

Jiří Hulcr, 16.11.2007

Doktorská dizerační práce

Hostitelská specificita tropických kůrovcovitých

(Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae, Platypodinae)

Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích

Odborný vedoucí: Prof. Vojtěch Novotný

Prohlašuji, že svou dizertační práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své dizertační práce v nezkrácené podobě fakultou elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

16. listopadu 2007
Jiří Hulcr

Abstrakt

Jendou z nejdůležitějších otázek současné ekologie je, zda je biologická diverzita tvořena a kontrolována deterministickými vlivy prostředí a historie, nebo patří mezi inherentní vlastnosti stochastických komplexních živých systémů. Tato práce testuje, zda faktor prostředí tradičně považovaný za klíčový pro udržování diverzity herbivorního hmyzu – hostitelská specificita – je významným prediktorem struktury komunity tropických kůrovcovitých (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae a Platypodinae), a tím potenciálním faktorem pro tvorbu a udržování jejich diverzity .

První část práce testuje význam druhu hostitelského stromu, jednotlivých částí stromu, a fylogenetické příbuznosti stromů pro složení společenstva kůrovcovitých. Během čtyřletého líhnutí kůrovcovitých ze standartizovaných vzorků různých druhů stromů tropického deštného lesa na Papui Nové Guinei bylo zpracováno 81742 jedinců brouků ze 73 druhů. Hostitelská specificita jasně dělí kůrovcovité na floemofágní pravé kůrovce s přísnou specificitou typickou pro ostatní hmyzí herbivory, a ambrosiové brouky s mizivou či žádnou hostitelskou specificitou. Toto rozdělení odráží ekologické strategie, nikoliv fylogenetické vztahy kůrovcovitých. Hostitelská specificita nepřispívá ke generování diverzity ani jedné ze skupin, neboť diverzita specializovaných floemofágních kůrovců nevzrůstá s diverzitou rostlin v tropech, a složení společenstva nespécializovaných ambrosiových brouků je nezávislé na druhovém složení společenstva hostitelů. Z hlediska významu v potravní síti tropického lesa je možno ambrosiové kůrovce považovat za ekologicky ekvivalentní, odporujícím modelům kde druhy koexistují díky individuálním specializovaným nikám.

Druhá práce dokumentuje *de novo* vznik ambrosiové symbiomy mezi *Scolytodes unipunctatus* a několika ambrosiovými houbami. Žádný z ostatních dosud známých druhů rodu *Scolytodes* nevyužívá ambrosiovou strategii. Houby asociované se *S. unipunctatus* patří do rodů *Raffaelea* (zahrnující většinu známých ambrosiových hub), *Graphium* (vzácně zaznamenaný jako symbiont kůrovcovitých) a *Gondwanamyces* (první záznam ambrosiové strategie tohoto jinak vzácného rodu). Tento komplex dokumentuje nízkou specificitu ambrosiové symbiomy, a ukazuje na pre-adaptaci řady podkorních hub jako na faktor usnadňující mnohonásobný vznik ambrosiové symbiomy.

Poslední práce testuje hypotézu, zda pozorovaná široká potravní nika hmyzích generalistů je jen zdánlivá a skrývá specializované kryptické druhy či hostitelské rasy. V době zpracování nebyla k dispozici molekulární data pro kůrovcovité, práce se proto zaměřuje na *Homona mermerodes* (Lepidoptera, Tortricidae), polyfágního motýla z Melanésie a Austrálie. Analýza shrnuje hostitelské záznamy 1411 housenek *H. mermerodes* z PNG a sekvence mitochondriálního genu pro cytochromoxidázu I ze 126 individuí z šesti lokalit PNG a Austrálie. Distribuce haplotypů COI je náhodná, nekoresponduje s živnou rostlinou ani s geografickým původem jedince a ukazuje, že *H. mermerodes* je skutečně generalista.

1	Úvod do tropických kůrovcovitých.....	3
1.1	Ekologie tropických kůrovcovitých.....	3
1.2	Potravní strategie kůrovcovitých.....	3
1.3	Dřeviny jako zdroj potravy.....	4
1.4	Rozmnožování.....	5
1.5	Lokalizace hostitele.....	6
1.6	Mezidruhové interakce kůrovcovitých.....	7
1.7	Srovnání tropických a temperátních kůrovcovitých.....	8
1.8	Hostitelská specificita herbivorního hmyzu.....	8
1.9	Dosavadní znalosti o hostitelské specificitě kůrovcovitých.....	10
1.10	Kvantifikace hostitelské specificity.....	12
1.11	Kůrovcovití a houby.....	13
1.12	Floemofágní kůrovci a houby.....	14
1.13	Ambrosioví brouci a houby.....	14
1.14	Ambrosiové houby.....	15
1.15	Specificita ambrosiové symbiomy.....	16
2	Hostitelská specificita tropických kůrovcovitých.....	17
3	Specificita a evoluce ambrosiové symbiomy.....	20
4	Polyfagie může skrývat specializované kryptické druhy.....	22
5	Literatura.....	26

1 Úvod do tropických kůrovcovitých

Kůrovcovití a jádrohlobovití (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae, Platypodinae) jsou jednou z druhově nejrozmanitějších skupin brouků s více než 7500 známými druhy (Wood a Bright 1992). Taxonomická pozice kůrovcovitých a jádrohlobovitých byla za posledních 200 let předmětem diskuzí jako u málokteré skupiny brouků (Kuschel a kol. 2000). Fabricius (1801) prvně zařadil kůrovce mezi Bostrichidae. Později byli často přesouváni mezi různými pozicemi, většinu času však považováni za dvě samostatné čeledi Scolytidae a Platypodidae (Wood 1978). Řada recentních studií přesvědčivě ukazuje jejich status podčeledi (Scolytinae) v rámci čeledi Curculionidae. Sesterskou skupinou jsou velmi pravděpodobně Cossoninae (Marvaldi 1997, Marvaldi a kol. 2002). Platypodinae jsou velmi odvozenou podskupinou podčeledi Scolytinae (Kuschel a kol. 2000). Systematika v rámci kůrovcovitých byla až do nedávna provozována tradičními subjektivními metodami a řízena několika autoritami. Teprve během posledních let začali taxonomové aplikovat kladistické principy a molekulární data, což postupně vede k objasňování fylogenetických vztahů uvnitř této diverzní skupiny (Cognato a Sperling 2000, Farrell a kol. 2001, Hulcr a kol. 2007a, Jordal a kol. 2000, Kuschel a kol. 2000). V následujícím textu je používán termín kůrovcovití pro obě podčeledi.

1.1 Ekologie tropických kůrovcovitých

Velká část bionomických dat o tropických kůrovcovitých pochází z doby před ukončením koloniální politiky v zemích třetího světa, tedy zhruba z doby před šedesátými lety 20. století (viz Wood a Bright 1992). Z této i pozdější doby máme celou řadu bionomických pozorování týkajících se jednotlivých druhů (Beaver 1977, Browne 1958, Wood a Bright 1992), nicméně studie struktury a ekologie komunit kůrovcovitých chybí. Naprostá většina moderního výzkumu ekologie kůrovcovitých se omezuje na floemofágní druhy z temperátních oblastí.

Jako většina vzorků tropického hmyzu získaných standartizovanou metodou (Novotný a Basset 2000), i vzorky kůrovcovitých jsou charakteristické velmi pozitivně šikmým rozdělením abundancí druhů – většina druhů je vzácná, mnohdy zastoupená jednotlivci (singletons; Stephens 2004, Simon a kol. 2003). Existuje řada vysvětlení tohoto jevu, od nedokonalého sběru, přes druhy přirozeně se vyskytující v nízkých denzitách (Gaston 1994), až po druhy s ostrůvkovitým rozšířením s nízkou denzitou v místě sběru (Novotný a Basset 2000). Nízký počet jedinců daného druhu v pracovním vzorku ovšem není nezbytně odrazem nízké absolutní abundance daného druhu, neboť populace zvláště mobilních organismů mohou mít nepravidelnou strukturu, nebo se mohou vyskytovat na škálách nepostižitelných použitými sběrnými metodami. Log-normální rozdělení abundancí se zdá být přirozenou vlastností diverzních přírodních společenstev, obzvláště v případech kdy je možno druhy více či méně považovat za ekologicky ekvivalentní (Hubbell 2001).

Údaje o výškové stratifikaci kůrovcovitých v tropickém deštném lese se pohybují mezi nulovým vlivem pater (Simon a kol. 2003) po pozorování většiny kůrovcovitých ve spodních patrech (Chung a kol. 2001).

1.2 Potravní strategie kůrovcovitých

Ancestrální nikou kůrovcovitých je floemofagie na gondwanských araukáriích v období křídy, jež jsou dodnes nikou některých druhů sesterské skupiny nosatců

Cossoninae (Marvaldi 1997, Marvaldi a kol. 2002). U kůrovcovitých nejsou uváděny výrazné změny v asociaci s hostitelkými rostlinami na konci druhohor, které byly zaznamenány u mnoha jiných herbivorních skupin hmyzu jako důsledek vymírání (Labandeira 2002). Naopak stejně jako u mnoha ostatních skupin fytofágních brouků (v taxonomickém smyslu, Phytophaga), pozdější opakované přeskoky z nahosemenných na krytosemenné hostitele opakovaně vedly k urychlení druhové radiace a diverzifikace (Farrell 1998). Kůrovcovití dnes patří k nejhojnějším broukům v lesních ekosystémech celého světa, a údajně není znám druh stromu jež není kůrovci napadán (Browne 1958).

Kůrovcovití jsou tradičně rozdělováni podle potravní strategie na druhy živící se stromovým lýkem (floemofagie) a na druhy živící se symbiotickými houbami (xylomycetofagie, mycetofagie; ambrosioví brouci). Floemofagie a mykofagie jsou vskutku dvě nejčastější strategie, ve skutečnosti však představují pouze dva opačné extrémy kontinuálního a různorodého gradientu vzájemné závislosti hub a kůrovců. Mezi nimi leží kůrovci žijící v lýku ovšem živící se převážně symbiotickými houbami (Harrington 2005, Six 2003), kůrovci kolonizující větvičky s předchozí infekcí askomycetních hub (Deyrup 1987), či ambrosioví kůrovci pěstující houby, jejichž larvy se nicméně do značné míry živí xylemem (Roepert 1995). Mnohé z těchto vztahů se v rámci kůrovcovitých vyvinuly mnohokrát nezávisle, a fylogenetické vztahy mezi brouky a houbami nejsou korelované (Cassar a Blackwell 1996, Farrell a kol. 2001). V této práci jsou kůrovci rozdělení na floemofágy a xylomycetofágy především pro jednoduchost a kvůli nedostatku znalostí o bionomii naprosté většiny druhů.

Ne všichni kůrovcovití napadají umírající stromy. Některé druhy využívají ovoce, semena, byliny včetně kapradin, řapíky listů, dřev větviček (myelofagie) a další habitaty (Jordal a kol. 2002). Existuje zde pravděpodobně i pravá xylofagie, byť vzácně (Beaver 1977), u kůrovcovitých nebyly prokázány celulózy (Haack a Slansky 1987). Některé druhy rodu *Micracini* se pravděpodobně živí stromovou mizou (Haack a Slansky 1987). Existuje několik druhů kůrovců, schopných vyvíjet se v živých stromech i bez zabíjení hostitele (Kirkendall 2006). Jeden druh rodu *Scolytodes* minuje v živých řapících bylin rodu *Gunera* (Kirkendall, nepubl.).

Jako pravá herbivorie se dají označit pouze podkorní parazitismus, napadání bylin a semen a agresivní floemofagie (napadání živého lýka). Pouze v případě agresivních floemofágních druhů pozorujeme reciproční koevoluci herbivorů a hostitelských obranných mechanismů (Ohmart 1989). Ostatní potravní strategie zahrnují jen minimální interakce s obrannými mechanismy živých rostlin. Mnoha kůrovcovitými praktikovaná mykofagie dokonce vyžaduje odlišný trávicí aparát než herbivorie, proto Hanski (1989) nazývá ambrosiové kůrovce detritivory.

1.3 Dřeviny jako zdroj potravy

Nutričně nejbohatší dřevinou tkání je kambium, jež obsahuje také nejvíc vody, je ovšem velmi tenké. Na druhém místě je lýko, následované dřeví větviček, bělí, a nejhudší na vodu, živiny i minerály je dřev (Haack a Slansky 1987). Vysoký obsah druhově specifických sekundárních metabolitů v běli i dřeví (polyfenoly, alkaliody, silice; Hillis 1962) jež ve dřevu zůstávají i po jeho smrti, je patrně příčinou hostitelské specifické xylofágního hmyzu (Farrell a kol. 2001).

Dřevo jako habitat je podstatně efemernější v tropických podmínkách než v temperátu. Zatímco v temperátu trvá rozpad 90% dřevní hmoty zhruba 75 let, v tropech se hmota celého stromu rozpadá do 10 let (Haack a Slansky 1987). V tropickém lese jsou čerstvě odumřelé stromy nepredikovatelné v čase i prostoru. Na

druhou stranu, mrtvé dřevo jako celek tvoří stálý značný podíl biomasy, a to i v horních patrech lesa (Novotný, Basset a Kitching 2003).

1.4 Rozmnožování

Systémy páření kůrovců zahrnují nejrůznější vztahy od celoživotní monogamie až po kompetici samic o samce či samců o samice, po harémovou či sekvenční polygamii (Jordal a kol. 2000). Bigamie, mezi živočichy velmi vzácná, se vyskytuje u řady vzájemně nepříbuzných druhů kůrovců (Loyning a Kirkendal 1999).

Unikátní je tendence kůrovcovitých k extrémnímu inbreedingu v kombinaci s haplodiploidním určením pohlaví (arrhenotokie). Tato kombinace vznikla u kůrovců nejméně sedmkrát a v řadě případů byla provázena nárůstem počtu druhů a využíváním nových zdrojů (Jordal a kol. 2002). Jednou z příčin několikanásobného vzniku inbreedingu u kůrovců je pravděpodobně gregarický způsob života (Kirkendall 1983). U naprosté většiny haplodiploidních kůrovců s vnitrorodinným křížením probíhá rozmnožování následovně (Jordal a kol. 2002): oplozená samice hloubí požerky a klade vajíčka. Z oplozených vajíček se líhnou larvy samic, z neoplozených larvy samců. Pokud samice byla neoplozená, klade pouze samčí vajíčka a páří se se samci z nich vyvinutými. Pokud přilétá oplozená z mateřského požerku, klade většinu oplozených samičích vajíček a často alespoň jedno neoplozené. Z něj vylíhlý samec se v dospělosti páří se svými sestrami. V dospělosti je tento samec bezkřídlý, má měkký exoskelet a často bývá několikrát menší než diploidní samice. Jeho jedinou morfologicky standartně vyvinutou soustavou jsou genitálie. S tímto jediným samcem se páří všechny vylíhnuté samice, jeho vlastní sestry. Oplozené samice pak odlétají hledat nové hostitelské stromy. Samci buď zůstávají v požerku a umírají, nebo požerky opouštějí a hledají konspicivní požerky na mateřském stromě (Beaver 1977). Díky tomu tak pravděpodobně probíhá alespoň omezená genetická výměna mezi jinak divergentními klony. Mimořádný je rod *Ozopemon* s neotenickými samci s larvální morfologií, jimž se dokonale vyvíjí jen genitálie a šavlovitá kusadla, implikující kompetici o samice (Beaver a Jordal 2002, Jordal a kol. 2002).

