

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Klára Dolejšová

Specifické chování vojáků vůči pohlavním jedincům termitů rodu

***Prorhinotermes* (Isoptera: Rhinotermitidae)**

Specific behaviour of soldiers towards reproductives of termite genus

Prorhinotermes (Isoptera: Rhinotermitidae)

Diplomová práce

Školitel: Mgr. Jan Šobotník, Ph.D.

Praha, 2012

Prohlášení:

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

V Praze dne 27. 8. 2012

Klára Dolejšová

Poděkování:

Ráda bych na tomto místě poděkovala především Robertu Hanusovi za jeho podnětné rady a trpělivý přístup při konzultacích. Dále děkuji svému školiteli Janu Šobotníkovi za kritické čtení vznikající práce, jakož i kolegům z ÚOCHB, jmenovitě pak Janě Krasulové. Za konzultace děkuji pedagogům oddělení etologie. Michalovi, Ivaně a Heleně bych chtěla poděkovat za jazykové úpravy, ale především za nekonečnou trpělivost a podporu.

Obsah

Abstrakt	3
1. Úvod a cíle diplomové práce	5
2. Literární přehled.....	7
2.1 Ekologický význam termitů	7
2.2 Systematika, fylogeneze.....	7
2.3 Fosilní záznam	9
2.4 Distribuce, diverzita	9
2.5 Kasty a vývojová stádia, terminologie.....	9
2.6 Typy vývoje	11
2.7 Diferenciace kast.....	12
2.8 Potravní ekologie.....	13
2.9 Reprodukční strategie, zakládání kolonie	15
2.10 Kasta dělníků (pravých, nepravých) a repertoár jejich chování	16
2.11 Kasta vojáků a repertoár jejich chování	18
2.12 Rozpoznávání jedinců	22
2.13 Biologie rodu <i>Prorhinotermes</i>	24
3. Materiál a metodika.....	26
3.1 Podmínky chovu termitů	26
3.2 Použití zkratk.....	26
3.3 Uspořádání etologických pokusů.....	26
3.4 Příprava pokusů před natáčením, záznam chování	29
3.5 Vyhodnocení videonahrávek	30
3.6 Experiment I. Sledování preferencí v antenálním kontaktu ze strany sterilních kast vůči neotenikům v porovnání se sterilními kastami (<i>P. simplex</i> , <i>P. canalifrons</i>)	31
3.7 Experiment II. Sledování preferencí v antenálním kontaktu ze strany sterilních kast vůči neotenikům o známém stáří, sledování změn v chování v čase (<i>P. simplex</i>).....	32
3.8 Analýza dat	33
4. Výsledky	36
4.1 Experiment I.....	37
4.2 Experiment II.....	47
5. Diskuse.....	50
5.1 Kontext a motivace pro zvolenou tematiku	50
5.2 Preference pohlavních jedinců vojáky za situace uměle vyvolané disturbance.....	51
5.3 Rozdíly v preferenci samic a samců ze strany vojáků a pseudergatů	52
5.4 Časová dynamika preference pohlavních jedinců ze strany sterilních kast.....	53
5.5 Mezidruhové srovnání <i>P. simplex</i> a <i>P. canalifrons</i>	54
5.6 Kastovní specificita chemických profilů kutikulárních lipidů.....	55
6. Shrnutí	57
7. Použitá literatura.....	58
8. Přílohy	70

Abstrakt: Kasta vojáka je nejpůvodnější altruistickou kastou termitů, vysoce specializovanou k obraným úlohám v rámci dělby práce v termitích koloniích. Je proto možné u vojáků najít řadu anatomických a behaviorálních adaptací, které chybí u ostatních kast. Cílem této práce bylo ověřit hypotézu, že se v situacích disturbance, simulujících ohrožení hnízda, vojáci přednostně věnují obraně pohlavních jedinců jakožto nejhodnotnějším jedincům v kolonii. U dvou druhů rodu *Prorhinotermes* (*P. simplex* a *P. canalifrons*) jsem proto studovala schopnost vojáků rozpoznávat a selektivně chránit neotenické pohlavní jedince. V souladu s úvodní hypotézou byli vojáci obou druhů v případě disturbance okamžitě schopni rozpoznat pohlavní jedince obou pohlaví a zůstat v jejich blízkosti. V případě druhu *P. simplex* byla nejatraktivnějším jedincem plodná samice, v případě *P. canalifrons* byli neotenici obou pohlaví podobně atraktivní. Pozorovaná preference pohlavních jedinců ze strany sterilních kast (vojáků i pseudergatů) se v mladých koloniích začíná objevovat až v průběhu pohlavního dozrávání neotenických pohlavních jedinců. Kastově specifické chemické profily kutikulárních lipidů podporují uznávanou představu, že k rozpoznávání dochází právě na základě olfaktorických stimulů obsažených v kutikule pohlavních jedinců.

Klíčová slova: termiti, vojáci, eusocialita, altruismus, dělba práce, obrana

Abstract: Soldier caste is the oldest altruistic caste in termites, highly specialized for defensive tasks. Therefore, a number of adaptations in anatomy and behaviour can be observed in soldier, lacking in other termite castes. The aim of this study was to verify the hypothesis that in disturbed groups the soldiers will prefer to stand by and defend the reproductives, the most valuable individuals. Therefore, I studied in two species of the genus *Prorhinotermes* (*P. simplex* and *P. canalifrons*) the ability of soldiers to discriminate neotenic reproductives and provide them with defence. In agreement with the initial hypothesis, the soldiers of both species proved to be able of an instantaneous recognition of reproductives and remained close to them. In *P. simplex*, the neotenic female was the most attractive individual, while in *P. canalifrons*, neotenic of both sexes were equally attractive. The observed preference of reproductives appears to occur only with a certain age of the reproductives in incipient colonies, along with their sexual maturation. Caste specificity of cuticular lipids supports the presumption that the caste recognition is based on olphactoric cues in the cuticle of reproductives.

Keywords: termites, soldiers, eusociality, altruism, division of labour, defence

1. Úvod a cíle diplomové práce

Sociální způsob života je nejnápadnější a nejsofistikovanější evoluční novinkou hmyzu. Zatímco rozmanité podoby společenského chování lze nalézt u celé řady skupin hmyzu, eusocialita (pravá socialita) se vedle termitů objevuje jen v rámci blanokřídlých (Hymenoptera), mšic (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aphidoidea), třásnokřídlých (Thysanoptera) a brouků (Coleoptera). Eusociální společenstva jsou definována reprodukční dělbou práce, překryvem generací a kooperativní péčí o potomstvo (Wilson, 1971; Wilson & Hölldobler, 2005). Eusocialita však není pouhou evoluční hříčkou co do složitosti společenského uspořádání organismů, nýbrž velice úspěšným projektem. Jakkoliv představuje společenský hmyz odhadem pouhé jedno procento všech hmyzích druhů, jeho ekologický význam ve většině suchozemských ekosystémů je klíčový pro opylování, predaci a rozklad rostlinné biomasy. Zejména dvě eusociální skupiny, mravenci a termiti, tvoří dominantní část tropické fauny (Hölldobler & Wilson, 1990; Wilson, 1992). Společenský hmyz, včetně termitů, člověka fascinuje odjakživa – nejstarší záznam o termitech pochází z Indie přibližně kolem roku 1 350 př. n. l. (Snyder, 1956) – a vzhledem ke komplexitě společenstev poskytuje nevyčerpatelné možnosti lidského zkoumání a bádání.

Termiti (dříve všekazi) jsou bezesporu nejstarší eusociální skupinou vůbec (Ware et al., 2010) a od společenských blanokřídlých se v mnoha ohledech liší. V jejich koloniích se nacházejí pohlavní jedinci obou pohlaví (králové a královny), přičemž plně vyvinuté fyzogastrické královny mohou produkovat až desítky tisíc vajíček denně (Darlington, 1982). Ostatní členové kolonie jsou z rozmnožování vyloučeni (někteří permanentně a nevratně, někteří dočasně) a jako pomocníci (*helpers*, angl.) pomáhají v rozmnožování královskému páru či párům. Přímou tak činí dělníci, kteří jej krmí a opečovávají, zatímco vojáci zprostředkovaně tím, že brání hnízdo a chrání tak jeho obyvatele a zdroje před predátory a kompetitory. Rezignací na vlastní reprodukci sice pomocníci přicházejí o přímé genetické zisky v podobě vlastního potomstva, nicméně mají prospěch ve smyslu nepřímého zisku (*indirect benefits*, angl.) v rámci příbuzenské selekce (*Kin selection*, angl.). Dočasně či nevratně sterilní obyvatelé termitích kolonií jsou larvy (nejmladší bezkřídlá závislá stádia), nymfy (brachypterní stádia předcházející imagu), praví či nepraví dělníci, bílí vojáci (*presoldiers*, angl.) a vojáci.

Právě přítomnost vojáků je jedním z nejnápadnějších projevů eusociality termitů. Kasta vojáka vznikla bezesporu pouze jednou jako první altruistická kasta u společného předka všech recentních termitů (Roisin, 2000) a u většiny druhů jsou vojáci sterilní (výjimkou je čeleď Archotermopsidae *sensu* Engel et al., 2009; Myles, 1986B; Thorne & Traniello, 2003). Obdobně je tomu též i u některých dalších eusociálních zástupců hmyzu, jmenovitě dvou rodů třásnokřídlých a dvou čeledí

mšic, u nichž se eusocialita také projevuje přítomností specializovaných obranných morf – vojáků – s omezenou či nulovou plodností.

Termití vojáci diverzifikovali do rozmanitých forem s množstvím anatomických, chemických a behaviorálních adaptací pro obranu zdrojů, hnízda a jeho obyvatel. Nejcennějším předmětem obrany v termití kolonii jsou bezesporu pohlavní jedinci, a to i u druhů, u nichž je možná diferenciací náhradních pohlavních jedinců. Bylo by proto logické a vysoce adaptivní, aby se u vojáků (a ostatních altruistických kast) vyskytovaly takové adaptace, jež by právě pohlavním jedincům zajišťovaly selektivní ochranu. Specifickému chování vojáků vůči jednotlivým kastám byla, oproti jejich dominantní úloze v obraně hnízda jako celku, věnována jen minimální pozornost. Svou diplomovou práci tedy věnuji tomuto fenoménu a kladu si v ní následující otázky:

- Jsou vojáci, jakožto altruistická sterilní kasta s primární funkcí obrany, schopni účinně rozpoznávat pohlavní jedince v situacích disturbance nebo ohrožení?
- Pokud ano, je toto rozpoznání následováno specifickým chováním, které tak v důsledku zajišťuje selektivní ochranu pohlavních jedinců?
- Je možné pozorovat rozdíly v chování vojáků v závislosti na pohlaví pohlavního jedince, v očekávání vyšší selektivní obrany královen jako hodnotnějšího pohlaví?
- Mění se intenzita selektivní obrany v čase, spolu se zvyšující se reprodukční zralostí a plodností pohlavních jedinců?
- Liší se toto chování mezi dvěma druhy rodu *Prorhinotermes*?

2. Literární přehled

2.1 Ekologický význam termitů

Společenský hmyz je ekologicky velmi úspěšný, a to jak ve smyslu ekologické dominance, tak i kolonizačních schopností (Wilson, 1992), a má též zásadní vliv na lidský život – jen těžko lze vyjádřit např. hodnotu včel jakožto opylovačů kulturních i planých rostlin. Evoluční a ekologický úspěch sociálního hmyzu je zřejmý jak v tropických, tak v temperátních ekosystémech. Přibližně jedna třetina živočišné biomasy amazonského deštného pralesa se skládá z mravenců a termitů, jejichž abundance byla odhadnuta na více než 8 milionů mravenců a 1 milion termitů na hektar (Hölldobler & Wilson, 1990). Zatímco mravenci osídlili takřka celou souš, termiti jsou vázáni na teplejší oblasti.

Termiti se živí rostlinnou potravou na celém gradientu od živých pletiv, přes čerstvě odumřelá (dřevo, listový opad, mikroepifyty), po zbytky organických látek v mineralizované půdě (Donovan et al., 2001) a jsou proto v tropických oblastech klíčovou skupinou pro recyklaci živin, pohyb a obohacení půdy. Pomáhají rovněž půdu provzdušňovat a zabraňují její erozi (Eggleton, 2011). Vedlejším produktem metabolismu termitů je metan (2% globální roční produkce) a oxid uhličitý (15% globální roční produkce) (Bignell et al., 1997), zásadním způsobem se tak podílí na koloběhu uhlíku v celosvětovém měřítku. Ne nadarmo jsou proto nazýváni „ekosystémoví inženýři“ (Jouquet et al., 2006). Kromě toho jsou termiti důležitým zdrojem potravy pro mnohé více či méně specializované predátory. Termití hnízda a dutiny ve stromech vytvořené jejich činností poskytují úkryt a hnízdiště ptákům, savcům i jinému hmyzu. Z dosud popsaných téměř 3 000 druhů termitů (Engel & Gross, 2009) jich jen zlomek způsobuje škody na budovách či stavbách (Pearce, 1997).

2.2 Systematika, fylogeneze

Podobnost termitů a švábů je natolik patrná, že je spíše překvapení, že k jednoznačnému zařazení termitů jako vnitřní skupiny švábů došlo až v roce 2007 (Inward et al., 2007A); termiti v současnosti požívají status jedné z nadčeledí švábů (Lo et al., 2007). Vztahy mezi jednotlivými čeleděmi termitů nejsou zcela dořešeny, stejně jako fylogenetické vztahy uvnitř nich. Hlavním důvodem je vysoký stupeň konvergence, která je výsledkem jejich specializovaného způsobu života (Donovan et al., 2000). Revize vztahů mezi jednotlivými čeleděmi termitů na základě analýzy paleontologických dat nově předkládá úpravy fylogenetického stromu sestaveného dříve na základě morfologických a molekulárních studií (např. Donovan et al., 2000; Inward et al., 2007B) (Engel et al., 2009). Z analýz jednoznačně vychází

rod švábů *Cryptocercus* jako žijící sesterská skupina všech termitů a rod *Mastotermes* jako sesterská skupina všech ostatních termitů („Euisoptera“). *Mastotermes darwiniensis* je jediný přeživší zástupce dříve celosvětově rozšířené čeledi Mastotermitidae. Dále byly na základě analýzy navrženy některé nové čeledi, např. „Cratomastotermitidae“ pro nejprimitivnější vymřelé termity, „Archotermopsidae“ pro část rodů původní čeledi Termopsidae, která se rozpadá a v rámci ní zůstává pouze fosilní rod *Termopsis*. Do čeledi „Stolotermitidae“ jsou řazeny reliktní gondwanské rody *Stolotermes* a *Porotermes*. Kosmopolitní čeleď Kalotermitidae je sesterská skupině pojmenované „Neoisoptera“, která je charakterizována přítomností frontální žlázy. „Neoisoptera“ sdružuje čeledi Stylotermitidae, Rhinotermitidae (kosmopolitní, 13 žijících rodů, 380 druhů, z nichž všechny jsou dřevožravé), Serritermitidae (pouze 3 neotropické druhy rodů *Serritermes* a *Glossotermes*), a nejodvozenější a nejdiverzifikovanější čeleď termitů, Termitidae, jež zahrnuje přibližně 80% recentních druhů termitů. V rámci své práce se řídím a uvádím příklady s ohledem na revidovaný stav fylogeneze termitů.

Srovnávací a evoluční studie rodu *Cryptocercus* jsou důležité zejména v debatách o původu termitích adaptací. Charakteristiky, které sdílí s primitivními termity, zahrnují obývání tunelových systémů ve dřevě, způsob obživy (výhradně xylofágní) (Grandcolas & Deleporte, 1996), nebo přítomnost symbiotických střevních bičíkovců, které musí znovu získat po každém svlečení. Stejně jako termity i *Cryptocercus* požívá mrtvých jedinců z důvodu recyklace živin, ale nepoživatelné mrtvoly pohřbívá v nevyužívaných částech galerií (Bell et al., 2007). Tvoří malé subsociální skupiny (monogamie) s biparentální péčí, ve kterých rodiče sdílejí své komůrky/tunelový systém s jednou generací potomků (kolem 20 jedinců). S čeledí Mastotermitidae sdílí některé vlastnosti, např. strukturu samičího reprodukčního systému. Dále sdílí způsob uchovávání bakteriálních endosymbiontů ve specializovaných buňkách tukového tělesa (tzv. mycetocyty), který je společný všem švábům, ale je unikátní mezi termity (Nalepa & Lenz, 2000; Thorne & Carpenter, 1992). Současné rozšíření *Cryptocercus* (Severní Amerika a Východní Asie; Zrzavý, 2008) je pravděpodobně výsledkem pleistocénních a/nebo pliocénních pevninských mostů spojujících Asii a Severní Ameriku (Bell et al., 2007).

Pro shrnutí nejvýznamnějších evolučních trendů termitů lze uvést následující: velikost kolonie se u bazálních termitů pohybuje od pouhých desítek jedinců (např. *Archotermopsis*; Imms, 1920) přes odvozenější početnější stav s desítkami tisíc jedinců (*Prorhinotermes*, *Marginitermes*). *Mastotermes* jakožto morfologicky nejprimitivnější termit vykazuje překvapivě řadu odvozených znaků včetně početných kolonií. U čeledi Termitidae jsou kolonie obvykle velmi početné a pohybují se až ve stovkách tisíc či milionech jedinců v dospělé kolonii. Stejně tak se liší i konstrukce

hnízda, od jednoduchých tunelů až po složité struktury s propracovanou klimatizací, či ontogenetický potenciál jednotlivců, nebo anatomie jednotlivých kast (Grimaldi & Engel, 2005).

2.3 Fossilní záznam

Nejstarší fossilní záznam termitů pochází ze spodní křídy s odhadovaným stářím 137 miliónů let (*Meiatermes*; Delclos & Martinell, 1995). Kupodivu, fossilní záznam čeledi Mastotermitidae, jakožto bazální linie termitů, je znám pouze z pozdního oligocénu. Nejstarší fosílie hnízda termitů z pozdní křídy je přisuzována čeledi Kalotermitidae (Rohr et al., 1986). Včely naproti tomu téměř jistě pochází z poloviny až z konce křídy (Engel, 2001), stáří mravenců je odhadováno na 120 miliónů let (Grimaldi & Engel, 2005). Radiace termitích čeledí je soustředěna do období pouhých 50ti milionů let rané křídy. Čeleď Termitidae je velmi mladá skupina, nejstarší fosílie pochází z eocénu a nejstarší nasutní termit je zachován v jantaru z miocénu. K její diverzifikaci došlo v oligocénu a miocénu a zdá se, že v současné době je čeleď na maximu své diverzity (Grimaldi & Engel, 2005).

2.4 Distribuce, diverzita

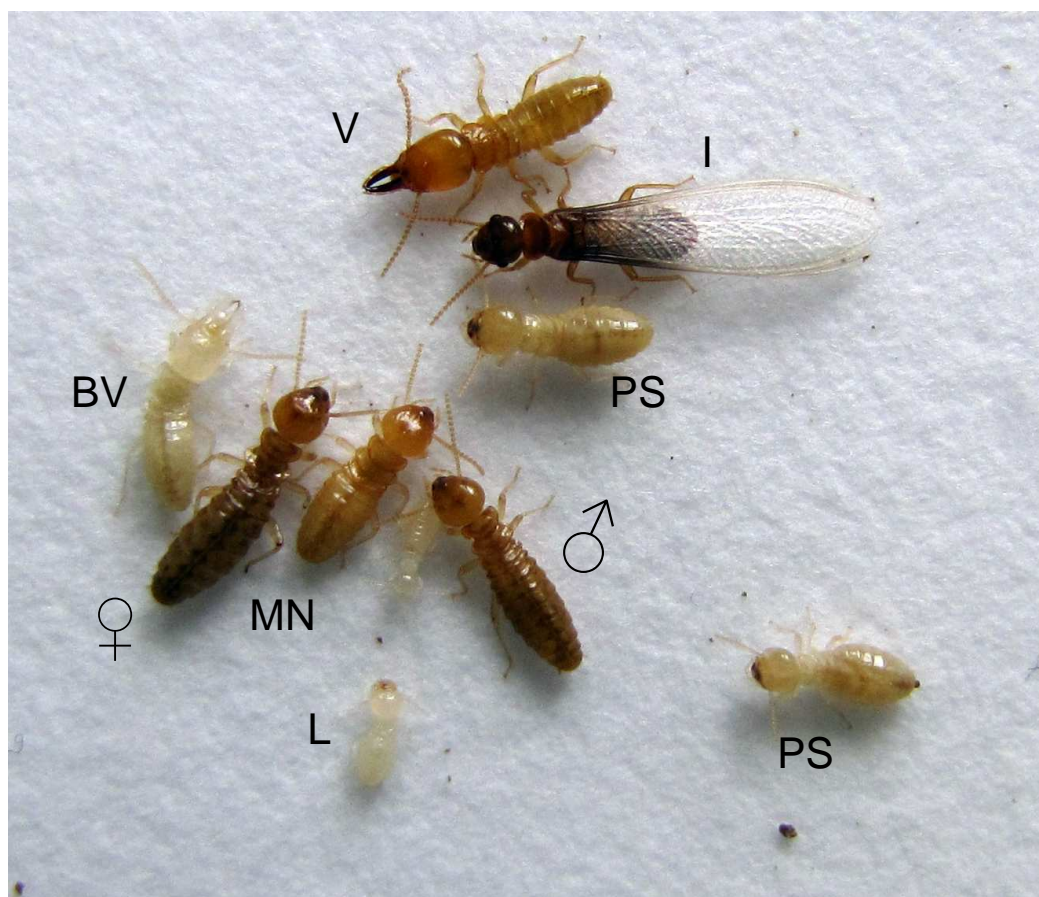
Termiti jsou převážně tropický a subtropický hmyz. Jejich diverzita prudce klesá směrem od rovníku; termiti zcela chybí v oblastech boreálních a arktických (Eggleton, 2000). Oblastí s největším druhovým bohatstvím jsou lesy střední Afriky (povodí řeky Kongo), následované Jižní Amerikou (Amazonie), zatímco lesy Jihovýchodní Asie a Madagaskaru jsou méně bohaté a nejchudší jsou tropy Austrálie (Eggleton, 2000; Davies et al., 2003). Termiti jsou v ekologickém centru mnoha tropických ekosystémů (Wilson, 1992) a mohou dosáhnout značných populačních hustot. Například na jihu Kamerunu jsou termiti jednou z nejpočetnějších skupin členovců (Eggleton et al., 1996; Watt et al., 1997). Z literatury vyplývá, že termiti mohou být řádově početnější než druhá dominantní skupina členovců, mravenci. Je ale třeba zmínit, že termitů abundance je reprezentována méně než 0,01% terestrické druhové diverzity.

