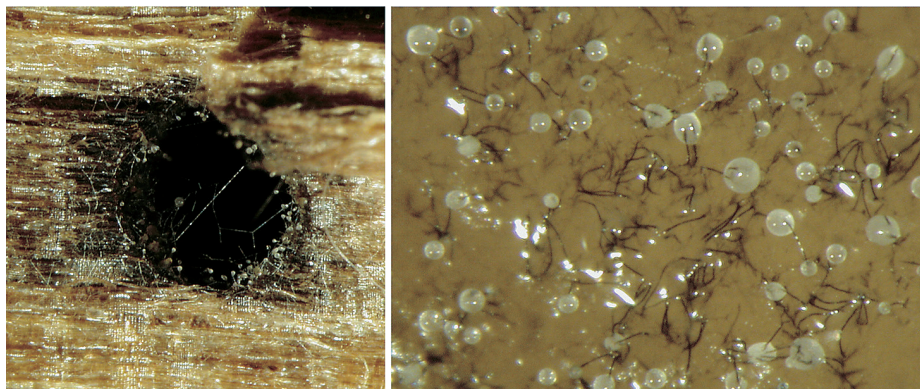
Kromě hub s výše uvedenou ekologickou strategií se v požercích podkorního hmyzu vyskytují houby entomopatogenní, nematofágní (napadající háďátka), mykofágní a běžné saprofytní druhy.

Houbám tato životní strategie zaručuje přenos na niku bohatou na živiny s relativně stabilním vodním a teplotním režimem. Kůrovec napadá pouze dřevinu určité kvality (vajíčka nakladená na vitální dřevině se ani nevyvíjejí). Kůra dřevin je velmi účinná bariéra, chrání před vstupem hub jak mechanicky, tak chemicky. Soužití s kůrovcem umožňuje tuto bariéru překonat a houby specializované na takový substrát jsou pak chráněny před agresivnějšími

Kromě ambrózií hub se nacházejí v požercích ambrózií brouků další druhy hub, k nimž patří také houby ophiostomatální, nahoře. Houba *Leptographium lundbergii* porůstající chodbu kůrovce *Xyloterus domesticus*. Ambrózií i ophiostomatální houby způsobují v okolním pletivu viditelné tmavé léze. Vpravo nahoře detail této houby kultivované na umělé půdě. Jsou vidět spory v lepkavých kapičkách, což je pro entomochorní houby typické ♦ Dole větev fíkovníku s odhalenými chodbami kůrovce *Hypoborus ficus*, které jsou uvnitř porostlé fialově zbarvenou houbou *Geosmithia lavendula*

Tab. Skupiny podkorního hmyzu se známou vazbou na houby (* — přítomnost praxických mycetangií). Upraveno podle R. A. Beavera (1989)

Taxonomická skupina	Potravní strategie
kůrovcovití (<i>Scolytinae</i>)*: zejména druhy z tribů <i>Xyleborini</i> , <i>Xyloterini</i> , <i>Hyorrhynchini</i> , <i>Scolytoplatypodini</i> a <i>Corthylinia</i>	ambrózií brouci xylomycetofágie
kůrovcovití (<i>Scolytinae</i>)*: ostatní skupiny (zejména triby <i>Cryphalini</i> , <i>Hylesini</i> , <i>Scolytini</i> a <i>Ipini</i>)	kůrovci v užším (ekologickém) smyslu floemofágie
jádrolhtovití (<i>Platypodinae</i>)	ambrózií brouci xylomycetofágie
lesanovití (<i>Lymexilidae</i>)	ambrózií brouci xylomycetofágie (pouze larvy)
tesaříkovití (<i>Cerambycidae</i>)	endocytobióza, floemofágie, xylofágie
pilořítky (<i>Stricoidea</i>)*	xylomycetofágie, floemofágie



Nahoře požerok bělokaze jilmového (*Scolytus scolytus*) na jilmu. Kolem mateřské chodby (vodorovná) je vidět bílý porost hub rodů *Geosmithia* a *Ophiostoma*. Foto A. Kubátová ♦ Některé málo prozkoumané druhy podkorního hmyzu nemají klasické houby přenášené hmyzem, ale nabrazují je zde druhy r. *Geosmithia*. Konidiofory *Geosmithia* sp. z chodeb bělokaze dubového (*Scolytus intricatus*), dole. Všechny snímky M. Kolaříka, není-li uvedeno jinak



druhy hub z okolí. Houby ve společenství podkorního hmyzu jsou přizpůsobeny na specifické životní podmínky požerků.

Kromě toho jsou známi kůrovci, kteří nežijí s druhy ophiostomatálních hub přenášenými hmyzem a nedostatek dusíku nahrazují hlodáním velmi dlouhých chodbiček. Tito kůrovci jsou velmi málo prozkoumaní, přestože mezi ně patří většina z r. *Scolytus* a řada dalších běžných druhů napadajících listnaté stromy. Tito kůrovci nemají mycetangia a donedávna se myslelo, že houby, které pasivně přenášejí, patří převážně pouze mezi druhy běžné v okolním prostředí (např. r. *Penicillium*). Výzkum těchto kůrovců prováděný v současné době na katedře botaniky Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy odhalil, že jsou pravidelně spojeny s vrčkovitými hyfomycety r. *Geosmithia*. Tyto dříve přehlížené houby lze snadno poznat jako bílý porost v požercích kůrovců, např. bělokaza dubového (*Scolytus intricatus*) na dubech nebo bělokaza ovocného (*S. rugulosus*), který napadá zejména slivoně a příbuzné dřeviny. Zásadní význam těchto hub pro kůrovce není znám a jejich úloha je zřejmě jen druhotná (obsazují niku entomopatogenním houbám a vyrovnávají vlhkostní poměry). Druhy r. *Geosmithia* rostoucí v požercích nerozkládají celulózu ani lignin, proto je pro ně výhodné spojení s floemofágním hmyzem, který je zanesen na substrát bohatý na jednoduché cukry. V poslední době se ukazuje, že tato asociace je celosvětově rozšířena, a to i s jinými skupinami podkorního hmyzu, než jsou kůrovci.