Peleg a Norris (1972) uvádí, že výskyt neoplozených vajíček (se samčími zárodky) je indukován symbiotickými bakteriemi. Probíhá testování hypotézy, vysvětlující extrémní poměr pohlaví u inbredních kůrovcovitých působením pohlavně přenosné bakterie *Wolbachia* (Kirkendall osobně).

Kombinace haplodiploidie a příbuzenského křížení má pro kůrovce řadu ekologických výhod (Jordal a kol. 2002):

- Jediná samice stačí ke kolonizaci nového území. Proporce inbredních vůči outbredním druhům kůrovců jsou proto vyšší na ostrovech než na pevnině.
- Populace nejsou ovivňovány genetickými či ekologickými faktory jež ohrožují malé nebo kolonizující sexuální populace (Alleho efekt a pod.).
- Schopnost plodit téměř samé samice násobí reprodukční potenciál populace.
- Výhodné mutace jsou bezprostředně fixovány, škodlivé alely odstraňovány v haploidním samčím stádiu.

Genetická variabilita populací s vnitrorodinným křížením je obrovská. Vyskytuje se zde nejvyšší vnitrodruhová různorodost některých mitochondriálních genů, jakou známe u hmyzu (Jordal a kol. 2002, Kirkendall osobně).

Ekologickou analogií haplodiploidního určením pohlaví s odlišným mechanismem je pseudoarrhenotokie, potvrzená u *Hypothenemus hampei* (Borsa a Kjellberg 1996). Samci tohoto druhu se líhnou z normálně oplozených vajíček, ale v embryonálním stádiu je vyloučen jejich otcovský genom a nahrazen genomem matečným. Samci tak

mají kompletní počet chromozomů, nicméně do další generace přecházejí pouze geny matky.

U některých floemofágních kůrovců, např. *Ips acuminatus*, existuje pseudogamie (Loyning a Kirkendall 1996). Je to partenogenetická forma pohlavního rozmnožování, kde schopnost samic produkovat potomstvo je podmíněna získáním spermií. Genetický materiál těchto spermií se však do vajíček nedostane. U některých kůrovců je pseudogamní pouze část populace, ostatní samice se množí sexuálně.

Rozmnožovací a potravní strategie australského druhu *Austroplatypus incompertus* vykazují všechny vlastnosti eusociality (Kent a Simpson 1992). Oplodněná samice zakládá veliké, několik desítek let žijící kolonie v kmenech živých eukalyptů. Určitá část vylíhlých jednic tvoří neplodící kastu a specializuje se na péči o potomstvo, rozšiřování a údržbu požerku a na obranu proti predátorům.

1.5 Lokalizace hostitele

Kůrovcovití vyvinuli řadu strategií vyhledávání vhodného hostitelského substrátu, jež je většinou vzácný v čase i prostoru. Velká část výzkumu těchto strategií však byla provedena na několika modelových druzích primárních škůdců jehličnanů, zatímco o orientaci ostatních kůrovcovitých nevíme téměř nic (Byers 1995, Huler a kol. 2006).

Při migraci se lýkožrouti částečně řídí optickými stimuly. Značný význam vizuální orientace byl prokázán u druhů napadajících živé stojící stromy. Např. *Dendroctonus frontalis* Zimm. preferuje tmavé vertikální objekty před jinými cíly (Strom a kol. 1999). Důležitost optické orientace lýkožroutů napadajících živé stromy patrně souvisí se strategií kolonizace náhodného hostitele bez použití primárních atraktantů (Byers 1995, Huler nepubl.). Druhy vyhledávající mrtvý substrát se naopak řídí převážně semiochemickými stimuly. U ambrosiového druhu *Gnathotrichus sulcatus* nebyla prokázána žádná preference pro jakékoliv optické vlastnosti vyhledávaného objektu (Lindgren 1983a), u taktéž ambrosiového *Xyloterus lineatus* jsou výsledky sporné (Lindgren 1983b).

Pro naprostou většinu dosud studovaných kůrovcovitých jsou zásadním orientačním prostředkem semiochemikálie (Wood 1985). Při vyhledávání a posuzování hostitele hrají důležitou roli látky produkované tímto hostitelem, tzv. primární atraktanty. Pro všechny dosud studované ambrosiové brouky je hlavní primární atraktant ethanol (Kelsey 1997, Klimetzek a kol. 1986), produkt stresovaných tkání konifer (Kelsey 1996) a vedlejší produkt anaerobní mikrobiální oxidace odumírajících dřevních tkání (Ikeda a kol 1980). Reakce ambrosiových brouků na jiné hostitelské semiochemikálie jsou prakticky neznámé s výjimkou některých monoterpenů, fungujících jako repelenty (Lindgren 1983a) či atraktanty (Borden a kol. 1981). Reakce kůrovcovitých s jinou ekologickou strategií na přítomnost ethanolu závisí na preferenci fáze rozkladu hostitele. Pro druhy napadající čerstvě odumřelé stromy může mít výskyt ethanolu několik odlišných významů. V takovém případě není podstatná jeho samotná přítomnost, nýbrž koncentrace vzhledem k ostatním volatilním produktům stromu (Schroeder a kol. 1988, Morgan a Mandava 1985, Lindgren 1983b). Pro agresivní lýkožrouty napadající živé hostitele je ethanol repelentní v jakékoliv koncentraci (Klimetzek a kol. 1986). Jiné než ambrosiové druhy, tedy především druhy napadající lýko, jsou většinou podstatně hostitelsky specifitější, a jejich využití primárních atraktantů proto bývá mnohem sofistikovanější. Tyto druhy vyhledávají nejdříve správný druh hostitele, ale také hostitele ve vhodné fázi umírání nebo rozkladu, a to podle složení komplexních výparů z umírajícího stromu, a podle vzájemných poměrů objemu jednotlivých látek (Byers 1995, Huler a kol. 2006).

V ekologii všech dosud studovaných kůrovcovitých hrají klíčovou roli sekundární atraktanty – feromony produkované brouky nebo látky produkované komplexem brouků a jejich symbiontů. Jedinou potenciální výjimkou mohou být inbrední druhy, u nichž feromony zatím nalezeny nebyly (Klimetzek a kol. 1986). Nicméně výrazně shlukovitá prostorová distribuce jedinců těchto druhů napovídá, že vzájemná atraktivita pomocí volatilních látek existuje (Thunes 1998). Není známo zda jde o látky produkované brouky nebo symbiotickými houbami. Původní účel feromonů kůrovců je intersexuální atraktivita (Alcock 1982), nicméně prakticky u všech kůrovcovitých jsou feromony atraktivní pro obě pohlaví a slouží tak jako agregační feromony (Wood 1985). Velká část látek pro vnitrodruhovou komunikaci kůrovcovitých je syntetizována symbiotickými bakteriemi a kvasinkami ve střevech brouků a houbami ve stěnách požerků (Paine a kol. 1997). Zpravidla jde o oxidované terpenoidy hostitelského stromu. Je tedy pravděpodobné, že aparát střevních i vnějších symbiontů produkujících feromony vznikl jako nástroj na detoxifikaci pryskyřice bránícího se stromu (Paine a kol. 1997). Použití původně obranných látek hostitelské rostliny jako atraktantů je běžným jevem u specializovaných hmyzích herbivorů (Landolt a Phillips 1997, Jolivet 1992). Některé druhy floemofágních kůrovců využívajících stejné hostitele vyvinuly složité kombinace mechanismy atraktantů a repelentů, omezující vnitrodruhovou (Schlyter a kol. 1987) i mezidruhovou kompetici (Paine a kol. 1981, Schlyter a Anderbrant 1993).

Vliv primárních atraktantů na hostitelskou specifitu kůrovcovitých byl zkoumán jen marginálně. V orientaci mnoha druhů kůrovcovitých hrají značnou roli repelenty z nehostitelských druhů stromů (Byers 1995). Na kůrovce napadající jehličnany působí jako silné repelenty evaporanty z listů a kůry listnatých stromů (Zhang a kol. 1999).

1.6 Mezidruhové interakce kůrovcovitých

Důležitým faktorem populační dynamiky floemofágních kůrovcovitých je vnitro- i mezidruhová kompetice, jež do značné míry řídí dynamiku využívání sdílených efemérních hostitelů (Anderbrant a kol. 1985, Schlyter a kol. 1987). Kompetice mezi sympatrickými temerátními floemofágními kůrovci se ukázala být jedním ze zásadních motorů diverzifikace a specializace (Kelley a Farrell 1998). To je v kontrastu s mnoha externě žijícími hmyzími herbivory, u nichž se předpokládá malý význam kompetice o potravu (Futuyma a Keese 1992). Na rozdíl od floemofágů, u ambrosiových brouků zatím nebyla prokázána ani kompetice ani přímá zprostředkovaná kompetice symbiotických hub (Francke-Grosmann 1967, Beaver 1977).

Jedním z rozdílů ekologie floemofágních a xylomycetofágních kůrovcovitých je jejich náchylnost k predaci. Na rozdíl od značného množství predátorů a parazitoidů specializovaných na floemofágní kůrovce (Hulcr a kol. 2005, Hulcr a kol. 2006), je znám pouze jeden druh blanokřídlých evidentně specializovaný na ambrosiové druhy (Darling a Roberts 1999). Ambrosioví brouci jsou někdy vytlačeni ze svých galerií hnízdními parazity – nosatci z čeledi *Curculionidae* a *Brentidae* (Beaver 1977), nebo parazitickými druhy kůrovců (Wood a Bright 1992). Ani jedna skupina kůrovců není ohrožována mravenci, kteří jsou jinak nejdůležitějšími predátory hmyzích herbivorů v tropech (Novotný a kol. 1999). Výjimkou je počáteční stádium tvorby závrtu, při němž byla predace mravenci pozorována Beaverem (1977).

Floemofágní kůrovci jsou velmi důležitým faktorem v dynamice temperátních a boreálních lesů. Populační dynamika mnoha druhů je charakteristická obrovskými fluktuacemi početnosti (Skuhřavý 2001, Berryman 1982). To je v souladu s nelineárně

dynamickým pojetím ekosystémů jež v ekosystému lesa ovlivňovaném kůrovci vede k několika úrovním stability (Berryman a kol. 1984).

V přirozených tropických lesích jsou kůrovcovití z hlediska napadání živých stromů a obnovy porostu bezvýznamní, a podobné výrazné fluktuace početnosti u nich neznáme. Na druhou stranu je zde možno pozorovat rapidní změny ekologických rolí v nově invadovaných ekosystémech. Například některé druhy tropického rodu *Xylosandrus* se na nově kolonizovaných temperátních kontinentech stávají primárními škůdci – hromadně napadají a zabíjí zdravé stromy (Fraedrich a kol. 2007, Oliver a Mannion 2001, Rabaglia a kol. 2006, Stone a kol. 2007).

1.7 Srovnání tropických a temperátních kůrovcovitých

Zatímco v temperátních oblastech jsou kůrovcovití zastoupeni většinou floemofágními druhy, v tropech tvoří většinu ambrosiové druhy (Browne 1961). Ve fauně Francie tvoří xylomycetofágní druhy 11% druhů kůrovcovitých, kdežto v Malajsii až 75% (Beaver 1977). Zastoupení ambrosiových brouků ve fauně kůrovcovitých výrazně klesá v suchých sezonních tropech, podle práce (Deyrup a Atkinson 1987) až na úroveň temperátních proporcí. To podporuje hypotézu potlačení růstu ambrosiových hub kdekoliv jinde než ve vlhkých a teplých tropických oblastech (Haack a Slansky 1987). Tropičtí floemofágní kůrovcovití také údajně trpí kompeticí s tesaříkovitými (*Cerambycidae*), na rozdíl od ambrosiových druhů (Beaver 1977).

Přestože druhové bohatství ambrosiových druhů v temperátních oblastech je podstatně nižší než v tropech, některé temperátní ambrosiové druhy jsou velmi ekologicky i ekonomicky významné. Například *Trypodendron lineatum* Olivier, který napadá čerstvě mrtvé smrkové dříví, způsobuje patrně největší ekonomické škody ze všech palearktických kůrovcovitých (Morgan a Mandava 1985). Některé druhy rodu *Xylosandrus* v posledních letech invadují nové kontinenty a napadají živé stromy mnoha čeledí pěstovaných stromů (Oliver a Mannion 2001).

Pravidlo vyšší druhové diverzity v tropech pravděpodobně neplatí u floemofágních kůrovců (Beaver 1979). Druhová diverzita nevykazuje žádný rozpoznatelný latitudinální gradient, a absolutní abundance komunit floemofágních kůrovců jsou pravděpodobně vyšší v temperátních a boreálních lesích, především v dobách přemnožení dominantních druhů. Příčiny této absence latitudinálního nárůstu diverzity jsou nejasné, nejpravděpodobnější vysvětlení je snížení diverzity hostitelů a zvýšení abundance jednotlivých druhů stromů, především nahosemenných, což specializovaným herbivorům zjednodušuje situaci (Ohmart 1989).

Latitudinální gradient druhové bohatosti existuje u naprosté většiny skupin mnohobuněčných organismů (Mittelbach a kol. 2007). Hledání biologických příčin tohoto jevu pro každou skupinu zvlášť je možné, ovšem nikoliv nezbytné. Makroekologie jej vysvětluje řadou nespécifických mechanismů, například jako důsledek zvýšeného toku energie ve vlhkých tropech, jež umožňuje nárůst diverzity a resilience vůči vymírání, či důsledek zrychleného efektivního evolučního času (Mittelbach a kol. 2007, Rohde 1992).

1.8 Hostitelská specifita herbivorního hmyzu

Je možno předpokládat, že jako každá ekologická charakteristika druhu, ani míra hostitelské specifity herbivorů nebude uniformní, nýbrž nerovnoměrně distribuovaná mezi druhy. Thompson (2002) uvádí řadu skupin, obsahujících jak přísné monofágy, tak polyfágy. Na druhou stranu Novotný a kol. (2002) ukázali, že průměrná hostitelská specializace se liší mezi hmyzími řády. Distribuce míry hostitelské specifity v rámci dosud zkoumaných taxonů odpovídá lognormálnímu

rozdělení (Jaenike 1990). Využívaný typ tkáně či část hostitele patří mezi překvapivě evolučně konzervativní vlastnosti hmyzích herbivorů (Farrell a Sequeira 2004, Lawton 1982); to platí i v případě kůrovcovitých (Jakuš 1998). U některých herbivorů může být šířka potravní niky konzervativnější než konkrétní využívané druhy (Jaenike 1990).

Vznik asociace hmyzu s určitou skupinou hostitelů může probíhat několika evolučními procesy (Futuyma a Keese 1992): postupnou, reciproční koevolucí (v případě celých skupin zvaná difuzní), paralelní kladogenezi, escape-and-radiate koevolucí (Thompson 2002), či jako „závody ve zbrojení“ (arms race, Ehrlicha a Raven 1964). Někteří autoři zpochybňují zpětný vliv hmyzích herbivorů na evoluci rostlin kvůli relativní vzácnosti herbivorů a jejich minimálním pozorovatelném vlivu (Futuyma a Keese 1992), spolehlivá data však chybí (Jaenike 1990). Mnohé skupiny herbivorů ovšem vyvíjí značný tlak na hostitele občasně, např. při přemnožení, nebo nepřímo díky přenosu infekcí (obojí je častý případ kůrovcovitých, Berrymann 1988). Řada autorů se domnívá, že hostitelská specificita je zpravidla odvozená od polyfagie (Jolivet 1992, Futuyma a Keese 1992). Podle Jaenikeho (1990) je tato evoluční cesta snazší než cesta opačná, neboť vyžaduje pouze malou fyziologickou změnu. Existuje však řada opačných případů (Bernays 1998). Existují dva mechanismy vzájemné synergie specializace a speciace – větší diverzita rostlin ztěžuje polyfagii, nikoliv ale specificitu, a speciace zvyšuje množství možností dále se specializovat zvyšováním diverzity interakcí rostlin a herbivorů (Futuyma a Keese 1992). Geografická variabilita interakcí herbivorů a hostitelů skutečně urychluje diverzifikaci zúčastněných druhů (Pellmyr 1999). To, že specialisté přesto v přírodě nedominují je pravděpodobně zúsobeno jejich větší pravděpodobností vymření (Novotný a kol. 2003, Kelley a Farrel 1998).

