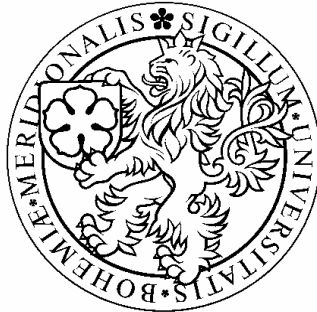


JIHOČESKÁ UNIVERSITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Kateřina Nováková

**HOSTITELSKÁ SPECIFICITA KŮROVCOVITÝCH
(COL., CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE)
NAPADAJÍCÍCH TEMPERÁTNÍ LISTNÁČE**

Magisterská diplomová práce

2008

vedoucí práce: Jiří Hulcr, Ph.D.

Nováková, K. (2008): Hostitelská specificita kůrovcovitých (Col., Curculionidae: Scolytinae) napadajících temperátní listnáče [Host specificity of bark beetles (Col., Curculionidae: Scolytinae) infesting temperate broadleave trees. Mgr. Thesis, in Czech] – 38 pp, Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

Host specificity of temperate bark beetles was quantified by the means of phylogenetic distance among their host trees. I tested whether there is a preference for a tree part in Scolytidae. I searched for a correlation between phylogenetic distance of hosts and dissimilarity of their scolytid-faunas.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala 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 diplomové práce, a to v nezkrácené podobě – v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou - elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

4.5.2008

Děkuju především Jirkovi Hulcrovi za trpělivé a podnětné, byť především on-line vedení.

Vzhledem k náročnosti terénní práce a zahraničnímu statutu školitele jsem byla nicméně nucena žadonit o pomoc u mnoha relativně nezúčastněných osob. Můj velký dík proto patří zejména:

vedení a zaměstnancům LZ Židlochovice (konkrétně pánům Hledíkovi, Jochovi, Konečnému a Martináskovi), Správě NP Podyjí a Lesům Bačov s.r.o. (panu Žďárskému) – ti všichni svou ochotou umožnili, aby tato práce vůbec vznikla;

Lukáši Čížkovi a Milanu Jandovi za to, že byli mými adoptivními školiteli;

Martinu Kostovčikovi, Zdeňku Přikrylovi, Petru Doležalovi, Honzovi Čížkovi a Davidu Hauckovi za neocenitelnou pomoc v terénu;

paní Šturmové a panu Vrbovi za technickou podporu;

Mirku Kolaříkovi za tolik věcí, že vypisovat je nemá význam;

mámě, tátovi a Matesovi.

OBSAH

1. ÚVOD	1
2. LITERÁRNÍ PŘEHLED	3
2.1. Hostitelská specifická	3
2.1.1. Fyziologické aspekty HS	3
2.1.3. Distribuce HS	4
2.1.4. Faktory ovlivňující HS herbivorů	5
2.1.4. Evoluční aspekty HS.....	6
2.1.2. Kvantifikace HS	8
2.2. Kůrovcovití a specifika jejich HS	10
2.3. Temperátní dřeviny a společenstva jejich herbivorů	12
2.4. Cíle	13
3. METODIKA	14
3.1. Sběr dat	14
3.2. Spektrum hostitelů	17
3.3. Spektrum hostitelů ve vztahu k jejich fylogenezi	17
4. VÝSLEDKY	19
4.1. Hostitelská specifická	19
4.2. Spektrum hostitelů ve vztahu k jejich fylogenezi	22
5. DISKUZE	25
5.1. Metodické aspekty	25
5.1.1. Laboratorní odchov ambrosiových brouků	25
5.1.2. Robustnost zjištěných údajů o HS	25
5.1.3. Kvantifikace HS	25
5.2. Hostitelská specifická studovaných druhů	26
5.2.2. Srovnání zjištěné HS s literárními údaji	27
5.2.3. Organová specifická.....	28
5.3. Spektrum hostitelů ve vztahu k jejich fylogenezi	28
6. ZÁVĚR	30
7. LITERATURA	31
7. PŘÍLOHY	34

1. Úvod

Z pohledu herbivora je živná rostlina klíčovým faktorem ovlivňujícím jeho existenci. Představuje potravu i prostředí, na ni (ne na herbivora) je často vázané určité spektrum predátorů a parazitů, jejím prostřednictvím se může odehrávat hledání pohlavního partnera.

Většina herbivorů využívá jen zlomek dostupných rostlin, jejich hostitelská specifická (HS) je značná. Bývá považována za mechanismus koexistence obrovského počtu druhů herbivorního hmyzu (Dyer et al. 2007) a je kladena do souvislosti s diverzitou semenných rostlin – hnací silou diverzifikace herbivorů by pak byla speciace na různých hostitelích. HS, její míra a distribuce i faktory, které ji ovlivňují, jsou proto stěžejním tématem ekologie herbivorů.

Aktuální spektrum hostitelů daného herbivora je určeno především fyziologií herbivora, chemismem hostitele, dále také mírou kompetice, predace a parazitace apod. Vazba na určitou skupinou rostlin může být různě těsná v evolučním čase – od náhodných kolonizací, přes difuzní koevoluci celých společenstev až po reciproční koevoluci herbivora a hostitele. Distribuce vlastností hostitele významných pro herbivorii často koreluje s fylogenezí rostlin. Proto je fylogenetická příbuznost dobrým prediktorem podobnosti hmyzích faun hostitelů (Farrell and Mitter 1993; Kitching et al. 2003; Odegaard et al. 2005). Tento vztah, jeho těsnost a konkrétní podoba zásadně ovlivňují ustavování a fungování společenstev.

HS kůrovců je zajímavá z několika důvodů. Jako potravu využívají především umírající rostlinnou hmotu, jejich žír přitom probíhá uvnitř hostitele. Hmyz využívající mrtvou hmotu je často uváděn jako méně hostitelsky specializovaný než herbivoři napadající živé rostliny (Novotny and Basset 2005). Pro herbivory, jejichž vývoj probíhá uvnitř hostitele, je naopak uváděna HS vyšší než u externě žijících. Jde tedy o skupinu, na jejíž HS pravděpodobně působí protichůdné selekční tlaky. Je rovněž známo, že HS se v rámci kůrovcovitých liší v závislosti na potravní strategii. Floemofágní kůrovci, jejichž potravou je lýko odumírajících dřevin, jsou značně specifictí. Naproti tomu ambrosioví brouci, kteří se živí především myceliem symbiotických hub, jsou schopni využívat často i značný počet vzdáleně příbuzných hostitelů. Tento rozdíl kvantitativně prokázal Hulcr (2007) pro tropické kůrovcovité. HS temperátních kůrovcovitých však byla dosud popisována především kvalitativně, v podobě seznamů živých dřevin. Takové vyjádření nezohledňuje častost asociace ani příbuznost hostitelů, a je velmi citlivé na rozdíly v intenzitě sběru dat. Standardizované, kvantitativní zhodnocení HS temperátních kůrovcovitých tedy chybí.

HS kůrovců jakožto škůdců je potenciálně zajímavá také z hlediska zavlékání organismů mimo původní areál a zhodnocení rizik s tím spojených.

Líhnutí kůrovcovitých ze živných rostlin, na rozdíl od sběru jiných herbivorních skupin z vegetace, představuje metodu, u níž je možné snadno hodnotit potravní preference bez nutnosti dalších experimentů – pokud se daný jedinec uvnitř hostitele vyvinul, je jisté, že jej využíval jako zdroj potravy.

Předkládaná práce se zabývá hostitelskou specificitou temperátních kůrovcovitých s důrazem na její souvislost s fylogenezí hostitelů a potravní strategií.

2. Literární přehled

2.1. Hostitelská specificita

Žádný herbivor nevyužívá všechny, ba ani většinu dostupných rostlin (Agosta 2006; Jaenike 1990; Odegaard et al. 2005). Spektrum hostitelů je více nebo méně omezené. Tento jev se označuje jako hostitelská specificita (dále HS). Hovoříme-li o HS herbivora, je možné uvažovat jednak její míru, jednak konkrétní druh/y živných rostlin. Kromě specificity pro druh hostitele vykazují herbivoři rovněž specificitu pro určitý zdroj, který hostitel poskytuje (listy, lýko, kořeny, míza...)

Je vhodné rozlišovat HS teoretickou (spektrum rostlin které je herbivor fyziologicky schopen využívat, přestože se s nimi např. ve svém prostředí neseťkává) a realizovanou (druhy které reálně využívá)(Marohasy 1998; van Driesche et al. 2000). Realizovaná HS je podmnožinou HS teoretické, omezené o druhy které např. nejsou místně dostupné nebo je jejich utilizace spojena s příliš velkou predací/parazitací. Např. mnohé laboratorní experimenty tak vypovídají spíše o HS teoretické – herbivor v laboratoři akceptuje širší spektrum hostitelů než v přirozeném prostředí (Ehrlich and Raven 1964; Marohasy 1998; van Driesche et al. 2000)

2.1.1. Fyziologické aspekty HS

Chemické složení rostlin není napříč fylogenezí stejné. Liší se zastoupené látky i jejich poměr. Rostliny mohou být navíc různými způsoby chráněny proti herbivorii – sekundární metabolity (alkaloidy, terpenoidy, latex), mechanické bariéry (zubatý okraj listů, trichomy), predátoři či parazitoidi s rostlinou asociovaní. Takové specializované obranné mechanismy vyžadují od případného herbivora další přizpůsobení.

Za stěžejní bývá považována obrana chemická. Je možné rozlišit obranné mechanismy konstitutivní (přítomné i ve zcela zdravé rostlině jako základní obrana proti herbivorii) a indukované (vznikající až jako důsledek herbivorie) (Reid and Robb 1999). Obsah obranných chemických látek (taninů, fenolů, monoterpenů atd.) se díky genetické variabilitě liší jak mezi různými rostlinnými liniemi, tak mezi jednotlivými jedinci v rámci rostlinného druhu (Wallin and Raffa 2000; Wimp et al. 2007). S rostoucím množstvím obranných látek klesá pravděpodobnost konzumace herbivorem, jeho přežívání, hmotnost potomstva, vznikají letální deformace a roste míra parazitace (Forkner et al. 2004). Rostliny (jedinci i druhy) tak výrazně ovlivňují performanci herbivora.

Herbivoři, opět v rámci druhu i mezi druhy, se liší ve vlastnostech spojených s výběrem a využíváním hostitele. Genetická výbava a jí odpovídající enzymatický aparát

určují, co je herbivor schopen trávit, jaké obranné chemické látky dokáže tolerovat. Tolerance sekundárních metabolitů rostliny souvisí např. s pH ve střevě nebo množstvím antioxidantů (Forkner et al. 2004).

Spektrum využitelných hostitelů konkrétního herbivora a jeho fitness na jednotlivých hostitelích je tak určeno vlastnostmi tohoto herbivora a vlastnostmi rostlin. Na různých živných rostlinách totiž tentýž druh dosahuje různé plodnosti, hmotnosti apod. (Jaenike 1990)

Pro optimální vývoj potomstva je proto žádoucí, aby matka dokázala rozpoznat vhodné hostitele od nevhodných. Herbivorní hmyz je schopen rozlišit nejen různé druhy rostlin, ale i jednotlivé genotypy v rámci druhu (Wimp et al. 2007). Rozpoznávání probíhá opticky, mechanicky a především olfaktoricky. Orientace na dálku je řízena tzv. primárními atraktanty - volatilními sekundárními metabolity hostitelských rostlin. Po přistání na potenciálním hostiteli se dále uplatňují netěkavé sloučeniny hostitele, tzv. látky stimulující žír (Byers 2004). K rozpoznávání hostitele herbivoři někdy využívají výrazné a neobvyklé látky, které původně sloužily jako obrana proti herbivorům (Wittstock et al. 2003). To je případ mnohých herbivorů brukvovitých rostlin, pro které jsou obecně jedovaté thioglukosidy jejich hostitelů vodítkem při vyhledávání i stimulantem žíru. Larvy běláška zelného (*Pieris brassicae*) požíraly filtrační papír i listy jiných rostlin, byly-li potřeny thioglukosidy (Ehrlich, Raven 1964)

Druhy i populace herbivorů se liší ve schopnosti rozpoznávat a reagovat na látky signalizující přítomnost daného hostitele (Visser 1986). Fakt, že herbivor nějaký rostlinný druh nevyužívá, tak nemusí nutně souviset s neschopností herbivora tuto rostlinu zpracovat, ale s neschopností rozpoznat ji jako vhodnou.

2.1.3. Distribuce HS

Míra HS herbivorního hmyzu tvoří kontinuum. Existují herbivoři specializovaní na jediný druh rostliny i druhy využívající mnoho hostitelů různých čeledí. Např. Lepidoptera jako skupina jsou relativně specifictí, Orthoptera vykazují obecně nízkou HS (Novotny and Basset 2005; Novotny et al. 2002). Nižší monofyletické skupiny (čeledi, podčeledi) se navzájem liší průměrnou specializací. V rámci nich mohou existovat výjimky – druhy nebo klady, jejichž HS je i značně odlišná od zbytku skupiny. *Papilio glaucus* je v rámci čeledi specializovaných motýlů (Papilionidae) značným generalistou. Většina britských druhů čeledi Cicadellidae je monofágní, čeleď však opět zahrnuje několik silně polyfágních druhů (Jaenike 1990).

Monofágie je relativně vzácná. Weiblen et al. (2006) uvádí 23% tropických herbivorů specializovaných na jediný rostlinný druh. Rod se zdá být z pohledu herbivora nejvýznamnější taxonomickou hladinou (Novotny et al. 2002; Odegaard et al. 2005). Pokud je k dispozici více druhů jednoho rodu, využívá většina herbivorů více než jeden z nich.