2.5 Kasty a vývojová stádia, terminologie

Jako larvy jsou označována nedospělá potravně závislá stádia bez základů křídel. Nymfami se označují nedospělá stádia se základy křídel předcházející imagu (alát, okřídlený jedinec) (Thorne, 1996; Korb & Hartfelder, 2008). Pod pojmem pravý dělník se rozumí jedinec, který v časném stádiu vývoje nevrátne opouští nymfální linii, zatímco nepraví dělníci (pseudergati) opouštějí nymfální linii v pozdějším stadiu ontogeneze, a to dočasně a vratně. Pseudergati vznikají buď stacionárním svlékáním pokročilé larvy, nebo regresivním svlékáním nymfy. Právě takový zpětný vývoj

z brachypterních nymf vyskytující se u termitů je jediný známý příklad přirozené reverzní metamorfózy u hmyzu (Nijhout & Wheeler, 1982). Vojáci se vyvíjejí z dělníků, pseudergatů či larev vždy přes krátkodobé stádium bílého vojáka. Imaga jsou pohlavní jedinci, kteří mají složené oči a plně vyvinutá křídla (alát), která později odvrhují (dealát). Primárními pohlavními jedinci jsou označována imaga opouštějící rodnou kolonii a zakládající kolonii novou. Sekundární pohlavní jedinci se vyvíjejí v rámci mateřského hnízda buď v reakci na osižení (náhradní), nebo jako doplňkoví reprodukční jedinci. Termínem adultoid jsou potom označována imaga rozmnožující se v rámci rodné kolonie, zatímco neotenici jsou nedospělí pohlavní jedinci, kteří se mohou vyvíjet z nymfy (nymfoid, brachypterní neotenik), nebo larválních stádií, dělníků či pseudergatů (ergatoid, pseudergatoid, apterní neotenik) (Myles, 1999).

Důležité je, že všechny výše zmíněné kasty, s výjimkou imag, představují nedospělá stadia (charakterizovaná existencí prothorakální žlázy), byť se může jednat o stadia terminální, neschopná dalšího svlékání (např. vojáci, neoteničtí pohlavní jedinci, u některých druhů též dělníci) (Noirot & Pasteels, 1987).



Obr. 1 Zástupci jednotlivých kast *P. simplex*.

♀ – zralá neoteničtá samice; ♂ – zralý neoteničtý samec; MN – mladý neotenik; I – imago; PS – pseudergat; V – voják; BV – bílý voják; L – larva

2.6 Typy vývoje

Lineární vývojový typ je charakteristický nepřítomností kasty pravého dělníka a nižším počtem nymfálních stádií. Má pouze jedinou linii, která je tvořena několika larválními instary. Z pozdní larvy se vyvíjí první nymfální stádium. Starší larvální stadia jsou označována jako pseudergati, kteří jsou funkčním ekvivalentem dělníků. Lineární ontogenezi najdeme u čeledí Stolotermitidae, Archotermopsidae, Kalotermitidae a Serritermitidae a u bazálních rodů Rhinotermitidae (*Prorhinotermes*, *Termitogeton*, *Psammotermes*) (shrnutí v Roisin & Korb, 2011; Barbosa, 2012; Bourguignon et al., *in press*). U rodů *Prorhinotermes*, *Glossotermes*, *Termitogeton* a *Hodotermopsis* je vývoj základů křídel soustředěn do posledního pre-alátního nymfálního instaru (proneometabolie *sensu* Štys & Šobotník, 1999) a předchozí instary tak tvoří funkční kasty pseudergatů podílející se na pracovních úkolech (Roisin & Korb, 2011). Společenský život imaturních stádií u rodu *Cryptotermes* (Kalotermitidae) je třeba vnímat spíše jako kooperaci než altruismus, protože ztráty individuální zdatnosti (*direct fitness*, angl.) jedinců jsou minimální a téměř všichni mají možnost se individuálně rozmnožovat (Korb, 2007).

S větveným vývojem se setkáváme u čeledí Mastotermitidae, Hodotermitidae, Termitidae a části Rhinotermitidae. Větvený vývoj je charakteristický přítomností kasty pravého dělníka, oproti lineárnímu je rigidnější, méně plastický. K oddělení linie dělníků od nymfální vývojové linie dochází po prvním či druhém larválním svlékání.

Původním stavem je zastoupení obou pohlaví v kastách dělníků a vojáků, jedinou výjimku představuje čeleď Serritermitidae, u které je lineární ontogeneze kombinovaná s unisexualitou (samci) pseudergatů a vojáků (Bourguignon et al., 2009; Barbosa, 2012). U mnoha odvozenějších druhů se vyskytuje sexuální dimorfismus a specializace v rámci jednotlivých kast (subkasty), vůbec nejdiferenzovanější je sociální struktura v rámci Termitidae (shrnutí v Roisin, 2000; Roisin & Korb, 2011). Pohlaví se mezi sebou mohou odlišovat ve velikosti (např. *Nasutitermes arborum*, *Coarctotermes doriae*; Roonwal, 1975), v poměru zastoupení (např. vojáci *Termitogeton*; Parmentier & Roisin, 2003), nebo jedno z nich může zcela chybět (z Termitidae např. *Macrotermes michaelseni*; Darlington, 1986; *Hospitalitermes medioflavus*, Miura et al., 1998; ale též Kalotermitidae: Muller & Korb, 2008; Roux et al., 2009). Pohlavní dimorfismus tak může být základem pro dělbu práce na základě pohlaví, tj. sexuální polyethismus. Mezi druhy ani mezi rody však v tomto ohledu nelze vyvozovat žádné univerzální pravidlo.

2.7 Diferenciace kast

Sociální homeostázi rozumíme schopnost termitích kolonií udržet zastoupení jednotlivých kast v optimálním, druhově specifickém rozmezí. Stanovení rovnováhy je výsledkem působení primer-feromonů jednotlivých kast na ostatní členy mechanismem negativní zpětné vazby. Dosavadní poznatky o vlivu environmentálních faktorů či dostupnosti potravy na diferenciaci kast jsou výsledkem studií na několika málo druzích (*Cryptotermes secundus*; Korb et al., 2003; Korb & Katrantzis, 2004; *Reticulitermes flavipes*, *Coptotermes formosanus*, *Kalotermes flavicollis*, *Nasutitermes exitiosus*; Lenz, 1976). Existují však pozorování systematicky potvrzující schopnost relativně rychlé diferenciace neotenických pohlavních jedinců, především u druhů s lineárním vývojem (*Neotermes*: Nagin, 1972; *Porotermes*: Mensa-Bonsu, 1976; *Kalotermes*: Lüscher, 1961; Soltani-Mazouni & Bordereau, 1987; Kindl & Hrdý, 2005; *Cryptotermes*: Lenz et al., 1982; *Zootermopsis*: Greenberg & Stuart, 1982; Brent & Traniello, 2001A, B, C; Brent et al., 2007), ale i u některých druhů s vývojem větveným (*Reticulitermes*: Watanabe & Noda, 1991; Pawson & Gold, 1996).

U *Cryptotermes secundus* byly dokonce identifikovány geny, které se na diferenciaci neoteniků mohou podílet (resp. jejichž blokaci pomocí RNA interference je diferenciaci neoteniků zabráněno; Korb et al., 2009). Stejně tak existují důkazy svědčící o existenci genů, které dramaticky zvyšují šance nositelů stát se neotenikem (Hayashi et al., 2007; Yamamoto & Matsuura, 2012). Jistý vliv genetických faktorů je při determinaci kasty předpokládán u druhů, u nichž příslušnou kastu zastupuje jedno pohlaví (kapitola 2.6) (Miura & Scharf, 2011).

Jedním z nejprostudovanějších druhů z hlediska sociální regulace a diferenciace kast je *Kalotermes flavicollis*, především zásluhou Martina Lüschera (1961). Pseudergaty se v případě experimentálního odstranění reprodukčního páru začínali vyvíjet v neoteniky již po 24 hodinách (Kindl, 2004), čímž byla potvrzena přítomnost feromonů, jimiž funkční reprodukční jedinci zpětnovazebně inhibují diferenciaci dalších pohlavních jedinců. Počet vyvíjejících se neoteniků je následně siblicidními boji a kanibalismem regulován na optimum (Nagin, 1972). Historicky bylo na feromonovou regulaci vývoje v neoteniky nahlíženo jako na manipulativní chování ze strany funkčních pohlavních jedinců, v současnosti je upřednostňován názor její funkce jako čestné signalizace (*honest signalling*, angl.) informující členy hnízda o přítomnosti funkčních reprodukčních jedinců umožňující jim nejlepší volbu z hlediska inkuzivní zdatnosti (Keller & Nonacs, 1993; Keller & Vargo, 1993). Nicméně v případě bazálních skupin termitů s pseudergaty na místo pravých dělníků (Archotermopsidae, Kalotermitidae a Hodotermitidae) je známo manipulativní chování, jímž kolonie přímo reguluje počet vyvíjejících se okřídlených jedinců.

Členové kolonie okusují a mechanicky poškozují základy křídel a jiné části těla nymfám, které se důsledkem zranění nevyvíjí v imaga, ale podstupují regresivní svlékání a zůstávají tak v rodné kolonii (Imms, 1920; Heath, 1927; Zimmerman, 1983; Myles, 1986A).

Ontogenetický vývoj dělníků ve vojáky je rovněž inhibován (neznámými) primer-feromony (Springhetti, 1970; Bordereau & Han, 1986). K iniciaci vývoje vojáka na endokrinní úrovni dochází zvýšeným titrem juvenilního hormonu v hemolymfě (z mnoha prací např. Hrdý & Křeček, 1972; Wanyonyi, 1974; Howard & Haverty, 1979; Okot-Kobter et al., 1993; Hrdý et al., 2001; Park & Raina, 2004, 2005; Cornette et al., 2008; Elliott et al., 2009). Odhalení role juvenilního hormonu (JH) v diferenciaci kast je výsledkem pozorování vývoje pseudergatů ve vojáky po implantaci *corpora allata* z pohlavních jedinců (*Lüscher, 1958) nebo po aplikaci JH topikálně či v potravě (shrnutí v Howard & Haverty, 1979; Su & Scheffrahn, 1990;). Teoretický model juvenilním hormonem zprostředkované kontroly kastovní diferenciaci u termitů předložili Nijhout a Wheeler (1982). Jejich návrh představuje tři kritická období, ve kterých má JH vliv: v první fázi jsou určovány pohlavní znaky jedince, ve druhé fázi imaginální znaky a ve třetí jsou regulovány znaky vojáka. Na základě výsledků hledání látky působící jako primer-feromon vojáků u *Reticulitermes flavipes* se Tarver et al. (2009) domnívají, že regulující účinky na vývoj vojáků mají terpeny z frontální žlázy. Podobně přisuzovali sekretům frontální žlázy tuto funkci u *Nasutitermes lujae* Lefeuvre & Bordereau (1984) nebo oplachům hlavy vojáků *Cryptotermes secundus* Korb et al. (2003).

2.8 Potravní ekologie

U termitů lze nalézt širokou škálu potravních a hnízdních strategií. Termiti jsou tradičně členěni na „nižší“ (všechny čeledi kromě Termitidae) a „vyšší“ dle jejich střevní mikroflóry. Primitivní skupiny termitů se živí odumřelou dřevní hmotou, s výjimkou čeledi Hodotermitidae, jejíž zástupci žerou převážně bylinný materiál (*harvesting termites*, angl.). Termitidae mají mnohem širší škálu potravy, jako je např. opadanka, listy, suchá tráva, organická vrstva půdy, humus, dřevo v různém stádiu rozkladu, živé dřevo, rostliny, houby nebo mikroepifyty (Bignell & Eggleton, 2000). Jinými slovy, termiti jsou schopni žít se rostlinnými materiály ve všech stádiích dekompozice (Donovan et al., 2001).

Detritovoři jsou živočichové živící se odumřelým organickým materiálem. Mrtvý rostlinný materiál se primárně skládá ze dvou typů polymerů, celulózy (β -propojené molekuly D-glukózy) a ligninu (komplexní polymer na bázi aromatických látek, tzv. fenylypropanoidů). Lignocelulózový materiál je nejhojnější produkt biosféry. Hlavními organismy, které jsou díky příslušným enzymům schopny jej konzumovat,

jsou houby. U hmyzu se vyvinulo hned několik skupin úspěšných detritivorů, které dokážou zpracovávat mrtvý rostlinný materiál, ve většině případů pomocí mutualistických vztahů s bakteriemi, prvoky či houbami. Ačkoliv je střevní mikrobiota termitů značně bohatá a zahrnuje Archebakterie, Eubakterie (včetně proteobakterií, aktinobakterií a spirochet), prvoky a kvasinky (Bignell, 2011; Ohkuma & Brune, 2011), lze vztahy se symbionty rozdělit do tří hlavních kategorií (pojmenovaných podle nejvýznamnější skupiny):

- **Bičíkovci:** Všechny čeledi „nižších termitů“ mají ve střevech bičíkaté prvoky. Tito prvoci náleží do čeledí Oxymonadidae, Devescovinidae, Calonymphidae, Trichonymphidae a Trichomonadidae, které, s výjimkou první, náleží do bazální linie eukaryot – Parabasalia (Ohkuma & Brune, 2011). Prvoci vyžadují prostředí blízké anaerobnímu (Brune & Ohkuma, 2011), proto je inokulace bičíkovci možná pouze proktodeální trofolaxí.
- **Houby:** Zástupci podčeledi Macrotermitinae (Termitidae) pěstují basidiomycetní houby rodu *Termitomyces* (Lefèvre et al., 2006). Proces začíná rychlým průchodem potravy skrz střeva malých dělníků, z jejichž „primárních výkalů“ jsou vybudovány houbové zahrádky. Houba produkuje konidiofory bohaté na živiny, jimiž jsou po smíchání se slinami krmeny závislé kasty.
- **Bakterie:** Ostatní podčeledi v rámci Termitidae ve většině případů ztratily bičíkovce a místo toho mají bohatě členěné střevo (resp. proktodeum), jehož jednotlivé kompartmenty se liší chemo-fyzikálními vlastnostmi (hodnota pH až 11 u hlínožravých termitů, Bignell & Eggleton, 1995; Ohkuma & Brune, 2011) stejně jako složením mikroflóry (Bignell & Eggleton, 2000).

Všechny studované druhy termitů navíc produkují vlastní celulózy (Watanabe & Tokuda, 2010; Eggleton, 2011), v labiální žláze u „nižších termitů“ (Tokuda et al., 2002), v mesodeu u „vyšších termitů“ (Tokuda & Watanabe, 2007; Fujita et al., 2008).

Na základě srovnání se švábem *Cryptocercus*, jakožto sesterskou skupinou všech termitů (Inward et al., 2007A, B; Engel et al., 2009), se zdá být jisté, že hnízdění přímo ve zdroji potravy – dřevě (*one-piece nesters*, angl.; Kalotermitidae, „Termopsidae“) – je primitivní hnízdní strategií. Vzhledem k tomu, že jsou kolonie těchto termitů omezeny na jednotlivé kusy dřeva, jejich populace čítají typicky stovky či tisíce jedinců (Lepage & Darlington, 2000). *Multiple-site nesters* (angl.) představují strategii, kdy termiti stále hnízdí přímo ve zdroji potravy, nicméně nové zdroje potravy jsou schopni kolonizovat do značných vzdáleností (100m nebo více u rodu *Mastotermes*; Goodisman & Crozier, 2002), a to podzemními či povrchovými tunely. Nejedvozenější strategií jsou pak *central-site nesters* (angl.), s centrálním hnízdem

se systémem galerií vedoucími ke zdroji potravy. Zvláštní skupinu představují inkvilíni obývající hnízda jiných druhů (Shellman-Reeve, 1997).

Termiti typicky žijí pouze ve svém systému galerií a chodeb, jen několik druhů je schopno chodit za potravou po povrchu bez omezení. Některé takové druhy živící se mikroepifyty mají tmavé tělo, které je chrání před ultrafialovým zářením (v Jižní Americe *Constrictotermes*, v Jihovýchodní Asii *Hospitalitermes* a další), jiné druhy jsou nepigmentované a pak svou potravu, listy travin nebo listový opad, sbírají především v noci (např. Hodotermitidae, Termitidae: Syntermitinae: *Syntermes*; Lima et al., 2000; Traniello & Leuthold, 2000).

2.9 Reprodukční strategie, zakládání kolonie

Nová kolonie může být založena různými způsoby. Zdaleka nejčastější způsob je rojení, při kterém typicky velké množství okřídlených imag (alátů) opouští najednou mateřskou kolonii. Nástup rojení úzce souvisí s klimatickými podmínkami, které synchronizují kolonie jednotlivých druhů ke kolektivnímu rojení a umožňují tak tvořit outbrední páry. U tropických druhů se vyskytuje obvykle na začátku období dešťů, kdy bývají klimatické podmínky optimální, zároveň jde o adaptaci usnadňující podzemním druhům tvorbu hnízda. Konkrétní doba rojení, často i hodina, je druhově specifická. V případě nevhodných podmínek může být rojení dočasně odloženo (Lepage & Darlington, 2000). Vzdálenost, kterou jedinci během letu urazí, je většinou jen několik set metrů. Poté odlamují svá křídla (dealace) v predeterminovaném švu na bázi křídel a hledají partnera. Jsou to obvykle samice, kdo vylučuje pohlavní feromony z tergálních, sternálních či posteriorních sternálních žláz (Bordereau & Pasteels, 2011). Po setkání obvykle následuje tzv. *tandem running* (angl.), pohyb dvojice vedený samicí ke zdroji potravy, v němž se královský pár usazuje. Po uzavření vstupu se primární královský pár páří (královská komůrka, kopulárium). Kopulárium je výchozím bodem růstu nové kolonie a uzavřenost v něm často zajišťuje celoživotní monogamii (takto především u Termitidae, většina „nižších termitů“ tvoří náhradní či doplňkové pohlavní jedince, kteří jsou obvykle volně pohybliví, viz níže). Pouze výjimečně zakládá kolonii větší počet jedinců. Více primárních královen obývajících společné hnízdo bylo pozorováno v koloniích některých druhů Termitidae (Thorne, 1982A; Roisin & Pasteels, 1986; Roisin, 1987). U takových druhů může být polygynie adaptivně výhodná v rychlosti růstu kolonie v počáteční fázi (Thorne, 1982B). Jako sekundární polygynie je nazýván stav, kdy je primární královna nahrazena několika doplňkovými samicemi rozmnožujícími se v rámci rodného hnízda (Thorne, 1982A). Vajíčka jsou ukládána buď jednotlivě, ve skupinách, nebo v ohromných množstvích, v počtu až 90 000 denně u královen termitů *Odontotermes obesus* (Grimaldi & Engel, 2005). Je však pravděpodobné, že

tato vysoká míra není udržována celoročně, ale je sezónní. Variabilita v počtu ovariol u sociálního hmyzu je podivuhodná, v rámci druhu je téměř konstantní, mezi druhy se však značně liší. Tělo primárních reprodukčních jedinců je normálně dobře sklerotizované, u fyzogastrických královen s hypertrofovanými vaječníky je abdomen zvětšený díky pružným intersegmentálním membránám a sklerotizované jsou tak jen původní tergity a sternity. Abdomen může být zvětšený až na 500 – 1 000% své původní velikosti (Gullan & Cranston, 2005), přičemž bylo potvrzeno, že produkce vajíček je korelována s váhou samice (Thorne, 1982A; Roisin & Pasteels, 1986). První snůška obsahuje obvykle malý počet vajíček, další vajíčka se objevují až ve chvíli, kdy je první kohorta potomstva schopná se o sebe postarat a nakrmit královnu. V časně fázi vznikající kolonie se vyvíjí hlavně dělníci, vojáci potřební na obranu kolonie se většinou diferencují později. Královna je v hnízdě zpravidla obklopena řadou dělníků, opečovávána a chráněna před každodenními riziky. Primární královský pár může žít po dlouhou dobu (i desítky let) (Keller, 1998; Thorne et al., 2002).

U „nižších termitů“ se často vyvíjí sekundární neoteničtí pohlavní jedinci, neotenie byla pozorována u více než 60% jejich druhů (Myles, 1999). U „vyšších termitů“ se neotenicí objevují ojediněle, sekundární pohlavní jedinci, pokud se vyvíjí, jsou častěji adultoidi. Doplnkoví pohlavní jedinci mohou u některých druhů zajišťovat zakládání nových kolonií pučením (*budding*, angl.; např. Roisin & Pasteels, 1986). Mateřská hnízda takových druhů jsou obvykle rozptýlená a skupiny jedinců mohou být více či méně izolované od zbytku kolonie. Tělo neoteniců je méně sklerotizované než tělo primárních pohlavních jedinců a obvykle vykazuje podstatně nižší stupeň fyzogastrie.

2.10 Kasta dělníků (pravých, nepravých) a repertoár jejich chování

Kasta dělníků (či pseudergatů) je v koloniích nejpočetněji zastoupenou skupinou. U většiny druhů je tělo dělníka slabě sklerotizované. Dělníci zajišťují všechny hlavní potřeby kolonie. Staví hnízda a udržují jejich mikroklima, shání a tráví potravu, krmí závislé kasty, budují systém galerií ke zdrojům potravy a v případě potřeby aktivně brání teritorium. Výměna potravy (trofolaxe) může být anální (proktodeální) nebo orální (stomodeální). Zatímco druhá je univerzálně přítomná, první se vyskytuje jen u „nižších termitů“. Anální tekutina obsahuje symbionty, produkty trávení a nestrávené části potravy. Stomodeální trofolaxe se skládá ze slin a obsahu volete (Suárez & Thorne, 2000).

Zásadní součástí behaviorálního repertoáru termitů je olizování (*grooming*, angl.) sloužící k „hygieně“ v rámci kolonie, jakož i k výměně rekogničních faktorů mezi členy society (viz níže). Jak bylo zjištěno, slouží též k odstraňování ektoparazitů

či patogenů. Expozice entomopatogenní houbě *Metarhizium anisopliae* vyvolává u termitů specifické chování včetně produkce specifického alarmu. *Zootermopsis angusticollis* reaguje na vystavení patogenu zvýšením intenzity olizování, čímž spory eliminuje (Rosengaus et al., 1998, 1999A, 1999B), zatímco *Reticulitermes flavipes* se shlukuje kolem infikovaných jedinců, které následně usmrcuje a pohřbívá (Myles, 2002). Takové chování chrání kolonii před šířením patogenu. Ačkoliv se rozdělování úkolů vyskytuje u všech hlavních skupin sociálního hmyzu, přítomnost kasty, která pomáhá při obraně proti chorobám, je omezena na termity a mravence. Rosengaus a její kolegové se proto domnívají, že tato výhoda skupinového života mohla být významná v evoluci sociálního chování u termitů.