V tropických deštných lesích je možno najít řadu zástupců jak polyfágů tak specialistů (Novotný a kol. 2002). Teoretické důvody pro preferenci specializace v tropech jsou značná diverzita chemické obrany u tropických rostlin a abundance nespécializovaných predátorů, především mravenců (Novotný a kol. 2003). Hypotézy pro preferenci polyfagie se naopak opírají o značnou časoprostorovou nepředpovídatelnost výskytu zdrojů (Novotný a kol. 2003). Limitovaný a nepředvídatelný výskyt dřeva ve vhodném stádiu výskytu je pravděpodobně jeden z nejdůležitějších limitujících faktorů v populační ekologii kůrovcovitých (Beaver 1979). Je tedy pravděpodobné, že evoluční potenciál polyfagie v hyperdiverzních tropech je značný.

Podobnost druhového složení herbivorů zpravidla klesá se vzrůstající fylogenetickou vzdáleností hostitelů (Basset 1996, Lepš a kol. 2001, Kitching a kol. 2003, Weiblen a kol. 2006). Řada autorů však zpochybňuje významnou roli paralelní kladogeneze, a korelaci fylogenezi hostitelů a herbivorů vysvětlují prostou tendencí herbivorů vyhledávat hostitele s podobnými vlastnostmi, jež jsou hostitely sdíleny jednoduše díky společnému původu (Weiblen a kol. 2006, Jaenike 1980). Hostitelská specializace mandelínek je skutečně lépe korelovaná s dendrogramem chemických vlastností hostitelských rostlin, než s jejich fylogramem (Becerra 1997), podobný vzorec je patrný i u floemofágních kůrovců (Kelley a Farrell 1998). Z toho důvodu by koevoluce herbivorů a hostitelů měla být studována s ohledem na fylogentické pozadí.

Samotná existence hostitelské specificity implikuje existenci fyziologických trade-offs, znevýhodňujících polyfagii („devatero řemesel, desátá bída“). Existují však i teoretické mechanismy specializace nevyžadující vysvětlení fyziologickým omezením: trade-off mezi obtížností nalézt zdroj a jeho hodnotou (Feener a Brown 1997), hostitelská asociace jež vede k časové či prostorové izolaci herbivorních

populací (Feder a kol. 1988), tlak kompetice (Futuyma a Keese 1992) nebo predace (Jeffries a Lawton 1984). Jak bylo zmíněno výše, prakticky všechny tyto charakteristiky se liší mezi floemofágními a ambrosiovými kůrovci. Jelikož tyto dvě strategie jsou fylogeneticky nezávislé, kůrovcovití představují výhodnou skupinu pro testování korelací mezi potravní ekologií a mnoha dalšími ekologickými vlastnostmi.

Hostitelská specificita je tedy většinou souhrou jak fylogenetických tak ekologicko-fyziologických omezení (Novotný a Basset 2004). Není to kategorická proměnná, nýbrž proměnlivé statistické rozdělení zájmu herbivorů o určité hostitele, měnící se v čase a prostoru (Novotný a kol. 2003, Ødegaard 2003, Sturgeon a Mitton 1986). Stanovení takové veličiny vyžaduje značné množství informací o preferencích řady živných rostlin z rozsáhlého areálu. Takové informace existují pro velmi malé množství herbivorních skupin, a dosud nebyly dostupné pro kůrovcovité.

1.9 Dosavadní znalosti o hostitelské specificitě kůrovcovitých

Mattson a kol. (1998) tvrdí, že herbivoři žijící uvnitř rostlinných tkání mají tendenci být více hostitelsky specializovaní než volně žijící herivoři. To však pravděpodobně neplatí pro tropické xylofágy, jenž jsou jedním z nejméně specializovaných společenstev s pouhými 24% druhů specializovaných alespoň na úroveň čeledi (Novotný a Basset 2004). U xylofágních brouků existuje korelace zužování hostitelské specificity s tendencí napadat živé hostitele, naopak druhy živící se mrtvou dřevní hmotou bývají generalisté (Haack a Slansky 1987). Například u rodu *Dendroctonus* jsou druhy napadající živé hostitele většinou specializovaní na jednotlivé druhy hostitelů, zatímco příbuzné saprofágní druhy využívají větší počet druhů (Kelley a Farrell 1998). Existuje několik vyjímečných druhů kůrovců schopných trvale žít v živých hostitelích - všechny jsou schopny obývat jeden či několik málo druhů stromů (Beaver 1989, Kirkendall 2006).

Stanovení hostitelské specificity může být problém u brouků, u nichž se dospělci živí jinými tkáněmi než larvy (Jolivet 1992). U kořenožravých tropických mandelínek se však zdá, že specificita larev i dospělců je stejně nízká (Pokon a kol. 2005). V případě kůrovců se tento problém vyskytnout ani nemůže, neboť dospělci i larvy se v naprosté většině živí stejným materiálem (kromě případů úživného žíru; Pfeffer 1989, Novák 1974).

Většina dosavadních studií hostitelské specificity opírají výsledky o nestandardizovaná pozorování a nerozlišují ambrosiové a floemofágní druhy. Beaver a Browne (1978) shrnují údaje pro všechny kůrovcovité bez ohledu na ekologické strategie a uvádí, že 61% druhů kůrovcovitých je polyfágních. Autoři navíc nedefinují termín polyfágní. Teprve Beaver (1979) odlišuje specificitu floemofágních a xylomycetofágních kůrovcovitých a ukazuje, že xylomycetofágní kůrovci jsou méně hostitelsky specializovaní než floemofágní druhy, jeho data jsou ovšem složena z anekdotických pozorování.

Údaje o hostitelské specificitě floemofágních kůrovců jsou většinou založeny na seznamech hostitelů, shromažďovaných po desetiletí bez ohledu na frekvenci jednotlivých hostitelů (Pfeffer 1989, Wood 1982). Kelley a Farrel (1998) uvádí, že většina druhů floemofágního rodu *Dendroctonus* je specializována na určitý rod jehličnanů, i když jiné rody jsou lokálně k dispozici. Autoři ukazují minimální význam paralelní kladogeneze v asociacích těchto druhů a jejich živných rostlin – příbuzné druhy mají tendenci využívat příbuzné druhy stromů, ale fylogeneze obou skupin není korelovaná. Překvapivé je bimodální rozdělení specificity těchto floemofágních druhů. Existuje zde skupina specialistů a skupina polyfágů, nicméně chybí oligofágové. Podstatný výstup této práce je zjištění, že specializace je evolučně

odvozený znak, vyskytující se zdaleka nejčastěji u druhů na nejmladších větvích kladogramu. Mechanismy selekce v tomto případě patrně nejsou únik před predací nebo kompeticí, neboť odvozené druhy mají tendenci specializovat se na hojně využívané hostitele.

Je známo, že většina temperátních kůrovců je specializována na malý počet druhů hostitelů. Tento závěr však není uspokojivý neboť v mnoha případech se jedná o fylogeneticky osamocené hostitele, což může výrazně podcenit potenciální šířku potravní niky (Novotný a kol. 2006). Naprostá většina temperátních kůrovců je také floemofágní, zatímco ambrosiová fauna je nepočetná a málo studovaná. Chybí také data o mechanismech vzniku a o distribuci hostitelské specificity uvnitř těchto skupin. Nevíme například, jak spolu souvisí preference hostitelů brouků a hub, nebo zda fyziologické adaptace na hostitelské obranné mechanismy u floemofágních druhů odpovídají jejich smyslovým preferencím. Tyto jednotlivé komponenty hostitelské specificity spolu nemusí nutně korelovat (Futuyma a Keese 1992).

Hostitelská specificita ambrosiových brouků (tj. komplexu brouků a hub) byla mnohokrát komentována (Francke-Grosmann 1967, Beaver 1977), ale vzácně kvantifikována (Browne 1958, Beaver 1979). Většinou jde o studie ojedinelých temperátních druhů, jejichž seznam hostitelů pochází z anekdotických záznamů. Starší práce mnohem početnějších tropických ambrosiových kůrovců uvádí až třetinu druhů jako specialisty (Browneho 1958). Specificita se údajně vyskytuje přednostně v některých skupinách, především fylogeneticky vysoce odvozených. Autor ovšem nedefinuje pojem úzká hostitelská specificita, většina jeho příkladů je specializována na úroveň rostlinné čeledi. Ze svých úvah vynechává druhy zachycené v nižších počtech, data nejsou nijak standartizována. Beaver (1977) uvádí několik tvrzení o hostitelské specificitě tropických ambrosiových brouků, která však nepodkládá daty: jsou údajně lákáni především čeledmi rostlin jež disponují významným množstvím silic nebo latexu, jsou údajně vybíraví především vzhledem k velikosti hostitele nebo jeho části a některé druhy stromů jsou napadány podstatně více než jiné.

Podle řady prací (Farrell a kol. 2001, Brader 1964, Schedl 1962) se zdá, že většina ambrosiových druhů je nespécializovaná, a dokáže se množit nejen ve stovkách druhů hostitelských stromů, ale i v jiných rostlinných substrátech. Některé ambrosiové druhy lze po generace pěstovat na poloumělých médiích (Mizuno a Kajimura 2002, Norris 1977). Jedním ze mála faktorů které limitují vhodnost substrátu pro ambrosiové brouky, resp. houby, je vlhkost substrátu (Francke-Grosmann 1967). Polyfágní ambrosioví brouci využívají stejnou strategii jako mravenci *atta*. Ti zpracovávají listy až 77% lokálních druhů stromů, jejich larvy se však ve skutečnosti živí jedním druhem symbiotické houby *Attamyces bromatificus* (Cherrerett a kol. 1977). Obě skupiny mají tedy podstatně širší ekologickou než fyziologickou niku. Xylomycetofágní kůrovci se svou nízkou hostitelskou specificitou nevyhovují teorii předpokládající pozitivní zpětnou vazbu mezi specializací a speciací (Futuyma a Keese 1992). Jejich diverzifikace následovala po osvojení symbiotických hub a tedy po rozšíření potravní niky (Farrell a kol. 2001).

Existuje však několik vyjímečných druhů ambrosiových brouků vždy zaznamenávaných z jediného druhu nebo rodu hostitele (Browne 1958, Kent a Simpson 1992, Roberts 1960, Wood osobně). Většinou jde o druhy napadající živé stromy. Dalším pozoruhodným a zatím nevysvětleným případem úzké hostitelské preference jsou někteří ambrosioví kůrovci invadující temperátní oblasti. Tyto druhy manifestují mnohem důraznější preference pro určité hostitele v nově invadovaných ekosystémech než v původních tropických lesích, a často jsou schopni tyto

preferované hostitele napadat zaživa a zabíjet (Fraedrich a kol. 2007, Stone a kol. 2007).

Je tedy zřejmé, že ačkoliv mnohé práce udávají nižší hostitelskou specificitu u ambrosiových borůvek než u floemofágů, spolehlivě interpretovatelná data chybí.

1.10 Kvantifikace hostitelské specificity

Pro kvantitativní vyhodnocení hostitelské specificity hmyzu nejsou vhodné seznamy živných rostlin (pro kůrovcovité například Pfeffer 1989, Wood a Bright 1992), neboť nerozlišují mezi častými a vzácnými hostiteli. Metody stanovení hostitelské specializace bez testování skutečných potravních preferencí, například ze vzorků získaných foggíngem (Erwin 1982, Kitching a kol. 2003), produkují obtížně interpretovatelné výsledky. Hostitelskou specificitu lze z takových dat pouze odhadnout (Ødegaard 2003).

Pro definování míry hostitelské specializace jsou standartně používány intervaly druhový specialista, rodový specialista a specialista na úrovni čeledi (species-, genus a family-specialist) (Barone 1998). Řada autorů používá termín monofág pro druh, u něž 90% jedinců bylo nalezeno na jediném hostiteli (viz Novotný a Basset 2004).

Měřítkem vztahu hostitelů a komunity herbivorů mohou být indexy podobnosti či překryvu komunit herbivorů na jednotlivých hostitelích. Rozdíly mezi komunitami mohou být vyjádřeny pomocí prostého rozdílu v druhovém složení, nebo pomocí druhového složení kombinovaného s informací o abundancích druhů. Existuje celá řada indexů porovnávacích seznamy druhů (Magurran 2004), většina z nich do značné míry odvozená z počtu unikátních druhů (complementarity, (Colwell a Coddington 1994). Takto jednoduché srovnání však opomíjí nerovnoměrnou distribuci abundancí druhů, což způsobuje ztrátu velkého objemu informací. Ze seznamu druhů například není možno odhadnout kompletnost vzorku, což ve výsledku znamená, že vzorky jsou považovány za úplnou reprezentaci lokální diverzity. Takový předpoklad je jen vzácně splnitelný, a většinou nereálný při studiu hyperdiverzních komunit tropického hmyzu.

Řešením je použití statistických metod, které berou v úvahu abundance jednotlivých druhů. Příkladem takové statistiky je Normalized Expected Species Shared (NESS, (Grassle a Smith 1976), jež umožňuje uživateli stanovit důležitost singletonů v kalkulaci. V poslední době jsou stále více užívány indexy využívající informaci o distribuci druhových abundancí pro odhad počtu druhů neobsažených v limitovaných vzorcích, například Chao-Sørensen index (Chao a kol. 2005). Tato statistika je velmi robustní i v případě velmi nekompletních vzorků, či vzorků s mnoha vzácnými druhy (Magurran 2004).

Optimálním měřítkem šíře hostitelské specializace herbivora je její vyjádření pomocí fylogenetické diverzity hostitelů (Symons a Beccaloni 1999). Je třeba použít vzdálenosti odvozené fylogenetickou analýzou, nikoliv taxonomické vzdálenosti, neboť taxonomické hladiny vyšší než druh ne vždy odrážejí skutečnou fylogenetickou vzdálenost hostitelů. Nejjednodušším a nejméně přesným způsobem je spočítání uzlů mezi druhy či skupinami na kladogramu (Kitching a kol. 2003, Webb 2000). Symons a Beccaloni (1999) navrhli několik indexů šířky potravní niky založených na počtu uzlů fylogeneze hostitelů: Phylogenetic Diversity index (PD, nebo jeho modifikace Root PD pro monofágy) je součet větví na kladogramu, spojujících druhy hostitelů v rámci minimálního společného kladu. Clade Dispersion index je součet částí větví (branch segments) spojujících terminální taxony dělený minimem potenciálních „cest“ mezi nimi (pathways, spojení mezi dvěma druhy a jejich nejbližším společným uzlem). Tyto indexy ovšem zanedbávají délky segmentů či větví (realističtější

vyjádření fylogenetické vzdálenosti než pouhý počet uzlů), což je kritické při studiu komunit s nestejným zastoupením blízce a dalece příbuzných druhů (Weiblen a kol. 2006). S rychle vzrůstající dosažitelností molekulárních dat je v poslední době stále častější používání skutečných fylogenetických vzdáleností (Webb a kol. 2006). Ty umožňují nejen podstatně přesnější vyjádření diverzity jak hostitelů tak herbivorů, ale i statisticky korektní testy hypotéz o náhodnosti rozmístění herbivorů na fylogramech hostitelů (Webb a kol. 2006), či porovnávání šířky hostitelského spektra mezi různými druhy herbivorů (Novotný a kol. 2006).