Hostitelská specializace bývá považována za jeden z možných mechanismů druhové koexistence. V temperátu, který je druhově chudší než tropy, by podle této hypotézy měla být HS herbivorů nižší než v tropických oblastech. Existence latitudinální gradientu HS herbivorního hmyzu byla v posledních letech předmětem několika rozsáhlých studií. Novotný et al. (2006) sledovali společenstva listožravého hmyzu (Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera, Orthoptera, Phasmatodea) a rozdíl mezi tropy a temperátem nezjistili. Vyšší diverzitu tropických herbivorů proto vysvětlují mnohonásobně vyšší diverzitou rostlin. Naproti tomu Dyer et al. (2007) se zaměřili na Lepidoptera a vyšší HS v tropech zjistili. Tento stav zdůvodňují vyšší chemickou diverzitou rostlin a silnějším tlakem predátorů v tropech oproti temperátu. Jednotlivé skupiny herbivorů jsou v tropech více či méně specializované než v temperátu.

Při ustavování společenstev po defaunaci nastupovali generalisté nejdříve, v průběhu kolonizace rostl podíl specialistů (Piechnik et al. 2008). Stejně je tomu při akumulaci herbivorů na introdukovaných druzích rostlin (Novotny et al. 2003b).

V rámci nemonofágního druhu se zpravidla vyskytují asociace s různou četností výskytu. Jeden druh nebo rod hostitele bývá preferován, ostatní, byť využitelné, jsou osídlovány vzácněji nebo pouze v nepřítomnosti nejčastějšího hostitele (Doganlar and Schopf 1984; Weiblen et al. 2006).

2.1.4. Faktory ovlivňující HS herbivorů

Na úrovni **jedince** je HS ovlivněna vývojovým stádiem – larvy mohou mít vyšší HS než imaga (Novotny et al. 2003a; Pfeffer 1955). Roli hraje také aktuální fyziologický stav. Čím víc vajíček samice aktuálně nese, tím širší je spektrum rostlin, na které je ochotna klást (Jaenike 1990). Na HS jedince má vliv také jeho individuální historie. Samice některých herbivorů tak spíš nakladou na ten druh hostitele, na kterém žraly jako larvy (Jaenike 1990)

HS **druhu** představuje souhrn hostitelských preferencí jedinců. Pokud jde o druhové spektrum hostitelů, je tedy širší než HS jedince. Polyfágní druh může být tvořen specializovanými populacemi (Blair et al. 2005; Smith et al. 2006), a i uvnitř populací se jedinci polyfágního druhu mohou lišit v performanci na různých hostitelích (Via 1984). Pokud je genetický tok mezi populacemi omezený, mohou vznikat tzv. hostitelské rasy –

skupiny jedinců, které se ve znacích spojených s využíváním hostitele liší od jedinců na jiných hostitelích a nekříží se s nimi z důvodu preference rozdílných hostitelů (Via 1984). Úplné oddělení takových ras pak může vést k sympatrické speciaci na různých hostitelích.

Míra specializace je ovlivněná typem substrátu, který herbivor využívá (listy, lýko, semena,...) a způsobem tohoto využívání (na/v hostiteli). Vysoká HS se často vyskytuje u herbivorů, kteří se vyvíjejí uvnitř rostlin (Basset 1992; Novotny and Basset 2005). Hálkotvorné a minující druhy jsou totiž během vývoje ve velmi těsném kontaktu s chemismem hostitele, jsou mu výrazně přizpůsobeni. U externě žijících herbivorů není vztah s hostitelem tak těsný. Hmyz využívající mrtvou rostlinnou hmotu je méně specifický než herivoři napadající živé hostitele (Haack and Slansky Jr 1987; Novotny and Basset 2005).

2.1.4. Evoluční aspekty HS

Míra HS i spektrum využívaných hostitelů jsou do značné míry **fylogeneticky konzervované**. Současná podoba každé asociace skupiny herbivorů a jejich hostitelů je ovlivněna historií. Příbuzné druhy využívají podobné soubory hostitelů (Farrell and Mitter 1993; Kelley and Farrell 1998) nebo podobné zdroje – např. kořeny, listy (Marvaldi et al. 2002). U každého vyššího taxonu herbivorů je možné uvažovat o ancestrálním stavu – o hostiteli/hostitelích, se kterými byl asociován předek tohoto taxonu. Některé takové ancestrální asociace přetrvaly až do dnešní doby. Skupiny v nich zúčastněné prodělaly dlouhý společný vývoj, během kterého u herbivorů pravděpodobně vznikla evoluční omezení znemožňující využití jiných hostitelů. Příkladem takových konzervativních asociací jsou primitivní tesaříkovití a jehličnany nebo mandelinky rodu *Donacia* a lekníny - obě asociace jsou cca druhohorního stáří (Farrell and Mitter 1993).

Podobný konzervatismus je však poměrně vzácný. Charakteristiky spojené s výběrem hostitele většinou nejsou v čase neměnné, **podléhají evoluci**. Hostitelé se liší (viz. výše), na různých živých rostlinách herbivor více nebo méně úspěšně prospívá a výběr hostitele je tudíž předmětem selekce. Charakteristiky rostliny představují selekční faktory, které ovlivňují HS herbivorů.

Běžnou součástí interakcí herbivorů a rostlin je změna preferencí pro stávající hostitele či rozšíření/ochuzení druhového složení diety (van Klinken and Edwards 2002). Přeskok – vznik nové asociace herbivor-hostitel – se s větší pravděpodobností odehraje mezi příbuznými a/nebo chemicky podobnými hostiteli. Je také pravděpodobnější u generalistů, jejichž dieta je už tak široká. (Jaenike 1990) Po přeskoku následuje buď

speciace a vznik specialisty na daného hostitele nebo rozšíření diety stávajícího druhu (Brooks, McLennan 2002). Zpřístupní-li se herbivorovi přeskokem nový, nevyužívaný zdroj, může dojít k radiaci – rychlému vzniku mnoha druhů. Taková situace nastala např. několikrát při přechodu různých skupin herbivorů na krytosemenné rostliny (Marvaldi et al. 2002). Snáz než rozšíření spektra hostitelů proběhne jeho zúžení – k rozšíření je třeba změnit jak percepční, tak fyziologické mechanismy, zatímco pro zúžení postačí změna jedné z charakteristik (Jaenike 1990).

Herbivor může rovněž zpětně ovlivňovat rostlinu a představovat selekční faktor z hlediska její evoluce. Protože herbivoři využívají chemicky podobné rostliny, může být například pro rostliny využívané specializovanými herbivory adaptivní chemická diverzifikace – ať už na úrovni ustavování společenstev nebo evoluční divergence rostlinného kladu (Becerra 2007).

Evoluční interakce herbivorů a rostlin je zásadně ovlivněná těsností konkrétního vztahu. Je-li vztah velmi těsný (např. fíkové vosičky a fíky), lze předpokládat koevoluci a kospeciaci obou partnerů. Pokud je vztah volnější, s relativně vyšším vlivem predátorů, kompetitorů, mutualistů apod., o čisté koevoluci zúčastněných skupin mluvit nelze. V takovém případě se jedná o koevoluci difúzní – složitou evoluční interakci mnoha vzájemně se ovlivňujících skupin organismů (Brooks and McLennan 2002).

Různé podmínky vedou ke zvýhodnění různě širokých spekter hostitelů.

Specializace je adaptivní, jestliže:

- je hostitel dobře chemicky chráněn (Farrell, Mitter 1993)
- se využitelní hostitelé liší v míře predace/parazitace, které je na nich herbivor vystaven (Jaenike 1990). Lill et al. (2002) ukázali, že larvy téhož motýlího druhu jsou na různých hostitelích prokazatelně odlišně parazitovány a někteří hostitelé tak představují menší riziko parazitace.
- je hostitel hojný a dobře predikovatelný (Basset 1992; Beccaloni and Symons 2000). Jakkoli výhodné může být klást na jednoho/několik nejvhodnějších hostitelů, adaptivní je to jenom tehdy, jsou-li takoví hostitelé dostatečně dostupní.
- převládá mezidruhová kompetice (Jaenike 1990)

Polyfágie je adaptivní, jestliže:

- je hostitel obtížně predikovatelný (v čase/prostoru) (Jaenike 1990; Novotny et al. 2003a)
- je důležitější vnitrodruhová kompetice (Jaenike 1990)

- převažují nespécializovaní predátoři. Ti mají na herbivory větší negativní vliv než predátoři specializovaní

Ne vždy se musí být výběr hostitelů jevit jako adaptivní - samice mohou klást na hostitele, na nichž jejich potomstvo neprospívá optimálně. Jedním z důvodů může být např. nedostatečný evoluční čas nutný pro adaptaci na nového hostitele (fyziologickou či behaviorální - vyhýbání se) (Jaenike 1990). Příčinou mohou být také rozdílné potravní nároky rodičů a potomstva. Živnou rostlinu potomstva totiž často určuje matka tím, kam naklade. Pokud matka zároveň hostitele využívá jako potravu, může se hostitel vhodný pro potomstvo lišit od hostitele vhodného pro matku. Ta pak výběrem rostliny nevhodnější pro sebe zvyšuje vlastní plodnost a délku života. Potomstvo sice neprospívá optimálně, ale delší život a vyšší plodnost matky tuto nevýhodu vyváží (Mayhew 2001).

Z výše uvedeného vyplývá, že spektrum hostitelů není náhodným výběrem dostupných rostlin. Bývá nacházen více či méně těsný vztah mezi genetickou vzdáleností hostitelů a podobností jejich společenstev (Kitching et al. 2003; Novotny et al. 2006; Odegaard et al. 2005; Weiblen et al. 2006). Tento vztah může být důsledkem úzkého propojení evoluce obou zúčastněných linií. Může však jít také o stav, kdy herbivoři vyhledávají určité vlastnosti hostitele, které jsou distribuovány ve shodě s fylogenezí. Pokud distribuce takových vlastností s fylogenezí korelovaná není, jsou spektra herbivorů určená chemismem, nikoli fylogenezí. Herbivor schopný tolerovat např. kumariny využívá všechny dostupné rostliny s kumariny, byť navzájem jen vzdáleně příbuzné (Berenbaum 1983). Tento jev je označován jako „ecological fitting“ – ze spektra dostupných hostitelů je herbivor asociován s těmi, které je schopen využívat, omezení tedy nepředstavuje fylogeneze, ale chemismus (Agosta 2006).

Konkrétní situace je nejčastěji výsledkem kombinace obou jevů – *ecological fitting* a společné historie.

2.1.2. Kvantifikace HS

Taxonomická vyjádření HS

Nejobecnějšími termíny pro popis HS jsou kategorie generalista-specialista, případně mono-oligo-polyfág. Z nich jedině monofág představuje poměrně jasně vymezenou kategorii – nejčastěji je jím míněn herbivor využívající jediný druh hostitele, a tedy nejnižší možná hladina HS. Všechny ostatní pojmy pak představují jen body v kontinuu HS, jsou tedy značně relativní a musejí být při každém použití redefinovány.

HS je možno vyjádřit také pomocí nejvyšší sdílené taxonomické úrovně využívaných hostitelů – herbivor je pak klasifikován jako druhový/rodový/čeleďový specialista. Často používaný práh pro rozhodnutí o specificitě na daný taxon je 90% jedinců žijících se na tomto taxonu.

Donedávna bylo taxonomické vyjádření nejběžnějším způsobem popisu HS. Jeho vysvětlovací schopnosti jsou však omezené. Pracuje totiž s arbitrárně vytvořeným systémem hostitelů, přičemž jednotlivé vyšší taxony nemusí být navzájem ekvivalentní. Nelze pak srovnávat HS herbivorů různých rostlinných skupin (Novotny et al. 2002).

Fylogenetická vyjádření ve studiích HS rychle nahrazují taxonomickou kvantifikaci. Umožňují zohlednit příbuznost a tedy většinou i podobnost využívaných rostlin. Pracují buď s počtem uzlů/větví, které oddělují využívané hostitele na kladogramu, nebo přímo s délkami větví. Výsledkem může být buď hodnota vyjadřující příbuznost využívaných rostlin, nebo ne/prokazatelná odlišnost od náhodného rozdělení.

1. Počet uzlů oddělujících využívané druhy hostitelů na kladogramu - (Kitching et al. 2003)

2. Phylogenetic Dispersion Index (PDI) - (Symons and Beccaloni 1999)

- součet délek větví mezi využívanými hostiteli
- modifikace
 - **Root PDI** – k součtu délek větví se přičte vzdálenost kladu využívaných rostlin od kořene uvažované fylogeneze. Umožňuje hodnotit HS monofágních druhů.
 - **Per-taxon PDI, Per-taxon Root PDI** – PDI, resp. Root PDI dělený počtem druhů v dietě. Umožní rozlišit dietu zahrnující malý počet vzdáleně příbuzných druhů od diety s mnoha blíže příbuznými druhy.

3. Clade Dispersion Index (CDI) - (Symons and Beccaloni 1999)

- pozorovaný počet segmentů mezi hostiteli dělený nejmenším možným počtem segmentů pro daný počet hostitelů

4. Net Relatedness Index (NRI), Nearest Taxon index (NTI) (Webb et al. 2002)

- míra shluknutosti využívaných hostitelů na kladogramu porovnávaná s náhodným rozvržením. NRI pracuje s celým kladogramem, NTI pouze s koncovým větvením bez ohledu na větvení vnitřní. Oba indexy rostou

spolu se shlukovitostí (*clustering*) a stávají se zápornými s rostoucím rozptylem využívaných hostitelů na kladogramu (*overdispersion*).