Nelze opomíjet funkci dělníků v obraně kolonie, kam patří mimo jiné i schopnosti rychle opravovat poškozené části hnízda. V případě přímé konfrontace s vetřelcem se pak nejčastěji brání kousáním. Zvláštní adaptace dělníků k obraně lze pak najít u těch druhů, kde došlo k sekundární ztrátě vojáků. Mezi takové patří např. defekace (*Skatitermes*, *Labiotermes*), či vzácnější abdominální dehiscence (ruptura tělesné stěny a potřísnění oponenta obsahem střev) nebo autothyse, při které dochází k protržení rezervoáru specifické obranné žlázy (Mill, 1984; *Ruptitermes*, Costa-Leonardo, 2004; *Neocapritermes taracua*, Šobotník et al., 2012).

2.10.1 Polyethismus

U dělníků obecně mladší věkové kategorie zajišťují činnosti v hnízdě, zatímco starší vykonávají spíše nebezpečnější úkoly spojené s obstaráváním potravy (věkový polyethismus). Přestože nejnápadnější je dělba práce u „vyšších termitů“ (*Macrotermes*: např. Badertscher et al., 1983; Hinze & Leuthold, 1999; Hinze et al., 2002; *Nasutitermes*: Jones, 1980), věkový polyethismus byl pozorován i u „nižších termitů“, např. *Reticulitermes* (Crosland et al., 1997; Crosland & Traniello, 1997). V případě rodu *Zootermopsis* Traniello & Rosengaus (1997) polyethismus vylučují, vzhledem k hnízdní strategii (*one-piece*), starší práce (Howse, 1968) u jiného druhu dělbu práce v závislosti na stáří popisuje. U *Neocapritermes taracua* bylo zjištěno, že dělníci s přibývajícím věkem přebírají obranné kompetence (Šobotník et al., 2012). S kombinací pohlavního a věkového polyethismu se lze setkat u druhu *Hospitalitermes medioflavus* (Miura et al., 1998), u nějž samci představují malé dělníky, samice představují střední a velké dělníky podílející se na obstarávání potravy (v závislosti na věku). Malí dělníci *Coptotermes heimi* (Pajni & Arora, 1990) jsou samci, soustřeďující se na opravy galerií a činnosti uvnitř kolonie. Velcí dělníci jsou samice podílející se na činnostech mimo hnízdo, obstarávání potravy aj. Opačně (co do pohlaví) je tomu u *Macrotermes michaelseni* (Okot-Kotber, 1981).

2.11 Kasta vojáků a repertoár jejich chování

Kasta vojáků u termitů představuje první altruistickou kastu, která chybí jen u několika odvozených linií, u kterých došlo k sekundární ztrátě vojáků a obranné strategie převzali dělníci. Členům terminální a zároveň sterilní juvenilní kasty vojáka vždy předchází instar bílého vojáka (*presoldier*, angl.) (Roisin, 2000; Roisin & Korb, 2011). Hlavní funkcí vojáků je obrana hnízda a ochrana členů kolonie před predátory a/nebo inter- či intraspecifickými kompetitory (Thorne & Haverty, 1991; Roux & Korb, 2004). Vojáci též často hrají úlohu skautů – vyhledávačů potravy (viz Traniello, 1981; Miura & Matsumoto, 1998; Rupf & Roisin, 2008), mohou rovněž evakuovat vajíčka do bezpečí v případě disturbance (Hanus et al., 2005). Vůbec nejčastějšími predátory termitů jsou mravenci a právě s touto skupinou „závodí ve zbrojení“. V obranných strategiích využívají vojáci termitů anatomické i behaviorální adaptace a představují bezesporu morfologicky nejdiferencovanější kastu termitů, která může být i v rámci jednoho druhu reprezentována dvěma či dokonce třemi subkastami. Proporce vojáků je druhově specifická, vykazuje však sezónní změny a je též ovlivněna dalšími environmentálními faktory (např. dostupnost potravy, stáří a zdatnost kolonie). Proporce vojáků v kolonii je nižší u hlínožravých termitů, sekundárně byla kasta vojáků ztracena u *Anoplotermes*-group (Termitidae: Apicotermiinae) a nezávisle u rodů *Invasitermes*, *Protohamitermes* a *Orientotermes* (Termitidae: Termitinae) (Ahmad, 1976; Miller, 1984; Noirot & Darlington, 2000; Roisin & Korb, 2011). Druhy termitů, které shání potravu nad povrchem země, se vystavují vyšší míře predace než druhy, které za potravou chodí podzemními systémy galerií. Můžeme tedy vidět řadu adaptivních rozdílů podle ekologie různých skupin. Jinými slovy, podíl vojáků v kolonii se značně liší, a to nejen mezi ekologickými strategiemi, ale i uvnitř nich (dřevožraví: *Nasutitermes* i více než 25% vojáků, řada Kalotermitidae méně než 1%; Roisin & Korb, 2011).

2.11.1 Mechanická obrana

První linii obrany představuje skrytý způsob života termitů, hnízdo samotné a jeho architektura, z funkčního hlediska tedy zastupuje pasivní obranu. Mnohá hnízda jsou skrytá pod zemí nebo uvnitř stromů, jen s několika vchody, které jsou snadno ubránitelné. Exponovaná hnízda, např. termitů žijících v savanové zóně, mají často zesílené stěny. Aktivní obranu hnízda zabezpečují především vojáci, ale i dělníci jsou vůči vetřelcům vysoce agresivní (Thorne, 1982C). Speciálního významu nabývají při obraně u hlínožravých druhů (z nichž značná část je bez vojáků) a při vnitrodruhových konfliktech druhů s převažující chemickou obranou – kvůli specifickým detoxikačním mechanismům (Spanton & Prestwich, 1982) jsou v těchto konfliktech vojáci takřka bezcenní. Kasta vojáků je k obraně přizpůsobená

morfologicky i behaviorálně (Prestwich, 1984; Scholtz et al., 2008; Šobotník et al., 2010C). Hlavová kapsule je zvětšená, sklerotizovaná, primárně nese silně hypertrofované mandibuly sloužící k mechanické obraně. Odvozenější způsob využití mají luskací vojáci (*snapping soldiers*, angl.; pouze Termitidae: Termitinae), jejichž mandibuly jsou prodloužené a při souboji se do sebe zaklíní a napnou, po stimulaci terminální sety dojde k přeskoku mandibul a jednorázovému uvolnění elastické energie (Deligne et al., 1981). U některých druhů jsou navíc mandibuly asymetrické a uvolněný tlak vede k prudkému pohybu pouze pravé mandibuly (např. *Capritermes*, *Planicapritermes*, *Neocapritermes*). Dalším typem mechanické obrany je tzv. fragmóza, při níž jsou vojáci vybaveni krátkými mandibulami (pro pevné ukotvení ve stěně galerie) a silně sklerotizovanou hlavou, kterou galerii zablokují. S takovou strategií se setkáváme u primitivních termitů z čeledi Kalotermitidae (např. u rodů *Cryptotermes*, *Rugitermes*; shrnuto v Roisin & Korb, 2011), ale též u Termitidae (*Cephalotermes*, *Rostritermes*, *Microcerotermes*, *Cubitermes*; Prestwich, 1984; Noirot & Darlington, 2000) či Rhinotermitidae (*Reticulitermes speratus*; Matsuura, 2002).

2.11.2 Chemická obrana

K obraně slouží vojákům termitů tři hlavní exokrinní žlázy, labrální, labiální a především frontální. Labrální (cibariální) žláza má obrannou funkci u vojáků Macrotermitinae, *Glossotermes* (Šobotník et al., 2010B) a předpokládá se též u Syntermitinae. Labiální žlázy mají obrannou funkci u všech vojáků a u některých dělníků (Šobotník et al., 2012). Frontální žláza představuje apomorfii nejodvozenějších čeledí Rhinotermitidae, Serritermitidae, Termitidae a je přítomná u vojáků, imag (Šobotník et al., 2010A), ale i u některých dělníků (Šobotník et al., 2010D). Frontální žláza je nepárová struktura na povrch ústící fontanelou (frontální pór) a u některých druhů může její rezervoár zabírat i většinu abdomenu, např. u řady Rhinotermitidae (*Coptotermes*, *Prorhinotermes*, malí vojáci Rhinotermitinae). Způsobů, jakým vojáci sekrety žlázy aplikují na útočníka, je několik. Mohou být uvolňovány společně s mechanickým útokem mandibulami, nebo být natírány kartáčkem na konci labra, či být vystřikovány jako v případě nasutních vojáků. Ti mají čelisti zakrnělé, hlavu protaženou v rostrum hruškovitého tvaru s fontanelou na jeho špičce (Nasutitermitinae; Noirot & Darlington, 2000). Jinou strategií jsou případy, kdy dochází k ruptuře obranné žlázy (autothyse) s lepkavým a/nebo jedovatým obsahem (frontální žláza vojáků Serritermitidae, Termitidae: Termitinae: *Globitermes sulphureus*, *Dentispicotermes*; Prestwich, 1984; Noirot & Darlington, 2000; Šobotník et al., 2010B). Sekret frontální žlázy obsahuje nejrůznější látky, např. uhlovodíky, mono-, seskvi- a diterpeny, alkoholy, mastné kyseliny, ketony a mnoho jiných tříd látek (Prestwich, 1984; Šobotník et al., 2010C).

2.11.3 Šíření poplachu

Předpokladem účinné obrany společenského hmyzu je komunikace v případě ohrožení, vyvolávání poplachu. Obecný alarm je vyvoláván akusticky vibracemi, šířícími se substrátem, nebo chemicky poplašnými feromony z frontální žlázy. Jako specifický alarm je pak označován přímý fyzický kontakt jedinců, sloužící k iniciování agresivního chování a následování po stopě ke zdroji disturbance (Stuart, 1963; Kettler & Leuthold, 1995). Tělní vibrace jsou rozšířené a jsou pozorovány u všech kast. Vibrace, které mohou být doprovázeny poklepáváním hlavou nebo abdomenem proti podlaze či stropu galerie, jsou u termitů vnímány senzory na tibiích, tzv. subgenuálními orgány (Stuart, 1963; Howse, 1964, 1965; Kirchner et al., 1994). U primitivních termitů jako *Zootermopsis* či *Kaloterme*s jsou to pouze jednotlivci vyskytující se v blízkosti disturbance, kteří vyvolávají poplach (Stuart, 1988; Kirchner et al., 1994), kdežto u odvozených druhů (např. *Pseudacanthotermes*, *Macrotermes*) je komunikace složitější a je omezena na vojáky. Vibrace u nich vyvolávají okamžitou reakci a pozitivní zpětnou vazbou se tak alarm rychle šíří mezi další vojáky (Stuart, 1988; Connétable et al., 1999; Röhrig et al., 1999). Některé studie přisuzují vibracím, které jsou zřetelně slyšitelné (např. u některých zástupců *Macrotermitinae*), nejen funkci alarmu v rámci kolonie, ale i funkci aposematickou, tedy varovných signálů směřovaných vetřelci (Röhrig et al., 1999). Podobné vibrační pohyby slouží k šíření alarmu mezi rodinnými příslušníky i u švábů *Cryptocercus* (Bell et al., 2007). V jiné funkční souvislosti byly vibrační signály popsány u *Cryptotermes domesticus*, jenž rezonanční frekvenci substrátu využívá k posouzení velikosti potravního zdroje (Evans et al., 2005). Chemický poplach vyvolávají látky produkované frontální žlázou. Poplašné (alarm) feromony jsou těkavé, nepolární sloučeniny, které se snadno šíří po celé agregaci a tvoří koncentrační gradient směrem od zdroje signálu. Existuje řada prací popisující chemické látky frontální sekrece, avšak studií popisujících a biologicky testujících konkrétní složky s poplašnou funkcí je málo. Mezi popsány alarm feromony jsou monoterpeny α -pinen, limonen a seskviterpen α -farnesen (shrnuto v Costa-Leonardo et al. 2009; Šobotník et al., 2010C). Reakce na alarm feromon se v zásadě liší u různých kast, vojáky jeho zdroj atrahuje, zatímco u ostatních vyvolává útek (Šobotník et al., 2008A, B).

2.11.4 Iniciace obstarávání potravy

Vojáci mohou mít kromě obranné funkce i důležitou roli při organizování vyhledávání a obstarávání potravy (*scouting*, *foraging*, angl.). Vojáci *Nasutitermes costalis* tvoří skupiny skautů hledající zdroje potravy a o umístění potravy poté informují ostatní členy kolonie (Traniello, 1981). Obstarávání potravy u *N. costalis* lze rozdělit do tří fází, v nichž každá vyžaduje komunikaci uvnitř a/nebo mezi kastami. Při objevení

nového zdroje potravy vojáci nejprve přivolávají další vojáky, aby zajistili odpovídající obranu, v další fázi přivolávají v hojném počtu i dělníky. Mezikastovní komunikace je založena na chemických signálech, jež produkují jak dělníci, tak vojáci. Takovou látkou je stopovací feromon produkovaný sternální žlázou, kterým si termity značí cestu při hledání potravy. Nábor dalších jedinců pak závisí na kvantitě uvedeného feromonu. Objem sternální žlázy se liší u vojáků a dělníků, velcí dělníci *Nasutitermes costalis* mají podstatně větší objem této žlázy než vojáci (Traniello, 1981). Za regulací dělby práce při shánění potravy zřejmě stojí kastovní rozdíly ve vnímání feromonu. Podobné chování při obraně a obstarávání potravy bylo pozorováno i u *Nasutitermes corniger* a *N. ephratae* (Traniello, 1981). U těchto druhů se hledání potravy účastní velcí dělníci, kteří jsou doprovázeni vojáky. Podobnou strategii pozorovali i Miura a Matsumoto (1998) u dvou druhů *Hospitalitermes*. Tyto druhy mají trimorfní dělníky, z nichž každý typ má při obstarávání potravy svou funkci. Velcí dělníci slouží jako „nosiči“ (*carriers*, angl.) potravy v počátečních fázích obstarávání potravy, zatímco střední přebírají tuto funkci později. Malí dělníci mají funkci „kousačů“ (*gnawers*, angl.). Při studiu potravního chování *Prorhinotermes inopinatus* (Rupf & Roisin, 2008) bylo pozorováno, že se vojáci s pseudergaty při vyčerpání zdroje vydávají na průzkum okolí a v případě úspěšného nalezení nového zdroje potravy se kolonie či její část s neoteniky přesune. *Prorhinotermes* má, oproti zbývajícím skupinám postrádajícím pravou dělnickou kastu (tj. Kalotermitidae, Archotermopsidae), poměrně početnější kastu vojáků, navíc s účinnou chemickou obranou (Quennedey & Deligne, 1975; Piskorski et al., 2007). Pohyb a přesun pohlavních jedinců po exponovaných stezkách je značně neobvyklý a byl pozorován jen v několika případech, kdy se přesouvala celá kolonie (např. Noirot et al., 1986).

2.11.5 Transport vajíček v případě disturbance hnízda

U druhu *Prorhinotermes simplex* a *P. inopinatus* (Hanus et al., 2005) bylo pozorováno jiné adaptivní chování vojáků, jež bylo dříve přisuzováno pouze dělníkům. V případě narušení hnízda vojáci zůstávají nebo se přemisťují do místa disturbance bránit kolonii. Pokud při exploraci v okolí narušení narazí na exponovaná vajíčka, snaží se je z odhalených míst přenášet do nepoškozených částí hnízda, a to buď sami, nebo s pomocí pseudergatů čekajících u vstupu. K manipulaci s vajíčky přitom nevyužívají mandibuly, nýbrž maxily a/nebo labium. Popsané chování má značnou adaptivní hodnotu zajišťující záchranu vajíček, aniž by byli pseudergati vystaveni přímému ohrožení.

2.11.6 Polymorfismus a polyethismus v kastě vojáků

Jak již bylo výše zmíněno, mezi vojáky, i v rámci jednoho druhu, můžeme najít několik morfologicky a behaviorálně odlišných forem. Morfologické rozdíly mohou spočívat v rozdílném výchozím instaru, resp. kasty, ze které se vojáci vyvíjí, nebo v pohlaví. Polymorfismus je nejnápadnější mezi odvozenými Rhinotermitidae a Termitidae, u nichž je propracovanější a diverzifikovanější dělba práce. V rámci Rhinotermitidae se dimorfní vojáci vyskytují např. u rodu *Schedorhinotermes*. Malí vojáci jsou vybaveni chemickými zbraněmi, jsou známí svou participací při vyhledávání potravy a na obraně dělníků při jejím obstarávání, zatímco velcí vojáci používají k obraně své velké mandibuly a zůstávají spíše v hnízdě (Watson, 1969; Kaib & Ziesmann, 1992; Acda, 2007). Podobně je tomu u většiny podčeledi Rhinotermitinae (např. *Dolichorhinotermes*; Engel & Krishna, 2007), nebo v rámci Macrotermitinae, příkladem je *Pseudacanthotermes* (Connétable et al., 1999; Plasman et al., 1999), či značně studovaný *Macrotermes* (*M. subhyalinus*, *M. bellicosus*) (Sieber & Leuthold, 1981; Darlington, 1986; Kettler & Leuthold, 1995; Sugio, 1995; Jmhasly & Leuthold, 1999A, B; Affolter & Leuthold, 2000; Noirot & Darlington, 2000; Traniello & Leuthold, 2000). U Nasutitermitinae je polymorfismus a polyethismus u vojáků taktéž častý. Velcí vojáci *N. exitiosus*, stejně jako malí, participují při obstarávání potravy. V případě ohrožení brání jen malí vojáci, velcí se útoků neúčastní, pouze šíří alarm mezi členy kolonie (Kriston et al., 1977). Jediný případ věkového polyethismu u vojáků popisuje Konate et al. (2000).

2.12 Rozpoznávání jedinců

Schopnost termitů rozlišovat příslušníky vlastní kolonie (*nestmate*, angl.) od cizinců je pro soudržnost a obranu hnízda nezbytnou záležitostí. Pro shrnutí dané problematiky odkazují na svou bakalářskou práci (Dolejšová, 2009). Hlavní úlohu v rozpoznávacích procesech mají kutikulární lipidy (Haverty & Thorne, 1989; Bagnères et al., 1991; Clément & Bagnères, 1998; Kaib et al., 2004; Howard & Blomquist, 2005). Existuje řada studií dokládajících schopnost rozpoznávání u termitů; početné jsou behaviorální testy agresivity vůči příslušníkům jiných druhů (Springhetti & Amorelli, 1982; Thorne, 1982C; Haverty & Thorne, 1989; Bagnères et al., 1991, 1998), či nepřibuzným konspicivním jedincům (Levings & Adams, 1984; Binder, 1988). K jednoznačnému potvrzení funkce kutikulárních lipidů v rozpoznávacích procesech přispělo zjištění shodného složení profilu termitofilů s profilem hostitele (Howard et al., 1980; Howard et al., 1982). Experimentální oplachy jedinců a impregnace kutikulárními lipidy jiného druhu prováděli např. Takahashi & Gassa (1995) s potvrzením kutikulárních lipidů jako rekogničních faktorů. Profily kutikulárních lipidů jsou geneticky podložené (Adams,

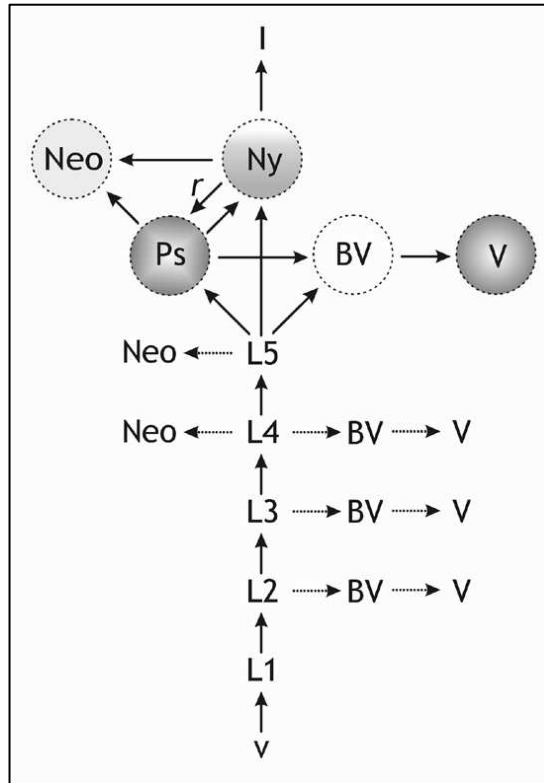
1991; Husseneder et al., 1998), výsledný chemický podpis (koloniální pach, *colony odor*, angl.) však může být modifikován např. na základě rozdílných potravních zdrojů (Bagine et al., 1994; Haverty et al., 2000). Ojedinělé jsou práce začleňující další faktory (potravní zdroje: Florane et al., 2004; střevní mikrobiota: Matsuura, 2001; Kirchner & Minkley, 2003).