Výzkum koevoluce vztahů rostlin a herbivorů pomocí fylogenetických metod většinou následuje jeden ze tří přístupů: 1) prosté mapování stavů znaků a potravních strategií na kladogram herbivorů i hostitelů, 2) fenetická klasifikace ekologických vlastností hmyzu nebo rostlin a její porovnání s fylogenezí, 3) porovnávání fylogenezí obou zúčastněných stran. První metoda umožňuje statistický test kongruence fylogeneze a trofických asociací. Test spočívá v generování mnoha náhodných asociací na předem známém kladogramu, z čehož je odvozen nulový model rozdělení počtu změn stavu náhodně distribuovaného znaku, použitý jako testová statistika. Metoda byla použita například pro testování náhodnosti asociací kůrovců *Dendroctonus* a jehličnanů (Kelley a Farrel 1998). Mapování hostitelů na kladogram herbivorů bylo také použito v poslední kapitole této práce; testu zde nebylo zapotřebí. Rozšířením této metody jsou Nearest Taxon Index (NTI) a Net Relatedness Index (NRI) (Webb a kol. 2006). Oba indexy umožňují testování hypotézy o náhodnosti pozorovaných asociací mnoha druhů herbivorů s fylogenetickými liniemi hostitelů. Tento statistický test se stává čím dál populárnější, a byl použit i v první kapitole této práce.

Druhou jmenovanou metodu použila např. Becerra (1997) nebo Futuyma a McCafferty (1990) testující, zda kladogram mandelínek odpovídá spíše fylogenezi hostitelů nebo dendrogramu jejich obranných sekundárních metabolitů. Pro třetí směr – kvantifikaci kongruence dvou fylogenezí – byla vyvinuta řada metod (Brooks a al. 1995, Huelsenbeck a kol. 1997, Page 1994). Informační hodnota takových analýz se výrazně zvýší, pokud zahrneme informace o preferencích jednotlivých druhů hostitelů herbivorem (Symons a Beccaloni 1999). Pro zde prezentovanou práci bohužel nebyly dostupné ani informace o chemickém složení tkání studovaných hostitelů ani fylogeneze kůrovcovitých.

Můžeme také studovat korelace mezi dvojicemi vlastností herbivorů či rostlin, např. ptát se, jak spolu souvisí specializace na určité skupiny hostitelů a šířka potravní niky. Jelikož nelze předem stanovit, zda tyto vlastnosti jsou mezi druhy distribuovány nezávisle nebo v závislosti na fylogenezi, nemůžeme použít statistické metody, předpokládající nezávislost dat. Pro tyto účely je třeba použít metodu Phylogenetically independent contrasts (Felsenstein 1985). Ta neporovnává hodnoty vlastností samotné, nýbrž jejich rozdíly mezi terminálními dvojicemi druhů a mezi uzly. V prezentované práci není žádná z testovaných vlastností hostitelů korelovaná s preferencemi kůrovcovitých, proto fylogenetická korekce těchto vlastností nebyla zapotřebí.

Přesnost a testovatelnost závěrů o hostitelské specifitě tedy roste s množstvím jak ekologických tak fylogenetických dat. Proto jsou v této práci používány abundance herbivorů i fylogenetická struktura komunity hostitelů.

1.11 Kůrovcoví a houby

První vznik mutualismu kůrovců a hub se datuje do konce křídly a prvně vznikl patrně u kůrovců napadající lýko araukárií (Sequeira a Farrell 2001). Už tehdy na těchto

jehličnanech žily vřeckovýtrusné houby z řádu Ophiostomatales, jež se později staly významnými společníky kůrovcovitých. Primitivní kůrovci se pravděpodobně živili rozkládajícím se lýkem (Berryman 1989). To umožnilo jejich bezprostřední kontakt s houbovými saprofágy, jež následně vyústil ve více či méně těsnou symbiózu. Výrazná druhová diverzifikace kůrovců provázející každou jejich historickou asociaci s houbami je možná analogií expanze druhové diverzity herbivorních skupin hmyzu oproti neherbivorním sesterským skupinám (Farrell a kol. 2001, Mitter a kol. 1988).

Většina kůrovců, především ambrosiových, si symbiotické houby přenáší v kutikulárních nebo membránových kapsovitých útvech, často vyplněných olejovitými tekutinami a živinami – mykangiích (mycetangiích). Mykangia je možno klasifikovat podle strukturální komplexity na invaginovaná, povrchová vybavená setami, a jednoduché povrchové prohlubně, a podle funkční komplexity na mykangia vybavená žlázami či bez žláz (Six 2003). I velmi komplikovaná invaginovaná mykangia se žlázami a setami se u kůrovcovitých vyvinula mnohokrát nezávisle; známe např. mykangia mezi pro- a mesothoraxem, v bázi mandibul, na bázi krovek, či v koxách (Francke-Grosmann 1967). Do mykangií se kůrovcům zachytávají spory hub rostoucích v rodném požerku; tyto spory jsou vyplavovány při tvorbě závrtu v novém hostitelském stromě vylučováním zvýšeného množství olejovitých sekretů. Mykangia floemofágních druhů, jež jsou na houbách většinou závislé jen okrajově, patří zpravidla k jednodušším typům než u ambrosiových druhů. Spory symbiotických hub jsou přenášeny také entomoforetickými roztoči asociovanými s kůrovci (Paine a kol. 1997).

1.12 Floemofágní kůrovci a houby

Navzdory názvu “floemofágové” a navzdory tradičním představám o floemofagii, pravděpodobně většina kůrovců obývajících lýko je více či méně asociovaná nejen s tkáněmi hostitele, ale i se symbiotickými houbami. V naprosté většině je to za účelem obohacení tradiční floemové stravy. Zvláště některé druhy *Dendroctonus* tvoří ekologický předěl mezi floemofagií a mykofagií (Paine a kol. 1997, Six 2003), jsou na houbových nutrientech závislí (Kok 1977), a disponují mykangií. Z hlediska hub nemusí být mezi kategoriemi xylomycetofágní a floemofágní velký rozdíl (Beaver 1989). Stejně jako u ambrosiových druhů, velká většina hub floemofágních kůrovců pochází z Ophiostomatales, i když i zde existuje celá řada vyjímek (Harrington 2005).

U některých floemofágních kůrovců se ancestrální oportunistické obohacení diety sympatrickými houbami vyvinulo až do specializované kooperace při napadání oslabených nebo i zdravých stromů. Tato tzv. agresivní strategie je využívána především druhy z rodů *Dendroctonus* a *Ips*, jež napadají z dosud neobjasněných příčin výhradně jehličnany (Ohmart 1989), a v tropech se prakticky nevyskytují.

Mezi houbami asociovanými s floemofágními kůrovci probíhá řada interakcí, především kompetice (Klepzig a Six 2004, Paine a kol. 1997). Pouze jeden nebo několik málo druhů hub přenášných v mykangiích jsou patogenní a hrají roli v kolonizaci stromů; většina druhů jsou detritovorní komenzálové nebo mutualisté. Velké vzorky z rozsáhlých geografických oblastí ukazují vyšší než náhodnou míru specifity ve vztazích hub a floemofágních kůrovců (Kolařík a kol. 2007).

1.13 Ambrosioví brouci a houby

Více než čtvrtina druhů podčeledi Scolytinae a všechny druhy podčeledi Platypodinae spadají do kategorie ambrosiových brouků. Je známo zhruba 3400 druhů ambrosiových kůrovců v minimálně 12 nezávislých liniích (Farrell a kol. 2001, Hulcr a kol. 2007b, Mueller a Gerardo 2002, Wood 1986). Všechna vývojová stádia se živí

buď výhradně myceliem symbiotické houby (mycetofagie), nebo směsí mycelia s xylemem hostitelského stromu (xylomycetofagie, Roeper 1995).

Ambrosioví brouci vytváří závrtý do xylemu stromů, do nichž inokulují kulturu ambrosiových hub jež slouží jako výhradní potrava larvám i dospělcům (Beaver 1977). Mycetofágní ambrosioví brouci tvořící závrt nekonzumují naprostou většinu dřevního materiálu, nýbrž jej vytlačí z požerku. Naopak larvy xylomycetofágních brouků velkou část této dřevní hmoty zkonsumují; nutriční význam tohoto jevu není znám (Beaver 1989). Brouci rodičovské generace se o požerek aktivně starají – odstraňují piliny a trus, tráví většinu času ve vstupním otvoru, čímž brání unikání vlhkosti a vnikání predátorů, a požírají mrtvé larvy nebo je ucpávají v jejich larválních komůrkách (Francke-Grosmann 1967, Norris 1977, Nakashima 1980). Larvy v požerku bez dospělé samice rychle umírají, a mutualistické ambrosiové houby jsou nahrazeny oportunitickými detritovorními houbami (Kinuura 1995).

Kompletní závislost brouků na houbách jako zdroji živin si vyžádala řadu adaptací především trávicí soustavy (Jordal a kol. 2000). Někteří ambrosioví brouci jsou závislí na ergosterolu produkovaném houbovým symbiontem. Jeho přítomnost je nutná pro zrání ovarii a vajíček u samic, líhnutí larev z vajíček, a dospělců z kukel (Kok 1977). Také řada houbových aminokiselin je potřeba pro úspěšnou produkci vajíček (Norris 1977). Rychlost růstu xylofágního hmyzu je omezená především nedostatkem dusíkatých organických látek. Ambrosiové houby hromadí dusík do podstatně vyšších koncentrací než okolní dřevnaté tkáň, čímž umožňují ambrosiovým kůrovcům mnohonásobně rychlejší vývoj než je typický pro xylofágní hmyz bez houbových symbiontů (Ayres a kol. 2000). Některé symbiotické houby asociované s kůrovci navíc asimilují vzdušný dusík (Peklo a Satava 1950). Beaver (1977) a Hanski (1989) argumentují, že vzhledem k mnoha adaptacím, jež xylomycetofágním kůrovcům znemožňují žít se původní rostlinnou potravou, by tito neměli být nazýváni xylofágy, tím méně herbivory. Zpětná adaptace z mycetofagie na floemofagii není u kůrovcovitých známa (Farrell a kol. 2001).

1.14 Ambrosiové houby

Termín ambrosie pro stravu ambrosiových kůrovcovitých byl poprvé použit Schmidbergerem (1836), nicméně teprve Hartig (1844) objevil houbovou podstatu této hmoty. Většinu ambrosiových hub tvoří vláknité askomycety a kvasinky. Ačkoliv kvasinky pravděpodobně hrají nemalou roli ve výživě ambrosiových brouků, není o nich téměř nic známo (Francke-Grosmann 1967).

Klasifikace ambrosiových hub je značně nestálá. Většina vláknitých ambrosiových hub se řadí do rodů *Ambrosiella* a *Rafaella*, a patří mezi ophiostomatální askomycety (Batra 1967, Cassar a Blackwell 1996, Jones a Blackwell 1998). Mnozí autoři uvádí celou řadu jiných rodů (Kok 1977), nejčastěji *Fusarium*, *Monilia*, *Ceratocystis*, *Endomyces* (Batra 1967, Francke-Grosmann 1967, Norris 1977), vzácněji *Graphium* (Baker a Norris 1968, Funk 1970), či monotypický rod *Dryadomyces* (Gebhardt a kol. 2005). Klasifikace je ztížena jednak značným pleomorfismem mycelií a jednak tím, že dosud nejsou známa telomorfní stádia (Jones a Blackwell 1998). Ambrosiové houby pěstované v umělé kultuře tvoří odlišné mycelium než v požerku, další odlišný typ tvoří v mykangiích při migraci (Francke-Grosmann 1967), při níž zaujímají speciální růstovou formu, Norrisem (1977) nazývanou propagule, Batrou (1967) nazývané moniloidní stádium. Ambrosiovou moniloidní morfu nicméně tvoří v mykangiích i jiné než ambrosiové houby (Batra 1966).

Ambrosiové houby jsou obligátní mutualisté ambrosiových brouků. Jsou kompletně závislé na transportu a inokulaci poskytované broukem (Batra 1967),

mimo požerky kůrovcovitých není jejich výskyt znám (Beaver 1989). Pokud je v požerku přítomný zakládající brouk, ambrosiové houby jsou schopné účinně konkurovat ostatním dřevokazným houbám ve značném objemu dřeva (Francke-Grosmann 1967). Pokud však brouk zahyne nebo požerek opustí, kultura ambrosiových hub zaniká během několika dní (Beaver 1977). Druhové složení mykoflóry v požerku se rapidně mění ve prospěch druhotných komenzálních hub po skončení larválního žíru (Kinuura 1995).

Během migrace v mycangiích se houby pomalu množí, což nezbytně ústí v kompetici při transportu. Jeden druh houby je zpravidla kompetičně nejúspěšnější a po migraci je izolován v podstatně větším poměrném zastoupení než před migrací (Francke-Grosmann 1967). Možná právě kompetiční úspěšnost v mycangiích i v požercích určuje, který druh houby je hlavním symbiontem (Batra 1966).

1.15 Specificita ambrosiové symbiózy

Ambrosiové houby se podle významu pro ambrosiové brouky tradičně dělí na hlavní (principal) a druhotné (auxiliary; Webb 1945). Hlavní symbiont údajně zajišťuje vyšší pravděpodobnost dožití larev brouků než druhotné houby (Batra 1966). Kinuura (1995) uvádí příklad tří sympatrických xylomycetofágních kůrovcovitých, z nichž každý využíval jeden vlastní druh ambrosiové houby rodu *Ambrosiella*. Nicméně ačkoliv u většiny dosud pozorovaných ambrosiových brouků je dominantní jeden či několik málo druhů symbiotických hub, toto společenstvo dále obsahuje řadu dalších více či méně hojných organizmů, od vláknitých hub přes kvasinky až po bakterie (Batra 1966, Batra 1985, Francke-Grosmann 1967, Kinuura 1995). Řada ambrosiových brouků je schopna vývoje na kulturách hub, s nimiž nejsou v přírodě asociovány, a dokonce i na družicích hub jež se přirozeně nevyskytují v ambrosiové symbióze (Batra 1966). Většina druhů ambrosiových brouků schopných napadat a zabít živé stromy sdílí symbiotickou houbu *Fusarium solani* (Beaver 1989). Existují záznamy o adopci stejného druhu houby dvěma nepříbuznými ambrosiovými brouky náhodně sdílející stejný strom (Gebhardt a kol. 2004). Složení společenstva symbiotických hub je také geograficky proměnlivé (Kuhnholz 2004).

Fylogeneze ambrosiových kůrovců a fylogeneze hub s nimi asociovaných jsou značně nekongruentní (Mueller a Gerardo 2002). To značí, že v evoluční historii ambrosiové symbiózy byly vzájemné výměny partnerů časté. Zatímco ambrosioví brouci představují široké spektrum nepříbuzných linií v rámci kůrovcovitých, houbová strana je téměř vždy reprezentovaná druhy ze vzájemně polyfyletických rodů *Ambrosiella* a *Raffaelea*. Nejpravděpodobnější scénář vzniku nové ambrosiové asociace tedy zahrnuje behaviorální adaptaci brouků na tvorbu závrtrů v xylemu, jejich adaptaci na převážně či výhradně houbovou stravu, a kolonizaci těchto brouků houbami pre-adaptovanými na symbiózu s jinými kůrovcovitými. Scénář nemusí zahrnovat evoluci přenos hub, neboť ten funguje i u celé řady floemofágních kůrovcovitých.