Indexy 1, 3 a uzlová varianta indexů 4 uvažují pouze počet segmentů. Nerozliší např. dietu složenou z hostitelů v silně diverzifikované korunové skupině od diety se stejným počtem hostitelů oddělených hlouběji ve fylogenezi. Ostatní indexy pracují s délkami větví, což podstatně lépe vystihuje nepodobnost hostitelů i biologickou realitu. Další výhodou délky větví je robustnost vůči nekompletnosti fylogeneze - počet segmentů je silně ovlivněn počtem zahrnutých taxonů, zatímco evoluční vzdálenost sekvencí je na počtu taxonů závislá daleko méně. Indexy pracující s délkou větví jsou naproti tomu ovlivněné použitým genem/geny a algoritmem výpočtu délky větví (Weiblen et al. 2006).

2.2. Kůrovcovití a specifika jejich HS

Kůrovcovití a jádrohloďovití (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae, Platypodinae) jsou celosvětově zastoupeni asi 7500 popsányými druhy (Farrel 1998). Jejich typickou nikou je floem nebo xylem odumřelých dřevin nejrůznějších druhů, lze je ale nalézt i v živých stromech, bylinách, plodech nebo semenech. Z ČR je udáváno 111 druhů (Knizek 2006). Z nich většina (59%) napadá jehličnany, menší část (37%) listnáče, několik druhů využívá hostitele z obou skupin, některé druhy napadají byliny (Pfeffer 1955).

Pestrá škála potravních strategií lišících se zejména mírou vázanosti na houbové symbionty má dva opačné póly - floemofágií a xylomycetofágií. **Floemofágové** jsou během celého vývoje v přímém kontaktu s lýkem – pletivem relativně bohatým na obranné chemické látky. V lýku hlodají požerky, lýko představuje nejdůležitější složku jejich potravy. Bývají sice asociováni s nejrůznějšími houbami, ty však nepředstavují hlavní zdroj živin. Ambrosioví brouci (**mycetofágové, xylomycetofágové**) naproti tomu tráví v lýku jen čas potřebný k penetraci do dřeva, které je na obranné látky řádově chudší (Haack, Slansky 1987). Tam se pak žijí symbiotickými houbami (mycetofágové) nebo směsí hub a jimi natráveného dřeva (xylomycetofágové). S pletivy rostliny a jejími obrannými látkami tak přicházejí do kontaktu jen v omezené míře. Většina ambrosiových brouků dokáže díky symbiotickým houbám využívat mnoho různých, vzdáleně příbuzných druhů (např. ambrosiový druh *Xyleborinus saxesenii* využívá prakticky jakoukoliv dřevní hmotu, dřevo jehličnanů i listnáčů (Pfeffer 1955). Specifita floemofágů je výrazně vyšší (Hulcr et al. 2007b; Knizek and Pfeffer 1996; Wood and Bright 1992). O zásadní fyziologické rozdílnosti zmíněných potravních strategií svědčí rovněž poměr délky střeva ku délce těla - u ambrosiových brouků asi 1,6:1, zatímco u floemofágů 3,3:1 (Pfeffer 1955). Ancestrální

strategií je floemofágie, xylomyceto/mycetofágie je odvozená a vznikla několikrát nezávisle (Farrell et al. 2001; Hulcr et al. 2007a). Podíl xylomycetofágů a floemofágů na lokální kůrovčí fauně se mění spolu se zeměpisnou šířkou. Zatímco v temperátu převažují floemofágové, v tropech je dominantní potravní strategií xylomycetofágie (Beaver 1979).

S potravní strategií nepřímo souvisí další ekologické charakteristiky obou skupin. U floemofágů, kteří využívají dvourozměrný zdroj, se výrazně uplatňuje vnitrodruhová kompetice (Anderbrant et al. 1985; Kelley and Farrell 1998). Život pod kůrou s sebou nese také vyšší riziko predace a parazitace. U xylomycetofágních kůrovců je kompetice, predace i parazitace mnohem méně častá.

Dospělci i larvy kůrovcovitých přijímají tutéž potravu. Nově vylíhlý jedinec nemá dovyvinuté pohlavní orgány a musí proto před rozmnožováním prodělat tzv. úživný žír. Ten se může odehrávat přímo v matečném požerku nebo jeho okolí. Dospělci některých druhů však úživný žír prodělávají mimo rodičovský požerek a zároveň na jiném místě, než kde později zakládají požerek vlastní. Např. kůrovci rodu *Scolytus* po vylíhnutí vyletují a hlodají krátké požerky ve vrcholových větvích živých dřevin. Po dosažení pohlavní zralosti tyto požerky opouštějí a zakládají nové galerie (Pfeffer 1955).

Pfeffer (1955) uvádí, že většina kůrovců v ČR je specializovaná na jeden nebo několik blízce příbuzných druhů hostitelů. Hostitele z různých čeledí u nás využívá jen 7 druhů kůrovců.

Pro kůrovce je dále uváděna specifita pro část hostitele – tzv. orgánová specifita (kmen, větve, větvičky, kořeny) (Pfeffer 1955). Jakuš (1998) ukázal, že jednotlivé druhy floemofágních kůrovců na smrku preferují různé části stromu (především v závislosti na oslunění) a jejich distribuce se nepřekrývají. U ambrosiových brouků podobná vyhraněnost prokázána nebyla.

Preference pro konkrétní zavadlost substrátu je dalším mechanismem umožňujícím koexistenci druhů. Pfeffer (1955) uvádí pro dřeviny s bohatší kůrovčí faunou sukcesní řady – různé druhy kůrovců napadají buď živé stromy, stromy v různém stadiu umírání, nebo zcela odumřelé až rozkládající se stromy. Kůrovci, kteří napadají živé hostitele, bývají více specializovaní; druhy živící se mrtvou dřevní hmotou jsou výrazně méně specifictí (Haack and Slansky Jr 1987).

Kůrovci bývají někdy označováni jako brouci saproxyliční (Majka and Pollock 2006; Wermelinger et al. 2007) podobně jako tesařici nebo krasci, kteří jsou jen minimálně specifictí. Takové označení však pravděpodobně není na místě. Za normálních okolností (tj. mimo populační exploze u některých jehličnanových druhů) napadá většina floemofágů jen

čerstvě odumřelé stromy – materiál starší než jednu sezónu není využíván (Doganlar and Schopf 1984). U takového substrátu sice již není nutno čelit indukovaným obranným mechanismům, konstitutivní obranné látky (monoterpeny, fenoly) jsou však stále přítomny ve značných koncentracích. Reid a Robb (1999) navíc prokázali, že *Ips pini* napadající borovice preferuje jedince, kteří před smrtí byli zdraví, rostli rychleji a odumřeli rychle (např. při polomu) před jedinci, kteří již před smrtí byli oslabení a odumírali pomalu. Takoví jedinci mají však kromě vyšší nutriční hodnoty rovněž vyvinutější obranné mechanismy. Z výše uvedeného vyplývá, že floemofágní kůrovci mají pravděpodobně blíže k pravé herbivorii než k saprofágní a fylogenetické postavení hostitele by tak pro ně nemělo být bez významu.

Vhodný substrát (specificky zavadlé dřevo konkrétních stromů) je v čase i prostoru obtížně predikovatelný. U kůrovců proto hraje klíčovou roli olfaktorická orientace. Kromě percepce látek hostitele se při vyhledávání a osidlování hostitele uplatňuje vnitrodruhová komunikace pomocí feromonů - po rozpoznání substrátu jako vhodného začne kolonizující brouk produkovat sexuální feromon, který je rozpoznáván nejen příslušníky opačného pohlaví, ale také stejného pohlaví, a slouží tak jako agregační feromon. U kůrovců napadajících živé stromy tak agregační feromony usnadňují kolonizaci substrátu (Byers 2004). Distribuce kůrovců v prostoru je díky olfaktorické komunikaci často shlukovitá.

2.3. Temperátní dřeviny a společenstva jejich herbivorů

Temperátní oblasti jsou ve srovnání s tropickými charakteristické nižší diverzitou většiny organismů (Lewinsohn and Roslin 2008) a dřeviny nejsou výjimkou. Čeledi temperátních stromů jsou rodově chudé, většinou zastoupené jen několika rody: Fagaceae v ČR dva rody, Ulmaceae 1 rod, Malvaceae 1 rod - (Úradníček and Maděra 2001). Rovněž počet druhů je relativně nízký, s výjimkou rodů zahrnující větší počet velmi blízké příbuzných, morfologicky minimálně rozlišených druhů – *Salix*, *Crataegus* (Úradníček and Maděra 2001). Potenciální hostitelé jsou tak fylogeneticky izolováni.

Počet druhů herbivorů, které daný druh rostliny hostí, roste s velikostí jejího areálu, s komplexitou rostliny (stromy hostí bohatší společenstva než byliny), s dobou po kterou je v oblasti přítomna (např. od posledního glaciálu), množstvím ve kterém se místně vyskytuje apod. (Kennedy and Southwood 1984; Leather 1986).

Složení společenstva herbivorů konkrétní rostliny na konkrétní lokalitě je dále značně závislé na lokálně dostupných druzích jak rostlin, tak herbivorů – tzv. species pool. Složení

regionálního species-poolu pak závisí na abiotických podmínkách (zeměpisná šířka, nadmořská výška, s nimi spojené teplotní a vlhkostní podmínky) a historii lokality.

2.4. Cíle

Cílem práce bylo zodpovědět následující otázky:

I. Jaké je spektrum živných dřevin temperátních kůrovcovitých?

- 1) Jak jsou jednotlivé druhy kůrovců specifické? Převažují specialisti nebo generalisti?
- 2) Liší se HS floemofágních a ambrosiových druhů?
- 3) Jak se liší skutečné preference kůrovců na konkrétní lokalitě od stavu popsaného v literatuře?
- 4) Existuje preference pro část dřeviny?

II. Jsou spektra dřevin využívaných jednotlivými kůrovci korelovaná s fylogenezí hostitelů?

- 1) Jsou dřeviny využívané jednotlivými kůrovci distribuovány na kladogramu náhodně?
- 2) Existuje korelace mezi fylogenetickou vzdáleností hostitelských stromů a podobností společenstev kůrovcovitých z nich vychovaných?

3. Metodika

3.1. Sběr dat

Pokus probíhal v letech 2004-2007 na čtyřech lokalitách – Milovická a Kančí obora na Břeclavsku, NP Podyjí a Libický luh (Bačov) – obr. 10. V Kančí oboře šlo o lužní les, dříve pravidelně zaplavovaný, od výstavby Novomlýnské nádrže v roce 1972 však téměř bez záplav (Kloupar 2002). Část území je intenzivně obhospodařovaná (topolové, dubové aj. monokultury), konkrétní lokalita bez výraznějších zásahů. Hojně zastoupený je dub, topol, jasan, lípa a habr, vtroušeně řada dalších dřevin (jilmy, olše, vrby). Milovická obora představuje intenzivně obhospodařovaný les s pestrým složením dřevin pěstovaných v lokálních monokulturách, zmlazování je téměř zastaveno díky značné koncentraci vysoké zvěře. Les v lokalitě Bačov je rovněž lesem hospodářským s lokálními monokulturami (*Quercus rubra*, *Quercus robur*, *Carpinus betulus*), vtroušeně se vyskytují např. *Ulmus laevis*, *Ulmus minor*, *Tilia cordata* apod. V NP Podyjí jde o porosty přirozené nebo přírodě blízké, místně se značným zastoupením nepůvodního akátu a borovice lesní, pouze s ochrannými zásahy. Vysoká diverzita stanovišť je zde spjatá se značnou diverzitou dřevin.

Studované dřeviny byly vybírány tak, aby bylo dosaženo hierarchie příbuznosti – dva a více druhů téhož rodu, jeden druh téže čeledi a jeden vzdáleně příbuzný druh (tab. 1). Použita byla tři taková schémata, pokaždé složená z různých druhů. Od každého druhu byli studováni 2-4 jedinci v závislosti na místní dostupnosti (tab. 2). Počty jedinců dvou druhů (*Carpinus betulus*, *Quercus cerris*) byly zvýšeny z důvodu neúspěchu při odchovu kůrovců v prvních sezónách.

Vybrané stromy (průměr kmene 20-30cm) byly usmrceny a ponechány na lokalitě k napadení kůrovcem. Většina stromů byla usmrcena kroužkováním – odstraněním pruhu kůry a dřeva ve spodní části kmene. Do rány byl aplikován totální herbicid Roundup Biaktiv. U tohoto přípravku nebyl předpokládán vliv na hmyz napadající umírající stromy - ve venkovních podmínkách se rozkládá během několika hodin, v tkáních rostliny nejpozději do dvou týdnů, což je dříve než začíná nálet kůrovcovitých. Negativní účinky na hmyz u něj navíc nebyly prokázány. Testovali jsme efekt kroužkování na jaře daného roku a na podzim předchozího roku; jarní kroužkování způsobilo relativně větší napadení. Kroužkování tedy probíhalo většinou v jarních měsících (konec března – začátek dubna). V lokalitě Libický luh (sezóna 2007) byly stromy pro zajištění rychlé smrti namísto kroužkování pokáceny a po podepření ponechány v cca vodorovné poloze.

Po pokácení napadených stromů byly z každého jedince odebrány standardně velké části - výsek kmene (K), 20-30 silnějších větví (VE) (průměr 3-6 cm) a 30-40 tenkých větviček (VY) (průměr do 3 cm), vše o délce cca 80cm. Pro ověření standardnosti byl změřen povrch (K,VE), resp. hmotnost (VY) jednotlivých vzorků – viz. tab. 3. (Povrch je z pohledu kůrovců relevantnější charakteristikou než hmotnost, ta je navíc silně závislá na hustotě dřeva a tedy i druhu dřeviny). Během prvních dvou sezón bylo zjištěno, že větvičky jsou kůrovci využívány minimálně (bylo z nich vychováno jen 1,4% jedinců a žádný druh, který by nevyužíval jiné části hostitele). V sezónách 2006 a 2007 proto větvičky odebírány nebyly.