Mechanismus rozpoznávání je založen na rozdílech ve složení kutikulárních lipidů. Z hlediska rozpoznávání jsou nejvýznamnější uhlovodíky nenasycené a/nebo větvené (Clément & Bagnères, 1998; Howard & Blomquist, 2005). Zatímco rozdíly mezidruhové jsou kvalitativní, rozdíly mezi koloniemi a kastami téže kolonie jsou pouze kvantitativní (Haverty et al., 1996; Bagnères et al., 1998; Howard & Blomquist, 2005). V poslední době se podařilo objevit látky specifické pro pohlavní jedince a to nejen mezi kutikulárními uhlovodíky. Zcela zásadní je přínos výzkumného týmu Kenjiho Matsuury, kterému se podařilo najít a identifikovat látky n-butyl-n-butyrát a 2-metyl-1-butanol u *Reticulitermes speratus* (Matsuura et al., 2010; Matsuura, 2012) a otestovat jejich funkci jako královského feromonu, který inhibuje vývoj sekundárních pohlavních jedinců (první identifikovaný primer-feromon termitů). Podobně identifikovali u *Nasutitermes takasagoensis* látku fenyletanol (Himuro et al., 2011), v tomto případě však zatím bez přímého biologického otestování účinku. U druhů *Cryptotermes secundus* (Weil et al., 2009) a *Zootermopsis nevadensis* (Liebig et al., 2009) byly nalezeny specifické kutikulární uhlovodíky pohlavních jedinců. V případě *Zootermopsis* byly identifikovány 4 látky (alkadieny a alkatrieny) přítomné u pohlavních jedinců obou pohlaví, u *Cryptotermes* bylo identifikováno několik látek specifických pro neotenickou samici (především alkeny, větvené alkany). Jejich relativní proporce koreluje s vývojem gonád, což naznačuje, že jejich exprese může souviset se signalizací fertility, reprodukčního statutu těchto jedinců. Domnívají se, že mohou sloužit jako feromon-spouštěč (*releaser pheromon*, angl.), iniciující opečovávateľské chování vůči reprodukčním jedincům, nebo jako primer-feromon inhibující vývoj gonád u nereprodukčních jedinců. Hanus et al. (2008) se zabývali studiem kutikulárních lipidů u *Prorethinoxenus*, jehož výsledkem bylo rozlišení sterilních a pohlavně aktivních jedinců na základě rozdílů v profilech. Jednotlivá pohlaví se ale na základě kutikulárních lipidů rozlišit nepodařilo. Později (Hanus et al., 2010) identifikovali ve vodních opláších neoteniků tří druhů termitů pohlavně specifické látky proteinové povahy, jejichž kvantita koreluje s věkem a reprodukčním statutem pohlavně aktivních jedinců. Uvedené práce jsou tak úvodem a motivací k dalšímu studiu při hledání jednoznačných odpovědí na otázky problematiky signalizace fertility a inhibičních schopností aktivních pohlavních jedinců.

2.13 Biologie rodu *Prorhinotermes*

Rod *Prorhinotermes* náleží tradičně do čeledi Rhinotermitidae, v rámci které je pro řadu unikátních znaků (primitivních i odvozených) v biologii, anatomii či chemické ekologii vyčleňován do samostatné podčeledi Prorhinotermitinae (Quennedey & Deligne, 1975). Rod sdružuje 18 druhů s cirkumtropickým rozšířením, které se vyskytují na ostrovech a jen vzácně na pevninách, což poukazuje na jejich vynikající disperzní schopnosti a zároveň možná nízkou kompetiční zdatnost. Jejich stanoviště jsou nejčastěji mangrovy a příbřežní oblasti. *Prorhinotermes simplex* se vyskytuje od Floridy, přes Kubu, Jamajku po Puerto Rico (Thompson & Snyder, 1920; Scheffrahn et al., 2003), *Prorhinotermes canalifrons* je rozšířen v oblasti Indického oceánu, *Prorhinotermes inopinatus* se vyskytuje na Papui a přilehlých ostrovech. Další druhy jsou rozšířené v Jihovýchodní Asii, odkud také *Prorhinotermes* pravděpodobně pochází (Emerson, 1955). Z hlediska hnízdní ekologie byl rod historicky řazen do skupiny „one-piece“ (Noirot & Darlington, 2000). Jejich kolonie jsou typicky v jednom kusu dřeva, ale v případě nedostatku potravy se vojáci a dělníci mohou vydávat do okolí hledat nový zdroj, do kterého se kolonie nebo její část posléze přesune (Rupf & Roisin, 2008). Rod *Prorhinotermes* nemá pravou kastu dělníka, úkoly dělníků zajišťují pseudergati (Roisin, 1988). Jejich vývoj je tedy lineárního typu (Obr. 2). Výskyt náhradních či doplňkových neotenických jedinců je velmi častý (Miller, 1942). Jako hlavní složka frontální žlázy vojáků sloužící k obraně byla identifikována látka (*E*)-1-nitropentadec-1-en (Ubik & Vrkoč, 1974; Šobotník et al., 2004; Piskorski et al., 2007, 2009), unikátní a velmi toxická nitrosloučenina (Kuldová et al., 1999). Minoritní složku pak tvoří směs isomerů seskviterpenu α -farnesenu; u *P. canalifrons* byl (*E,E*)- α -farnesen prokázán jako poplašný feromon (Šobotník et al., 2008B). Stejně tak je neobvyklý i stopovací feromon, jenž se skládá z diterpenu neocembrenu a nenasyceného alkoholu dodekatrienolu (Sillam-Dussès et al., 2005, 2009; shrnuto v Bordereau & Pasteels, 2011). Pozornost byla též zaměřena na studium sexuálního chování, v rámci kterého byla u *P. simplex* potvrzena funkce dodekatrienolu též jako pohlavního feromonu (Hanus et al., 2009). Podíl vojáků je u rodu *Prorhinotermes* velmi vysoký, podle některých zdrojů až 33% (Roisin, 1988). Polymorfismus v kastě vojáka nebyl pozorován, ačkoliv se zřetelně liší v tělesných proporcích, kvalitativně se liší pouze počtem antenálních článků, jež odráží instar, ze kterého voják vznikl (Hanus et al., 2006). Jejich mandibuly jsou šavlovité a mechanická obrana kousáním je doplněna o toxický sekret frontální žlázy. Vzhledem k ekologické strategii, kde hnízdo představuje i zdroj potravy, se značná část vojáků nachází vedle periferních oblastí i v centru kolonie. Na základě biotestů zaměřených na interkoloniální a interspecifickou agresivitu bylo potvrzeno, že agresivita vůči heterospecifickým

jedincům je dramaticky vyšší i rychlejší (Šobotník et al., 2008A). Na sérii výše uvedených prací věnovaných studiu rodu *Prorhinotermes* po všech stránkách jeho biologie, jež jsou v drtivé většině zásluhou výzkumného týmu v rámci ÚOCHB, touto prací navazují ve snaze doplnit ji o další poznatky z hlediska etologie vojáka.



Obr. 2 Ontogenetický vývoj *Prorhinotermes simplex*.

v – vajíčko; L – larva; Ps – pseudergat; BV – bílý voják; V – voják; Ny – nymfa; I – imago; Neo – neotenik

Převzato z Hanus & Šobotník, 2004.

3. Materiál a metodika

3.1 Podmínky chovu termitů

Pokusy v rámci této diplomové práce byly prováděny na dvou druzích rodu *Prorhinotermes*, tj. *P. simplex* a *P. canalifrons*. Kolonie *Prorhinotermes simplex* pocházejí z Kuby (1964, I. Hrdý) a Floridy (2003, J. Křeček), kolonie druhu *Prorhinotermes canalifrons* pochází z Réunionu (2001, A. Robert a C. Bordereau), odkud byla přivezena do Dijonu a později do Prahy (2006). Kolonie obou druhů jsou chovány ve skleněných akváriích ve stálých laboratorních podmínkách, ve tmě, při teplotě $26^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ a zvýšené vzdušné vlhkosti. *P. simplex* je krměn smrkovým dřevem, zatímco *P. canalifrons* březovým.

Dno chovných akvárií je pokryto cca 3cm písku, který umožňuje nasycení vodou a udržování vlhkosti v akváriích. Jelikož se kolonie obou druhů zdržují ve dřevě a jen při jeho nedostatku také v substrátu, je důležité u pokusných kolonií zajistit přístup k termitům tak, aby je bylo možné snadno odebírat. Proto je koloniím dřevo nabízeno v podobě tenkých plátků o rozměrech cca 250 × 100 × 4mm. Tyto plátky jsou kladeny na sebe a vytvářejí tak kompaktní hnízdní prostor a lze tedy celé hnízdo z akvária vyjmout a odebíráním a kontrolou jednotlivých plátků získat šetrný přístup prakticky k celé kolonii. Funkční pohlavní jedinci se obvykle zdržují na omezeném prostoru, nejčastěji v rozsahu několika sousedících plátků dřeva, v blízkosti vajíček.

3.2 Použití zkratk

K označení zástupců jednotlivých kast budou v následujícím textu a především v tabulkách a grafech použity tyto zkratky: pro neotenickou samici ♀, neotenického samce ♂ (primární pohlavní jedinci se v dospělých koloniích nevyskytují a tedy nebyli testováni), pseudergata **PS**, vojáka **V**, pro označení příslušnosti k mateřské kolonii v rámci *P. simplex* **K**“n“, pro kolonii *P. canalifrons* **KC**.

3.3 Uspořádání etologických pokusů

Pro termity představují chemické signály převažující způsob komunikace. Již při krátkém fyzickém antenálním kontaktu jsou termiti schopni identifikovat členy svého druhu od cizích. Chemické látky jedincům dále poskytují informaci o statutu jedince v rámci kolonie, příslušnosti ke kastě, apod. Centrem mého zájmu bylo zjistit, zda jsou vojáci, jejichž hlavní úloha spočívá v obraně hnízda včetně členů kolonie, schopni v případě disturbance spolehlivě rozpoznat pohlavní jedince od dělníků (pseudergatů) a poskytovat jim selektivní ochranu. Vojáci rodu *Prorhinotermes* mají v rezervoáru frontální žlázy obsaženo enormní množství obranných látek, zejména

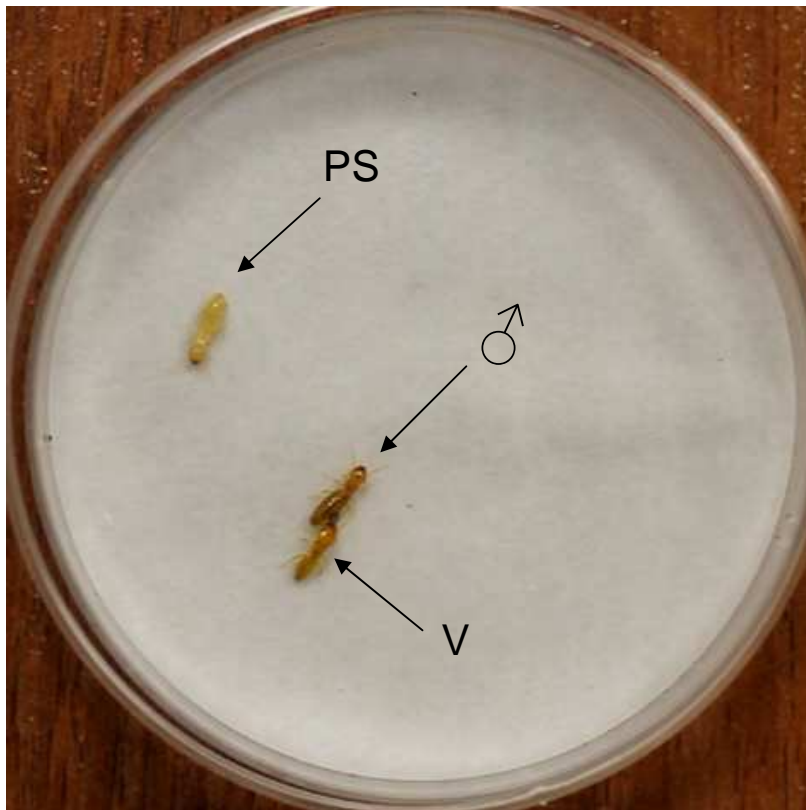
toxického (*E*)-1-nitropentadec-1-enu (Kuldová et al., 1999, Piskorski et al., 2007). Je nutné si též uvědomit, že nejen aplikace obranné sekrece na nepřítele je funkcí vojáků. Díky schopnosti akumulace toxické sekrece voják chrání své okolí prostě tím, že se celá skupina stává nepoživatelnou pro predátory. Bohužel nejsme schopni přímo zhodnotit „připravenost“ vojáků položit život při obraně celé kolonie nebo jejích členů, ale je zjevné, že selektivní ochrana nejcennějších jedinců, tj. funkčních pohlavních jedinců, by byla vysoce adaptivní. Proto byla právě délka antenálního kontaktu (antenace) vůči jednotlivým kastám v situaci ohrožení hlavním předmětem mých měření. Sledování délky trvání antenace pohlavních jedinců vojáků bylo stěžejním úkolem v rámci pokusů, neboť jsem si kladla otázky týkající se právě schopností vojáků rozpoznat a selektivně ochránit pohlavní jedince. Jako kontrola pak sloužilo porovnání s délkou antenace vůči pseudergatům, kteří jsou morfologicky značně podobní neotenickým pohlavním jedincům, ale odlišují se především kvantitativním a někdy i kvalitativním složením rekogničních faktorů (kutikulární lipidy, Hanus et al., 2008; Liebig et al., 2009; Weil et al., 2009).

Pro studium behaviorálních interakcí jsem použila dva rozdílné typy pokusných uspořádání, dále označované jako model A a model B. V obou případech bylo chování zaznamenáváno kamerovou technikou a následně vyhodnoceno.

3.3.1 Model A

Do Petriho misek o průměru 5cm s navlhčeným filtračním papírem (Whatman No. 1) jsem připravovala 1 V a 1 PS, ke kterým se před puštěním nahrávání přidal vždy jeden neotenik, ♀ či ♂ (Obr. 3).

Cílem tohoto uspořádání bylo dokumentování specifického chování vojáků vůči pohlavním jedincům v případě disturbance. Sledována byla proto preference v antenaci vůči pohlavním jedincům v porovnání s PS. Měřena byla celková kumulativní délka antenace vojáků směřovaná k ♀/♂ a PS v průběhu 10ti minutových záznamů interakcí. Na jednu stranu je toto uspořádání značně nepřirozené, na druhou stranu však simuluje zásadní ohrožení celé kolonie a zároveň umožňuje jednoznačné zhodnocení jednotlivých interakcí zúčastněných jedinců nezátíženou komplikovanou situací v početnějších skupinách.



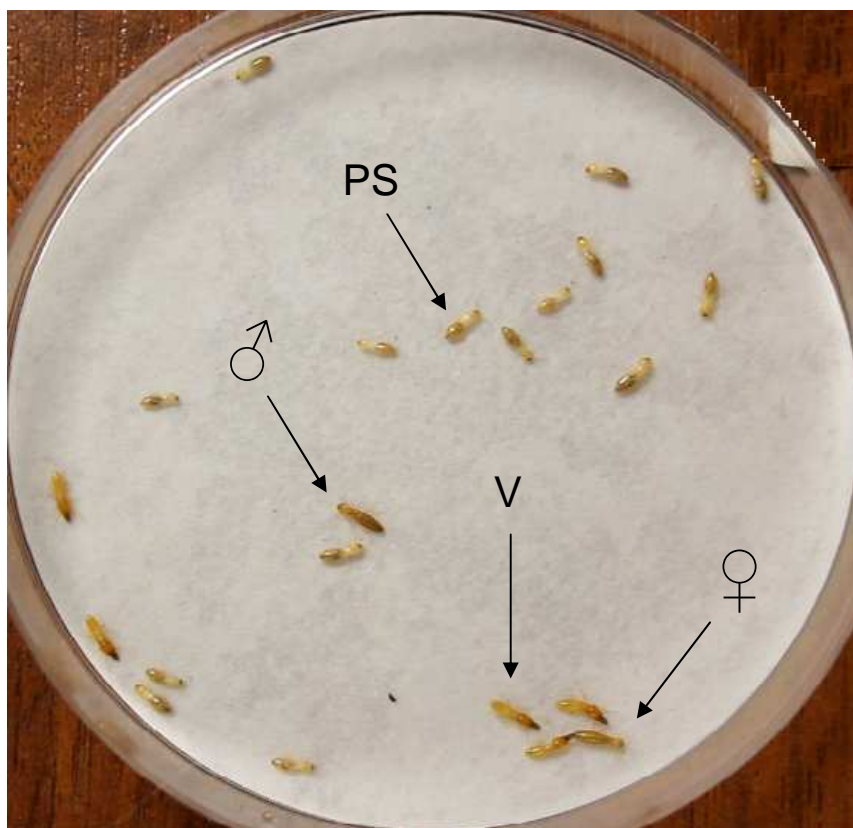
Obr. 3 Pokusná skupina modelu A.
♂ – neotenický samec; PS – pseudergat; V – voják

3.3.2 Model B

Do Petriho misek o průměru 9cm jsem připravila 5 V a 15 PS, ke kterým byl přidán pár neoteniků z téže kolonie figurujících v předchozím pokusném uspořádání (model A), ♀ + ♂ (Obr. 4). V případě nestejného počtu pohlavních jedinců v dané kolonii bylo méně početné pohlaví nahrazeno PS, vždy byl tedy počet jedinců v Petriho misce stejný, tj. 22 jedinců.

Uvedené uspořádání navazuje na předchozí model s cílem potvrdit pozorované jevy v přirozenějších podmínkách a také zjistit, zda jsou pozorovatelné rozdíly v preferencích antenace při možnosti výběru pohlaví neotenika v pokusné skupině. Zvolené počty jedinců (PS, V) přibližně odpovídají poměru zastoupení jednotlivých kast v koloniích a velikost skupiny je zároveň dostačující k tomu, aby antenace neotenika jednoho pohlaví nevyklučovala ve stejném okamžiku možnost antenace neotenika i pohlaví opačného. Vzhledem k počtu možných kombinací interakcí v daných skupinách bylo zpracování v daném modelu složitější, právě proto, že v jediném okamžiku mohlo pohlavního jedince antenovat více vojáků i více pseudergatů najednou. Jelikož hlavním cílem práce nebyla přesná kvantifikace

uvedeného chování z pohledu sterilních kast, nýbrž dokumentace jevu z pohledu neoteniků jako příjemců antenace a selektivní ochrany, bylo vyhodnocení zjednodušeno a zaznamenávána byla délka antenace vůči neotenikovi, resp. PS jakožto kontrole, směřovaná ze strany vojáka/ů a/nebo pseudergata/ů (bez ohledu na jejich počet v daný okamžik). Jinými slovy lze klíčové otázky formulovat takto: „Kolik času jsou neoteničtí samci a samice vystaveni pozornosti jednoho nebo více jedinců sterilních kast (PS, V)? Liší se tento čas od času stráveného antenací průměrného pseudergata ze strany sterilních kast? Liší se tato selektivní pozornost v závislosti na pohlaví neoteniků?“



Obr. 4 Pokusná skupina modelu B, tj. 5 vojáků (V); 15 pseudergatů (PS); pár neoteniků (♀ a ♂).

3.4 Příprava pokusů před natáčením, záznam chování

Chování vojáků a pseudergatů vůči neotenikům bylo po dobu cca 11 minut zaznamenáváno kamerovou technikou Panasonic HDC-SD700 a to za podmínek umělého osvětlení v laboratoři, při teplotě $26^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$. Připravené skupiny (model A i B) byly před samotným natáčením umístěny do termoboxů bez přístupu světla a to na dobu minimálně 30ti minut, aby došlo k uklidnění jedinců. Tento postup je pro demonstraci příslušného chování zásadní, neboť cílem pokusu bylo sledovat specifické chování v situaci disturbance – „zásahu do pokojného stavu“. V umělých

podmínkách jsem takový stav vyrušení navozovala přemístěním Petriho misky z termoboxů, tedy samotnou manipulací, do osvětlené laboratoře spolu s odstraněním víčka misky. Pilotní pokusy nebyly úspěšné z důvodu nezahrnutí klidové fáze. Při natáčení navazovala vždy 1 skupina v rámci modelu B na 2 skupiny z modelu A (v jedné Petriho misce ♀, v druhé ♂, případně jen jedno pohlaví při nepoměru v rámci kolonie), přičemž neotenici se přidávali ke skupinám buď těsně před započítáním nahrávání (model A) nebo chvíli po zapnutí spouště (model B), odděleně ♀ a ♂ k jednoznačné identifikaci během vyhodnocení. Takto získané videonahrávky byly následně konvertovány z formátu .MTS do .AVI.

3.5 Vyhodnocení videonahrávek

Natočené videonahrávky jsem vyhodnocovala s pomocí softwaru Observer verze 3.0. Nastavení společná pro oba modely (A i B) byla následující: čas 10 minut a sledované chování – antenace (antenální kontakt) měřená v sekundách. V rámci modelu A byl fokálním jedincem voják, z jehož pohledu se zaznamenávala délka antenace vůči pohlavnímu jedinci či pseudergatovi. V případě modelu B byla situace o něco komplikovanější, jednotlivé nahrávky bylo potřeba vyhodnotit v několika krocích při dvou různých nastaveních (Tab. 1: a) fokálním jedincem byl ♂ či ♀ a zaznamenávána byla antenace k němu směřující, tedy od vojáka/ů, od pseudergata/ů či obou zároveň (tato doba byla následně započtena vojákům i pseudergatům do celkového času; b) fokálním jedincem byl pseudergat, u kterého byl opět zaznamenáván antenální kontakt ze strany vojáka/ů, pseudergata/ů či obou kast zároveň. S tímto nastavením (b) byla provedena 4 opakování, přičemž pseudergati byli náhodně vybráni na začátku videozáznamu (s pomocí funkce *printscreen* na počátku videonahrávky a jejich označením). Přestože nebylo smyslem přesně kvantifikovat sledované chování a ani jsem nezaznamenávala počet jedinců jedné kasty antenující fokálního jedince, provedla jsem korekci celkové délky antenace pseudergata pseudergatem, tj. $15t/14$ (t – celková délka antenace), aby výsledky nebyly zkresleny faktem, že v daný okamžik jej může antenovat o sledovaného pseudergata méně pseudergatů.

	model A	model B	
fokální zvíře	voják	♀ / ♂	pseudergat
akceptor antenace (typ: <i>state</i>)	— ♀ / ♂ pseudergat		
donor antenace (typ: <i>state</i>)		— voják / ci pseudergat / i	— voják / ci pseudergat / i
		*voják / ci + pseudergat / i	*voják / ci + pseudergat / i

Tab. 1 Nastavení Observeru pro vyhodnocení videonahrávek.