2 Hostitelská specificita tropických kůrovcovitých

Vztahy druhů přes různé trofické úrovně, jichž je hostitelská specificita hlavním měřítkem, jsou jedním z nejčastěji studovaných témat ekologie. Obzvláště slibné je studium těchto vztahů pro porozumění evoluce a stability komplexních a diverzních ekosystémů, jako například tropických lesů. Tropické deštné lesy jsou druhově i funkčně nejbohatším terestrickým ekosystémem, zároveň však jedním z nejméně prozkoumaných. Jako v mnoha odvětvích biologie, také ve výzkumu mechanismů udržování diverzity tropických lesů je klíčovou otázkou do jaké míry je diverzita produkována a udržována biologickými vlastnostmi charakteristickými pro každý druh a systém, do jaké míry jsou pozorované fenomény obecnými vlastnostmi stochastických disipativních soustav, a do jaké míry jsou produktem historických událostí.

Odpovědi na tyto otázky vyžadují studium na dostatečných škálách a s dostatečným objemem dat. Vedle toho historie vědy také ukazuje, jak je pro pokrok každého vědního oboru důležitý hypoteticko-deduktivní přístup: ověřování pracovní hypotézy vyvracením alternativních hypotéz (Chamberlin 1890, Platt 1964). Ekologové mají tendenci omlouvat nedodržování těchto zásad velkými škálami, vlivem stochasticity a komplexními interakcemi v evolučních a ekologických procesech (Quinn a Dunham 1983). Prezentovaná práce se však snaží držet se těchto zásad, jednak objemem dat jež odpovídá studovanému problému, jednak explicitním stanovením vzájemně se vylučujících hypotéz a jejich testováním. Testování zde uvedených závěrů o hostitelské specificitě kůrovcovitých na velké geografické škále je popsáno v jiných publikacích (Hulcr a kol. 2007c, Novotný a kol. 2007).

Při zkoumání skupiny organismů je užitečné explicitně vyjádřit jakou biologickou jednotkou se zabýváme – společenstvem (community, vymezeným prostorově), fylogenetickým kladem (vymezeným sdílenými předky), nebo guildem (vymezeným zdroji) (Fauth a kol. 1996). Je to proto, že komunita, klad a guild jsou vytvářeny odlišnými mechanismy. Kůrovcovití představují výhodnou kombinaci všech tří kritérií. Ačkoliv kůrovci Nové Guineje tvoří monofyletickou skupinu v rámci Scolytidae, vzhledem k ostatním lokálním skupinám hmyzu jsou fylogeneticky jasně definovaní. Všechny studované druhy také sdílejí společný prostor a zdroje.

Kůrovcovití jsou v rámci nosatců velmi odvozenou skupinou, zároveň však vyjímečně druhově bohatou, a to především v tropech (Marvaldi a kol. 2002). Čím byla tato evoluční radiace způsobena nevíme. Nevíme zda je diverzita v rámci kůrovcovitých distribuována rovnoměrně, zda je závislá na historii jednotlivých skupin, nebo závisí na různých ekologických strategiích. Existují tisíce prací zabývajících se systematikou kůrovcovitých (shrnutí ve Wood 1982 a Wood a Bright 1992), celá řada prací popisujících strukturu a paterny komunit kůrovcovitých (Atkinson a Equihua 1986, Beaver a Browne 1978, Beaver 1976, Browne 1961, Deyrup a Atkinson 1987, Farrell a kol. 2001, Schedl 1962, Wood 1982), a v poslední době i několik publikací mapující fylogenezi této skupiny (Cognato a Sperling 2000, Hulcr a kol. 2007a, Jordal 2002, Jordal a kol. 2000). Jen minimum prací však používá tyto informace k testování teorií o vzniku a udržování diverzity kůrovců (Farrell a kol. 2001, Kelley a Farrell 1998, Sequeira a Farrell 2001). Tyto ojedinělé práce ukazují, že asociace s krytosemenými hostiteli či evoluce symbiózy s houbami jsou v historii kůrovců korelovány se zvýšenou rychlostí speciace. Bohužel jsou omezeny dosud značnými mezerami v naší znalosti fylogeneze kůrovcovitých, a zabývají se pouze patterny na fylogramech, nikoliv procesy v reálném prostředí jež mohou speciati

vysvětlit. Prezentovaná práce se snaží kombinovat znalosti o taxonomii a ekologii kůrovcovitých s dostatečně velkým novým datovým souborem a s hypoteticko-deduktivním přístupem za účelem testování, zda hostitelská specificita a veličiny z ní odvozené jsou nebo nejsou zodpovědné za diverzifikaci tropických kůrovcovitých.

Existence specializovaných vztahů mezi hostitely a herbivory je klíčovým předpokladem pro hypotézu o významu těchto vztahů v evoluci diverzity herbivorů. Pokud jsou herbivoři specializovaní na určité omezené skupiny rostlin, a pokud se ukáže že diverzita specializovaných herbivorů koreluje s diverzitou rostlin, pak je možné vyvozovat že diverzita rostlin je generátorem diverzity herbivorů (Novotný a kol. 2006). Pokud však diverzita specializovaných herbivorů nekoreluje s diverzitou rostlin, nebo pokud herbivoři nevykazují specializaci, pak je vhodné zavrhnout hypotézu o diverzitě rostlin jako faktoru v generování diverzity herbivorů. Tato práce ukazuje, že floemofágní kůrovci jsou specializovaní na omezené taxony stromů, nicméně jelikož jejich diverzita není korelovaná s latitudinálním vzrůstem diverzity rostlin, usuzujeme, že diverzifikace rostlin v jejich diverzifikaci pravděpodobně nehrála klíčovou roli. Ambrosioví brouci jsou sice výrazně druhově bohatší v tropických oblastech s rozmanitou flórou, nicméně až na výjimky nevykazují žádnou hostitelskou specializaci, čili ani v tomto případě není diverzita hostitelů dobrým prediktorem diverzity brouků.

Zamítnutí hypotézy o diverzitě rostlin jako generátoru diverzity kůrovcovitých umožňuje přistoupit k testování významu dalších environmentálních faktorů, jež mohou s diverzitou kůrovcovitých korelovat nebo jí přímo vytvářet. Například testování významu izolace populací kůrovcovitých geografickou vzdáleností (beta diverzita) ukazuje, že geografická vzdálenost mezi tyto faktory nepatří (Hulcr a kol. 2007c, Novotný a kol. 2007). Naopak dobrým prediktorem směny druhů se zdá změna habitatů s nadmořskou výškou. S rozdílem nadmořské výšky přes 1200 m se téměř kompletně mění fauna jak floemofágních tak ambrosiových kůrovcovitých (Hulcr a Cognato, nepubl.). Výzkum mimo rámec Papuy Nové Guineje pak ukazuje, že dalším velmi významným zdrojem diverzity je alopatriká speciace následující izolaci sesterských populací. Například fauna kůrovcovitých Bornea sdílí s faunou PNG minimum druhů, nicméně na úrovni rodů se tyto ostrovy prakticky neliší (Hulcr, nepubl.).

Dalším důležitým přínosem prezentované práce pro současnou ekologii jsou data pro testování hypotéz o tom, zda druhy koexistují díky rozdělení zdrojů a prostředí na individuální niky (Diamond 1975), nebo zda jsou spíše ekologicky ekvivalentní (Hubbell 2001, O'Neill 2001). Ambrosioví brouci se zdají být příkladem společenstva, kde se jednotlivé druhy v rámci jednoho habitatu jeví jako ekologicky téměř neodlišitelné, a druhové rozdíly mezi vzorky z různých hostitelů či lokalit jsou většinou stochastického původu. Data pro floemofágní kůrovce nejsou zatím dostačující. Je sice zřejmé, že floemofágové jsou specializovaní, nicméně počet lokálně dostupných druhů nestačí na testování jejich vzájemné výlučnosti.

Host specificity of ambrosia and bark beetles (Col., Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae) in a New Guinea rainforest

Jiri Hulcr^{1,2}, Martin Mogia³, Brus Isua³ and Vojtech Novotny^{1,3,4}

¹ Faculty of Sciences, University of South Bohemia, Branisovska, Ceske Budejovice, Czech Republic ², Department of Entomology, Michigan State University, East Lansing, Michigan, U.S.A. , ³ New Guinea Binatang Research Center, Madang, Papua New Guinea and ⁴ Institute of Entomology, Czech Academy of Sciences, Branisovska, Ceske Budejovice, Czech Republic

Abstract 1. Bark and ambrosia beetles are crucial for woody biomass decomposition in tropical forests worldwide. Despite that, quantitative data on their host specificity are scarce.

2. Bark and ambrosia beetles (Scolytinae and Platypodinae) were reared from 13 species of tropical trees representing 11 families from all major lineages of dicotyledonous plants. Standardised samples of beetle-infested twigs, branches, trunks, and roots were taken from three individuals of each tree species growing in a lowland tropical rainforest in Papua New Guinea.

3. A total of 81 742 beetles from 74 species were reared, 67 of them identified. Local species richness of bark and ambrosia beetles was estimated at 80 – 92 species.

4. Ambrosia beetles were broad generalists as 95% of species did not show any preference for a particular host species or clade. Similarity of ambrosia beetle communities from different tree species was not correlated with phylogenetic distances between tree species. Similarity of ambrosia beetle communities from individual conspecific trees was not higher than that from heterospecific trees and different parts of the trees hosted similar ambrosia beetle communities, as only a few species preferred particular tree parts.

5. In contrast, phloeophagous bark beetles showed strict specificity to host plant genus or family. However, this guild was poor in species (12 species) and restricted to only three plant families (Moraceae, Myristicaceae, Sapindaceae).

6. Local diversity of both bark and ambrosia beetles is not driven by the local diversity of trees in tropical forests, since ambrosia beetles display no host specificity and bark beetles are species poor and restricted to a few plant families.

Práce byla přijata k publikování a bude vložena po zveřejnění.

J. Hulcr se podílel na publikaci zhruba 80% (naplánoval a řídil terénní část práce, taxonomicky zpracoval materiál, analyzoval data a vedl psaní publikace).

3 Specificita a evoluce ambrosiové symbiomy

Podle Maynarda-Smythe a Szathmáryho (1995) většina zásadních evolučních změn nebyla docílena postupnými adaptacemi, nýbrž asociací dvou mutualistických organismů. Asociace kůrovcovitých s ambrosiovými houbami umožnila oběma stranám využít předtím nedostupných zdrojů, dosáhnout výjimečné druhové diverzity v krátkém evolučním čase a dominovat společenstvu rozkladačů dřeva v prakticky všech typech lesních ekosystémů světa (Farrell a kol. 2001, Jordal a kol. 2000). Systém komplexu kůrovců a symbiotických hub se skutečně vymyká z tradičních představ evoluce vztahů hostitelů a herbivorů svou tritrofickou podstatou. Prostřední článek řetězce – houba – zde funguje jako herbivor a hostitel zároveň.

Jak ukázala předchozí práce, mutualismus ambrosiových brouků a hub umožnil oběma stranám vyprostit se z omezené specificity vzhledem k hostitelským stromům. Druhová specificita ambrosiové symbiomy samotné však zůstává téměř neznámá. Hlavní důvody pro to jsou tři. Historicky byly studie asociací ambrosiových brouků a hub omezeny kvůli nedostupnosti rozlišovacích znaků kryptických a výhradně anamorfních hub, především znaků na molekulární úrovni. Specificita byla také často hodnocena z velmi omezených vzorků, a to jak druhově tak geograficky. V neposlední řadě se zde extrémně často objevuje snaha aspekty této symbiomy antropomorfizovat do podoby „houbového zemědělství“, což limitovalo řadu výzkumníků v porozumění složitosti a stochastického aspektu této symbiomy (Mueller a kol. 2005).

V následující práci je představen objev recentně vyvinuté ambrosiové asociace mezi *Scolytodes unipunctatus* (Scolytinae: Micracini) a houbami rodů *Raffaelea*, *Graphium* a *Gondwanamyces* ve Střední Americe. První dva rody byly opakovaně nalezeny u jiných linií ambrosiových brouků, což podporuje hypotézu o houbách těchto rodů jednoduše kolonizujících nově ambrosiové brouky a případně později diverzifikujících, spíše než scénář kdy nově vyvinutá ambrosiová strategie brouků zahrnuje nově vyvinutou ambrosiovou strategii u neambrosiové houby. *Gondwanamyces* jako ambrosiová houba je objev zcela nečekaný. Tato role dvou nových druhů rodu *Gondwanamyces*, jehož jediní dva dosud známí zástupci byli vzácně nalézáni v Jižní Africe na květenstvích *Protea*, se vymyká výše uvedenému scénáři.

Autoři práce se snaží vyhnout se tradičním omezením studia ambrosiové symbiomy. Snaží se podat spolehlivá základní data o diverzitě těchto vztahů a formulovat biologicky realistickou interpretaci těchto dat v kontextu ekologie ostatních kůrovcovitých a hub, spíše než v kontextu dosavadních představ o ambrosiové symbióze.

A new record of fungus-beetle symbiosis in *Scolytodes* bark beetles (Scolytinae, Curculionidae, Coleoptera)

Jiri Hulcr^{1,2}, Miroslav Kolarik^{3,4}, and Lawrence R. Kirkendall⁵

¹ Faculty of Sciences, University of South Bohemia, Branisovska 31, 370 05 Ceske Budejovice, Czech Republic; ² Department of Entomology, Michigan State University, 243 Natural Science Bldg., East Lansing, MI 48824, USA, Tel. +1-517-432-2373, Email. hulcr@msu.edu; ³ Department of Botany, Faculty of Science, Charles University, Benátská 2, 128 01, Praha 2, Czech Republic; ⁴ Institute of Microbiology, CAS, Vídeňská 1083, 142 20 Praha 4, Czech Republic; ⁵ Department of Biology, University of Bergen, Allégaten 41, N-5007 Bergen, Norway

(Received June 18, 2007; Accepted September 5, 2007)

Abstract

The most evolutionarily advanced form of symbiosis between wood-decaying fungi and woodboring beetles (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae) is the ambrosial habit, or fungus farming. Here we present a discovery of a new origin of the ambrosia symbiosis in *Scolytodes unipunctatus*. Feeding on symbiotic fungi and the spatial organization of the gallery system of *S. unipunctatus* is typical for ambrosia beetles, but not for phylogenetically related phloeophagous species. *S. unipunctatus* is associated with the fungal genera *Raffaelea*, *Graphium*, and *Gondwanamyces*; the association of the latter with scolytines is documented here for the first time. The fungi were identified using morphological characters and 18S, 28S and ITS regions of rDNA. We report four undescribed fungus species.

Práce byla přijata k publikování a bude vložena po zveřejnění.

J. Hulcr se podílel na publikaci zhruba 50% (spolupodílel se na objevení fenoménu, na sběru dat a materiálu v terénu a vedl psaní publikace).

4 Polyfagie může skrývat specializované kryptické druhy

Poslední kapitola testuje hypotézu, že pozorovaná široká škála hostitelů v rámci jednoho druhu herbivora může být ve skutečnosti důsledkem existence kryptických druhů či hostitelských ras, jež jsou individuálně mnohem specializovanější. Tato hypotéza byla potvrzena u řady druhů hmyzích herbivorů pomocí analýzy genetické struktury populací, jež umožnila zpětnou asociaci genetických linií s hostitelskými preferencemi (Berkov 2002, Blair a kol. 2005, Stierman a kol. 2005, Waring a kol. 1990). Při koncipování této práce nebyla dostupná molekulární data pro polyfágní kůrovcovité, proto je analyzován polyfágní druh motýla *Homona mermerodes* ze stejné oblasti a ekosystému. Práce se tak posouvá do obecnější ekologické roviny, nad rámec kůrovcovitých.