Dřevo bylo umístěno do laboratorních fotoeklektorů tvořených plechovým válcem a dvěma průsvitnými nádobkami. Vylétávající brouci se řídí pozitivní fototaxí, která je vede do transparentních sběrných nádobek. Vybírání bylo prováděno pravidelně dvakrát týdně po dobu deseti měsíců. Brouci byli bezprostředně po výletu determinováni. Dřevo v eklektorech bylo zavlažováno přibližně v třítydenních, resp. týdenních intervalech (třítydenní interval se v první sezóně ukázal jako příliš dlouhý pro úspěšný odchov ambrosiových brouků, v následujících sezónách proto bylo zavlažování prováděno častěji).

Determinace byla prováděna za použití odborné literatury (Pfeffer 1989, 1994), ověřována ve sbírce Entomlogického oddělení Národního muzea v Praze-Kunraticích a následně konzultována s Ing. Milošem Knížkem (Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, Jíloviště - Strnady).

tab. 1: Studované druhy dřevin a jejich taxonomické zařazení

	blízce příbuzné	méně příbuzné	vzdáleně příbuzné
Skupina 1	Quercus petraea Fagaceae Fagales	Carpinus betulus Betulaceae Fagales	Tilia cordata Malvaceae Malvales
	Quercus cerris Fagaceae Fagales		
	Quercus robur Fagaceae Fagales		
	Quercus rubra Fagaceae Fagales		
Skupina 2	Ulmus minor Ulmaceae Rosales	Prunus avium Rosales	Alnus glutinosa Betulaceae Fagales
	Ulmus laevis Ulmaceae Rosales		
Skupina 3	Prunus mahaleb Rosaceae Rosales	Malus domestica Rosaceae Rosales	Quercus cerris Fagaceae Fagales
	Prunus avium Rosaceae Rosales		

tab. 2: Počty jedinců studovaných druhů dřevin na jednotlivých lokalitách

	Kančí obora	Milovická obora	Libický luh	NP Podyjí	celkem
Alnus glutinosa	3		1		4
Carpinus betulus	1	2	1	2	6
Malus domestica			2		2
Prunus avium				2	2
Prunus mahaleb				2	2
Quercus cerris		5		2	7
Quercus petraea				2	2
Quercus robur	2	1	1		4
Quercus rubra			2		2
Tilia cordata	1	2			3
Ulmus laevis	3		1		4
					38

tab. 3: Průměr a směrodatná odchylka povrchu, resp. hmotnosti jednotlivých kategorií vzorků

	Průměr	Std.Dev.
	[m2]	[m2]
Kmen	0.487	0.097
Větve	1.059	0.241
	[kg]	[kg]
Větvičky	1.482	0.674

3.2. Spektrum hostitelů

Jako zdroj literárních údajů o HS byly použity publikace (Knizek and Pfeffer 1996; Pfeffer 1955; Pfeffer 1989). Realizovaná HS byla stanovena na základě dat získaných během pokusu. HS odchovaných druhů kůrovců vůči studovaným dřevinám byla zhodnocena několika měřítky s různými rozlišovacími možnostmi: H-index = $(\text{počet využívaných} - 1) / (\text{počet studovaných} - 1)$ (Novotny et al. 2005); PDI – viz. výše (Symons and Beccaloni 1999); taxonomická hladina HS (90% jedinců vychováno z daného taxonu). Hodnoty indexů byly stanoveny na základě literárních i námi získaných údajů.

Vliv druhu, rodu a části (kmen, větve) hostitele na složení společenstva byl hodnocen pomocí mnohorozměrné analýzy (kanonická korespondenční analýza – CCA) v programu Canoco for Windows 4.5. (ter Braak and Smilauer 2002). Průkaznost vlivu jednotlivých proměnných byla testována Monte Carlo permutačním testem při neomezených permutacích. Byla použita logaritmická transformace dat a podvažování vzácných druhů. Jako kovariáty byly použity: při testování vlivu druhu, resp. rodu dřeviny - lokalita, rok a část; při testování vlivu části dřeviny - lokalita, rok, druh dřeviny. Pro vytvoření optimálně přehledného ordinačního diagramu byl z analýzy vyloučen *Ernoporus tiliae* vychovaný pouze z lípy. Tento druh se svými hostitelskými preferencemi od ostatních lišil natolik, že jeho zahrnutí do analýzy vedlo k zobrazení všech ostatních druhů do jednoho nerozlišeného shluku. Pro tvorbu ordinačního diagramu CCA s částí dřeviny jako vysvětlující proměnnou bylo z týchž důvodů stejně naloženo s druhem *Scolytus carpini*.

Z výpočtů indexů HS i podobností společenstev byli vyloučeny všechny kombinace „druh kůrovce“ – „vzorek“ zastoupené méně než pěti jedinci. Pět jedinců je nejmenší zaznamenaná velikost snůšky u kůrovců (Pfeffer 1955). Situace, kdy je ze vzorku vychováno méně než pět jedinců jednoho druhu, tak představuje neúspěšný pokus o rozmnožování.

3.3. Spektrum hostitelů ve vztahu k jejich fylogenezi

Pro stanovení příbuznosti studovaných druhů dřevin byla vygenerována fylogenetická hypotéza příbuznosti na základě molekulárních dat za použití sekvence chloroplastového genu trnL. Pro většinu druhů byla tato sekvence k dispozici na serveru GenBank (tab. 4). Pro *Ulmus laevis* a *Ulmus minor* byla celková genomická DNA izolována za použití kitu DNA CleanUP (MoBio) pro izolaci mikrobiální DNA. Byl amplifikován intron trnL za pomoci primerů B49317 a A49855 (Taberlet et al. 1991). Kvalita a kvantita amplifikovaného produktu byla zjištěna pomocí gelové elektroforézy a PCR fragment byl vyčištěn pomocí kitu

DNA clean Wizard (ProMega). Sekvenování probíhalo na sekvenátoru ABI1 prism (sekvenátor biologické sekce PŘF UK v Praze). Každý vzorek byl sekvenován v obou směrech pomocí výše uvedených primerů.

Sekvence byly alignovány v programu BioEdit (Hall 1999). Parsimonní kladistická analýza DNA sekvencí byla provedena v programu PAUP (Swofford 1998) - algoritmus výměny větví TBR, náhodné přidávání sekvencí, 10000 opakování. Podpora byla stanovena pomocí 1000 opakování bootstrapu. Zaznamenána byla jak vzájemná pozice jednotlivých druhů na kladogramu, tak jejich fylogenetické vzdálenosti (počet nukleotidových substitucí odvozený z fylogramu).

Párové podobnosti společenstev kůrovců byly stanoveny pomocí Bray-Curtisova indexu v programu EstimateS (Colwell 2005). Bray-Curtisův index doporučuje Magurran (2004) jako robustní míru podobnosti zohledňující abundance zastoupených druhů. Korelace matic genetické vzdálenosti a podobnosti společenstev byla testována Mantelovým testem v programu PopTools.

Pomocí programu Phylocom (Webb et al. 2005) byla testována průkaznost shlukovitosti hostitelů jednotlivých druhů kůrovců na kladogramu. Použit byl Net Relatedness Index, který porovnává fylogenetickou vzdálenost hostitelů s hodnotami predikovanými nulovým modelem. Použitý nulový model „Phylogeny shuffle“ náhodně zaměňuje druhové příslušnosti hostitelů využívaných konkrétním kůrovcem (Webb et al. 2007). Do analýz byly zahrnuty pouze ty druhy kůrovců, které využívaly aspoň dva hostitele.

4. Výsledky

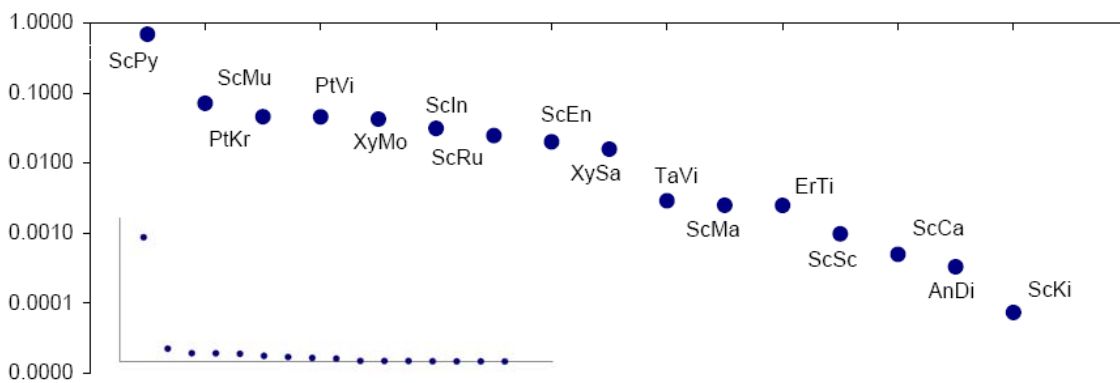
4.1. Hostitelská specificita

V průběhu čtyř sezón bylo odchováno 54619 jedinců 16ti druhů, zaznamenáno bylo 49 asociací „druh kůrovce“-„druh rostliny“. Většinu druhů i jedinců představovali floemofágní kůrovci, tři odchované druhy ambrosiových brouků tvořili jen 5,8% jedinců. Vyloučení vzorků vzájemnějších než stanovený práh vedlo k vyřazení 61 jedinců, 15 asociací a jediného druhu (*Scolytus kirschii*). Relativní abundance jednotlivých druhů sleduje lognormální rozdělení (obr. 1).

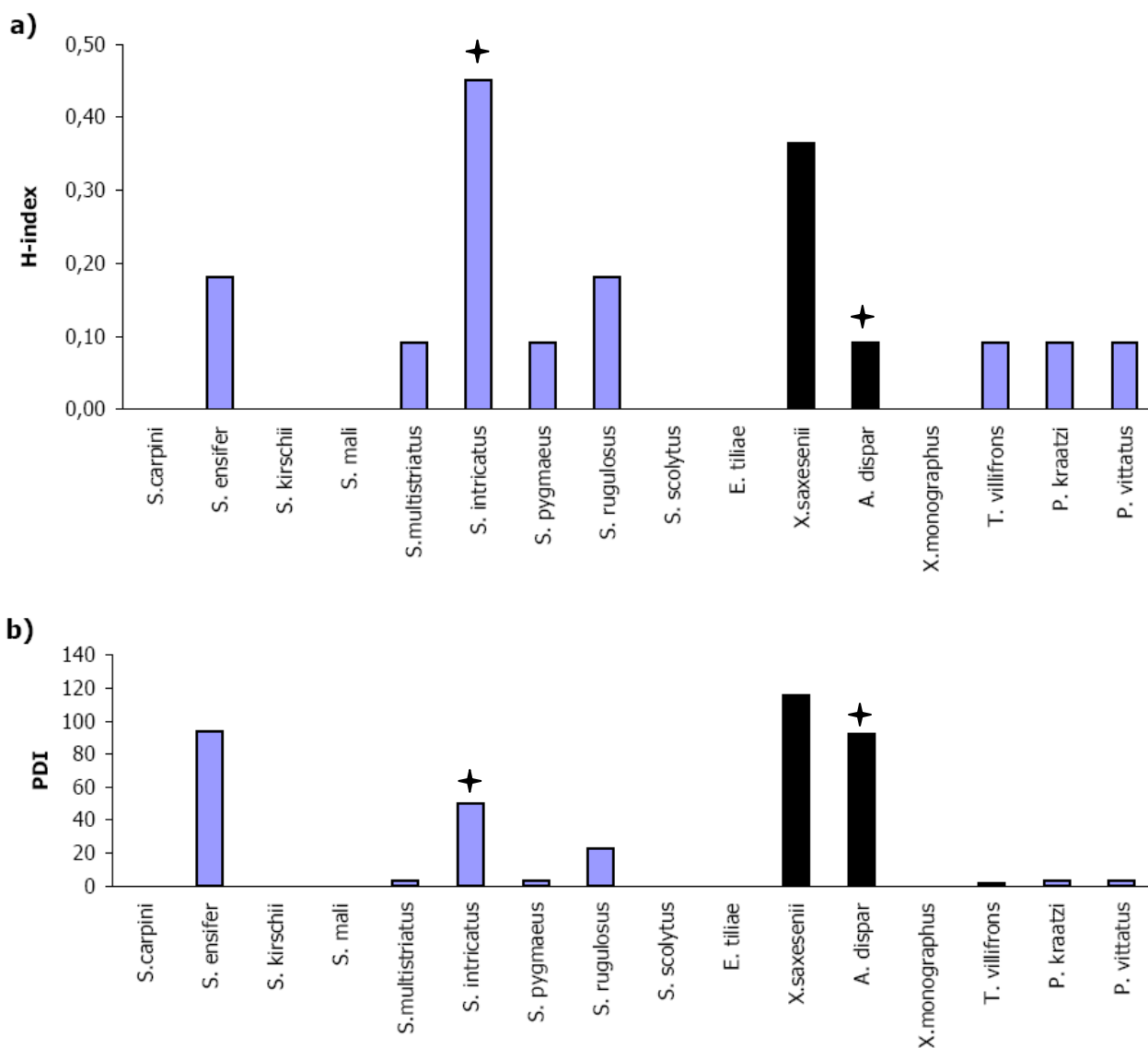
Specificita většiny zachycených druhů kůrovcovitých vůči studovaným dřevinám je vysoká. Šest druhů bylo vychovaných jen z jednoho druhu hostitele (u tří z nich nebyl k danému hostiteli dostupný kongenerický druh). Všichni floemofágní kůrovci byli na základě 90%ního prahu vyhodnoceni jako druhoví nebo rodoví specialisté, výjimku představuje *Scolytus rugulosus* specializovaný na úrovni čeledi. Ambrosiové druhy využívaly více hostitelů (*Xyleborinus saxeseni*) a/nebo hostitele, kteří byli fylogeneticky vzdálenější (*Anisandrus dispar*). Hodnoty sledovaných indexů HS pro odchované druhy znázorňuje obr. 2. Průměrná fylogenetická vzdálenost využívaných hostitelů je pro floemofágní kůrovce $13,9 \pm 31,4$ substitucí v genu trnL, pro xylomycetofágy $69,3 \pm 61,2$ substitucí v genu trnL, přičemž průměrná vzdálenost dvou druhů dřevin v analýze byla 74,92 (viz. kap. 4.2).