* doba antenace posléze započtena jak V, tak PS

3.6 Experiment I. Sledování preferencí v antenálním kontaktu ze strany sterilních kast vůči neotenikům v porovnání se sterilními kastami (*P. simplex*, *P. canalifrons*)

V prvním experimentu jsem se zabývala chováním vůči zralým neotenickým pohlavním jedincům. Za takové jsou považováni neotenici hnědé až tmavě hnědé barvy, samice jsou lehce fyzogastrické (Hanus et al., 2010). Cílem bylo zjistit, zda sterilní kasty při disturbanci selektivně vyhledávají a následují pohlavní jedince oproti členům sterilních kast. Druhým cílem pak bylo porovnání případných rozdílů ve věnované pozornosti na základě stupně zralosti jednotlivých neoteniků s hypotézou, že starší a tedy plodnější neotenici budou vystaveni intenzivnější pozornosti než jedinci mladší a méně plodní. A konečně třetím cílem bylo potvrdit rozdíly v chemickém profilu tělních povrchů mezi jednotlivými kastami jakožto faktoru zodpovědného za mezikastovní rozpoznávání. K demonstraci chování jsem využila obě pokusná uspořádání, model A i model B. Pro potřeby experimentu jsem vybrala 4 různé kolonie druhu *P. simplex* (K5, K6, K10 a K13) a jednu kolonii *P. canalifrons* (KC), z nichž jsem odebrala dospělé neoteniky (ergatoidy). Ti se vyskytují v reprodukčním centru kolonie spolu s vajíčky, larvami a svlékajícími se jedinci. Neoteniky jsem posléze rozdělila podle pohlaví a podle jejich počtu a poměru jsem připravila potřebné skupiny (Tab. 2). Experiment s *P. simplex* byl navíc doplněn o vážení neoteniků, neboť četné práce prokázaly korelaci mezi fertilitou samic a jejich živou vahou (Thorne, 1982A, B; Thorne 1984; Hanus et al., 2010; Himuro et al., 2011). U samců byl k odhadu reprodukční zralosti vhodnější odečet barvy abdominálních tergítů (Hanus et al., 2010). Nositelem chemických látek zprostředkovávajících rozpoznávání jedinců je epikutikula (kapitola 2.12), proto byl pokus s *P. canalifrons* rozšířen o analýzu složení tělních oplachů (*P. simplex* aj.: Hanus et al., 2008; Hanus et al., 2010).

		<i>P. simplex</i>	<i>P. canalifrons</i>	
		K5+K6+K10+K13	K1	
EXPERIMENT I.	model A	♀	29	8
		♂	33	8
	model B	♀	29	8
		♂	33	8
		*PS (x4)	38	8

Tab. 2 Počty opakování v rámci Experimentu I.
* opakování v rámci 1 pokusné skupiny

3.6.1 Vážení a fotografování neoteniků, odečet stupně pigmentace (barvy)

Po dokončení natáčení byli jednotliví neotenici *P. simplex* zváženi na analytických vahách Sartorius 4501 MICRO a před jejich vrácením do původních kolonií byli vyfotografováni za fixní expozice umělého osvětlení s pomocí fotoaparátu Olympus C5060WZ. Z fotografií jsem v programu ImageJ 1.45s odečetla hodnoty odstínů šedi (funkce programu, bez nutnosti převádět obrázky do černobílého provedení). Odstíny šedi jsem odečetla na 15ti různých místech na abdominálních tergitech. Z výsledných hodnot jsem vypočetla průměr pro každého jedince.

3.6.2 Tělní oplachy – analýza chemického složení (GC/MS)

Pokus s druhem *P. canalifrons* byl doplněn o analýzu chemického složení hexanového tělního oplachu zástupců jednotlivých kast (♀, ♂, PS, V). Od každé kasty byli vybráni dva jedinci. Do skleněné chemické epruvety (tzv. vialky) byl vložen jediný termít a zalit 20μl hexanu. Vzorek byl 10 minut třepán a 1μl tělního oplachu okamžitě analyzován pomocí plynové chromatografie s hmotnostní detekcí (GC/MS). Pro účely tohoto pokusu byl použit chromatograf Focus GC s kvadrupólovým hmotnostním analyzátozem DSQ II od firmy Thermo Scientific s elektronovou ionizací (70eV). Pro měření byla použita kolona DB-5 (30m, id 0,25mm, 0,25μm). Průtok nosného plynu (He) byl 1ml/min. Teplota nástřikové komory byla 250° C, teplota iontového zdroje 200° C. Teplotní program byl následující: 70° C po dobu 1 minuty do 320° C s teplotním gradientem 8° C za minutu. Vzorky byly nástřikovány splitless metodou a měření proběhlo v rozsahu molekulových hmotností látek cca 20 – 500Da.

3.7 Experiment II. Sledování preferencí v antenálním kontaktu ze strany sterilních kast vůči neotenikům o známém stáří, sledování změn v chování v čase (*P. simplex*)

V případě Experimentu II. jsem zaznamenávala změny v chování vůči neotenikům v čase, v průběhu dozrávání jejich reprodukčních schopností a upevňování reprodukčního statutu v nově vznikajících koloniích. K tomu účelu jsem založila celkem 12 oddělků (2 – 4 z každé studované kolonie podle její velikosti). Každý oddělek se na počátku skládal z 15ti vojáků a 85ti pseudergatů a neobsahoval pohlavní jedince. Všechny oddělky byly chovány v Petriho miskách o průměru 9cm na substrátu odebraném z mateřské kolonie se smrkovým dřevem ve stejných podmínkách jako mateřská kolonie. Sledované oddělky byly v časových odstupech 48., 96. a 186. den od data založení podrobeny pokusům v modelu A a 24., 48., 96. a 186. den v modelu B. Po přibližně 10ti dnech se v oddělcích v důsledku osíření začali diferencovat noví neotenici, kterých bylo z počátku větší

množství a k jejich redukci na optimální stav docházelo siblicidními boji. Protože tedy nebylo možné zajistit přežití konkrétního neotenika po celou dobu průběhu pokusů, byli neotenici vybíráni vždy před natáčením s tím, že upřednostňováni byli ti nejtmaší, tj. nejstarší. Dle stavu jednotlivých oddělků bylo v každém z jednotlivých termínů běžícího pokusu pořízeno 7 – 8 videonahrávek v modelu B a 14 – 16 videonahrávek v modelu A (1 : 1, ♀ : ♂).

3.8 Analýza dat

Údaje o celkové délce antenace (*TotalDuration*) v sekundách v průběhu deseti-minutových nahrávek byly po vyhodnocení záznamu získány jako výstup modulu „Základní statistika“ programu Observer verze 3.0. Získaná data, tj. celkovou kumulativní délku antenace příslušných kast spolu s daty doprovodných měření specifických pro příslušné experimenty (viz níže) jsem následně zpracovala v programu Microsoft Excel a Statistica 8.1. Při volbě typu použitých statistických testů, zejména pak výběru parametrických nebo neparametrických metod, jsem se vždy rozhodovala na základě odhadu normality souborů dat a testování homogenity rozptylu porovnávaných výběrů s pomocí Levenova testu homogenity. K post hoc srovnávání jsem používala testy Tukey nebo HSD pro nestejně n , podle počtu opakování ve srovnávaných kategoriích. V rámci tohoto textu uvádím výsledky jednotlivých testů ve formátu: testové kritérium ($sv; n$)= a ; $p=b$, kde **sv** znamená stupně volnosti, **n** znamená počet opakování a **p** pravděpodobnost platnosti nulové hypotézy. Průměr v textu uvádím jako hodnotu \pm směrodatnou odchylku. Hvězdičky (*) v grafu znázorňují hladinu pravděpodobnosti (*, $p<0,05$; **, $p<0,01$; ***, $p<0,001$). Různá písmena u sloupců v grafech značí jejich signifikantní odlišnost ($p<0,05$), naopak shodná písmena označují data, jež se signifikantně neliší.

3.8.1 Model A

Experiment I., II. v modelu A byl svou podstatou výběrovým testem preference, v němž voják volil mezi antenací neotenika (♀/♂) a sterilní kasty (PS). Proto byla data zpracována ve dvou následujících krocích. V prvním kroku jsem v rámci každé kolonie provedla párový znaménkový Wilcoxonův test s cílem zjistit, zda jsou pohlavní jedinci vojáky preferováni. Antenace pohlavního jedince a sterilní kasty v každém opakování pokusu jsem proto zpracovávala jako závislá, párová pozorování. V druhém kroku jsem pro každé pozorování spočítala Preferenční index (PI) (viz např. Williams & Mendelson, 2011), který měl posloužit k porovnání míry preference pohlavních jedinců mezi jednotlivými koloniemi, druhy a podle pohlaví neoteniků (Experiment I.):

$$PI = t_1 - t_2 / t_1 + t_2$$

t_1 – délka antenace pohlavního jedince vojákem
 t_2 – délka antenace pseudergata vojákem

Vzhledem k tomu, že výsledné hodnoty PI jsou svou podstatou relativní data, použila jsem následně arcsinovou transformaci hodnot PI ($\arcsin PI^{1/2}$). Výsledné rozdělení dat odpovídalo požadavkům homogenity rozptylu, data proto byla zpracovávána parametrickými metodami. K porovnání rozdílů v PI mezi pohlavími a ke zjištění míry rozdílů mezi koloniemi *P. simplex* (pro možnost sloučení dat z kolonií *P. simplex*) jsem použila dvoufaktorové analýzy variance (ANOVA). K porovnání rozdílů v PI mezi druhy jsem použila jednofaktorovou ANOVu s post hoc mnohonásobným srovnáním.

3.8.2 Korelace příznaků plodnosti a Preferenčního indexu

U doplňkových měření *P. simplex*, tj. korelace PI a hmotnosti či stupně pigmentace jsem použila Spearmanův korelační koeficient.

3.8.3 Porovnání chemických profilů jednotlivých kast

Data získaná z chemické analýzy tělních oplachů jednotlivých kast *P. canalifrons* (relativní procenta zastoupení počítána jako plocha píku vůči celkové ploše detekovaných uhlovodíků) byla dále zpracována shlukovou analýzou Neiových vzdáleností, což je metoda primárně využívaná k porovnávání genetických dat z hlediska příbuznosti a genetických vzdáleností, ale je též používána k porovnávání chemické diverzity vzorků v chemické ekologii (např. Perdereau et al., 2010).

$$I = \sum x_i y_i / (\sum x_i^2 \sum y_i^2)^{0,5}$$

x_i – relativní proporce i-tého píku jedince x
 y_i – relativní proporce i-tého píku jedince y

Výsledný strom neshody v chemických profilech byl sestaven metodou neváženého průměru dvojic (UPGMA) skupin.

3.8.4 Model B

Zpracování dat pokusů v modelu B předcházelo posouzení nezávislosti dat v rámci jednotlivých opakování, tedy nezávislosti délky antenace ♀ a ♂ ze strany sterilních kast) s použitím Spearmanova korelačního koeficientu. Stejným způsobem jsem také testovala korelaci mezi délkou antenace konkrétních ♀ a ♂ ze strany vojáků a pseudergatů.

Získaná data bohužel neumožnila použití parametrických testů, a to ani po logaritmické transformaci. Pro porovnání délky antenace ♂, ♀ a PS ze strany V a PS mezi dvěma koloniemi *P. simplex* jsem použila Mann-Whitneyův test s post hoc srovnáním výběrů, abych otestovala možnost sloučení dat pro obě kolonie pro

následné porovnání mezi druhy *P. simplex* a *P. canalifrons*. S pomocí Kruskal-Wallisova testu, metodou standardně nabízenou programem Statistica, jsem následně testovala rozdíly v délce antenace vůči jednotlivým kastám v rámci obou druhů s post hoc srovnáním výběrů. Tentýž test jsem použila také na testování mezidruhových rozdílů v délce antenace pohlavních jedinců (♂ a ♀).

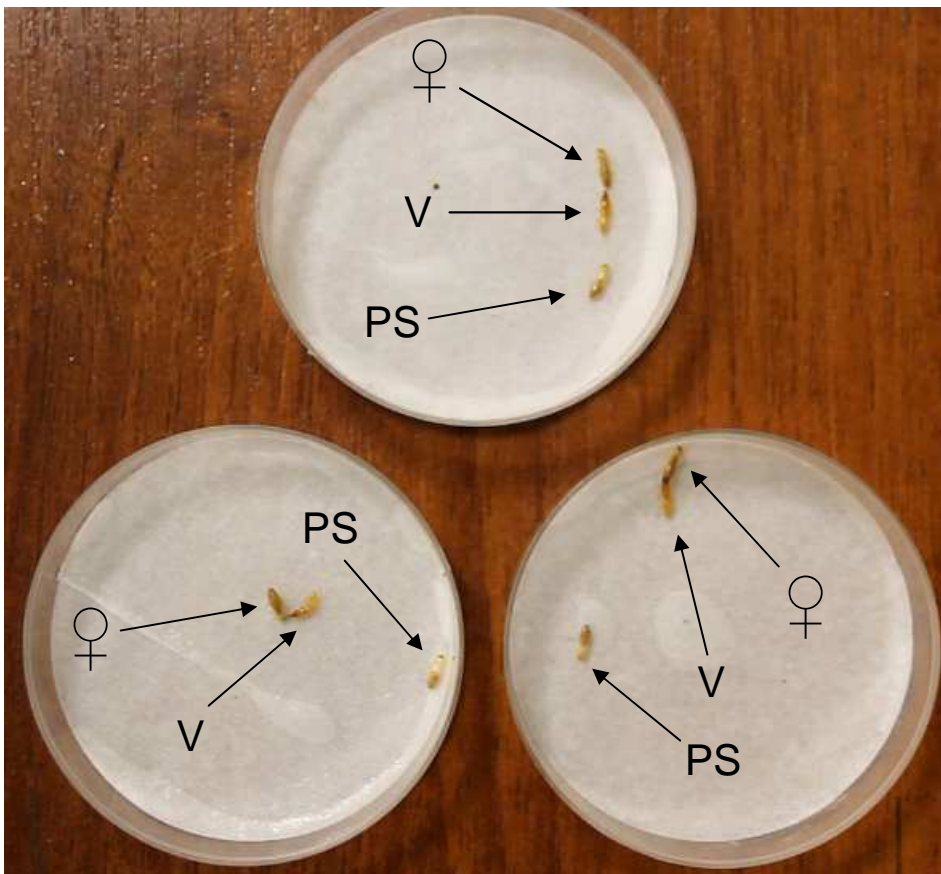
Při testování rozdílů v časoběrných pokusech (Experiment II.) jsem porovnávala délku antenace jednotlivých kast (♂, ♀, PS) ze strany V a PS. Data byla nejprve upravena logaritmickou transformací a dále porovnávala pomocí jednofaktorové analýzy variance, zvláště pro každou kastu v jednotlivých hodnocených intervalech a post hoc srovnáním výběrů.



Obr. 5 Vojáci antenující zralou samici *P. simplex*.

4. Výsledky

Při manipulaci s pokusnými skupinami v Petriho miskách po vyjmutí z termoboxů bylo možné na základě vyrušení termitů pozorovat jejich zrychlený pohyb doprovázený antenálními kontakty potkávajících se jedinců. V obou modelech pokusu bylo při setkání vojáků s pseudergaty možné pozorovat krátký antenální kontakt trvající kolem jedné sekundy. Oproti tomu kontakt s pohlavním jedincem viditelně vzbuzoval mezi vojáky snahu neotenika následovat, což bylo možné pozorovat jako zrychlený pohyb v závěsu těsně nebo kousek za ním ve snaze udržet s ním antenální kontakt. V případě, že se neotenik vzdálil vojákovi z přímého kontaktu, bylo vidět, jak se voják kýváním hlavy ze strany na stranu a „cik-cak“ pohybem snaží neotenika lokalizovat. Pokud pohlavní jedinec setrval na místě, často se kolem něj v případě početnějších skupin vytvořil shluk jak pseudergatů, tak i vojáků.



Obr. 6 Preference v antenaci ze strany vojáka na příkladě 3 pokusných skupin se zralými samicemi *P. simplex*.



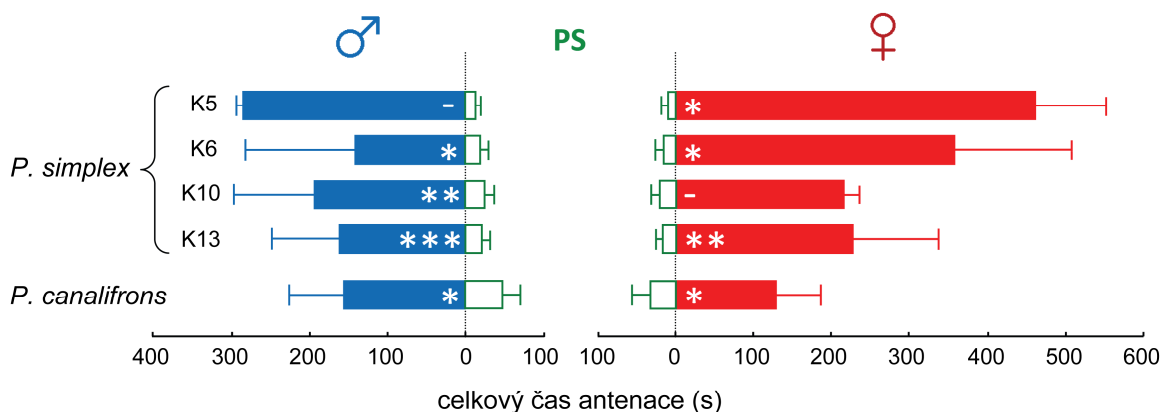
Obr. 7 Preference v antenaci ze strany vojáka v rámci modelu A na příkladě zralého samce *P. simplex*. Snímek skupiny (*printscreens* obrazovky) vždy po minutě záznamu (00:11; 01:11,....08:11; zleva doprava po řádcích).

4.1 Experiment I.

4.1.1 Model A

V rámci skupin se třemi jedinci v Petriho misce (1 V, 1 PS a zralý neotenický jedinec – ♂ nebo ♀) jsem sledovala rozdíly v preferenci při antenaci vojákem a zaznamenávala jsem proto délku antenace vůči pohlavnímu jedinci a pseudergatovi. Z výsledků je jednoznačně zřejmý rozdíl ve prospěch pohlavních jedinců (ilustrativně Obr. 6, 7 a 8), délka antenace vůči pseudergatům se v rámci daného modelu příliš neměnila. K podobným výsledkům jsem u *P. simplex* došla jak v případě párování se samicí ($17,6s \pm 7,1$; $n=29$), tak se samcem ($23,0s \pm 8,7$; $n=33$) (grafické znázornění viz Graf 1). Z Grafu 1 je vidět i výsledek pokusu s *P. canalifrons* ($34,9s \pm 14,8$; $n=7$ v párování se samicí a $47,2s \pm 25,2$; $n=7$ se samcem).

Výsledky



Graf 1 Porovnání rozdílů v délce antenace ze strany vojáka uvnitř kolonií. Wilcoxonův test:

K5♂: n=2, nebylo počítáno

K5♀: n=7, Z=2,37; p=0,018

K6♂: n=8, Z=2,52; p=0,012

K6♀: n=6, Z=2,20; p=0,028

K10♂: n=9, Z=2,67; p=0,0077

K10♀: n=3, nebylo počítáno

K13♂: n=14, Z=3,30; p=0,00098

K13♀: n=13, Z=3,18; p=0,0015

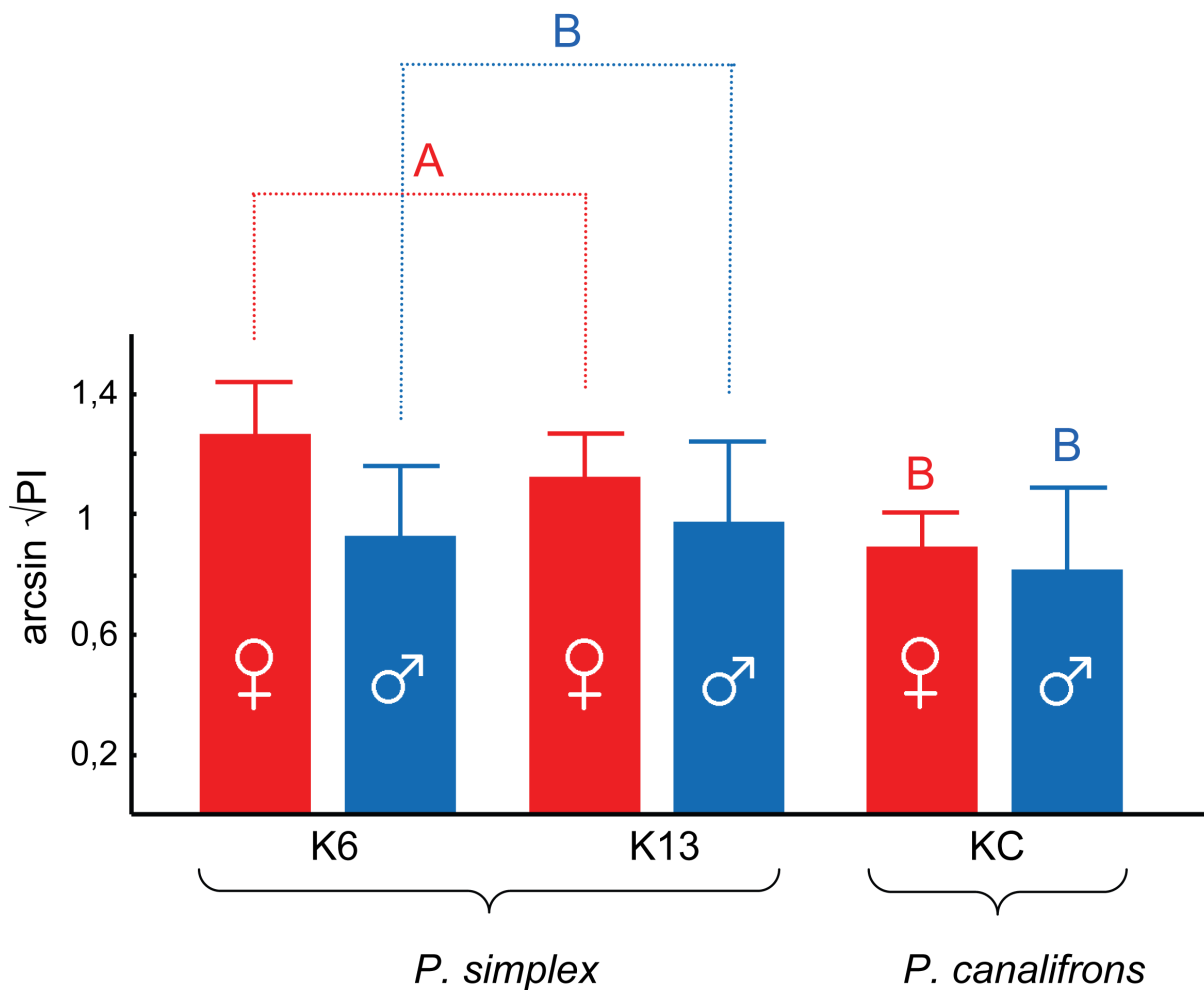
KC♂: n=7, Z=2,24; p=0,018

KC♀: n=7, Z=2,37; p=0,017

Oproti tomu je zřejmé, že pohlavní jedince vojáci antenovali signifikantně déle, jak dokazuje porovnání kumulativní délky antenace s pomocí Wilcoxonova párového testu (Graf 1). Již na první pohled lze také z grafu vyčíst očekávaný rozdíl mezi délkou antenace vůči samici a samci u *P. simplex* (♀: 310,6s ± 127,4; n=29; ♂: 173,2s ± 91,4; n=33). V případě *P. canalifrons* takové rozdíly mezi pohlavími nebyly pozorovány, voják průměrně antenoval samici 137,8s ± 41,8; n=7 a samce 157,8s ± 55,5; n=7. Z vyhodnocení v modelu A byly v případě *P. canalifrons* vyřazeny dvě nahrávky. V jednom případě z důvodu pasivity (špatného stavu) vojáka, v druhém případě byl výsledek příliš zkreslen faktem, že všichni tři jedinci po velkou část trvání nahrávání chodili v kruhu.