Využití DNA sekvence pro identifikaci a populační analýzu neznámých tkání či organismů bylo navrženo řadou taxonomů (DeSalle a Birstein 1996, Tautz a al. 2002). Nicméně teprve návrh Heberta (Hebert a kol. 2003) na použití zhruba 600 bází DNA sekvence cytochromoxidázy I jako univerzálního identifikačního znaku všech živočichů („DNA barcode“) se setkal s velkým ohlasem odborné veřejnosti. Původní koncepce DNA barcodingu zahrnovala nejen identifikaci neznámých vzorků, ale také nahrazení dosavadních pomalých metod používaných v systematice. Tyto plány se ukázaly jako příliš optimistické, analýzy používané proponenty DNA barcodingu jako nedostatečně rigorózní, a krátký úsek mitochondriální DNA jako nedostatečný zdroj dat pro spolehlivou systematiku značné části živočišné diverzity (Will a Rubinoff 2004). Snaha nahradit taxonomii DNA barcodingem se tak utišila, a koncepce DNA barcodingu se postupně vyvinula dvěma jinými směry. Organizace a vědci asociovaní s konsorciem Barcoding of Life (www.barcoding.si.edu) usilují o vybudování databáze sekvencí COI z organismů předběžně identifikovaných taxonomy, na jejímž základě bude možná identifikace organismů neidentifikovatelných standartními metodami. Dále někteří autoři používají DNA barcodes jako rychlý a efektivní zdroj přibližných dat o populační struktuře a vnitrodruhové diverzifikaci živočichů. Tento přístup umožnil identifikaci některých paternů v hmyzích populacích, například vymezení populací asociovaných s určitými hostiteli či morfologickými typy (Hebert a kol. 2004, Smith a kol. 2006).

Fylogeneze mitochondriálního genu nemusí vždy korespondovat s fylogenezí daného druhu. To platí zvláště pro recentně rozdělené populace nebo populace s omezenou ale přece jen existující výměnou genů, jež mají velkou šanci na zachování ancestrálního polymorfismu nebo nedokonalého roztřídění alel (incomplete lineage sorting) (Lowe a kol. 2004). Živočišné mitochondriální geny dále podléhají průměrně rychlejší evoluci než jaderné geny, což vede k rychlé saturaci substitucí nukleotidů zvláště v pozicích nekontrovaných přírodním výběrem. Další důvod proč mitochondriální fylogeneze ne vždy odráží fylogenezi druhu je výhradně matrilineární dědičnost mitochondrií.

Na druhou stranu řada těchto vlastností činí mitochondriální DNA vhodnější zdroj dat pro určité studie než je jaderná DNA. Rychlejší neutrální evoluce, menší efektivní velikost populace a jednoduchá dědičnost bez rekombinace jí činí žádoucí pro detekci skupin homologických haplotypů ve velmi recentně oddělených populacích.

Autor je si vědom řady potenciálních problémů s používáním krátké sekvence mitochondriální DNA pro populační či taxonomické studie. Analýza parciální sekvence COI, jež má nezbytně limitovanou informační hodnotu a často trpí homoplazií, spolu s jednoduchou klastrovací technikou bez testování významnosti

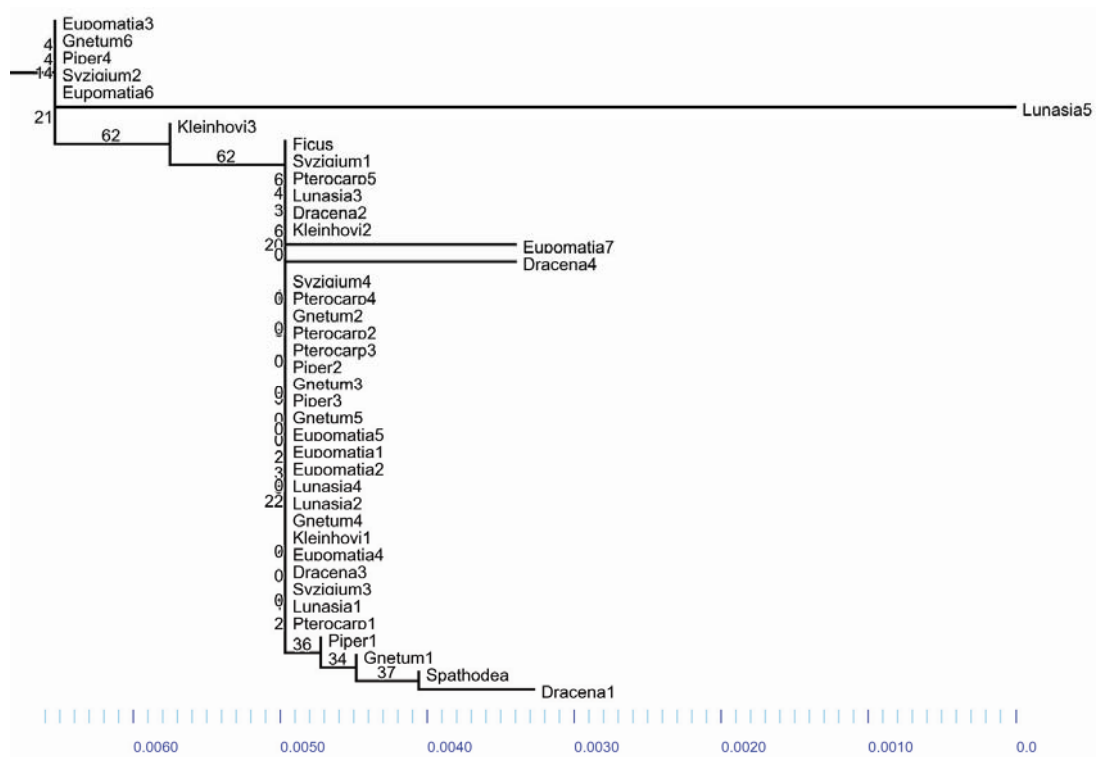
topologie může vést k odození řady haplotypů či kladů, které však nemusí být statisticky, fylogeneticky či ekologicky signifikantní (Brower 2006). Vypovídací hodnota takové analýzy závisí na formulaci nulové a alternativní hypotézy. Pokud nulovou hypotézou je neexistence kongruence mezi populační strukturou mitochondriální DNA s hostitelskou rostlinou, morfologickým typem či geografickým původem, a analýza dat ukazuje určitou korelaci, pak je obtížné rozhodnout, zda vidíme skutečnou genetickou strukturu nebo jde o nesprávné zamítnutí nulové hypotézy. Na druhou stranu, pokud data ukazují absenci korelace mezi fylogenezí mitochondriálních haplotypů a seskupení podle hostitelů či geografického původu, pak pravděpodobnost že data mylně podporují nulovou hypotézu je poměrně malá. Zamítnutí nulové hypotézy o absenci kongruence by totiž vyžadovalo předpoklad opakované nezávislé konvergentní evoluce totožných haplotypů na každém hostiteli či lokalitě. Takový předpoklad je poměrně nerealistický. Je také nepravděpodobné, že populace jsou strukturované, ovšem tato informace není obsažená v mitochondriálních genech. Sekvence COI mutuje podstatně rychleji než jiné geny, a je tak ideální pro detekci i nízké divergence haplotypů genetickým driftem. Proto interpretaci výsledků prezentované práce považují za důvěryhodnou.

Při analýzách omezeného a variabilního zdroje fylogenetických dat je obzvláště důležité vyvarovat se používání nespolehlivých analytických metod. Používání jednoduchého klastrovacího algoritmu Neighbor Joining bez testování stability a spolehlivosti výsledné topologie v mnoha studiích DNA barcodingu je předmětem časté kritiky. V publikované části práce byl použit stejný klastrovací algoritmus (NJ) kvůli zachování metodologie standartně používané v publikacích o DNA barcoding, a pro přehlednost ilustrace vzdáleností mezi haplotypy. Data však byla analyzována také metodou Maximum Parsimony pro zjištění kladů podporovaných kladisticky informativními znaky (viz kapitola Methods), a metodou Maximum Likelihood pro testování přesnosti NJ topologie.

Maximum likelihood analýza nebyla zahrnuta do publikované části práce. Byla provedena na sekvencích *Homona mermerodes* pro něž je známá živná rostlina. Model evoluce sekvence a jeho parametry byly odvozeny pomocí Likelihood Ratio Test v programu Modeltest (Posada a Crandall 1998). Preferovaný model byl HKY s nerovnoměrnými proporcemi bází a podílem tranzicí/transverzí = 3.0. Fylogram s nejvyšším ML skóre s použitím daného modelu byl nalezen pomocí programu PhyML (Guindon a Gascuel 2003). Podpora jednotlivých uzlů byla stanovena metodou bootstrap v PhyML se 100 pseudoreplikacemi.

Výsledný fylogram se prakticky neliší od NJ topologie (Obr. 1). Bootstrap skóre většiny uzlů je nízké, poukazující na slabý fylogenetický signál. Topologie s vyobrazením živných rostlin jednotlivých druhů místo jmen hmyzích individuí ilustruje vzájemnou nezávislost fylogeneze haplotypů herbivora a identity hostitelských rostlin.

Autor je si vědom omezené možnosti generalizování tohoto výsledku a jeho aplikace na kůrovcovité. Projekt byl zaměřen především na dokázání, že ačkoliv spoluautor prezentované publikace, používající prakticky identickou metodologii, objevil kryptické druhy v rámci polyfágního druhu motýla (Hebert a kol. 2004), ne všechnu polyfágní a morfologicky variabilní druhy jsou geneticky vysoce strukturované. U ambrosiových kůrovcovitých je možno očekávat stejnou absenci genetické diverzifikace korelované s hostiteli, neboť polyfagie je charakteristická pro prakticky všechny studované druhy, a to i na značných geografických škálách (Hulcr a kol. 2007c).



Obr. 1: Fylogram s nejvyšším likelihood skóre z analýzy haplotypové diverzity *Homona mermerodes*. Kódy hmyzích jedinců byly nahrazeny rodovými jmény jejich živných rostlin pro ilustraci absence korelace identity haplotypů s živnými rostlinami. Číslo u větví uvádí bootstrap support. Škála pod fylogramem znázorňuje fylogenetické vzdálenosti upravené modelem evoluce HKY.

Hulcr, J., Miller, S.E., Setliff, G.P., Darrow, K., Mueller, N.D., Hebert, P.D.N. a Weiblen, G. (2007). DNA barcoding confirms polyphagy in a generalist moth, *Homona mermerodes* (Lepidoptera: Tortricidae). *Molecular Ecology Notes* **7**, 549-557.

J. Hulcr se podílel na publikaci zhruba 50 % (podílel se na shromažďování molekulárních dat a vedl analýzu dat a psaní publikace).

5 Literatura

- Alcock, J. (1982) Natural Selection and Communication Among Bark Beetles. *Florida Entomologist* 65 1 17-32
- Anderbrant, O., Schlyter, F., Birgersson, G. (1985) Intraspecific Competition Affecting Parents and Offspring in the Bark Beetle *Ips Typographus*. *Oikos* 45 1 89-98
- APG (2003) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141, 399-436.
- Atkinson, T.H. a Equihua, A. (1986). Biology of bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae) of a tropical rain forest in southeastern Mexico with an annotated checklist of species. *Annals of the Entomological Society of America*, **79**, 414-423.
- Ayres, P.M., Wilkens, R.T., Ruel, J.R., Lombardero, M.J. a Vallery, E. (2000). Nitrogen budget of phloem-feeding bark beetles with and without symbiotic fungi. *Ecology*, **81**(8), 2198-2210.
- Baker, J.M. a Norris, D.M. (1968). A complex of fungi mutualistically involved in the nutrition of the ambrosia beetle *Xyleborus ferrugineus*. *Journal of Invertebrate Pathology*, **11**, 246-260.
- Barone, J. A. 1998 Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *J. Anim. Ecol.* 67, 400-409.
- Basset, Y. (1996) Local communities of arboreal herbivores in Papua New Guinea: predictors of insect variables. *Ecology* 77, 1909-1916.
- Batra, L., R (1967). Ambrosia fungi: a taxonomic revision and nutritional studies of some species. *Mycologia* 59(6): 976-1017.
- Batra, L.R. (1966). Ambrosia fungi: extent of specificity to ambrosia beetles. *Science*, **153**(3732), 193-195.
- Batra, L.R. (1985). Ambrosia beetles and their associated fungi: research trend and techniques. *Proc. Indian Acad. Sci.*, **93**(2,3), 137-148.
- Beaver, R. a Browne, F.G. (1978). The Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera) of Penang, Malaysia. *Oriental Insects*, **12**(4), 575-624.
- Beaver, R. a Jordal, B.H. (2002). This is a weevil! *Curculio*, **45**, 7-10.
- Beaver, R. A. (1977). Bark and ambrosia beetles in tropical forests. BIOTROP Special Publ. 2: 133-147.
- Beaver, R.A. (1976). Biology of Samoan Bark and Ambrosia Beetles (Coleoptera, Scolytidae and Platypodidae). *Bulletin of Entomological Research*, **65**(4), 531-548.
- Beaver, R.A. (1979). Host specificity of temperate and tropical animals. *Nature*, **281**(5727), 139-141.
- Beaver, R.A. (1989). Insect-Fungus Relationship in the Bark and Ambrosia Beetles. Insect-Fungus Interactions. N. Wilding, N. M. Collins, P. M. Hammond a J. F. Webber, Academic Press: 121-143.
- Berkov, A. (2002). The impact of redefined species limits in Palame (Coleoptera: Cerambycidae: Lamiinae: Acanthocinini) on assessments of host, seasonal, and stratum specificity. *Biological Journal Of The Linnean Society*, **76**(2), 195-209.
- Bernays E.A. 1998: Evolution of feeding behavior in insect herbivores. *Bioscience* 48: 35-44
- Berryman, A. A. (1982) Population dynamics of bark beetles. in J. B. Mitton and K. B. Sturgeon: Bark beetles in North American conifers - a system for the study of evolutionary ecology. Univ. Texas Press, Austin
- Berryman, A. A., N. C. Stenseth, a kol. (1984). Metastability of forest ecosystems infested by bark beetles. *Researches in Population Ecology* 26: 13-29.
- Berymann A. A. (1988) Dynamics of forest insect populations. Plenum Press, New York
- Blair, C.P., Abrahamson, W.G., Jackman, J.A. a Tyrrell, L. (2005). Cryptic speciation and host-race formation in a purportedly generalist tumbling flower beetle. *Evolution*, **59**, 304-316.
- Borden, J. H., Chong, L., Slessor, K. N., Oehlschlager, A. C., Pierce, H. D., Lindgren, B. S. (1981) Allelochemic Activity of Aggregation Pheromones Between 3 Sympatric Species of Ambrosia Beetles (Coleoptera, Scolytidae). *Canadian Entomologist* 113 6 557-563
- Borsa P., Kjellberg F. (1996) Experimental evidence for pseudoarrhenotoky in *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Heredity* 76 (2), 130-135
- Brader, L. (1964) Etude de la relation entre le scolyte des rameaux du caféier, *Xyleborus compactus* Eichh. et sa plantethote. *Dissertationes Wageningen* 109 pp.
- Bright, D. E. (1968) Review of the tribe Xyleborini in America north of Mexico (Coleoptera: Scolytidae). *Canadian Entomologist* 100, 1288-1323
- Brooks, D.R. a al., e. (1995). Systematics, ecology and behavior: Integrating phylogenetic patterns and evolutionary mechanisms. *BioScience*, **45**, 687-694.