Z 49 asociací 12 nebylo dříve popsáno (Pfeffer 1955), z nich však 11 bylo v této práci zastoupeno velmi nízkými počty jedinců. Pět a více jedinci byly zastoupeny následující nové kombinace: *Scolytus intricatus* z *Carpinus betulus* a *Alnus glutinosa*, *Scolytus ensifer* na *Quercus rubra*. Hlavním hostitelem *S. intricatus* jsou podle Pfeffera (1955, 1989) duby, habr je však uváděn jako vzácně využívaný alternativní hostitel. *S. ensifer* je v literatuře uváděn jako rodový specialista na jilmech.

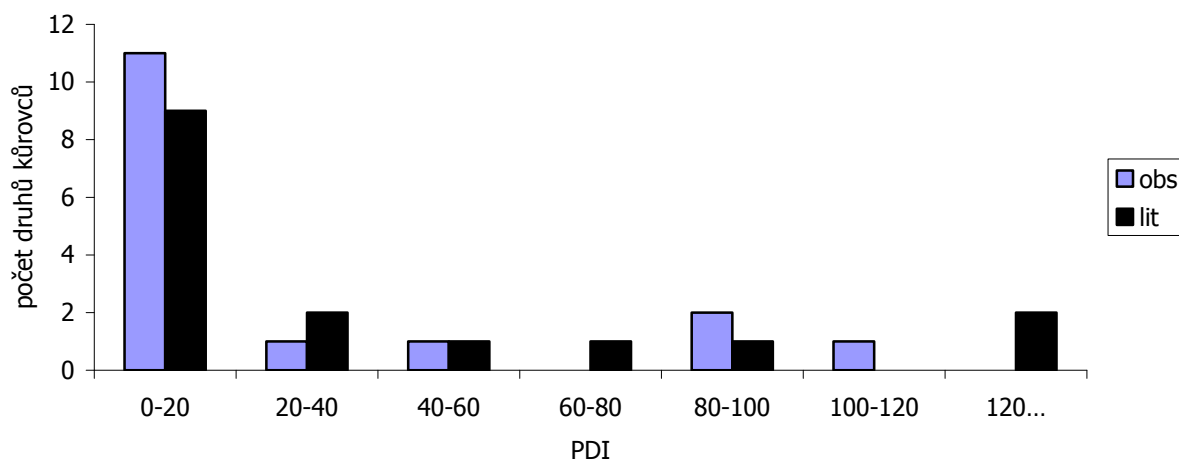
V literatuře je pro sedm druhů udáván vyšší a pro dva druhy (*S. ensifer*, *S.intricatus*) nižší počet hostitelů než námi pozorovaný (obr. 3). Dva z odchovaných druhů (*X. saxeseni*, *A. dispar*) jsou podle Pfeffera vůči studovaným hostitelům zcela polyfágní. Pozorovaná HS těchto druhů je sice nižší než u floemofágů (PDI 116, resp. 92), všechny studované dřeviny však nevyužívaly (maximální dosažitelná hodnota PDI by byla 218).



obr. 1: Distribuce četností odchovaných kůrovcovitých. Výřez zobrazuje distribuci bez logaritmické transformace osy y.

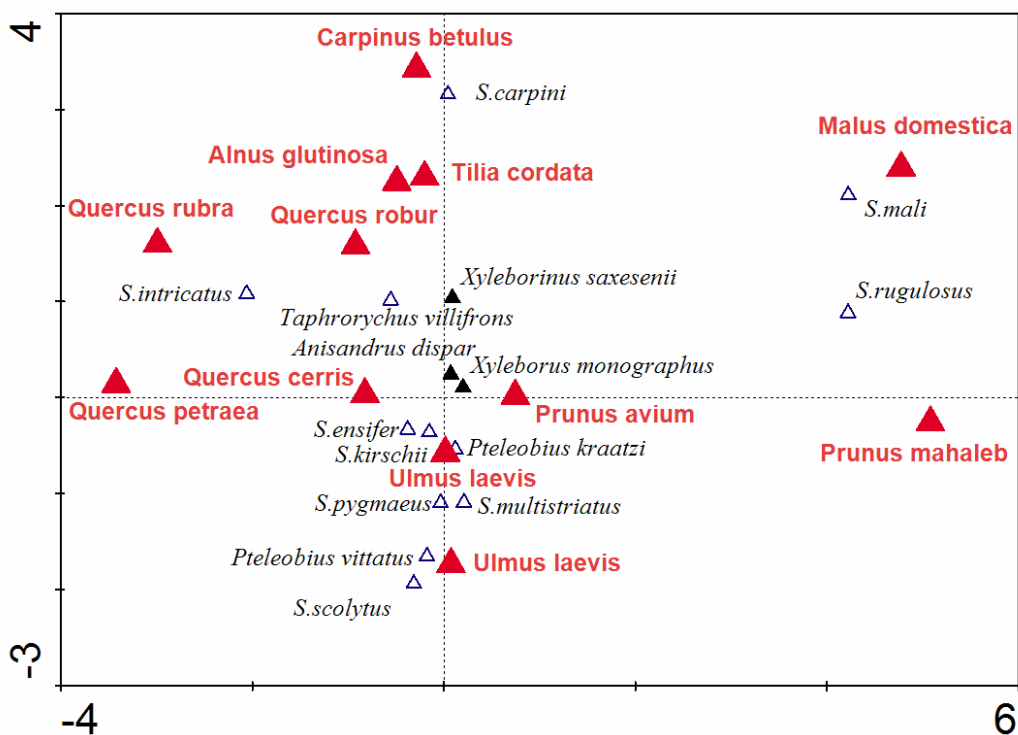


obr. 2: Kvantifikace HS odchovaných druhů kůrovcovitých. a) H-index (vztahuje počet využívaných rostlin k počtu studovaných, nabývá hodnot 0-1, 0 pro druhy monofágní, 1 pro druhy kompletně polyfágní vůči studovaným hostitelům); b) Phylogenetic Diversity Index (součet délek větví oddělujících využívané hostitele na kladogramu). Černě jsou vyznačeny xylomycetofágí druhy, hvězdičkou druhy pro které se HS vyjádřená oběma měřítky zásadně liší.



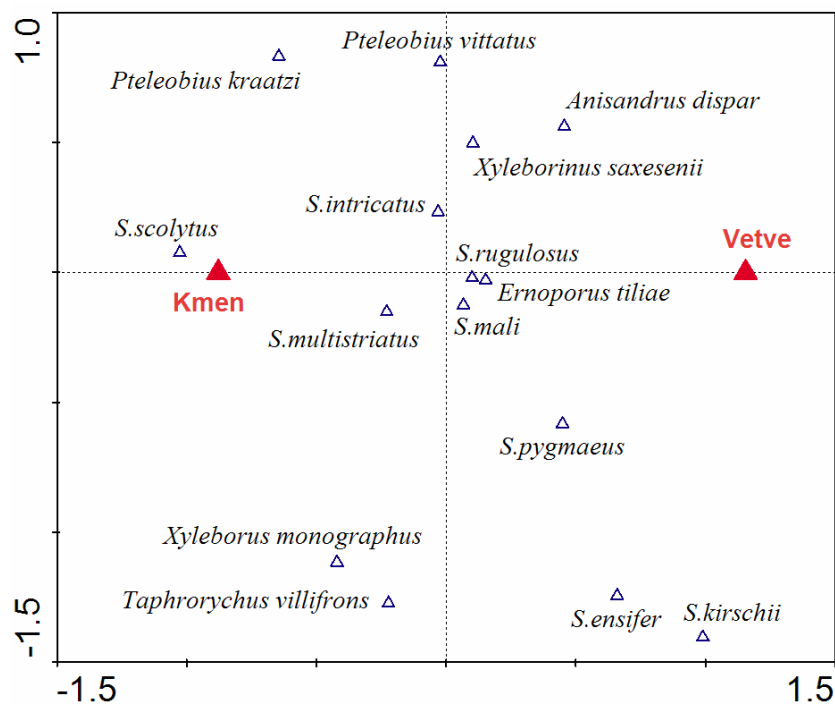
obr. 3: Distribuce hodnot Phylogenetic Diversity Index (součet délek větví oddělujících využívané hostitele na kladogramu) souhrnně pro floemofágy i ambrosiové brouky; obs=hodnoty zaznamenané během pokusu, lit=hodnoty stanovené pro literární data

Vliv druhu dřeviny na složení společenstva je průkazný, první dvě osy vysvětlují 35,3% variability druhových dat (CCA, Monte Carlo permutační test pro všechny kanonické osy: $F=5.837$, $p=0.0020$). Téměř stejné procento variability vysvětluje rod hostitele (33,4%, Monte Carlo permutační test pro všechny kanonické osy $F=6.435$, $p=0.001$) – viz. obr. 4. Jsou-li z analýzy odstraněny xylomycetofágní druhy, vzroste vysvětlená variabilita na 44% ($F=6,311$, $p=0,002$ pro všechny kanonické osy).



obr. 4: Kanonická korespondenční analýza (CCA) distribuce druhů kůrovců mezi druhy hostitelů. Část dřeviny, lokalita, sezóna byly použity jako kovariáty. Plně černé trojúhelníčky představují xylomycetofágní druhy.

Část dřeviny má na složení společenstva průkazný vliv (Monte Carlo permutační test pro všechny kanonické osy: $F=2.407$, $p=0.009$), vysvětluje však jen 5,5% variability druhových dat - obr. 5. Preference pro konkrétní část vykazují jen některé druhy – *S. scolytus* a *Pteleobius kraatzi* preferují kmen, *S. pygmaeus*, *S. carpini* a *S. ensifer* větve. Větvičky jsou kůrovci využívány jen minimálně. V prvních dvou sezónách tvořili kůrovci vychovaní z větviček jen 1.4% celkového počtu jedinců, přičemž nebyl zaznamenán žádný druh, kerý by využíval jen větvičky a chyběl v ostatních částech hostitele.



obr. 5: Kanonická korespondenční analýza (CCA) distribuce druhů kůrovců mezi kmen a větve. Druh dřeviny, lokalita, sezóna byly použity jako kovariáty.

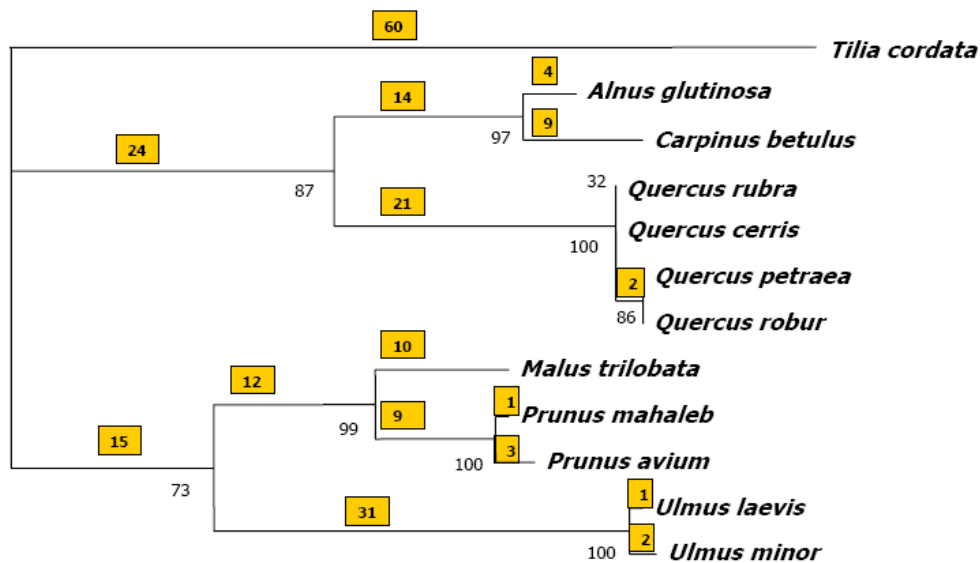
4.2. Spektrum hostitelů ve vztahu k jejich fylogenezi

Z 511 pozic nukleotidů genu *trnL* zahrnutých do analýzy bylo 103 informativních pro parsimonní analýzu. Heuristické vyhledávání se shodnou váhou všech znaků našlo tři nejkratší stromy o délce 218 kroků, které se navzájem lišily pouze pozicí *Quercus rubra* a *Q. cerris*. Vybrán byl jeden maximálně parsimonní strom neobsahující polytomie. Zjištěné vztahy a délky větví znázorňuje obr.7. Průměrná vzdálenost dvou druhů dřevin byla 74,92. Párové fylogenetické vzdálenosti studovaných dřevin netvořily kontinuum – na rozhraní rodů, čeledí a řádů dochází k stupňovitému nárůstu fylogenetické vzdálenosti (obr. 7).