K porovnání mezi pohlavími, koloniemi a druhy byl použit Preferenční index s následnou úpravou arcsinovou transformací (Graf 2). V případě *P. simplex* byly do srovnání zahrnuty jen dvě kolonie s poměrným a dostačujícím zastoupením obou pohlaví (K6 a K13), u zbývajících kolonií *P. simplex* nebyl PI počítán (primární data pro všechny kolonie viz přílohu). Na základě analýzy variance (dvoufaktorová ANOVA) byly v případě *P. simplex* potvrzeny rozdíly mezi pohlavími a zároveň nepřítomnost rozdílu mezi oběma koloniemi. Proto jsem data *P. simplex* při následném mezidruhovém srovnání sloučila (K6 + K13). Při porovnávání mezi druhy se jako signifikantně odlišný ukázal PI samic *P. simplex* vůči všem ostatním kategoriím (Graf 2). PI samců *P. simplex* se nelišil od PI obou pohlaví *P. canalifrons*, která se také vzájemně nelišila.

Výsledky

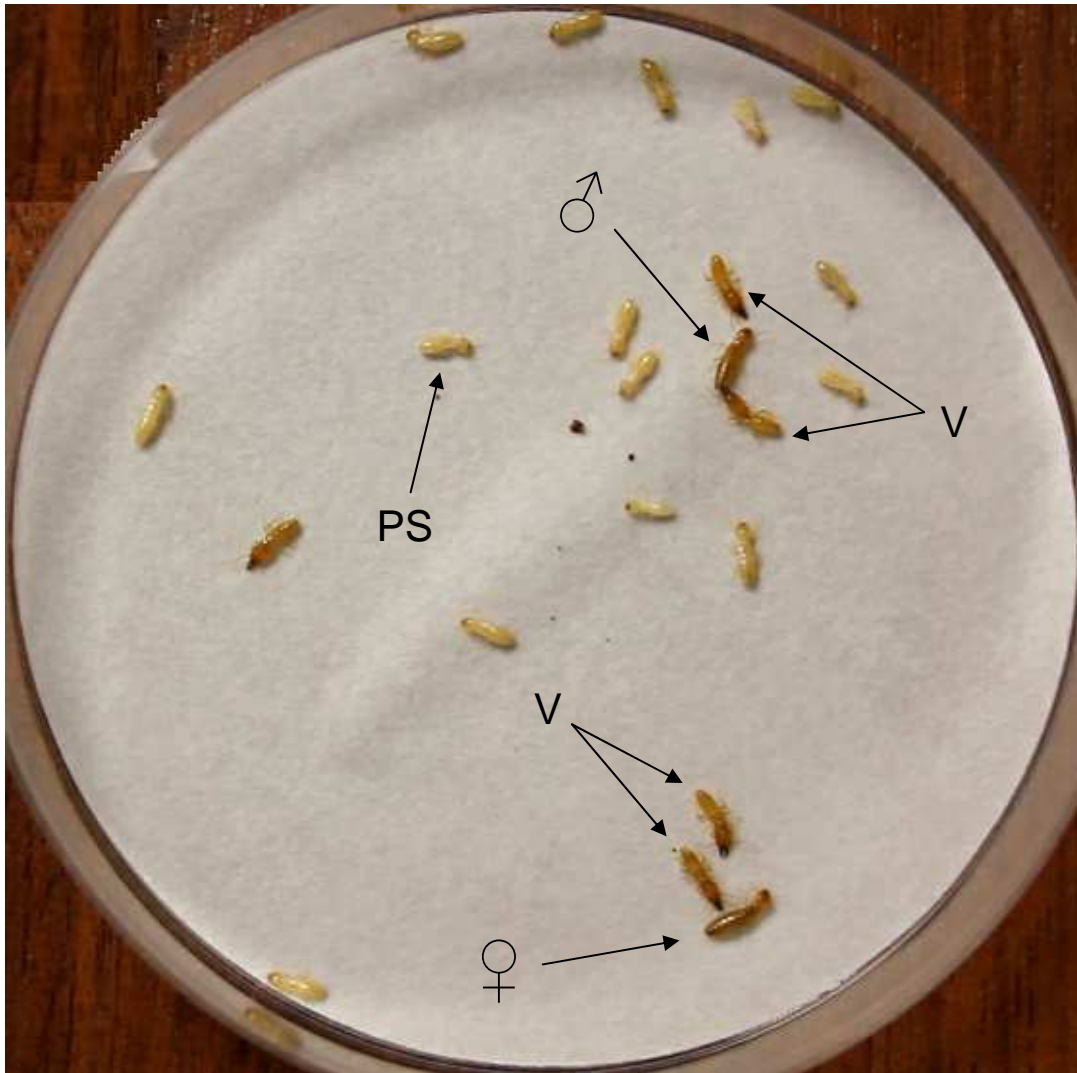


Graf 2 Rozdíly v PI (po arcsinové transformaci) dané pohlavím a kolonií v rámci modelu A druhu *P. simplex* (K6 a K13) a mezi druhy *P. simplex* a *P. canalifrons*.

a. Rozdíly uvnitř druhu *P. simplex*: dvoufaktorová analýza variance (ANOVA), analýza hlavních efektů, faktor 1 – pohlaví, faktor 2 – kolonie, celková analýza: $F(1; 19, 22)=774,25$; $p<0,000$; proměnná pohlaví: $F(1; 19, 22)=8,46$; $p=0,006$; proměnná kolonie: $F(1; 19, 22)=0,24$; $p=0,629$.

b. Srovnání mezi druhy: jednofaktorová analýza variance (ANOVA), $F(3; 19, 7, 22, 7)=6,17$; $p=0,001$; post hoc srovnání:

	♀ <i>P. simplex</i>	♀ <i>P. canalifrons</i>	♂ <i>P. simplex</i>	♂ <i>P. canalifrons</i>
♀ <i>P. simplex</i>		0,0404	0,0251	0,0057
♀ <i>P. canalifrons</i>	0,0404		0,9043	0,9296
♂ <i>P. simplex</i>	0,0251	0,9043		0,4887
♂ <i>P. canalifrons</i>	0,0057	0,9296	0,4887	



Obr. 8 Samec a samice *P. simplex* antenování vojáků v rámci pokusného modelu B.

4.1.2 Model B

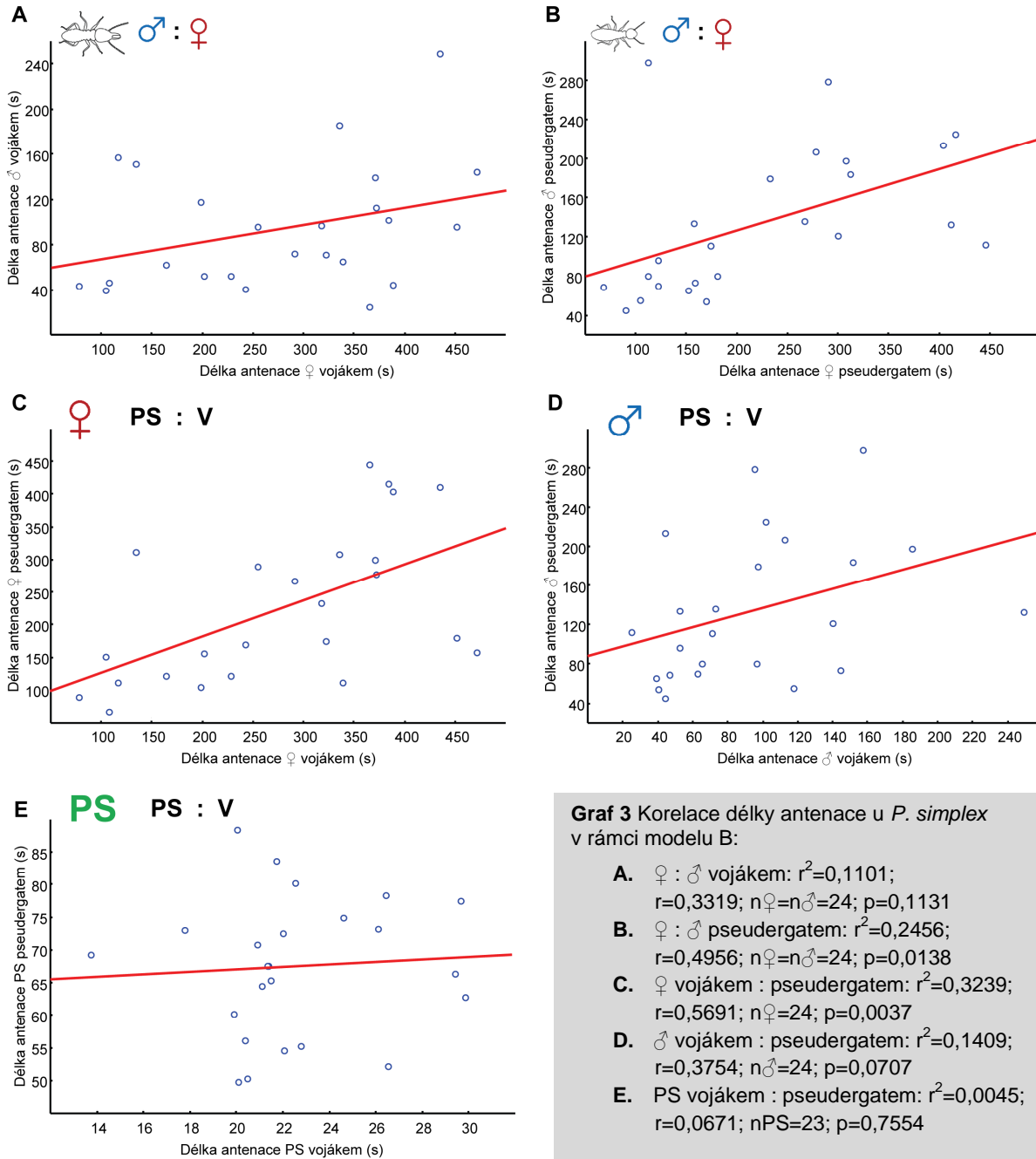
Při použití modelu B bylo možné pozorovat obdobné preferenční chování vojáků vůči pohlavním jedincům jako v případě modelu A, a to jak v rámci *P. simplex*, tak v případě *P. canalifrons*. Interakce v tomto případě byly vyhodnocovány z pohledu zvoleného jedince, tedy zaznamenávána byla antenace k němu směřující. Mnohdy bylo možné vidět i několik vojáků (2 – 3) antenující samce či samici (Obr. 8). Tento fakt se ovšem do mých výsledků nepromítá, neboť počet antenujících jedinců nebyl zohledněn v nastavení. Protože nebyla v Petriho miskách žádná překážka, docházelo v některých skupinách k situaci, při které část jedinců chodila dokola po obvodu misky. I přesto však v takových skupinách bylo možné pozorovat rozdíly v délce antenace a reakce na pohyb pohlavních jedinců, a proto tyto případy nebyly z hodnocení vyřazeny. Do srovnávání a analýz nicméně nebyly zahrnuty ty pokusné

skupiny, v nichž kvůli nepoměru pohlaví v kolonii zastupoval jedno z nich pseudergat pro zachování počtu jedinců v Petriho misce. Sledovat bylo možné z hlediska délky antenace ze strany vojáka vyšší atraktivitu samičího pohlaví oproti samčímu (*P. simplex*: ♀: 302,1s ± 112,2; n=29; ♂: 100,6s ± 46,3; n=33; *P. canalifrons*: ♀: 90,8s ± 15,5, n=8; ♂: 64,6s ± 17,3; n=8, primární data v příloze). Oproti tomu délka antenace vůči pseudergatům sloužící jako kontrola byla v rámci pozorování stabilní, napříč různými koloniemi i v porovnání druhů se nelišila (*P. simplex*: 21,4s ± 5,3; n=38; *P. canalifrons*: 22,4s ± 5,5; n=8). Výsledná délka antenace pseudergatů (jak ze strany vojáků, tak pseudergatů) byla pro velký počet pseudergatů v pokusných skupinách průměrem ze 4 opakování a v případě měření interakcí PS – PS upravena korekcí (15t/14) kvůli zachování početního poměru pseudergatů.

Vzhledem k tomu, že v pokusných skupinách byli zastoupeni neotenici obou pohlaví, bylo z hlediska dalšího zpracování potřeba vyloučit možnost závislosti dat ve smyslu negativní korelace délky antenace samce a samice, jinými slovy, možnost, že si samci a samice konkurovali a „přebírali“ pozornost a péči ze strany vojáků a/nebo pseudergatů. K tomuto účelu byla délka antenace vůči samci a samici (u *P. simplex*) testována korelačním koeficientem. K mému překvapení byla výsledkem testu slabě pozitivní korelace, vylučující negativní interakci ♂ a ♀ ve skupině. Takový výsledek testu naopak interpretuji jako odraz rozdílných celkových aktivit v jednotlivých pokusných skupinách (Graf 3 A, B). Zajímavé výsledky přineslo srovnání délky antenace směřované k jedinci (♀/♂/PS) mezi donory, tj. vojáky a pseudergaty (Graf 3 C, D, E). Zatímco s délkou antenace vojáka vůči pohlavnímu jedinci (♀ i ♂) roste i délka antenace ze strany pseudergata, při pozorování délky antenace vůči pseudergatovi tento trend není zřetelný.

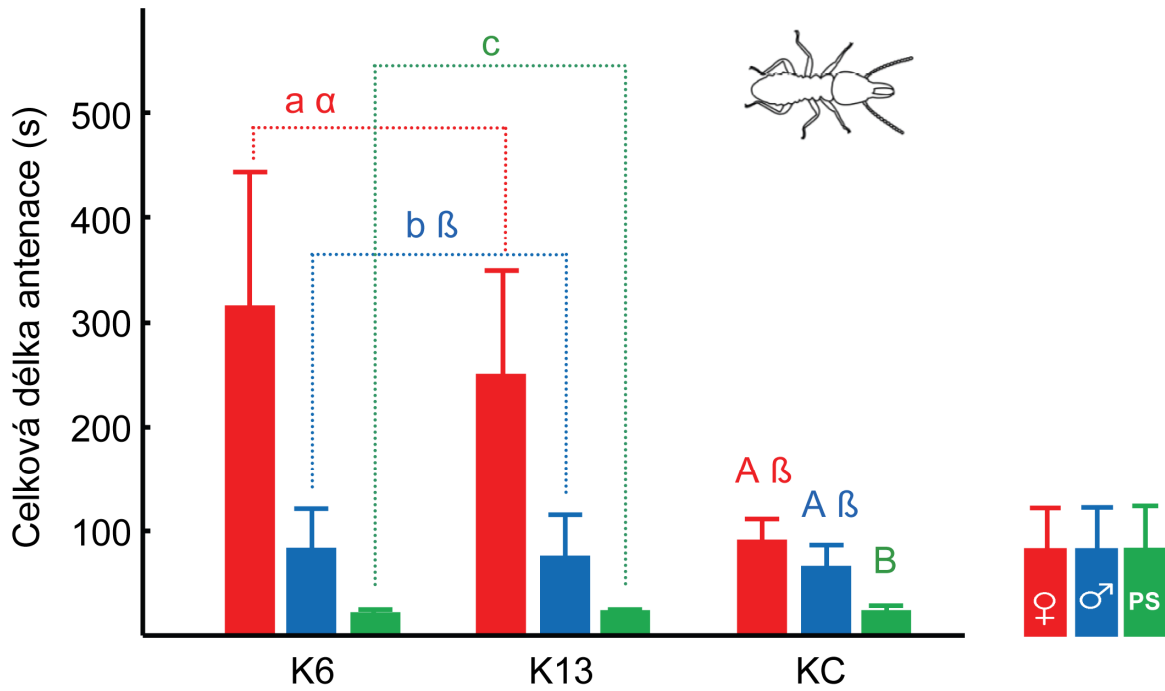
Vzhledem k nepřítomnosti negativní korelace jsem nadále data pro ♀, ♂ a PS jako akceptory považovala za nezávislá. V následujícím kroku jsem porovnála rozdíly mezi koloniemi *P. simplex* (K6 a K13) z hlediska délky antenace ♀, ♂ a PS vojákem a pseudergatem. Rozdíly mezi koloniemi nebyly signifikantní (Graf 4a, 5a). Proto jsem následně data z kolonií K6 a K13 sloučila a zhodnotila rozdíly v délce antenace vůči jednotlivým kastám (Graf 4b, 5b) a rozdíly mezi *P. simplex* a *P. canalifrons* (Graf 4c, 5c). Tato srovnání ukázala, že rozdíly existují. V případě *P. simplex* je z hlediska délky trvání antenace jednoznačně nejatraktivnější neotenická samice, poté samec a nejméně pseudergat. U *P. canalifrons* rozdíly na základě pohlaví neotenika nebyly potvrzeny. Při mnohonásobném vzájemném porovnání obou pohlaví u obou druhů se tak od ostatních liší pouze neotenické samice *P. simplex* při antenaci vojákem, resp. pouze obě pohlaví vzájemně u *P. simplex* v případě sledování antenace od pseudergata.

Výsledky



Graf 3 Korelace délky antenace u *P. simplex* v rámci modelu B:

- A.** ♀ : ♂ vojákem: $r^2=0,1101$;
 $r=0,3319$; $n_{♀}=n_{♂}=24$; $p=0,1131$
- B.** ♀ : ♂ pseudergatem: $r^2=0,2456$;
 $r=0,4956$; $n_{♀}=n_{♂}=24$; $p=0,0138$
- C.** ♀ vojákem : pseudergatem: $r^2=0,3239$;
 $r=0,5691$; $n_{♀}=24$; $p=0,0037$
- D.** ♂ vojákem : pseudergatem: $r^2=0,1409$;
 $r=0,3754$; $n_{♂}=24$; $p=0,0707$
- E.** PS vojákem : pseudergatem: $r^2=0,0045$;
 $r=0,0671$; $n_{PS}=23$; $p=0,7554$



Graf 4 Rozdíly v délce antenace v rámci modelu B ze strany vojáka:

a. Rozdíly mezi koloniemi *P. simplex* (Mann-Whitney):

	Z	p
♀ K6 (n=6) – ♀ K13 (n=13)	1,58	0,1144
♂ K6 (n=6) – ♂ K13 (n=13)	0,53	0,5987
PS K6 (n=6) – PS K13 (n=13)	-0,44	0,661

b. Rozdíly mezi jednotlivými kastami v rámci druhu (Kruskal-Wallis):

P. simplex (K6+K13):

H(2; 19, 19, 19)=47,11; p=<0,0000

post hoc srovnání:

	♀	♂	PS
♀		0,0034	<0,0000
♂	0,0034		0,0009
PS	<0,0000	0,0009	

P. canalifrons:

H(2; 8, 8, 8)=16,79; p=0,0002

post hoc srovnání:

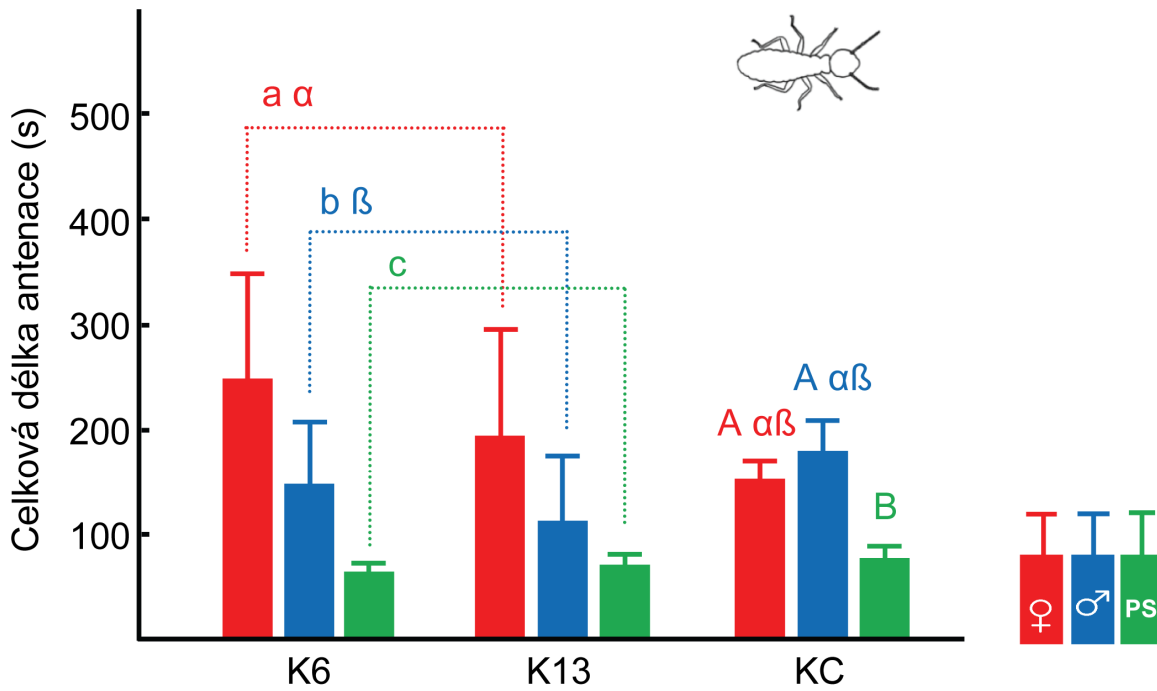
	♀	♂	PS
♀		0,5038	0,0002
♂	0,5038		0,024
PS	0,0002	0,024	

c. Srovnání mezi druhy (Kruskal-Wallis):

H(3; 19, 8, 19, 8)=32,2; p<0,0000

post hoc srovnání:

	♀ <i>P. simplex</i>	♀ <i>P. canalifrons</i>	♂ <i>P. simplex</i>	♂ <i>P. canalifrons</i>
♀ <i>P. simplex</i>		0,0251	<0,0000	0,0001
♀ <i>P. canalifrons</i>	0,0251		1	1
♂ <i>P. simplex</i>	<0,0000	1		1
♂ <i>P. canalifrons</i>	0,0001	1	1	



Graf 5 Rozdíly v délce antény v rámci modelu B ze strany pseudergata:

a. Rozdíly mezi koloniemi *P. simplex* (Mann-Whitney):

	Z	p
♀ K6 (n=6) – ♀ K13 (n=13)	0,96	0,3347
♂ K6 (n=6) – ♂ K13 (n=13)	1,14	0,2542
PS K6 (n=6) – PS K13 (n=13)	-1,23	0,2195

b. Rozdíly mezi jednotlivými kastami v rámci druhu (Kruskal-Wallis):

P. simplex (K6+K13):

H(2; 19, 19, 19)=27,46; p<0,0000

post hoc srovnání:

	♀	♂	PS
♀		0,037	<0,0000
♂	0,037		0,0186
PS	<0,0000	0,0186	

P. canalifrons:

H(2; 8, 8, 8)=16,98; p=0,0002

post hoc srovnání:

	♀	♂	PS
♀		0,6093	0,0175
♂	0,6093		0,0002
PS	0,0175	0,0002	

c. Srovnání mezi druhy (Kruskal-Wallis):

H(3; 19, 8, 19, 8)=10,21; p=0,0169

post hoc srovnání:

	♀ <i>P. simplex</i>	♀ <i>P. canalifrons</i>	♂ <i>P. simplex</i>	♂ <i>P. canalifrons</i>
♀ <i>P. simplex</i>		1	0,0233	1
♀ <i>P. canalifrons</i>	1		1	1
♂ <i>P. simplex</i>	0,0233	1		0,1069
♂ <i>P. canalifrons</i>	1	1	0,1069	

4.1.3 Korelace váhy a stupně pigmentace zralých neoteniků *P. simplex* s délkou antenace

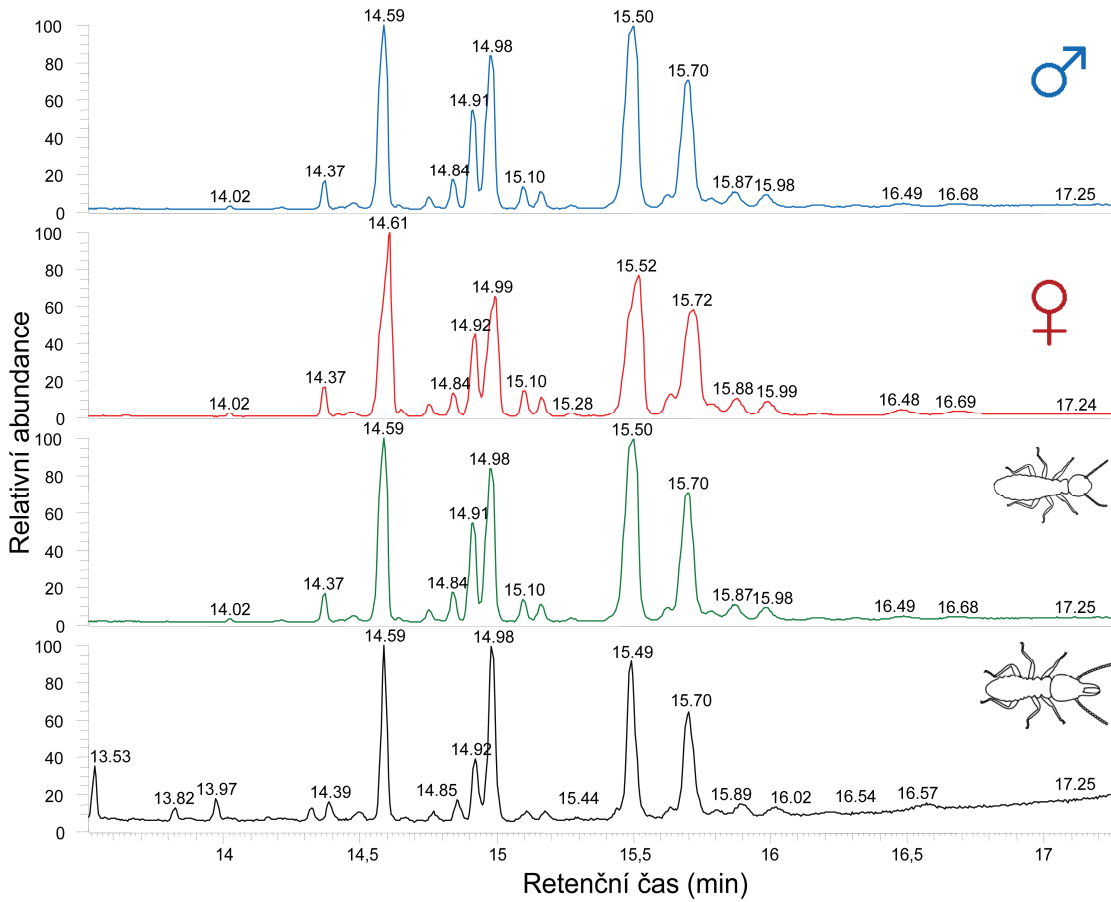
Z fotografií dospělých neoteniků *P. simplex* odečtené hodnoty pro stupně šedi (průměr z 15ti měření u každého jedince; data viz přílohu) jsem korelovala s Preferenčním indexem daných jedinců pomocí Spearmanova korelačního koeficientu, samostatně pro obě pohlaví. Podobně jsem zjišťovala i korelaci Preferenčního indexu s naměřenou hmotností neoteniků (primární data viz přílohu). Z výsledků nevyplývá, že by tmavší a/nebo jedinci s větší váhou byli z hlediska délky antenace atraktivnější. Proti všem očekáváním ukazují výsledky mírně opačný trend, a to že s rostoucí váhou a tmavší barvou pohlavních jedinců je Preferenční index nižší.

4.1.4 Analýza chemického složení tělních oplachů *P. canalifrons*

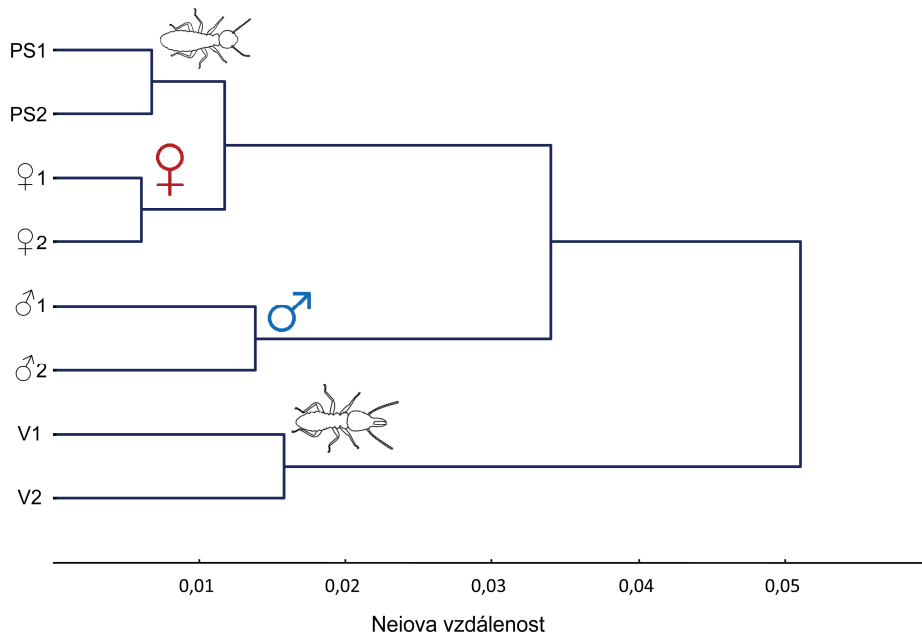
V rámci pokusů s reprodukčně aktivními neoteniky *P. canalifrons* bylo analyzováno složení tělních oplachů vždy 2 jedinců z každé kasty (♂, ♀, PS, V). Výstupem analýzy bylo 8 jednotlivých chromatogramů (viz Graf 6). Plochy píků odpovídající intenzitě jednotlivých látek byly zjištěny integrací (plocha píku) a byly převedeny na relativní procenta zastoupení (plocha konkrétního píku proti celku). Celkem takto bylo analyzováno 34 píků odpovídajících různým uhlovodíkům, zjištěných na základě hmotnostního spektra. Látky ostatní (např. nitropentadecen) nebyly do analýzy zahrnuty a nebyly tudíž kvantifikovány.

Z chromatogramu nejsou zřejmé větší kvalitativní rozdíly mezi kastami, pouze u vojáka je o několik píků více než u ostatních. Výsledný strom chemotypových vzdáleností řadí jako chemicky nejbližší vždy dvojice profilů stejné kasty. Tyto výsledky potvrzují očekávanou kvantitativní specifitu chemických profilů kutikulárních lipidů jednotlivých kast (Graf 7).

Výsledky



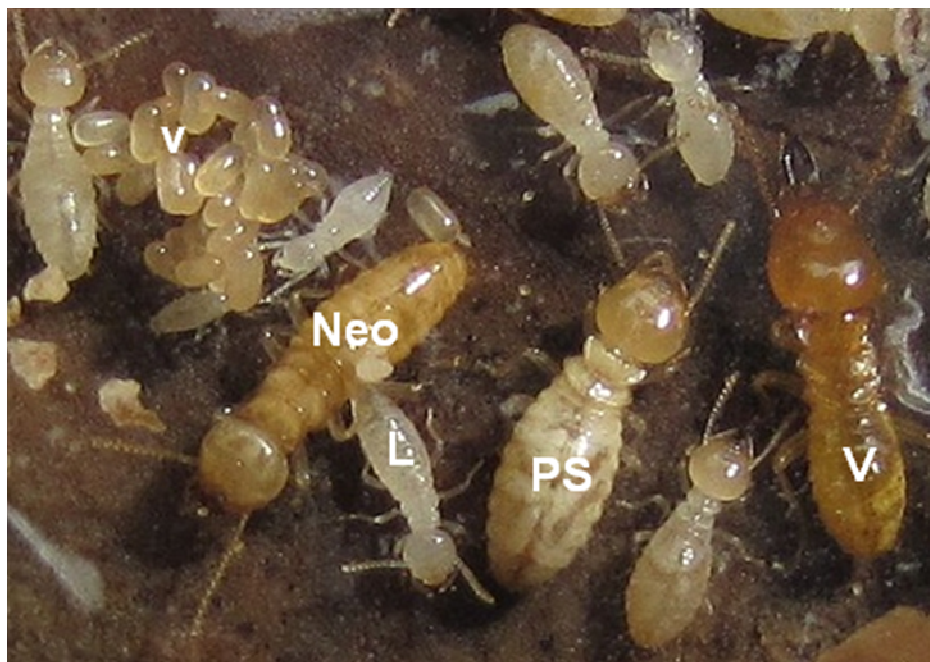
Graf 6 Chromatogramy jednotlivých kast z jedné sady vzorků. Retenční časy hodnocených pík viz přílohu, menší píky nemusí být při daném rozlišení zřetelné.



Graf 7 Chemotypové vzdálenosti (Neiovy vzdálenosti) jednotlivých kast *P. canalifrons* na základě analýzy kvantitativních rozdílů v chemickém složení tělních oplachů.

4.2 Experiment II.

Cílem Experimentu II. bylo zjistit, zda je možné v čase sledovat změny v chování sterilních kast vůči neotenikům získávajícím pohlavní zralost. Neotenici v tomto pokusu pocházeli z uměle vytvořených oddělků kolonií, v rámci kterých se diferencovali z pseudergatů. Již 12. den po založení oddělků bylo možné pozorovat velký počet čerstvě svlečených neoteniků, kteří byli velmi světlí, ale postupem času získávali sklerotizací tmavší barvu. V raných stádiích oddělků docházelo k velké úmrtnosti, která přímo souvisela s eliminací nadpočetných neoteniků v rámci siblicidních bojů mezi neoteniky. Eliminace počtu vojáků pak byla důsledkem měnícího se poměru zastoupení voják : pseudergat. Po nějaké době došlo k ustálení stavů. Z původních 15ti vojáků v každé pokusné skupině zůstala do konce pokusů přibližně polovina, z pseudergatů cca 15 – 20 jedinců. Ve většině pokusných skupin bylo možné pozorovat první snůšku vajíček kolem 55. dne od založení oddělků. Situaci v jednom z oddělků po posledním termínu pokusů ilustruje Obr. 9 (197. den).

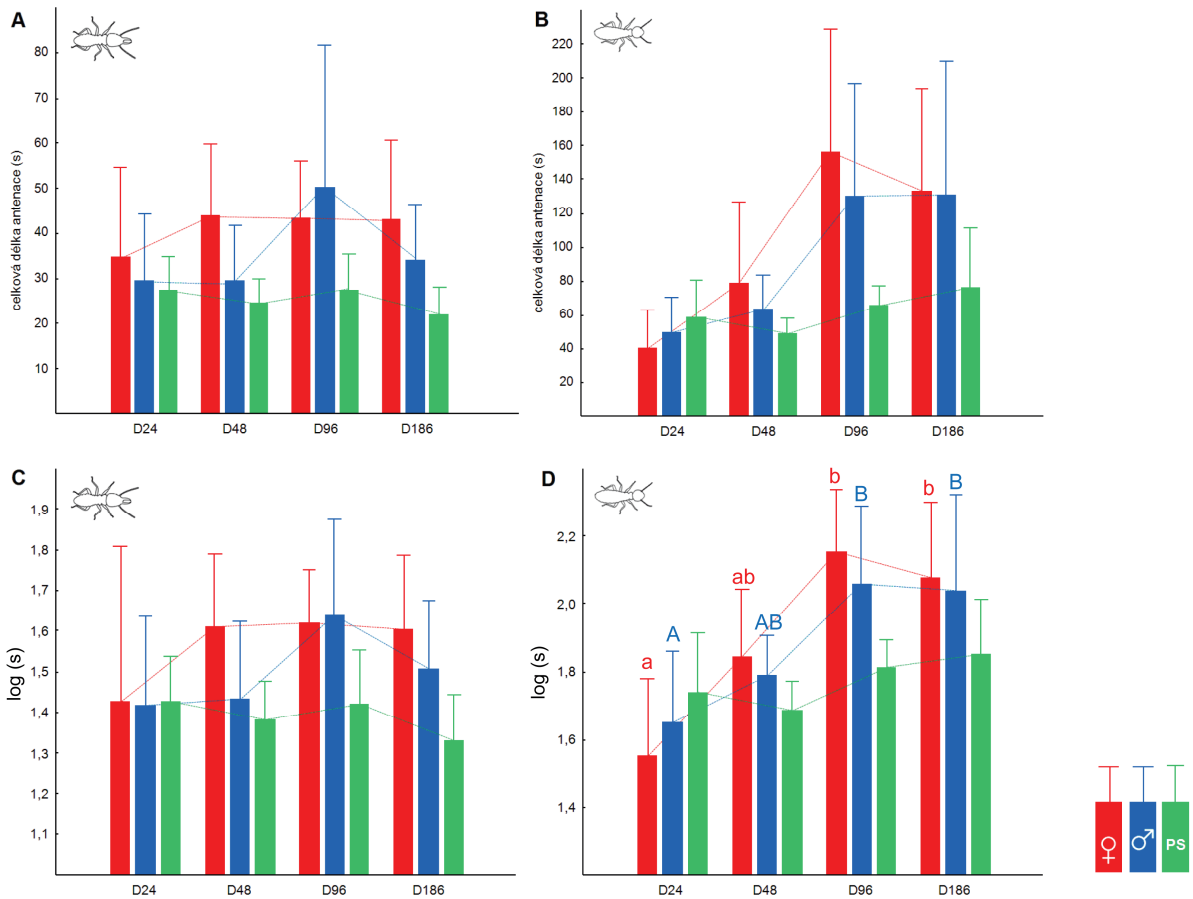


Obr. 9 Oddělek kolonie *P. simplex*, 197. den od jeho založení.
L – larva; Neo – neotenik; PS – pseudergat; V – voják; v – vajíčka

Výsledky

Stáří pohlavních jedinců tedy bylo dobře známo a v čase měnící se chování vůči nim mohlo být spojeno s informací o věku a reprodukčním statutu pohlavního jedince. Časové odstupy jednotlivých měření byly 24., 48., 96. a 186. den a měřena byla opět délka antenace směřovaná k neotenikům. Graficky jsou výsledky z modelu B znázorněny v Grafu 9. Délka antenace ze strany vojáka a pseudergata vůči pseudergatům se v čase příliš neměnila (Graf 9 A, B). Zřetelné a signifikantní jsou změny v délce antenace vůči pohlavním jedincům obou pohlaví ze strany pseudergatů (Graf 9 B) mezi druhým a třetím pokusným termínem, tj. 48. – 96. dnem od založení (Graf 9 B, D). Starší neotenici jsou tak ve srovnání s mladšími atraktivnější. Rozdíly v chování vojáků vůči pohlavním jedincům mezi jednotlivými termíny také na první pohled vykazují obdobný stoupající trend, ten se nicméně neprokázal jako signifikantní (Graf 9 A, C). Poměrně nízkou preferenci pohlavních jedinců vojáky ukazují také výsledky v modelu A se třemi jedinci, ve kterém lze pozorovat preferenci samic i samců, nikoliv však signifikantně stoupající tendenci. Primární naměřená data pocházející z pokusů v modelu A i B jsou součástí přílohy.

Výsledky



Graf 9 Změny v délce antenace vůči jednotlivým kastám v čase (D24, D48, D96, D186):

A. Průměrná délka antenace ze strany vojáka/ů

B. Průměrná délka ze strany pseudergata/ů

C. Délka antenace od vojáka po transformaci log(s) (ANOVA):

♀: $F(3; 8, 7, 7, 5)=0,93$; $p=0,441$; ♂: $F(3; 8, 7, 7, 5)=1,53$; $p=0,233$; PS: $F(3; 7, 7, 7, 5)=0,81$; $p=0,504$

D. Délka antenace od pseudergata po transformaci log(s) (ANOVA):

♀: $F(3; 8, 7, 7, 5)=11,03$; $p<0,0001$; ♂: $F(3; 8, 7, 7, 5)=5,56$; $p<0,005$; PS: $F(3; 7, 7, 7, 5)=1,91$; $p=0,157$,
post hoc srovnání:

♀:	D24	D48	D96	D186	♂:	D24	D48	D96	D186
D24		0,0881	0,0003	0,005	D24		0,6381	0,0087	0,0263
D48	0,0881		0,0646	0,3541	D48	0,6381		0,1314	0,2437
D96	0,0003	0,0646		0,9455	D96	0,0087	0,1314		0,9987
D186	0,005	0,3541	0,9455		D186	0,0263	0,2437	0,9987	

5. Diskuse

5.1 Kontext a motivace pro zvolenou tematiku

Fenomén dělby práce, tak typický pro eusociální společenstva, je u termitů jedním z nejpropracovanějších vůbec. V jedné kolonii žijí u některých druhů až milony jedinců, přičemž nejpočetnější jsou dělníci (praví či nepraví), jejichž náplní práce je hledání a obstarávání potravy, krmení závislých kast, činnosti související s výstavbou a opravami hnízda, udržování vnitřního klimatu a v neposlední řadě péče o pohlavní jedince, královnu a krále. Kasta vojáků, která se vedle termitů vyvinula též u eusociálních mšic a třásnokřídých, plní primárně funkci obrannou, jen u některých, značně odvozených skupin termitů, u nichž došlo k sekundární ztrátě vojáků, převzali plně funkci obrany dělníci. Objektem k obraně je hnízdo samotné spolu s jeho obyvateli. Pro cílení obrany směrem ke členům vlastní kolonie, pro jejich rozlišení od vetřelců je nutné, aby byli termiti schopni spolehlivě a rychle rozpoznávat konfrontované jedince. Právě tyto schopnosti dokládá řada prací tzv. agonistickými testy při párování jedinců různých druhů (Thorne, 1982C; Haverty & Thorne, 1989; Bagnères et al., 1991; Takahashi & Gassa, 1995; shrnuto v Thorne & Haverty, 1991; Shelton & Grace, 1996), případně různých kolonií (Levings & Adams, 1984; Binder, 1988). Míra agresivity přitom mnohdy koreluje s mírou odlišností v profilech kutikulárních lipidů (Haverty & Thorne, 1989; Bagnères et al., 1998; Kaib et al., 2004; Uva et al., 2004), jež slouží termitům jako hlavní rekogniční faktor. Mezi druhové rozdíly v kutikulárních lipidech jsou kvalitativní, odlišnosti vnitrodruhové a mezi jednotlivými kastami v rámci jedné kolonie jsou pouze kvantitativní (Haverty et al., 1996; Bagnères et al., 1998). V nedávné historii byly objeveny i specifické látky pohlavních jedinců (Liebig et al., 2009; Weil et al., 2009; Matsuura et al., 2010; Himuro et al., 2011). Obranné strategie vojáků (mechanické i chemické) jsou napříč různými druhy přítomny v podobě široké škály mnohdy extrémních adaptací (Prestwich, 1984; Šobotník et al., 2010C). Nelze nicméně přehlížet i obranné schopnosti dělníků: i u nich bylo prokázáno agonistickými testy agresivní chování vůči nepřibuzným jedincům, byť v menší míře než u vojáků (Thorne, 1982C; Haverty & Thorne, 1989). Úspěšná obrana a ochrana členů kolonie je vedle přímé reakce na vetřelce spojena též se schopností vyvolávat mezi členy vlastního hnízda poplach, informovat členy kolonie o ohrožení a přivolávat posilu. Takovou schopností disponují především vojáci odvozených skupin prostřednictvím poplašného feromonu (Šobotník et al., 2010C), univerzální a evolučně primitivní metodou šíření poplachu pak jsou vibrace těla o substrát, které provozují též dělníci (např. Sieber & Leuthold, 1981; Binder, 1988). Odvozené a propracované obranné chování vojáků je pak možné pozorovat u takových druhů termitů, které se vydávají za potravou mimo

hnízdo. Obrana dělníků má tak mnohdy podobu dokonale organizovaného rozmístění vojáků podél cest a na potravním teritoriu, zejména pak v případě druhů, které se za potravou vydávají mimo relativní bezpečí tunelů a galerií (Sugio, 1995; Miura & Matsumoto, 1998). V případě některých druhů jsou to přímo vojáci, kteří se, nazývání průzkumníci či skauti, přímo účastní vyhledávání nových zdrojů potravy a iniciují sběr potravy v případě nalezení bohatého zdroje (Traniello, 1981; Rupf & Roisin, 2008). Je to právě komplexita životní strategie druhů hledajících svou potravu mimo hnízdo, která je spojena s evolucí více typů vojáků u odvozených druhů a dělbou práce na činnosti uvnitř hnízda a při sběru potravy (např. McMahan 1977; Kaib, 1985), či na úkoly v obraně a v šíření poplachu (Kaib 1990).