- Brower, A.V.Z. (2006). Problems with DNA barcodes for species delimitation: 'ten species' of *Astraptus fulgerator* reassessed (Lepidoptera: Hesperidae). *Systematics and Biodiversity*, **4**(2), 127-132.
- Browne, F.G. (1958). Some aspects of host selection among ambrosia beetles in the humid tropics of South-East Asia. *Malayan Forester*, **21**(3), 164-182.
- Browne, F.G. (1961). The biology of Malayan Scolytidae and Platypodidae. *Malayan Forest Records*, **22**, 255 pp.
- Byers, J. A. (1995) Host tree chemistry affecting colonization in bark beetles. in Cardé, J. T. and Bell, W. J. (eds) *Chemical Ecology of Insects 2*. Chapman and Hall, New York, pp. 153-213.
- Cassar, S. a Blackwell, M. (1996). Convergent origins of ambrosia fungi. *Mycologia*, **88**(1), 596-601.
- Chamberlin, T.C. (1890). The method of multiple working hypotheses. *Science*, **15**, 92-96.
- Chao, A., Chadzon, R.L., Colwell, R.K. a Shen, T.J. (2005). A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters*, **8**, 148-159.
- Cherrett a kol.: The mutualism between Leaf-Cutting Ants and their Fungus. in *Insect-Fungus Symbiosis*. L. R. Batra ed. Montclair, Allanheld, Osmund & Co.
- Christiansen, E., P. Krokene, a kol. (1999). Mechanical injury and fungal infection induce acquired resistance in Norway spruce. *Tree Physiology* **19**: 399-403.
- Chung, A.Y.C., Chey, V.K., Eggleton, P., Hammond, P.M. a Speight, M.R. (2001). Variation in beetle (Coleoptera) diversity at different heights of tree canopy in a native forest and forest plantation in Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science*, **13**(2), 369-385.
- Cognato, A.I. a Sperling, F.A.H. (2000). Phylogeny of *Ips* DeGeer species (Coleoptera: Scolytidae) inferred from mitochondrial cytochrome oxidase I DNA sequence. *Molecular Phylogenetics And Evolution*, **14**(3), 445-460.
- Colwell, R.K. a Coddington, J.A. (1994). Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **345**, 101-118.
- Corbet, S. A. (1985) Insect chemosensory responses: a chemical legacy hypotheses *Ecological Entomology* **10**, 143-153.
- Darling, D.C. a Roberts, H. (1999). Life history and larval morphology of *Monacon* (Hymenoptera: Perilampidae), parasitoids of ambrosia beetles (Coleoptera: Platypodidae). *Canadian Journal of Zoology*, **77**(11), 1768-1782.
- DeSalle, R. a Birstein, V.J. (1996). PCR identification of black caviar. *Nature*, **381**, 197-198.
- Deyrup, M. (1987). *Trischidias exigua* Wood, new to the United States, with notes on the biology of the genus. *Coleopterist Bulletin*, **41**, 339-343.
- Deyrup, M. a Atkinson, T.H. (1987). Comparative biology of temperate and subtropical bark and ambrosia beetles (Coleoptera, Scolytidae, Platypodidae) In Indiana And Florida. *Great Lakes Entomologist*, **20**(2), 59-66.
- Diamond, J.M. (1975). Assembly of Species Communities. *Ecology and Evolution of Communities*. M. L. Cody a J. M. Diamond. Harvard, Belknap: 342-444.
- Erwin, T. (1982) Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists bulletin* **36**, 74-75.
- Farrell, B.D. (1998). "Inordinate Fondness" Explained: Why Are There So Many Beetles? *Science*, **281**, 555-559.
- Farrell, B.D. a Sequeira, A.S. (2004). Evolutionary rates in the adaptive radiation of beetles on plants. *Evolution*, **58**(9), 1984-2001.
- Farrell, B.D., Sequeira, A.S.O., Meara, B.C., Normark, B.B., Chung, J.H. a Jordal, B.H. (2001). The evolution if agriculture in beetles (Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae). *Evolution*, **55**, 2011-2027.
- Fauth, J.E., Bernardo, J., Camara, M., Reseraris, W.J., Van Buskirk, J. a McCollim, S.A. (1996). Simplifying the jargon of community ecology. *American Naturalist*, **147**, 282-286.
- Feder, J.L., Chilcote, C.A. a Bush, G.L. (1988). Genetic differentiation between sympatric host races of *Rhagoletis pomonella*. *Nature*, **336**, 61-64.
- Feener, D. H. Jr & Brown, B. V. (1997) Diptera as parasitoids. *Annual Review of Entomology*, Vol. **42**: 73-97
- Felsenstein, J. (1985) Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* **125**: 1-15
- Fox, L. R. a Morrow, P. A. (1981) Specialisation: species property or local phenomenon? *Science* **211**, 887-893
- Fraedrich, S.W., Harrington, T.C., Thomas, C. a Rabaglia, R.J. (2007). Laurel wilt: a new and devastating disease of Redbay caused by a fungal symbiont of the exotic Redbay Ambrosia Beetle. *Newsletter of the Michigan Entomological Society*, **52**(1&2), 15-16.

- Francke-Grosmann, H. (1967). Ectosymbiosis in Wood-Inhabiting Insects. Symbiosis. S. M. Henry. New York, Academic Press. 2 - Associations of Invertebrates, Birds, Ruminants and Other Biota: 141-206.
- Funk, A. (1970). Fungal symbionts of the ambrosia beetle *Gnathotrichus sulcatus*. *Canadian Journal of Botany*, **48**, 1445-1448.
- Futuyma, D. J. and M. J. Keese (1992). Evolution and coevolution of plants and phytophagous arthropods. Herbivores, their interactions with secondary plant metabolites. G. Rosenthal and M. Berenbaum. San Diego, Academic Press, Inc. 2.
- Futuyma, D.J. & Gould, F. 1979 Associations of plants and insects in a deciduous forest. *Ecol. Monogr.* 49, 33-50
- Futuyma, D.J. & S. S. McCafferty (1990) Phylogeny and the evolution of host plant associations in the leaf beetle genus *Ophraella* (Coleoptera, Chrysomelidae) *Evolution* 44 (8): 1885-1913
- Gaston, K.J. (1994). *Rarity*. New York, Chapman and Hall.
- Gebhardt, H., Bergerow, D. a Oberwinkler, F. (2004). Identification of the ambrosia fungus of *Xyleborus monographus* and *X. dryographus* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae). *Mycological Progress*, **3**, 95-102.
- Gebhardt, H., Weiss, W. a Oberwinkler, F. (2005). *Dryadomyces amasae*: a nutritional fungus associated with ambrosia beetles of the genus *Amasa* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae). *Mycological Research*, **109**, 687-696.
- Grassle, J.F. a Smith, W. (1976). Similarity measure sensitive to contribution of rare species and its Use In Investigation Of Variation In marine Benthic Communities. *Oecologia*, **25**(1), 13-22.
- Guindon, S. a Gascuel, O. (2003). A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Systematic Biology*, **52**(5), 696-704.
- Haack, R. A. and F. Slansky (1987). Nutritional Ecology of Wood-Feeding Coleoptera, Lepidoptera and Hymenoptera. Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates. F. Slansky jr. and J. G. Rodriguez, John Wiley & Sons: 449-486.
- Hanski I. 1989: *Fungivory: Fungi, Insects and Ecology in Wilding a kol.: Insect-Fungus Interactions*, Academic Press
- Harrington, T.C. (2005). Ecology and evolution of mycophagous bark beetles and their fungal partners. *Insect-Fungal Associations*. F. E. Vega a M. Blackwell. New York, Oxford University Press: 257-291.
- Hartig, T. (1844) *Ambrosia des Bostrichus dispar*. *Allgem. Forst-Jagdzt.* 13, p. 73
- Hebert, P.D.N., Cywinska, A., Ball, S.L. a deWaard, J.R. (2003). Biological identifications through DNA barcodes. *Proc. R. Soc. London B*, **270**, 313-321.
- Hebert, P.D.N., Penton, E.H., Burns, J.M., Janzen, D.H. a Hallwachs, W. (2004). Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **101**(41), 14812-14817.
<http://www.phylodiversity.net/phylocom>.
- Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, Princeton University Press.
- Huelsenbeck, J.P., Rannala, B. a Yang, Z. (1997). Statistical tests of host-parasite cospeciation. *Evolution*, **51**, 410-419.
- Hulcr, J., Beaver, R., Dole, S. a Cognato, A.I. (2007a). Cladistic review of xyleborine generic taxonomic characters (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Systematic Entomology*, **32**, 568-584.
- Hulcr, J., Kolařík, M. a Kirkendall, L.R. (2007b). A new record of fungus-beetle symbiosis in *Scolytodes* bark beetles (Scolytinae, Curculionidae, Coleoptera). *Symbiosis*, **in print**.
- Hulcr, J., Novotný, V., Maurer, B.A. a Cognato, A. (2007c). Low beta diversity of ambrosia beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae) in lowland rainforests of Papua New Guinea. *Oikos*, **in print**.
- Hulcr, J., Pollet, M., Ubik, K. a Vrkoc, J. (2005). Exploitation of kairomones and synomones by *Medetera* spp. (Diptera:Dolichopodidae), predators of spruce bark beetles. *European Journal of Entomology*, **102**(4), 655-662.
- Hulcr, J., Ubik, K. a Vrkoc, J. (2006). The role of semiochemicals in tri-trophic interactions between the spruce bark beetle *Ips typographus*, its predators and infested spruce. *Journal of Applied Entomology*, **130**(5), 275-283.
- Hurlbert, S. H. (1971) Nonconcept of species diversity – critique and alternative parameters. *Ecology* 52 (4): 577-586

- Ikedo, T., Enda, N., Yamane, A., Oda, K., Toyoda, T. (1980). Attractants for the Japanese Pine Sawyer, *Monochamus-Alternatus Hope* (Coleoptera, Cerambycidae) *Applied Entomology and Zoology* 15 (3): 358-361
- Jaenike, J. (1990). Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **21**, 243-273.
- Jakuš R. (1998) Patch level variation on bark beetle attack (Col., *Scolytidae*) on snapped and uprooted trees in Norway spruce primeval natural forest in endemic conditions: Species distribution. *Journal of Applied Entomology* 122 (2-3): 65-70
- Janzen, D. (2003). How polyphagous are Costa Rican dry forest saturniid caterpillars? *Arthropods of tropical forests*. V. Novotný, Y. Basset, S. E. Miller and R. L. Kitching. Cambridge, Cambridge University Press.
- Jeffries, M.J. a Lawton, J.H. (1984). Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biological Journal of the Linnean Society*, **23**, 269-286.
- Jolivet P. (1992) *Insect and Plants*. Snadhill Crane Press, USA
- Jones, K. J. and M. Blackwell (1998). Phylogenetic analysis of ambrosial species in the genus *Raffaelea* based on 18S rDNA sequences. *Mycological Research* 102(6): 661-665.
- Jordal, B. H., B. B. Normark, a kol. (2002). Extraordinary haplotype diversity in haplodiploid inbreeders: phylogenetics and evolution of the bark beetle genus *Coccotrypes*. *Molecular Phylogenetics And Evolution* 23: 171-188.
- Jordal, B. H., Beaver, R. A., Kirkendall, L. R. (2001) Breaking taboos in the tropics: incest promotes colonization by wood-boring beetles. *Global Ecology Biogeography* **10**, 345-357
- Jordal, B.H. (2002). Elongation Factor 1 a resolves the monophyly of the haplodiploid ambrosia beetles *Xyleborini* (Coleoptera: Curculionidae). *Insect Molecular Biology*, **11**(5), 453-465.
- Jordal, B.H., Beaver, R., Normark, B.B. a Farrell, B.D. (2002). Extraordinary sex ratios and the evolution of male neoteny in sib-mating *Ozopemon* beetles. *Biological Journal of the Linnean Society*, **75**, 353-360.
- Jordal, B.H., Normark, B.B. a Farrell, B.D. (2000). Evolutionary radiation of an inbreeding haplodiploid beetle lineage (Curculionidae, Scolytinae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **71**, 483-499.
- Kelley, S.T. a Farrell, B.D. (1998). Is specialization a dead end? The phylogeny of host use in *Dendroctonus* bark beetles (Scolytidae). *Evolution*, **52**(6), 1731-1743.
- Kelsey R. G. (1997): Ambrosia beetle host selection among logs of douglas fir, western hemlock and western red cedar with different ethanol and α -pinene concentration. *J. Chem. Ecol.* 23, 1035-1051
- Kelsey, R. G. (1996). Anaerobic induced ethanol synthesis in the stems of greenhouse-grown conifer seedlings. *Trees Struct. Funct.* 10: 183-188.
- Kent, D.S.; Simpson, J.A. (1992) Eusociality in the beetle *Austroplatypus incomptus* (Coleoptera: Curculionidae), *Naturwissenschaften*. 1992; 79(2): 86-87
- Kinuura, H. (1995). Symbiotic fungi associated with ambrosia beetles. *Japan Agricultural Research Quarterly*, **29**(1), 57-63.
- Kirkendall, L.R. (1983). The evolution of mating systems in bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **77**, 293-352.
- Kirkendall, L.R. (2006). A New Host-Specific, *Xyleborus vochysiae* (Curculionidae: Scolytinae), from Central America Breeding in Live Trees. *Annals of the Entomological Society of America*, **99**(2), 211-217.
- Kitching, R. L., K. L. Hurley, a kol. (2003). Tree relatedness and the similarity of insect assemblages: pushing the limits. *Arthropods of tropical forests*. V. Novotný, Y. Basset, S. E. Miller and R. L. Kitching. Cambridge, Cambridge University Press.
- Klepzig, K.D. a Six, D.L. (2004). Bark Beetle - Fungal Symbiosis: Context Dependency in Complex Associations. *Symbiosis*, **37**, 189-205.
- Klimetzek D., Kohler J., Vite J. P., Kohnle U. (1986): Dosage response to ethanol mediates host selection by 'secondary' bark beetles; *Naturwissenschaften* 73(5) 270-272
- Kok, L.T. (1977). Lipids of Ambrosia fungi and the Life of Mutualistic beetles. *Insect-Fungus Symbiosis*. L. Batra, R. Montclair, Allanheld, Osmund & Co.: 33-52.
- Kolařík, M., Kubatova, A., Hulcr, J. a Pazoutova, S. (2007). Geosmithia fungi are highly diverse and consistent bark beetle associates: evidence from their community structure in temperate Europe. *Microbial Ecology*, **in print**.
- Kuhnholz, S. (2004). Chemical ecology and mechanisms of reproductive isolation in ambrosia beetles. Department of Biological Sciences. Burnaby, Simon Fraser University: 193.
- Kuschel, G., Leschen, R.A.B. a Zimmerman, E.C. (2000). Platypodidae under scrutiny. *Invertebrate Taxonomy*, **14**, 771-805.