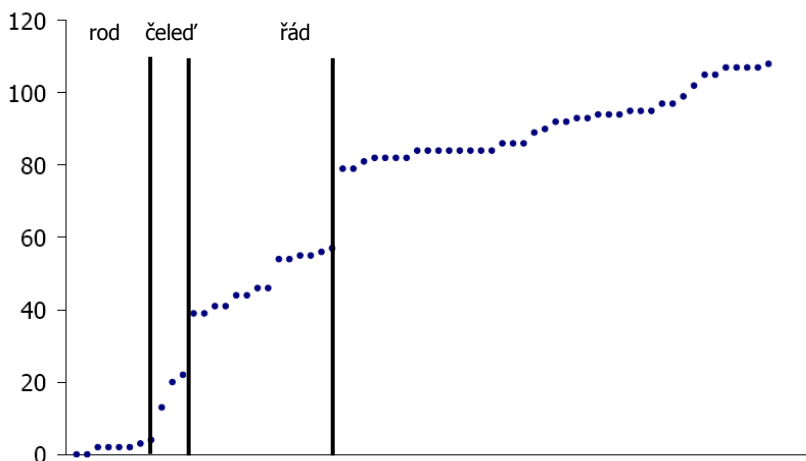
Mezi podobností společenstev a fylogenetickou vzdáleností porovnávaných hostitelů existuje průkazná negativní korelace (Mantelův test, $r=-0.754$, $p=0.001$), viz. obr. 8. Pokud

je tatáž analýza provedena jen pro floemofágní kůrovce, je korelace ještě silnější ($r=-0.909$, $p=0.001$). Pro xylomycetofágní kůrovce je naopak vztah neprůkazný ($r=-0,003$, $p=0,427$)

Index NRI byl stanovován pro deset druhů kůrovců odchovaných z více než jednoho hostitele. Záporná hodnota u *A. dispar* a hodnota blízka nule u *X. saxesenii* naznačují, že pro xylomycetofágní kůrovce má fylogenetické postavení hostitelů jen omezený význam. Žádný kůrovec nevyužívá rostliny průkazně méně příbuzné než predikoval nulový model (obr. 8). Dva druhy kůrovců floemofágních kůrovců (*S. intricatus* a *S. rugulosus*) využívají hostitele průkazně příbuznější než bylo predikováno nulovým modelem.

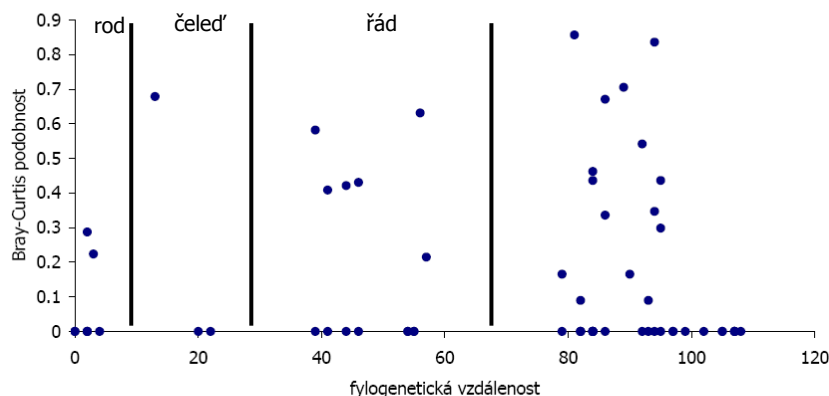


obr. 6: Fylogenetické vztahy studovaných dřevin. Čísla nad větvemi udávají jejich délku (počet substitucí), čísla pod větvemi odpovídají hodnotám bootstrapu.

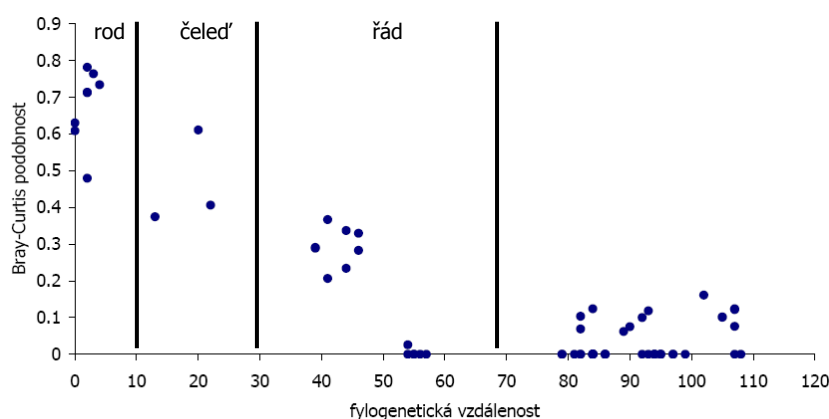


obr. 7: Distribuce párových fylogenetických vzdáleností studovaných dřevin

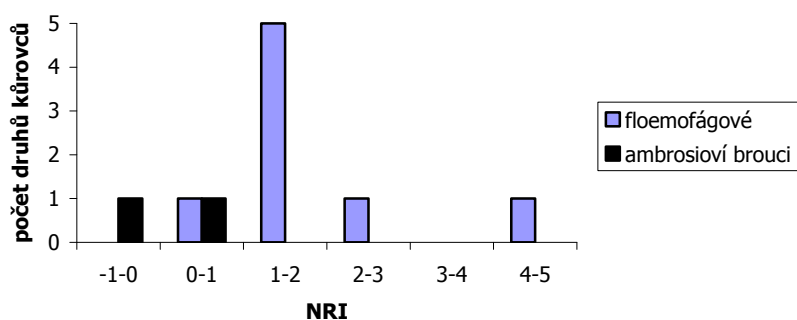
a)



b)



obr. 8: Rozložení podobnosti společenstev různě fylogeneticky vzdálených hostitelů a) pro xylomycetofágy (Mantelův test, neprůkazný vztah, $r = -0,003$, $p=0,427$); b) pouze pro floemofágy (Mantelův test, průkazný vztah, $r=-0,909$, $p=0,001$).



druh	NRI
A.dispar	-0.7092
X.saxesenii	0.0189
S.ensifer	0.2686
S.multistriatus	1.9541
S.pygmaeus	1.9541
P.kraatzii	1.9541
P.vittatus	1.9541
T.villifrons	1.9654
S.rugulosus	2.6249
S.inticatus	4.7278

obr. 9: Distribuce hodnot Net Relatedness Index (NRI) a tabulka s hodnotami (šedě označené druhy využívají hostitele průkazně shluknuté na kladogramu)

5. Diskuze

5.1. Metodické aspekty

5.1.1. Laboratorní odchov ambrosiových brouků

Podmínky, ve kterých probíhal odchov kůrovců, se ukázaly jako nepříliš vhodné pro ambrosiové druhy, a to i přes snahu o dosažení optimální vlhkosti. Ručním rozbořem části vzorků bylo ve všech sezónách napadení ambrosiovými brouky zjištěno, přičemž odchovány pak byly často jen nízké počty jedinců neodpovídající intenzitě napadení (zejména u druhu *A. dispar*). Nižší vlhkost než v přirozeném prostředí velmi pravděpodobně negativně ovlivňuje symbiotické houby, ambrosioví brouci tak přicházejí o zdroj potravy a hynou.

5.1.2. Robustnost zjištěných údajů o HS

HS v předkládané studii byla stanovována vzhledem ke studovaným hostitelům a přestože byla zahrnuta většina hlavních rodů listnatých dřevin s výskytem v ČR, nelze zjištěnou úroveň specificity považovat za absolutní a konečnou – zvýšení počtu studovaných druhů dřevin by pravděpodobně přineslo snížení HS některých druhů. Specificita některých druhů mohla být rovněž podhodnocena tím, že ne všechny dřeviny byly použity na všech lokalitách. Většina druhů však byla zaznamenána na několika lokalitách a toto podhodnocení by tudíž nemělo být příliš závažné.

5.1.3. Kvantifikace HS

Použité indexy se značně liší v informační hodnotě. H-index založený na počtu hostitelů nebere v potaz příbuzenské vztahy, jež se ukazují jako klíčový aspekt hostitelské specificity. *S. intricatus* je na jeho základě nejméně specifickým druhem. Ze studovaných dřevin však využíval pouze příbuzné druhy: čtyři druhy dubu, olši a habr a je tedy daleko méně polyfágní (PDI=50, průkazná agregace hostitelů na kladogramu). Naproti tomu *A. dispar* využíval hostitele dva, ale z různých řádů (PDI=92) – viz. obr. 2. Fylogenetická měřítka HS tento rozdíl zachytí. Protože však oba použité fylogenetické indexy (PDI, NRI) pracují pouze s ne/přítomností kůrovce na daném hostiteli, nikoliv s abundancí, může dojít k nadhodnocení HS druhů silně specializovaných, které ovšem příležitostně v malých počtech napadají alternativní hostitele (např. *S. ensifer*, *S. intricatus*).

Fakt, že např. pro kůrovce vychované ze dvou kongenerických dřevin nebyla distribuce hostitelů na kladogramu vyhodnocena jako průkazně shlukovitá, je jevem čistě statistickým – při tak nízkém počtu pozorování není možné dosáhnout průkazného výsledku. Specificita těchto druhů je značná a jejich omezení rodem hostitele velmi pravděpodobně i vzhledem k literárním údajům.

5.2. Hostitelská specificita studovaných druhů

HS floemofágů a ambrosiových brouků se liší na základě PDI, NRI i průměrné fylogenetické vzdálenosti využívaných hostitelů.

Nízká specificita ambrosiových brouků ve srovnání s floemofágy byla pro tropy kvantitativně prokázána Hulcrem et al. (2007b). Výsledky předkládané studie kvantitativně potvrzují existenci tohoto rozdílu také v temperátu. Identita hostitele hraje pro ambrosiové brouky jen malou roli, široké spektrum využitelných hostitelů umožňuje houbový symbiont. Ambrosiové druhy jsou proto více limitovány vlhkostí dřeva než jeho taxonomickou identitou (Hulcr et al. 2007b).

Výjimku v rámci odchovaných ambrosiových druhů představuje *X. monographus* - z dvanácti studovaných dřevin využíval pouze dub. Takový stav je mezi ambrosiovými brouky vzácný - 95% druhů studovaných Hulcrem et al. (2007b) nevykazovalo žádnou specificitu vůči druhu nebo kladu hostitelů. Jelikož je specificita ambrosiových brouků určována houbovými symbionty, mohla by její neobvykle vysoká míra u *X. monographus* souviset s výjimečností hub asociovaných s tímto druhem. Gebhardt et al. (2004) zjistili u *X. monographus* vazbu na houbu *Raffaelea montetyi*. Asociace s touto houbou byla v rámci Scolytinae popsána ještě u *X. dryographus*, v rámci Platypodinae u *Platypus cylindrus*. Oba tyto ambrosiové druhy využívají úzké spektrum hostitelů, především duby (Pfeffer 1955).

Specificita floemofágů je vysoká. Oba druhy, jejichž hostitelé jsou blíže příbuzní než predikoval nulový model, jsou floemofágní. Jejich HS je navíc v rámci floemofágů nízká. Lze tak říci, že i nejpolyfágnější z floemofágů využívají blízce příbuzné hostitele. U každého floemofágního druhu je možno jasně určit rod (v případě *S. rugulosus* čeled') typických hostitelů. Druh hostitele má pro floemofágy minimální význam (druh i rod použité jako vysvětlující proměnná v CCA vysvětlují přibližně stejný podíl variability ve složení společenstva). Někteří floemofágní kůrovci jsou schopni napadat i několik vzdáleněji příbuzných hostitelů (*S. ensifer*, *S. intricatus*), činí tak ale vzácně a většina jedinců zůstává koncentrována na hostitelích jednoho rodu.

Silná preference floemofágů pro hlavního hostitele spolu se schopností využívat jiné svědčí o tom, že teoretická HS této skupiny je širší než HS realizovaná. Občasný výskyt na nestandardních hostitelích lze považovat za „výlet“ na území teoretické HS. Ten může být zapříčiněn např. lokální nedostupností hlavního hostitele nebo odchýlnými percepčními schopnostmi některých jedinců v rámci druhu (Thorsteinson 1960). Akceptance alternativních hostitelů při nedostupnosti hostitele hlavního je u kůrovců běžným jevem. Nebyl-li přítomen hlavní hostitel (*Quercus* div. spp.), využíval *Scolytus intricatus*

v laboratorních podmínkách ke zralostnímu žíru rovněž jilm, olši, habr nebo třešeň (Doganlar and Schopf 1984). Také po desetiletí doplňované seznamy živných dřevin podobné asociace zachycují – Pfeffer (1955) uvádí pro tento druh jako živnou dřevinu výjimečně také buk, topol nebo jilm. Rovněž u ostatních autorů (Nunberg 1981; Schwenke 1974) sestávají údaje o hostitelích většiny floemofágů z nejčastějšího, hlavního rodu hostitelů a několika vzácně napadaných hostitelů alternativních. Takový stav je pro herbivorní hmyz typický - průměrný tropický herbivor využívá 1-3 druhy hostitelů, přičemž 90% populace je soustředěno na hostiteli jediném (Novotny et al. 2004).

Přestože tedy floemofágní kůrovci nevyužívají živé hostitele, distribuce jejich četností na jednotlivých hostitelích je obdobná jako u běžných herbivorů. Také vysoká HS s rodem hostitele jako zásadní hladinou je ve shodě s daty pro externě žijící listožravý hmyz (Novotny et al. 2002; Novotny et al. 2004; Odegaard et al. 2005) - 12 ze 13 odchovaných floemofágních druhů využívalo jeden druh nebo dva kongenerické druhy. Šíře potravní niky floemofágů tak není nižší než u běžných herbivorů, pravděpodobně díky napadání relativně čerstvého materiálu a vývoji uvnitř hostitele.