Hmyz mrtvých dřevin

Dalším příkladem kůrovců tradičně nespojovaných s přenosem hub jsou saproxylofágové, např. r. *Hylurgops*. Tato ekologická skupina kůrovcovitých žere pod kůrou zcela mrtvých dřevin, a proto nepůsobí škody na lesních porostech a stojí stranou vědeckého zájmu. U těchto kůrovců není známa žádná interakce s hostitelskou dřevinou a vyživují se pouze zetelým lýkem a dřevem, které je díky rozkladu mikroorganismů včetně hub obohaceno o organické látky.

Oproti ambróziovým broukům začínou dospělci floemofágních a saprofyágních kůrovců hlodat mateřské chodby již pohlavně dospělí. Larvy si vytvářejí dlouhé, nesterilně široké chodbičky vyplněné drtinkami. Chodby se postupně rozšiřují podle toho, jak larva roste. Po dokončení žíru larev (tzv. úživný žír) a zakuklení se vylihně dospělce, který si v kůře vyhlodá vlastní výletový otvor. Vylíhlý dospělce pohlavně dospěje během tzv. generačního žíru, kdy může hlodat na lýku zcela zdravých stromů. Po vyhlodání mateřské chodby dospělce většinou uhynie (a svým tělem uzavírá závrtový otvor). Kratší život floemofágních kůrovců oproti xylomycetofágním druhům je příklá-

dán jejich výživě lýkem, které je díky terpenům poněkud toxické.

Endocytobióza

Další zajímavý příklad soužití podkorního hmyzu s houbami nabízejí tesaříci (*Cerambycidae*), jejichž larvy hlodají v lýku a bělovém dřevě nebo ve dřevě jádrovém. Ani tesaříci nejsou sami schopni trávit celulózu a lignin, a proto žijí v symbióze s mikroorganismy. Jejich symbionty je jedna z mála skupin hub (spolu s mikrosporidiiemi), která je schopna plně vnitrobuněčného života. Tito endocytobionti (angl. YLE — yeast-like endocytobionts) žijí v buňkách zvaných mycetocyty, které jsou soustředěny ve speciálních záhybech střeva tesaříků — mycetomech. U dospělců tesaříků, kteří se již neživí dřevní hmotou a tudíž nepotřebují mycetomy, lze YLE nalézt ve zvláštních váčcích spojených s pohlavními orgány, odkud se během kladení dostávají na vajíčka. Hmyz svázaný s YLE je na nich životně závislý. Kromě zpřístupnění potravy od nich získává některé esenciální látky. Jako endocytobionti jsou známy nepohlavní vrčkovitě houby např. *Candida rbagii* nebo *Symbiotaphrina buchnerii*. Endocytobióza se vyskytuje kromě tesaříků také u brouků z čel. potemníkovitých (*Anobiidae*), u některých stejnokřídlých (*Homoptera*) a u kobylek a sarančat (*Orthoptera*).

Kromě endosymbiózy je u tesaříků známa také ektosymbióza. U tesaříka *Te-*

tropium fuscum, napadajícího smrků v Evropě a Severní Americe, byla prokázána spojitost s mykoflorou bohatou na ophiostomatální houby, včetně druhů fytopatogenních. U tesaříků napadajících listnáče jsou údaje o jejich mykoflóře jen útržkovité. Zřejmě jen pasivně přenášejí druhy hub běžné v okolním prostředí.

Foretické organismy

Společenstvo organismů obývajících požerky je tvořeno mikroorganismy (houby, bakterie, hlísticemi a roztoči). V tomto společenstvu žije řada foretických organismů (zejména roztoči a hlístice) přenášenými kůrovci spolu s houbami. Někteří roztoči dokonce aktivně přenášejí spory hub v tzv. sporotékách — orgánech podobných funkcí mycetangiím. Např. velikost hniloby v okolí požerku kůrovce *D. frontalis* způsobené ophiostomatálními houbami závisí na počtu roztočů přenášených kůrovcem.

Kromě hub, které jsou na strom zaneseny hmyzem, se v čerstvě odumřelém stromu nachází řada hub původní mykoflóry dřeviny. Mezi tyto primární kolonizátory patří zejména kvasinky. Produkují řadu biologicky aktivních těkavých látek, jako je etanol, který je lákadlem pro řadu kůrovců. Jde o jeden z mechanismů jak kůrovci najdou oslabenou dřevinu, kde se kvasinky mohou pomnožit. Je tedy vidět, že foretické organismy jsou spolu s kůrovci, hostitelskou dřevinou a houbami dlouhodobou společnou evolucí svázaný mnoha různými vztahy.