- Labandeira, C. C. (2002). The history of associations between plants and animals. Plant-animal interactions. C. M. Herrera and O. Pelmyr, Blackwell Science Ltd.
- Landolt P. J., T. W. Phillips (1997) Host plant influences on sex pheromone behavior of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 42: 371-391
- Lawton, J.H. (1982). Vacant niches and unsaturated communities: a comparison of bracken herbivores at sites on two continents. *Journal of Animal Ecology*, **51**(1), 573-595.
- Lepš J., Novotný V., Basset Y. (2001) Habitat and successional status of plants in relation to the communities of their leaf-chewing herbivores in Papua New Guinea. *Journal of Ecology* 89, 186–199
- Lindgren B.S. (1983): A multiple funnel trap for scolytid beetles (Coleoptera); *Canadian Entomologist* 115: (3) 299-302
- Lindgren B.S., Borden J.H., Chong L. a kol. (1983) Factors influencing the efficiency of pheromone baited traps for three species of ambrosia beetles; *Can. Entomol.* 115: (3) 303-313
- Lloyd, M. (1967) Mean crowding. *J. Anim. Ecol.* 36:1-30
- Lowe, A., Harris, S. a Ashton, P. (2004). *Ecological genetics*, Blackwell.
- Loyning, M. K., Kirkendall, L. R. (1996). Mate discrimination in a pseudogamous bark beetle (Coleoptera: Scolytidae): male *Ips acuminatus* prefer sexual to clonal females. *Oikos* 77: 336-344
- Loyning, M. K., Kirkendall, L. R. (1999). Notes on the mating system of *Hylesinus varius* F. (Col., Scolytidae), a putatively bigynous bark beetle. *Journal of Applied Entomology* 123, 77-82
- Magurran, A. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Oxford, Blackwell.
- Marvaldi, A. E. (1997). Higher Level Phylogeny of Curculionidae (Coleoptera: Curculionoidea) based mainly on Larval Characters, with Special Reference to Broad-Nosed Weevils. *Cladistics* 13: 285-312.
- Marvaldi, A.E., Sequeira, A.S., O'Brien, C.W. a Farrell, B.D. (2002). Molecular and Morphological Phylogenetics of Weevils (Coleoptera, Curculionoidea): Do Niche Shifts Accompany Diversification? *Systematic Biology*, **51**(5), 761-785.
- Mattson, W.J., Lawrence, R.K., Haack, R.A., Herms, D.A. & Charles, P.-J. 1988 Defensive strategies of woody plants against different insect-feeding guilds in relation to plant ecological strategies and intimacy of association with insects. In *Mechanisms of woody plant defenses against insects: search for pattern* (ed. W.J. Mattson, J. Levieux & C. Bernard-Dagan), pp. 1-38. New York: Springer-Verlag.
- Maynard Smith, J. a Szathmáry, E. (1995) *The Major Transitions in Evolution*. Freeman, San Francisco.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, J.M., Bush, M.B., Harrison, S.P., Hurlbert, A.H., Knowlton, N., Lessios, H.A., McCain, C.M., McCune, A.R., McDade, L.A., McPeck, M.A., Near, T.J., Price, T.D., Ricklefs, R.E., Roy, K., Sax, D.F., Schluter, D., Sobel, J.M. a Turelli, M. (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, **10**(4), 315-331.
- Mitter, C., Farrell, B., Wiegmann, B. (1988) The Phylogenetic study of adaptive zones – has phytophagy promoted insect diversification? *American Naturalist* 132 (1): 107-128
- Moeck, H. A., D. L. Wood a K. Q. Lindahl (1981). Host selection behavior of bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) attacking *Pinus ponderosa*, with special emphasis on the western pine beetle *Dendroctonus brevicomis*. *J. Chem. Ecol.* 7, 49-83
- Morgan, E. D., N. B. Mandava: (1985) *Handbook of Natural Pesticides, Vol. IV – Pheromones*; CRC Press
- Morris, R.J., Lewis, O.T. & Godfray, H.C. J. 2004 Experimental evidence for apparent competition in a tropical forest web. *Nature* 428, 310-313
- Mueller, U.G. a Gerardo, N.M. (2002). Fungus-farming insects: multiple origins and diverse evolutionary histories. *Proceedings Of The National Academy of Sciences*, **99**, 15246-15249.
- Mueller, U.G., Gerardo, N.M., Aanen, D.K., Six, D.L. a Schultz, T.R. (2005). The evolution of agriculture in insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **36**, 563-595.
- Nakashima, T. (1980) Sexual division of labour in reproductive behavior, especially the transmission of mutualistic fungi by ambrosia beetles. *Proceedings of the XVI Congress of Entomology 1980* Kyoto, Japan, p. 285
- Norris, D.M. (1977). *The Mutualistic Fungi of Xyleborini Beetles*. Insect-Fungus Symbiosis. L. R. Batra. Montclair, Allanheld, Osmund & Co.
- Novák V. (1974) *Atlas hmyzích škůdců lesních dřevin*; Státní zemědělské nakladatelství, Praha
- Novotný V., Basset Y. (2000) Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos* 89 (3): 564-572

- Novotný, V., Basset, Y., Auga, J., Boen, W., Dal, C., Drozd, P., Kasbal, M., Isua, B., Kutil, R., Manumbor, M. and Molem, K. (1999) Predation risk for herbivorous insects on tropical: a search for enemy-free space and time. *Australian Journal of Ecology* 24, 477-483
- Novotný, V., Basset, Y., Miller, S.E., Weiblen, G.D., Bremer, B., Cizek, L. & Drozd, P. (2002) Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* 416, 841-844.
- Novotný, V., Drozd, P., Miller, S.E., Kulfan, M., Janda, M., Basset, Y. a Weiblen, G. (2006). Why Are There So Many Species of Herbivorous Insects in Tropical Rainforests? *Science*, **313**, 1115-1118.
- Novotný, V., Miller, S.E., Hulcr, J., Drew, R.A., Basset, Y., Janda, M., Setliff, G.P., Darrow, K., Stewart, A.J.A., Auga, J., Isua, B., Molem, K., Manumbor, M., Tamtai, E., Mogia, M. a Weiblen, G. (2007). Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature*, **448**(9), 692-697.
- Novotný, V., S. E. Miller, a kol. (2002). Predictably simple: assemblages of caterpillars (Lepidoptera) feeding on rainforest trees in Papua New Guinea. *Proceedings Of The Royal Society Of London Series B-Biological Sciences* 269: 2337-2344.
- Novotný, V., Y. Basset, a kol. (2003). Herbivore assemblages and their food resources. *Arthropods of tropical forests*. V. Novotný, Y. Basset, S. E. Miller and R. L. Kitching. Cambridge, Cambridge University Press.
- Ødegaard, F. (2003). Taxonomic composition and host specificity of phytophagous beetles in a dry forest in Panama. *Arthropods of tropical forests*. V. Novotný, Y. Basset, S. E. Miller and R. L. Kitching. Cambridge, Cambridge University Press.
- Ohmart, C.F. (1989). Why there are so few tree-killing bark beetles associated with angiosperms? *Oikos*, **54**(2), 242-245.
- Oliver, J.B. a Mannion, C.M. (2001). Ambrosia Beetle (Coleoptera: Scolytidae) Species Attacking Chestnut and Captured in Ethanol-Baited Traps in Middle Tennessee. *Environmental Entomology*, **30**(5), 909-918.
- O'Neill, R. (2001). Is it time to bury the ecosystem concept? *Ecology*, **82**(12), 3275-3284.
- Page, R.D. (1994). Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Systematic Biology*, **43**, 58-77.
- Pahl-Wostl, C. (1995). *The dynamic nature of ecosystem*. Chichester, John Wiley & Sons.
- Paine T. D., Birch M. C., Svihra P. (1981): Niche breadth and resource partitioning by four sympatric species of bark beetles (*Coleoptera: Scolytidae*); *Oecologia* 48(1) 1-6
- Paine, T.D., Raffa, K.F. a Harrington, T.C. (1997). Interactions between scolytid bark beetles, their associated fungi and live host conifers. *Annual Review of Entomology*, **42**, 179-206.
- Payne TL, Coster JE, Richerson JV, Edson LJ, Hart ER. (1978) Field response of the southern pine beetle to behavioral chemicals. *Environ. Entomol.* 7:57882
- Peklo J. a Satava J. (1950) Fixation of free nitrogen by insects. *Experientia* 6, 190-192.
- Pellmyr, O. (1999) Systematic revision of the yucca moth in the *Tegeticula yuccasella* complex (Lepidoptera: Prodoxidae) north of Mexico. *Systematic Entomology* 24, 243-270.
- Pfeffer A. 1989: Kůrovcovití Scolytidae a jádrohlodovití Platypodidae, *Academia Praha*
- Phelan, P. L. and B. R. Stinner (1992). Microbial mediation of plant-herbivore ecology. *Herbivores, their interactions with secondary plant metabolites*. G. Rosenthal and M. Berenbaum. San Diego, Academic Press, Inc. 2.
- Platt, J.R. (1964). Strong inference. *Science*, **146**(3642), 347-353.
- Pokon, R., Novotný, V. a Samuelson, G.A. (2005). Host specialization and species richness of root-feeding chrysomelid larvae (Chrysomelidae, Coleoptera) in a New Guinea rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, **21**, 595-604.
- Posada, D. a Crandall, K.A. (1998). Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, **14**(9), 817-818.
- Quinn, J.F. a Dunham, A.E. (1983). On hypothesis testing in ecology and evolution. *American Naturalist*, **122**(5), 602-617.
- Rabaglia, R.J., Dole, S. a Cognato, A.I. (2006). Review of American Xyleborina (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) occurring North of Mexico, with an illustrated key. *Annals of the Entomological Society of America*, **99**(6), 1034-1056.
- Reddemann, J. and Schopf, R. (1996). The importance of monoterpenes in the aggregation of the spruce bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae: Ipsinae). *Entomologia Generalis*. 21: 69-80
- Roberts, H. (1960) *Trachyostus ghanaensis* Schedl (Col., Platypodidae) an ambrosia beetle attacking Wawa, *Triplochiton scleroxylon* K. Schum., W. African Timber Borer Research Tech. Bulletin 3, 17 pp.
- Roeper, R.A. (1995). Patterns of mycetophagy in Michigan ambrosia beetles. *Michigan Academician*, **26**, 153-161.

- Rohde, K. (1992). Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, **65**(3), 514-527.
- Schedl, K.E. (1962). Scolytidae und Platypodidae Afrikas. *Rev. Ent. Mozambique*, **5**, 594 pp.
- Schlyter F.; Anderbrant O. (1993) Competition and niche separation between two bark beetles: existence and mechanisms; *Oikos* 68(3), December: 437-447
- Schlyter, F., Byers, J. A., and Lofqvist, J. (1987) Attraction to Pheromone Sources of Different Quantity, Quality, and Spacing - Density-Regulation Mechanisms in Bark Beetle *Ips typographus*. *Journal of Chemical Ecology*. 13: 1503-1523
- Schmidberger, J. (1836) Naturgeschichte des Apfelborkenkafers *Apathe dispar*. *Beitrag Obstbaumzucht Naturgesch. Obstbaumschadlichen Insekten* 4, 213-230
- Schroeder L.M. (1988): Attraction of the bark beetle *Tomicus piniperda* and some other bark-living and wood-living beetles to the host volatiles α -pinene and ethanol. *Entomol. exp. et appl.* 46: (3) 203-210
- Sequeira, A.S. a Farrell, B.D. (2001). Evolutionary origins of Gondwanan interactions: How old are *Araucaria* beetle herbivores? *Biological Journal Of The Linnean Society*, **74**(4), 459-474.
- Simon, U., M. Grossner, a kol. (2003). Distribution of ants and bark-beetles in crowns of tropical oaks. *Arthropods of tropical forests*. V. Novotný, Y. Basset, S. E. Miller and R. L. Kitching. Cambridge, Cambridge University Press.
- Six, D.L. (2003). Bark beetle-fungus symbioses. *Insect symbiosis*. K. Bourtzis a T. A. Miller. New York, CRC Press: 97-114.
- Skuhřavý V. (2002) *Lýkořzout smrkový a jeho kalamity*; Agrospoj, Praha
- Smith, M.A., Woodley, N.E. a Janzen, D.H. (2006). DNA barcodes reveal cryptic host-specificity within the presumed polyphagous members of a genus of parasitoid flies (Diptera: Tachinidae). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**(10), 3657-3662.
- Soltis DE, Soltis PS, Chase MW, a kol. (2000) Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, rbcL, and atpB sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133 (4): 381-461
- Stephens, S. (2004) Bark beetle (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) diversity in the Ecuadorian rain forest canopy; vystoupení na 2004 Annual Meeting of Entomological Society of America, Salt Lake City, USA, 14-17.11.2004
- Stierman, J.O., Nason, J.D. a Heard, S.B. (2005). Host-associated genetic differentiation in phytophagous insects: General phenomenon or isolated exceptions? Evidence from a goldenrod-insect community. *Evolution*, **59**(12), 2573-2587.
- Stone, W.D., Nebeker, T.E. a Gerard, P.D. (2007). Host plants of *Xylosandrus mutilatus* in Mississippi. *Florida Entomologist*, **90**(1), 191-195.
- Strom BL, Roton LM, Goyer RA, Meeker JR (1999): Visual and semiochemical disruption of host finding in the southern pine beetle. *Ecological Applications* 9: (3) 1028-1038
- Symons, F.B. & Beccaloni, G.W. 1999 Phylogenetic indices for measuring the diet breadths of phytophagous insects. *Oecologia* 119, 427-434
- Tautz, D. a al., e. (2002). DNA points the way ahead in taxonomy. *Nature*, **418**, 479.
- Thompson, J. N. (2002). Plant-animal interactions: future directions. *Plant-animal interactions*. C. M. Herrera and O. Pelmyr, Blackwell Science Ltd.
- Thunes, K.H. (1998). Bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae and Platypodinae) in a neotropical rain forest. Comparing occurrence and distribution between different forest habitats within a continuous reserve in Costa Rica. *Institute of Zoology. Bergen, University of Bergen*: 155.
- Waring, G.L., Abrahamson, W.G. a Howard, D.J. (1990). Genetic differentiation among host-associated populations of the gallmaker *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae). *Evolution*, **44**, 1648-1655.
- Webb, C.O. 2000 Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *Am. Nat.* 156, 145-155
- Webb, C.O., Ackerly, D.D. a Kembel, S.W. (2006). Phylocom: software for the analysis of community phylogenetic structure and character evolution, v. 3.40. URL:
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. 2002 Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 475-505
- Webb, C.O., Losos, J.B. a Agrawal, A.A. (2006). Special issue: Integrating phylogenies into community ecology. *Ecology*, **87**, S1-S2.
- Webb, S. (1945) Australian ambrosia fungi. *Proc. Roy. Soc. Victoria* 57, 57-78
- Weiblen, G., Webb, C.O., Novotný, V., Basset, Y. a Miller, S.E. (2006). Phylogenetic dispersion of host use in a tropical insect herbivore community. *Ecology*, **87**(7), S62-S75.

- Will, K.W. and Rubinoff, D. (2004). Myth of the molecule: DNA barcodes for species cannot replace morphology for identification and classification. *Cladistics*, **20**, 47-55.
- Wood, D. L. (1982) The Role of Pheromones, Kairomones, and Allomones in the Host Selection and Colonization Behavior of Bark Beetles. *Annual Review of Entomology* **27** 411-446
- Wood, S. L. (1978). A Reclassification of the Subfamilies and Tribes of Scolytidae (Coleoptera). *Annls. Soc. ent. Fr.* **14**(1): 95-122.
- Wood, S. L. and D. E. Bright (1992). A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Part 2: Taxonomic Index, *Great Basin Naturalist Memoirs*.
- Wood, S.L. (1982). The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae), a taxonomic monograph. *Great Basin Naturalist*, **6**, 1359 pp.
- Wood, S.L. (1986). A reclassification of the genera of Scolytidae (Coleoptera). *Great Basin Naturalist*, **10**, 111 pp.
- Zhang, Q. H., Schlyter, F., and Anderson, P. (1999) Green Leaf Volatiles Interrupt Pheromone Response of Spruce Bark Beetle, *Ips Typographus*. *Journal of Chemical Ecology*. **25**: 2847-2861