5.2.2. Srovnání zjištěné HS s literárními údaji

Tři hojnější nově zaznamenané asociace představovaly pravděpodobně vždy potomstvo z jediného požerku. Druhy zúčastněné v těchto asociacích měly těžiště výskytu na jiné dřevině (viz. kap. 5.2.1.).

Oproti literárním údajům byl zaznamenán vyšší podíl specialistů, a to zejména u xylomycetofágů. Všechny odchované druhy jsou v literatuře udávány z většího počtu studovaných dřevin než jaký byl zjištěn během pokusu. *X. saxeseni* byl v četnostech nižších než stanovený práh pěti jedinců odchován z dalších tří, *A. dispar* z jednoho dalšího hostitele. Takový stav (nízké počty na některých hostitelích a absence na ostatních dřevinách) může mít několik příčin. Xylomycetofágové mohou mít specifické mikrohabitatové nároky a některé hostitele na jejich základě nerozpoznají jako vhodné. K lokalizaci hostitele využívají tyto brouci mj. etanol, jehož koncentrace roste spolu s vlhkostí substrátu (Kelsey and Joseph 1999). Dřeviny na sušších stanovištích tak pro ně mohou být neatraktivní. Také feromony řízená agregace jedinců téhož druhu na jednom jedinci hostitele může vést k podhodnocení HS (Hulcr et al. 2007b). Příčinou může být rovněž hierarchizovanost preferencí – někteří hostitelé jsou sice fyziologicky přijatelní (Marohasy 1998; Pfeffer 1989) ale v přítomnosti výše hodnocených hostitelů nevyužívají.

5.2.3. Orgánová specificita

Většina kůrovců, kteří vykazují preferenci pro část dřeviny, využívá jako hostitele jilmy. Jilm hostí nejbohatší kůrovčí faunu v rámci temperátních stromů (Pfeffer 1955; Pfeffer 1989). Příčinou silnější preference pro část hostitele u jilmových kůrovců by tak mohla být vyšší kompetice a s ní spojená nutnost jemnější diferenciaci nik (Kaplan and Denno 2007).

Preference větví nebo kmene by mohla být zapříčiněna rozdílnou výškou a s ní spjatými parametry (např. oslunění). Počet druhů ani jedinců temperátních kůrovců v letových pastech se však neliší mezi různými výškovými patry lesa (Wermelinger et al. 2007). Také Jakuš (1998) uvádí, že distribuce druhů kůrovců na stojícím mrtvém stromě je víceméně rovnoměrná. Patro ani s ním spojené rozdíly v oslunění tak pravděpodobně nebudou příčinou preference konkrétní části hostitele. Hulcr et al. (2007b) zjistil průkaznou preferenci pro část hostitele u 29% tropických kůrovců. Jako klíčový parametr pak uvádí průměr dané části, neboť ani pro tropické kůrovce nebyla preference konkrétního výškového patra prokázána (Simon et al. 2003).

5.3. Spektrum hostitelů ve vztahu k jejich fylogenezi

Mezi podobností společenstev floemofágů a fylogenetickou vzdáleností hostitelů existuje průkazná korelace, což je ve shodě s výsledky studií pravých herbivorů (Kitching et al. 2003; Weiblen et al. 2006). Příčinou může být chemická podobnost klesající spolu s fylogenetickou vzdáleností nebo historicky dané omezení zúčastněných kůrovců na ancestrální hostitele. O pravdivosti kterékoli z těchto možností však nelze rozhodnout bez znalosti chemismu lýka studovaných dřevin a/nebo kladogramu odchovaných kůrovců.

Podobnosti společenstev floemofágních kůrovců skokově klesají na hranicích taxonomických kategorií (obr. 8b). To je ve shodě s diskretním nárůstem zastoupených párových fylogenetických vzdáleností na těchto úrovních (obr. 7). Lze tak předpokládat, že pokud by byly pokryty chybějící úrovně příbuznosti (zde fylogenetické vzdálenosti 14-19, 23-38, 58-78), zůstal by lineární trend vztahu zachován.

Značná oddělenost faun floemofágních kůrovců na hostitelích různých taxonomických úrovní tak může být důsledkem nízké diverzity a fylogenetické izolovanosti dřevin v temperátu. Ta je do značné míry způsobena historií evropské flóry – diverzita stromů v dané oblasti klesá je tím nižší, čím déle byla daná oblast zaledněna (Montoya et al. 2007). Řada glaciálů tak pravděpodobně negativně ovlivnila diverzitu temperátních dřevin.

Pro zásadní omezení HS floemofágů diverzitou dřevin hovoří stav u Rosaceae - jedné z mála čeledí zastoupených v ČR více blízkými příbuznými rody. *Scolytus rugulosus* byl

odchován ze všech tří studovaných druhů (dvou rodů) této čeledi. V literatuře je navíc uváděn z mnoha dalších rodů, stejně jako *S. mali*, rovněž napadající růžovité (Nunberg 1981; Pfeffer 1989; Schwenke 1974).

6. Závěr

Hositelská specificita v rámci kůrovcovitých temperátních listnáčů je ovlivněná potravní strategií - liší se mezi floemofágními a ambrosiovými brouky. Floemofágové využívají malý počet blízce příbuzných hostitelů. Výrazně preferovaný je nejčastěji jeden rod dřevin, případní další hostitelé jsou osidlováni jen vzácně. Ambrosioví brouci mají hostitelů více a/nebo vzdáleně příbuzných, i zde jsou však někteří hostitelé využíváni výrazně méně než jiní.

Složení společenstva floemofágních kůrovců je výrazně ovlivněné fylogenetickým postavením dřeviny. Nejdůležitější taxonomickou hladinou omezující jídelníček floemofágů je rod. Mezi příbuzností hostitelů a podobností jejich kůrovčích faun existuje průkazná negativní korelace.

Zaznamenány byly některé asociace v literatuře dosud nepopsané, vždy však reprezentované malým počtem jedinců. Naopak značný počet možných asociací zaznamenán nebyl (především u ambrosiových brouků).

Část hostitele má průkazný, ale slabý vliv na složení kůrovčího společenstva. Preferenci pro konkrétní část vykazují jen některé druhy. Jako možné vysvětlení se nabízí mezidruhová kompetice.

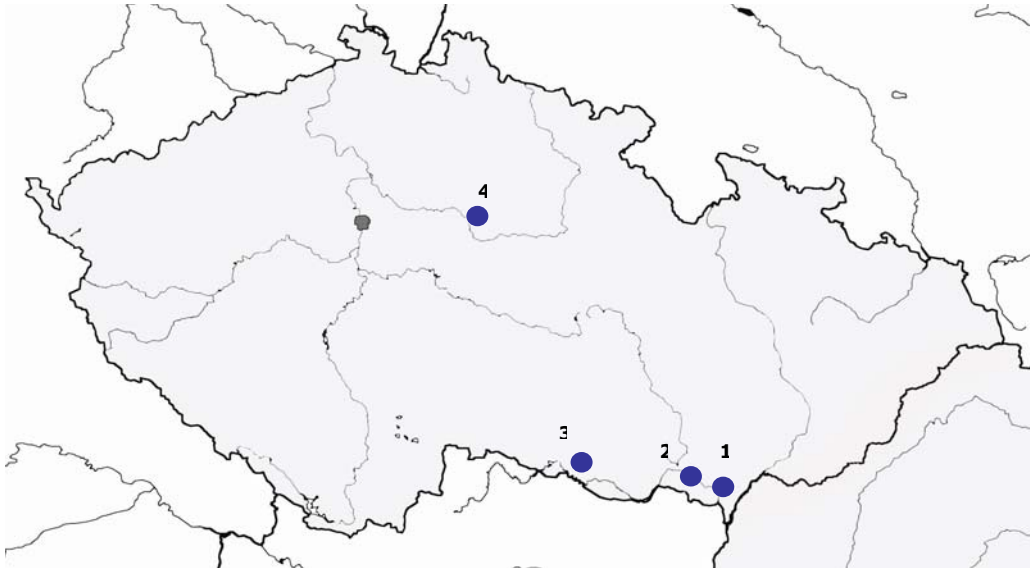
7. Literatura

- Agosta SJ, 2006. On ecological fitting, plant-insect associations, herbivore host shifts, and host plant selection. *Oikos* 114, 556-565.
- Anderbrant O, Schlyter F, Birgersson G, 1985. Intraspecific competition affecting parents and offspring in the bark beetle *Ips typographus*. *Oikos* 45, 89-98.
- Basset Y, 1992. Host specificity of arboreal and free-living insect herbivores in rain forests. *Biological Journal of the Linnean Society* 47, 115-133.
- Beccaloni GW, Symons FB, 2000. Variation of butterfly diet breadth in relation to host-plant predictability: results from two faunas. *Oecologia* 90, 50-66.
- Becerra JX, 2007. The impact of herbivore-plant coevolution on plant community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 7483-7488.
- Blair CP, Abrahamson WG, Jackman JA, Tyrrell L, 2005. Cryptic speciation and host-plant formation in a purportedly generalist tumbling flower beetle *Evolution* 59, 304-316.
- Brooks DR, McLennan DA, 2002. *The Nature of Diversity: An Evolutionary Voyage of Discovery*. University Of Chicago Press, Chicago.
- Byers JA, 2004. Chemical ecology of bark beetles in a complex olfactory landscape, in: Lieutier F, Day KR, Battisti A, Grégoire JC, Evans HF (Eds), *Bark and wood boring insects in living trees in Europe. A synthesis*. . Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 89-134.
- Colwell RK, 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. *User's Guide and application*. Available at: < <http://purl.oclc.org/estimates>>. Access on 4.
- Doganlar M, Schopf R, 1984. Some biological aspects of the European oak bark beetle, *Scolytus intricatus*(Ratz.)(Col., Scolytidae) in the northern parts of Germany(BRD). *Z. ANGEW. ENTOMOL.* 97, 153-162.
- Dyer LA, Singer MS, Lill JT, Stireman JO, Gentry GL, Marquis RJ, Ricklefs RE, Greeney HF, Wagner DL, Morais HC, 2007. Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448, 696-699.
- Ehrlich PR, Raven PH, 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18, 586-608.
- Farrell BD, Mitter C, 1993. Phylogenetic determinants of insect/plant community diversity, in: Ricklefs RE, Schluter D (Eds), *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 253-266.
- Farrell BD, Sequeira AS, Meara BC, Normark BB, Chung JH, Jordal BH, 2001. The evolution of agriculture in beetles (Curculionidae: Scoltinae and Platypodinae). *Evolution* 55, 2011-2027.
- Forkner R, E., Marquis R, J., Lill J, T., 2004. Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecological Entomology* 29, 174-187.
- Gebhardt H, Begerow D, Oberwinkler F, 2004. Identification of the ambrosia fungus of *Xyleborus monographus* and *X. dryographus* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae). *Mycological Progress* 3, 95-102.
- Haack RA, Slansky Jr F, 1987. Nutritional ecology of wood-feeding Coleoptera, Lepidoptera, and Hymenoptera. *Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates*. Wiley, New York, 449-486.
- Hall TA, 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp Ser* 41, 95-98.
- Hulcr J, Kolarik M, Kirkendall LR, 2007a. A new record of fungus-beetle symbiosis in *Scolytodes* bark beetles (Scolytinae, Curculionidae, Coleoptera). *Symbiosis* 43, 151.
- Hulcr J, Mogia M, Isua B, Novotny V, 2007b. Host specificity of ambrosia and bark beetles (Col., Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae) in a New Guinea rainforest. *Ecological Entomology* 32, 762-772.
- Jaenike J, 1990. Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21, 243-273.
- Jakus R, 1998. Patch level variation of bark beetle attack (Col., Scolytidae) on snapped and uprooted trees in Norway spruce primeval natural forest in endemic condition: proportions of colonized surface and variability of ecological conditions. *Journal of Applied Entomology* 122, 543-546.
- Kaplan I, Denno RF, 2007. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters* 10, 977-994.

- Kelley ST, Farrell BD, 1998. Is specialization a dead end? The phylogeny of host use in *Dendroctonus* bark beetles (Scolytidae). *Evolution* 52, 1731-1743.
- Kelsey RG, Joseph G, 1999. Ethanol and ambrosia beetles in Douglas fir logs exposed or protected from rain. *Journal of Chemical Ecology* 25, 2793-2809.
- Kennedy CEJ, Southwood TRE, 1984. The number of species of insects associated with British trees: A re-analysis. *Journal of Animal Ecology* 53, 455-478.
- Kitching RL, Hurley KL, Thalib L, 2003. Tree relatedness and the similarity of insect assemblages: pushing the limits?, in: Basset Y, Novotny V, Miller SE, Kitching RL (Eds), *Arthropods of Tropical Forests: Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*. Cambridge university press, Cambridge.
- Knizek M, 2006. Nepůvodní druhy kůrovcovitých v Česku, in: Bryja J, Zukal J (Eds), *Zoologické dny Brno 2006*. Ústav biologie obratlovců AV ČR, Brno, Czech Republic.
- Knizek M, Pfeffer A, 1996. Coleoptera: Curculionoidea 2. In: Rozkošný R, Vaňhara, J (Eds.) *Terrestrial Invertebrates of the Palava Biosphere Reserve of UNESCO, III*. Fol Fac Sci Nat Univ Masarykianae Brunensis, Biologia, Brno. pp 601-607.
- Leather SR, 1986. Insect species richness of the British Rosaceae: The importance of host range, plant architecture, age of establishment, taxonomic isolation and species-area relationships. *Journal of Animal Ecology* 55, 841-860.
- Lewinsohn TM, Roslin T, 2008. Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters* 11, 398-416.
- Majka CG, Pollock DA, 2006. Understanding saproxylic beetles: new records of Tetratomidae, Melandryidae, Synchronidae, and Scraphiidae from the Maritime Provinces of Canada (Coleoptera: Tenebrionoidea). *Zootaxa* 1248, 45-68.
- Marohasy J, 1998. The design and interpretation of host-specificity tests for weed biological control with particular reference to insect behaviour. *Biocontrol News and Information* 19, 13N-20N.
- Marvaldi AE, Sequeira AS, Brien CW, Farrell BD, 2002. Molecular and morphological phylogenetics of weevils (Coleoptera, Curculionoidea): Do niche shifts accompany diversification? *Systematic Biology* 51, 761-785.
- Mayhew PJ, 2001. Herbivore host choice and optimal bad motherhood. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 165-167.
- Montoya D, Rodriguez MA, Zavala MA, Hawkins BA, 2007. Contemporary richness of holarctic trees and the historical pattern of glacial retreat. *Ecography* 30, 173-182.
- Novotny V, Basset Y, 2005. Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272, 1083-1090.
- Novotny V, Basset Y, Kitching RL, 2003a. Herbivore assemblages and their food resources, in: Basset Y, Novotny V, Miller SE, Kitching RL (Eds), *Arthropods of Tropical Forests. Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*. Cambridge university press, Cambridge, pp. 40-53.
- Novotny V, Basset Y, Miller SE, Drozd P, Cizek L, 2002. Host specialization of leaf-chewing insects in a New Guinea rainforest. *Journal of Animal Ecology* 71, 400-412.
- Novotny V, Clarke AR, Drew RAI, Balagawi S, Clifford B, 2005. Host specialization and species richness of fruit flies (Diptera: Tephritidae) in a New Guinea rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 21, 67-77.
- Novotny V, Drozd P, Miller SE, Kulfan M, Janda M, Basset Y, Weiblen GD, 2006. Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? *Science* 313, 1115-1118.
- Novotny V, Miller SE, Cizek L, Leps J, Janda M, Basset Y, Weiblen GD, Darrow K, 2003b. Colonising aliens: caterpillars (Lepidoptera) feeding on *Piper aduncum* and *P. umbellatum* in rainforests of Papua New Guinea. *Ecological Entomology* 28, 704-716.
- Novotny V, Miller SE, Leps J, Basset Y, Bito D, Janda M, Hulcr J, Damas K, Weiblen GD, 2004. No tree an island: the plant-caterpillar food web of a secondary rain forest in New Guinea. *Ecology Letters* 7, 1090-1100.
- Nunberg M, 1981. Korniki-Scolytidae, Wyrzyniki-Platypodidae. *Klucze do Oznaczenia Owadów Polski*.
- Odegaard F, Diserud OH, Ostbye K, 2005. The importance of plant relatedness for host utilization among phytophagous insects. *Ecology Letters* 8, 612-617.
- Pfeffer A, 1955. Fauna ČSR. Kůrovci - Scolytoidea. ČSAV, Praha.
- Pfeffer A, 1989. Kůrovcovití (Scolytidae) a jádrohlodovití (Platypodidae). *Zoologické klíče*. Praha: Academia.
- Pfeffer A, 1994. *Zentral-und westpaläarktische Borken-und Kernkäfer (Coleoptera: Scolytidae, Platypodidae)*.

- Piechnik DA, Lawler SP, Martinez ND, 2008. Food-web assembly during a classic biogeographic study: species "trophic breadth" corresponds to colonization order. *Oikos* 117, 665-674.
- Reid ML, Robb T, 1999. Death of vigorous trees benefits bark beetles. *Oecologia* 120, 555-562.
- Schwenke W, 1974. Forstschadlinge Europas. Kafer, 2.
- Simon U, Gossner M, Linsenmair KE, 2003. Distribution of ants and bark-beetles in crowns of tropical oaks, in: Basset Y, Novotny V, Miller SE, Kitching RL (Eds), *Arthropods of Tropical Forests: Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*. Cambridge university press, Cambridge.
- Smith MA, Woodley NE, Janzen DH, Hallwachs W, Hebert PDN, 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 of the United States of America* 103, 3657-3662.
- Swofford DL, 1998. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Symons FB, Beccaloni GW, 1999. Phylogenetic indices for measuring the diet breadths of phytophagous insects. *Oecologia* 119, 427-434.
- Taberlet P, Gielly L, Pautou G, Bouvet J, 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17, 1105-1109.
- ter Braak CJF, Smilauer P, 2002. Canoco for Windows Version 4.5. *Biometrics Plant Research International, Wageningen, The Netherlands*.
- Thorsteinson AJ, 1960. Host selection in phytophagous insects. *Annual Reviews in Entomology* 5, 193-218.
- Úradníček L, Maděra P, 2001. Dřeviny České republiky. *Písek, Matice lesnická* 333.
- van Driesche RG, Heard T, McClay A, Reardon R, 2000. Host-specificity testing of exotic arthropod biological control agents: The biological basis for improvement in safety. *Forest Health Technology Enterprise Team FHTET-99-1, United States Department of Agriculture, Forest Service, Forest Health Technology Enterprise Team, Morgantown, WV*.
- van Klinken RD, Edwards OR, 2002. Is host-specificity of weed biological control agents likely to evolve rapidly following establishment? *Ecology Letters* 5, 590-596.
- Via S, 1984. The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. I. Genotype-environment interaction in larval performance on different host plant species. *Evolution* 38, 881-895.
- Visser JH, 1986. Host odor perception in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 31, 121-144.
- Wallin KF, Raffa KF, 2000. Influences of host chemicals and internal physiology on the multiple steps of postlanding host acceptance behavior of *Ips pini* (Coleoptera: Scolytidae). *Environmental Entomology* 29, 442-453.
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel S, 2005. Phylocom: software for the analysis of community phylogenetic structure and character evolution.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ, 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 33, 475-505.
- Weiblen GD, Webb CO, Novotny V, Basset Y, Miller SE, 2006. Phylogenetic dispersion of host use in a tropical insect herbivore community. *Ecology* 87, S62-S75.
- Wermelinger B, Fluckiger PF, Obrist MK, Duelli P, 2007. Horizontal and vertical distribution of saproxylic beetles (Col., Buprestidae, Cerambycidae, Scolytinae) across sections of forest edges. *Journal of Applied Entomology* 131, 104-114.
- Wimp GM, Wooley S, Bangert RK, Young WP, Martinsen GD, Keim P, Rehill B, Lindroth RL, Whitham TG, 2007. Plant genetics predicts intra-annual variation in phytochemistry and arthropod community structure. *Molecular Ecology* 16, 5057-5069.
- Wittstock U, Kliebenstein DJ, Lambrix V, Reichelt M, Gershenzon J, 2003. Glucosinolate hydrolysis and its impact on generalist and specialist insect herbivores, in: Romeo J (Ed), *Integrative Phytochemistry: from Ethnobotany to Molecular Ecology, Recent Advances in Phytochemistry* 37. *Fourty-second annual meeting of the Phytochemical society of North America, Merida, Yucatan, Mexico*, pp. 101-125.
- Wood SL, Bright DE, 1992. A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Part 2: Taxonomic index. *Great Basin Naturalist Memoirs* 13, 1-1553.

7. Přílohy



obr. 10: Použité lokality: 1 – Kančí obora, 2 – Milovická obora, 3 – NP Podyjí, 4 – Bačov (Velký Osek)

tab. 4: Sekvence použité pro rekonstrukci fylogeneze hostitelů

druh dřeviny	zkratka	GenBank Accession Number
<i>Malus trilobata</i>	MD	DQ863235
<i>Alnus glutinosa</i>	AG	AF327573
<i>Carpinus betulae</i>	CB	AF327579
<i>Prunus avium</i>	PA	AF327586
<i>Prunus mahaleb</i>	PM	AY500761
<i>Quercus cerris</i>	QC	AB124983
<i>Quercus petraea</i>	QP	AF327594
<i>Quercus robur</i>	QR	AB124991
<i>Quercus rubra</i>	QRu	AB124992
<i>Tilia cordata</i>	TC	AF327599
<i>Ulmus laevis</i>	UL	-----
<i>Ulmus minor</i>	UM	-----

tab. 5: Hodnocení HS odchovaných druhů kůrovců. šedě zvýrazněná pole upozorňují na rozpor mezi literárními údaji a pozorovaným stavem. KN – kongenerická dřevina nebyla během pokusu k dispozici.

	N hosts		H index		PDI		Tax. hladina	
	lit	obs	lit	obs	lit	obs	lit	obs
S. carpini	1	1	0.00	0.00	0	0	druh, KN	druh, KN
S. ensifer	2	3	0.09	0.18	3	94	rod	druh
S. kirschii	2	1	0.09	0.00	3	0	rod	druh
S. mali	3	1	0.18	0.00	23	0	čeled'	druh KN
S. multistriatus	2	2	0.09	0.09	3	3	rod	rod
S. intricatus	5	6	0.36	0.45	46	50	rod	rod
S. pygmaeus	2	2	0.09	0.09	3	3	rod	druh
S. rugulosus	3	3	0.18	0.18	23	23	čeled'	čeled'
S. scolytus	3	1	0.18	0.00	3	0	rod	druh
E. tiliae	1	1	0.00	0.00	0	0	druh, KN	druh, KN
X. saxesenii	12	5	1.00	0.36	218	116	polyfág	polyfág
A. dispar	12	2	1.00	0.09	218	92	polyfág	polyfág
X. monographus	6	1	0.45	0.00	96	0	polyfág	druh
T. villifrons	5	2	0.36	0.09	70	2	polyfág	rod
P. kraatzi	2	2	0.09	0.09	3	3	rod	druh
P. vittatus	2	2	0.09	0.09	3	3	rod	rod

tab. 6: Primární data; abundance druhů kůrovců v jednotlivých vzorcích. K – kmen, VE – větve; zkratky názvů dřevin vysvětleny v tab.4.

	Ratzeburg	Eichhoff	Salitzki	Bechstein	Marsham	Ratzeburg	Fabricius	Müller	Fabricius	Panzer	Ratzeburg	Fabricius	Fabricius	Dufour	Eichhoff	Fabricius	
	<i>Scolytus carpini</i>	<i>S. ensifer</i>	<i>S. kirschii</i>	<i>S. mali</i>	<i>S. multistriatus</i>	<i>S. intricatus</i>	<i>S. pygmaeus</i>	<i>S. rugulosus</i>	<i>S. scolytus</i>	<i>Ernoporus tiliae</i>	<i>Xyleborinus saxesenii</i>	<i>Anisandrus dispar</i>	<i>Xyleborus monographus</i>	<i>Taphrorhynchus villifrons</i>	<i>Pteleobius kraatzi</i>	<i>Pteleobius vittatus</i>	total
AG1 K											57		1				58
AG1 VE											305	2			1		308
AG2 K											1						1
AG4						5										1	6
CB1 K	6										18	1		1			26
CB1 VE											7						7
CB2VE	20																20
CB4K						5											5
M1K				114				1008									1122
M1K				21				127									148
PA1K								1			117						118
PA2K								19			142						161
PA2K											58						58
PM1K								141									141
PM1VE								19									19
PM2K								14					1				15
PM2VE								16									16
QC2						2						6	766	7			781
QC3													1				1
QC3						4					19	7	1541	15			1586
QC4											96	8					104
QC4						104											104
QC5						16											16
QC5						12											12
QP1						227											227
QP1						6											6
QP2K						72											72
QP3VE						20											20
QR1 K						746											746
QR1 VE	1					134					3			9			147
QR1 VY						5											5
QR2K						32											32
QR5K						28								71			99
QR2VE						73											73
QR3K						52								6			58
QR6K						2							2	48			52
QR4K						11											11
QRu1K		11				66		1									78
QRu2VE						77											77
TC1 K										13	4						17
TC1 VE										285							285
TC1 VY										52							52

	Ratzeburg	Eichhoff	Salitzki	Bechstein	Marsham	Ratzeburg	Fabricius	Müller	Fabricius	Panzer	Ratzeburg	Fabricius	Fabricius	Dufour	Eichhoff	Fabricius	
	<i>Scolytus carpini</i>	<i>S. ensifer</i>	<i>S. kirschii</i>	<i>S. mali</i>	<i>S. multistriatus</i>	<i>S. intricatus</i>	<i>S. pygmaeus</i>	<i>S. rugulosus</i>	<i>S. scolytus</i>	<i>Ernoporus tiliae</i>	<i>Xyleborinus saxesenii</i>	<i>Anisandrus dispar</i>	<i>Xyleborus monographus</i>	<i>Taphrothychus villifrons</i>	<i>Pteleobius kraatzi</i>	<i>Pteleobius vittatus</i>	total
TC2K						1				19							20
TC2VE										37							37
TC2VY										54							54
TC3K										2							2
TC3VE										16							16
TC3VY										7							7
UL1 K					308		2				28	1			10	3	352
UL1 VE					106		2				5				24	4	141
UL2 K					301		13								2444	671	3429
UL2 VE		1033	4		829		33373				1				1	139	35380
UL2 VY		17			4		518										539
UL3K					27												27
UL3VE					12							5					17
UL4VE				1													1
UM1 K					1058		27		2						18	4	1109
UM1 VE		26			68		3216				1						3311
UM1 VY		1					4		2								7
UM2 K					409		5		8								422
UM2 VE		8			617		221										846
UM3K																	118
UM3VE																	32
UM4K					137		6		41								1071
UM4VE							185										436
	27	1096	4	136	3876	1700	37572	1346	53	485	862	30	2312	157	2498	2479	54633

Bačov
 Kančí obora
 Milovická obora
 Podyjí
 singletoni