Jakkoliv je rod *Prorhinotermes* řazen spíše k ekologicky primitivním druhům termitů, je behaviorální repertoár jeho vojáků neobyčejně bohatý. Zahrnuje na jedné straně fyzickou a účinnou chemickou obranu, schopnost šíření poplachu s pomocí vibrací i poplašného feromonu; na straně druhé aktivitu vojáků jako průzkumníků při hledání nové potravy (hnízda) v případě nedostatku dřeva v současném hnízdě a iniciaci stěhování (části) kolonie do nového zdroje, včetně schopnosti značit cesty (Hanus et al., 2008; Rupf & Roisin, 2008; Šobotník et al., 2008B; Piskorski et al. 2009). K těmto schopnostem se pak přidává unikátní chování vojáků, jež v případě disturbance hnízda a odhalení oblastí s vajíčky systematicky vajíčka přenášejí do bezpečí (Hanus et al., 2005) – manipulace s vajíčky byla do té doby dávána do souvislosti pouze s dělníky. Tato má práce je pak logickým pokračováním zájmu výzkumného týmu v rámci ÚOCHB o obranné strategie rodu *Prorhinotermes* a chování jeho vojáků (shrnutí v Hanus, 2008). Motivací k vymezení jejího tématu bylo pozorování specifického obranného chování vojáků v přímé blízkosti pohlavních jedinců během extrakcí a manipulací s chovnými koloniemi.

5.2 Preference pohlavních jedinců vojáky za situace uměle vyvolané disturbance

Na základě dosažených výsledků v rámci této práce jsem se pokusila odpovědět na otázky vytyčené v samotném úvodu práce. Pozorování a data získaná z laboratorních pokusů za podmínek uměle vyvolané disturbance podpořila původní domněnku o existenci specifického chování vojáků vůči pohlavním jedincům. Takové chování je zprostředkované antenací zajišťující blízký kontakt vojáka s pohlavním jedincem pro jeho případnou ochranu, a je mimo jiné i jasným důkazem potvrzujícím schopnost vojáků pohlavní jedince jednoznačně rozpoznávat od ostatních. Jakkoliv je přítomnost takového chování vojáků očekávatelná z hlediska jeho adaptivní hodnoty, v dostupné literatuře neexistují srovnatelná pozorování. Použitá metodika tedy z pochopitelných důvodů nevychází z žádných předchozích pozorování či

pokusů a byla proto navržena ve dvou modelech, jež slouží pro jednoduchou dokumentaci existence tohoto chování (model A) a složitější simulaci téhož v podmínkách bližších přirozeným (model B). Přesto, že se tyto modely zdají prosté, umělé a nepřirozené, umožnily mi zaznamenání specifického chování, které lze v přirozených podmínkách komplexního hnízda jen těžko zdokumentovat.

V pokusných skupinách, v nichž byli zastoupeni jedním jedincem voják, pseudergat a neotenik jednoho pohlaví (model A), byla na první pohled zřetelná silná preference kontaktu s pohlavním jedincem před kontaktem s pseudergatem. Dramatický nepoměr v celkové délce antenace ve prospěch pohlavních jedinců bylo možné sledovat jak ve skupinách se samicí, tak ve skupinách se samcem. Uvedené zjištění je podpořeno i výsledky z pokusných uspořádání s přirozenějším početním zastoupením jednotlivých kast (model B), jejichž hodnocení je komplikovanější, vyžaduje opakované hodnocení několika fokálních termitů a dostatečný počet opakování pro dosažení jednoznačných závěrů. V obou případech bylo možné při hodnocení záznamů sledovat zřetelné setrvávání v antenaci při setkání vojáka s pohlavním jedincem a aktivní, za neotenikem směřovaný pohyb ve snaze navázat s ním přímý kontakt při jeho ztrátě. Jistě by daleko přesnější data přineslo rozšířené hodnocení v rámci zvoleného modelu v podobě kompletního etogramu všech jedinců všech kast (viz např. Maistrello & Sbrenna, 1996), nicméně zvolený zjednodušený způsob vyhodnocení se ukázal jako dostatečný pro prokázání sledovaného jevu a jeho statistické potvrzení.

5.3 Rozdíly v preferenci samic a samců ze strany vojáků a pseudergatů

Odpověď na další otázku, kterou jsem si položila v úvodu této práce, tj. zda se liší chování vojáků vůči neotenikům na základě jejich pohlaví, mi umožnily oba dva modely (A i B), byť podmínky v nich byly značně odlišné. V případě skupin se třemi jedinci měl voják na výběr při antenaci pseudergata a pouze jednoho pohlavního jedince, neotenickou samicí nebo samce. Oproti tomu v modelu B byli zastoupeni neotenici obou pohlaví a byla tak zachována teoretická možnost volby antenace v závislosti na pohlaví neotenika. Porovnáváním mezi pohlavími v menších skupinách pomocí Preferenčního indexu jsem zjistila, že vojáci jednoznačně déle setrvávají v antenálním kontaktu s neotenickou samicí oproti samci, což koresponduje s očekáváním, neboť samičí pohlaví je z hlediska reprodukce cennější. Počet neotenických pohlavních jedinců, u druhů, kde k jejich vývoji dochází, je často větší (Myles, 1999) a ztráta samce v takovém případě neohrožuje zásadním způsobem reprodukci, zatímco ztráta samice přímo ovlivňuje snížení produkce vajíček. Odpověď na otázku, zda v případě přítomnosti obou pohlaví upřednostňují

vojáci v antenaci jedno z nich, mi poskytlo měření délky trvání antenace vůči jednomu a druhému pohlaví a jeho srovnání vůči pseudergatovi. O nezávislosti dat naměřených u samců a samic jsem se přesvědčila před dalším zpracováním vzájemným srovnáním. Pohlavní jedinci se signifikantně liší od pseudergatů a to jak v délce antenace od vojáka, tak od pseudergata. U *P. simplex* byly zjištěny též rozdíly mezi pohlavími neoteniků. Výsledky lze snadno vyčíst v grafu 4 a v tomto ohledu znovu jednoznačně potvrzují předpoklad, že neotenické samice jsou z hlediska poskytování selektivní ochrany atraktivnější než samci. Při podrobném pohledu na antenaci toho kterého neotenika jsem navíc zjistila pozitivní korelaci délky antenace pohlavních jedinců obou pohlaví vojákem s délkou antenace pseudergatem, tj. že neotenici atraktivnější pro pseudergaty jsou atraktivnější též pro vojáky. Nicméně výsledkem snažení seřadit jednotlivé neoteniky na pomyslnou reprodukční škálu dle jejich zralosti (reprodukčního statutu) pomocí měření hmotnosti a stupně tmavosti abdomenu (Hanus et al., 2010) a korelovat tuto hodnotu s Preferenčním indexem, byl oproti všem mým očekáváním trend spíše opačný. Mladší, pomyslně méně plodné neotenické samice, se jevily mírně atraktivnější než samice starší. Jakkoliv je toto zjištění v nesouladu s logickou biologickou interpretací, jedno z možných nepřímých vysvětlení tohoto jevu může být nízká aktivita velmi mladých neoteniků v situaci disturbance. Během mých pozorování a vyhodnocování nahrávek jsem si povšimla, že někteří velmi světlí neotenici s malým stupněm fyzogastrie nebyli na pohled tolik aktivní jako jedinci tmavší a těžší a tudíž mohlo být snazší pro vojáky je antenovat a setrávat s nimi v kontaktu. Ve výsledku pak tato pozorování mohla ovlivnit celkové rozložení dat při korelační analýze a podílet se na pozorované závislosti. Na okraj lze navíc poznamenat, že osobním pozorováním při práci s koloniemi jsem pozorovala, že reprodukčně zralí, tmaví a fyzogastričtí neotenici jsou při disturbanci naopak značně čilí a velmi rychle se přesunují do bezpečí nenarušených částí kolonie.

5.4 Časová dynamika preference pohlavních jedinců ze strany sterilních kast

V dalším bodě své práce jsem se zabývala otázkou, jak se mění intenzita selektivní obrany v čase, tj. spolu se zvyšující se reprodukční zralostí a plodností pohlavních jedinců. K získání dat pro pokus o zodpovězení této otázky běžel po dobu téměř 200 dní samostatný experiment, v jehož rámci bylo možné s relativní přesností datovat stáří jednotlivých neoteniků. Data z výsledků z jednotlivých měření při vzájemném porovnávání naznačují, že ke změnám v chování vůči neotenikům dochází spolu s jejich reprodukčním dozráváním v řádu týdnů a měsíců. Změny, ve smyslu nárůstu délky antenace pseudergatů vůči neotenikům, mezi druhým a třetím

pokusným termínem, tj. mezi 48. – 96. dnem, korespondují s tím, že v tomto období (cca kolem 55. dne) se v pokusných skupinách objevila první snůška vajíček, tedy jasný důkaz o reprodukci neoteniků. Nárůst délky antenace mezi těmito termíny je statisticky signifikantní, jak u neotenických samic, tak u samců. Jakkoliv je ve výsledcích patrný trend nárůstu délky antenace v průběhu dlouhodobého sledování, naměřené hodnoty antenace nedosahují hodnot pozorovaných v rámci Experimentu I. Například průměrná délka antenace samice ze strany pseudergata v Experimentu II. (96. den) byla 156s, zatímco v rámci Experimentu I. byla neotenická samice pseudergatem antenovaná průměrně 250s. Tento nepoměr mezi zjištěním u zralých oproti mladým vyvíjejícím se neotenikům je ještě patrnější v případě porovnávání délky antenace vůči pohlavním jedincům ze strany vojáků – největší průměrná délka antenace vůči samci byla zjištěna ve třetím testovacím termínu (96. den), tj. 50s – v porovnání s průměrnou délkou vůči zralým samcům z Experimentu I. je ale délka poloviční. Značný rozdíl je pak u samic, průměrně $\pm 43s$ stabilně naměřených 48., 96. a 186. den v Experimentu II. oproti průměru 302s u zralých samic z Experimentu I. Podobně jsem v rámci modelu A Experimentu II. sice pozorovala mírnou preferenci pohlavních jedinců ze strany vojáků, nicméně stoupající trend jsem neprokázala.

Pro shrnutí lze konstatovat, že k časově podmíněným změnám v preferenci neoteniků spolu s jejich reprodukčním dozráváním po založení nové kolonie dochází. Na časové škále šesti měsíců se však stoupající preference neoteniků signifikantně projevuje pouze při antenaci pseudergaty. V případě vojáků se stoupající preference pravděpodobně objevuje až na delším časovém měřítku, než jaké jsem si stanovila v daném pokusu. K dosažení míry preference pohlavních jedinců pozorované v Experimentu I. je pravděpodobně třeba významně starších neoteniků – do Experimentu I. byli zařazeni neotenici mnohdy starší dvou let, jak dokládají záznamy z chovných knih pokusných kolonií.

5.5 Mezi druhové srovnání *P. simplex* a *P. canalifrons*

Poslední otázkou, studovanou v této práci, byla případná přítomnost rozdílů mezi dvěma druhy rodu *Prorhinotermes*. Všechny výše diskutované výsledky jsou poznatky získané o druhu *Prorhinotermes simplex*. K ověření, že se v případě studovaného fenoménu nejedná pouze o výlučnou vlastnost *P. simplex* jsem v Experimentu I. pracovala též s druhem *P. canalifrons*. Na základě srovnání dat z dosažených výsledků ze zdá, že rozdíly v atraktivitě pohlaví u *P. canalifrons* nejsou takové, jaké byly zjištěny u *P. simplex*. Na jedné straně jsem, zcela v souladu s pozorováním u *P. simplex*, zjistila jednoznačnou signifikantní preferenci pohlavních jedinců obou pohlaví ze strany vojáků (model A, B) i pseudergatů (model B). Na

straně druhé jsem pozorovala značné mezidruhové rozdíly při srovnání délky antenace vůči neotenikům jednotlivých pohlaví ze strany vojáka, a to jak v méně početných skupinách, tak i v těch přirozenějších. Při srovnání Preferenčního indexu jednotlivých pohlaví v modelu A se hodnoty pro samce a samice *P. canalifrons* nelišily. Ke stejnému závěru jsem pak dospěla i při porovnání délky antenace v rámci modelu B – ani zde nebyl signifikantní rozdíl v atraktivitě jednoho z pohlaví, a to ani pro vojáky, ani pro pseudergaty. Takový výsledek kontrastuje s pozorováním u *P. simplex*, kde jsem ve všech pokusných uspořádáních shledala dramatické signifikantní rozdíly v délce antenace obou sterilních kast ve prospěch samic.

K celkovému hodnocení a formulování závěrů při srovnávání druhů je však nutno přistupovat s ohledy na nejrůznější faktory. V potaz je třeba brát nepoměrný počet srovnávaných skupin v rámci druhů, aktuální stav a poměry uvnitř kolonie, její stáří, a další faktory, které mohou být za rozdíly v chování zodpovědné. Nicméně na základě výsledků je možné minimálně konstatovat, že byly shledány a biologickými testy potvrzeny rozdíly v chování vůči funkčním pohlavním jedincům oproti jedincům sterilním. Přesto mohu v podobě spekulace doplnit i možné odůvodnění povstávající z případných odlišností v biologii obou druhů. Při svých pozorováních a inspekcích kolonií *P. simplex* a *P. canalifrons* jsem dlouhodobě pozorovala výrazně vyšší počet neotenických pohlavních jedinců v kolonii *P. canalifrons*, z nichž mnozí se jeví relativně mladí a často se volně pohybovali v různých oblastech hnízda včetně jeho povrchu. Celkově je tak množství neoteniků různého stáří na pohled vyšší u *P. canalifrons*. Tento fakt může odrážet odlišnou reprodukční biologii *P. canalifrons* a například také nižší hodnotu jednotlivých neoteniků v reprodukční strategii druhu.

5.6 Kastovní specifická chemická profilů kutikulárních lipidů

Mimo rámec zadaného tématu jsem se ve své práci pokusila experimentálně ověřit předpokládanou úlohu kutikulárních lipidů v mezikastovním rozpoznávání. Klíčovou podmínkou pro takovou chemickou diskriminaci kast je přítomnost kastově specifických profilů kutikulárních lipidů u studovaného modelu. Jako testovaný druh jsem zvolila *P. canalifrons* proto, že u něj výsledky analýzy složení kutikulárních lipidů, na rozdíl od *P. simplex* (Hanus et al., 2008), nebyly nikdy studovány a publikovány. Na toto téma existuje řada prací více či méně systematicky rozebírající danou problematiku od analýzy a identifikace zdrojů rozpoznávání po biologické testování (shrnuto v Howard & Blomquist, 2005).

Přes malý testovaný vzorek (2 jedinci od každé kasty) se na základě analýzy chemického profilu kutikulárních lipidů podařilo ukázat, že chemické profily kutikulárních lipidů u studované kolonie *P. canalifrons* jsou kastově specifické – vždy dvojice chemotypů téže kasty byla klasifikována jako vzájemně nejbližší,

zatímco chemotypy ostatních kast se jevíly vzdálenější. Pozorované rozdíly mezi kastami a zejména mezi pohlavními jedinci a sterilními kastami se na první pohled nejví jako dramatické. Na druhou stranu to nijak nevylučuje schopnost termitů spolehlivě rozpoznávat jednotlivé kasty na základě těchto rozdílů. Navíc ve světle výše diskutovaných rozdílů v preferenci pohlavních jedinců *P. simplex* a *P. canalifrons* (zejména samic), nejsou poměrně malé rozdíly v chemických profilech kast a pohlaví příliš překvapivé – ve srovnání s jednoznačněji rozrůzněnými profily kutikulárních lipidů u *P. simplex* (Hanus et al., 2008). Důvody pozorované odlišnosti *P. canalifrons* by bylo třeba dále studovat, porovnávat výsledky z více kolonií, kterými v současné době nedisponujeme, a vyloučit tak např. vliv aktuálního stavu dané kolonie.

6. Shrnutí

V rámci této práce bylo, vůbec poprvé, systematicky studováno specifické chování vojáků termitů vůči neotenickým pohlavním jedincům. Uvedené chování bylo studováno v situacích disturbance, tedy v situacích přímého ohrožení pohlavních jedinců. Popisované chování je charakteristické aktivním, za neotenikem směřovaným pohybem a patrným vyhledáváním přímého antenálního kontaktu. Studovány byly dva druhy rodu *Prorhinotermes* (Rhinotermitidae), tj. *P. simplex* a *P. canalifrons*.

- Měřením délky antenace ze strany vojáků vůči jednotlivým kastám byla potvrzena schopnost vojáků rychle a jednoznačně rozlišit zralé neotenické pohlavní jedince od zástupců sterilních kast. Zároveň byla potvrzena preference v poskytování selektivní ochrany právě neotenickým jedincům.
- U druhu *P. simplex* byly shledány signifikantní rozdíly v atraktivitě neoteniků v závislosti na jejich pohlaví. Neotenické samice přitahovaly pozornost obou studovaných sterilních kast (vojáků a pseudergatů) signifikantně více než samci; u *P. canalifrons* takové rozdíly nebyly potvrzeny.
- Potvrzen byl nárůst atraktivity pohlavních jedinců z hlediska poskytování ochrany v souvislosti s pohlavním dozráváním neoteniků. Zvýšení zájmu o mladé neoteniky ze strany pseudergatů bylo na sledované škále 6 měsíců zřetelné a jeho nárůst koresponduje s nabýváním pohlavní zralosti a plodnosti neoteniků, kterou přímo dokládá výskyt první snůšky vajíček. U vojáků takové rozdíly v chování na zvoleném časovém měřítku nelze konstatovat, ke zvýšení atraktivity pohlavních jedinců pro vojáky dochází pravděpodobně na delším časovém měřítku.
- Porovnání chemického složení kutikulárních lipidů jednotlivých kast *P. canalifrons* potvrdilo jejich kastovní specifitu.

7. Použitá literatura

- Acda, M. N. 2007. *Schedorhinotermes makilingensis*, a new species of subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) from the Philippines. *Sociobiology* 50(1): 163 – 171
- Adams, E. S. 1991. Nest-mate recognition based on heritable odors in the termite *Microcerotermes arboreus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 88(5): 2031 – 2034
- Affolter, J., and Leuthold, R. H. 2000. Quantitative and qualitative aspects of trail pheromones in *Macrotermes subhyalinus* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux* 47(3): 256 – 262
- Ahmad, M. 1976. The soldierless termite genera of the Oriental region, with a note on their phylogeny (Isoptera: Termitidae). *Pakistan Journal of Zoology* 8: 105 – 123
- Badertscher, S., Gerber, C., and Leuthold, R. H. 1983. Polyethism in food supply and processing in termite colonies of *Macrotermes subhyalinus* (Isoptera). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12(2): 115 – 119
- Bagine, R. K. N., Brandl, R., and Kaib, M. 1994. Species delimitation in *Macrotermes* (Isoptera: Macrotermitinae): evidence from epicuticular hydrocarbons, morphology, and ecology. *Annals of the Entomological Society of America* 87(5): 498 – 506
- Bagnères, A. G., Killian, A., Clément, J.-L. A., and Lange, C. 1991. Interspecific recognition among termites genus *Reticulitermes*: evidence for a role for the cuticular hydrocarbons. *Journal of Chemical Ecology* 17(12): 2397 – 2420
- Bagnères, A. G., Riviere, G., and Clément, J.-L. A. 1998. Artificial neural network modeling of caste odor discrimination based on cuticular hydrocarbons in termites. *Chemoecology* 8: 201 – 209
- Barbosa, J. R. Ch. 2012. Sistema de castas de *Serritermes serrifer* (Isoptera: Serritermitidae). Universidade de Brasília 1 – 41
- Bell, W. J., Roth, L. M., and Nalepa, Ch. A. 2007. *Cockroaches: Ecology, Behavior, and Natural History*. The Johns Hopkins University Press. pp 230
- Bignell, D. E. 2011. Morphology, Physiology, Biochemistry and Functional Design of the Termite Gut: An Evolutionary Wonderland. In: Bignell, D. E., Roisin, Y., and Lo, N., eds. *Biology of Termites: A Modern Synthesis*. Dordrecht, Springer 1(14): 375 – 412
- Bignell, D. E., and Eggleton, P. 1995. On the elevated intestinal pH of higher termites (Isoptera: Termitidae). *Insectes Sociaux* 42(1): 57 – 69
- Bignell, D. E., and Eggleton, P. 2000. Termites in ecosystems. In: Abe, T., Bignell, D. E., and Higashi, M., eds. *Termites: Evolution, Sociality, Symbiosis, Ecology*. London, Kluwer Academic Publishers 1(17): 363 – 387
- Bignell, D. E., Eggleton, P., Nunes, L., and Thomas, K. L. 1997. Termites as mediators of carbon fluxes in tropical forest: Budgets for carbon dioxide and methane emissions. In: Watt, A. D., Stork, N. E., Hunter, M. D., eds. *Forests and Insects*. London, Chapman and Hall 1(8): 109 – 134
- Binder, B. F. 1988. Intercolonial aggression in the subterranean termite *Heterotermes aureus* (Isoptera, Rhinotermitidae). *Psyche* 95(1-2): 123 – 137
- Bordereau, C., and Han, S. H. 1986. Stimulatory influence of the queen and king on soldier differentiation in the higher termites *Nasutitermes lujae* and *Cubitermes fungifaber*. *Insectes Sociaux* 33(1): 296 – 305
- Bordereau, C., and Pasteels, J. M. 2011. Pheromones and chemical ecology of dispersal and foraging in termites. In: Bignell, D. E., Roisin, Y., and Lo, N., eds. *Biology of Termites: A Modern Synthesis*. Dordrecht, Springer 1(11): 279 – 320
- Bourguignon, T., Šobotník, J., Hanus, R., and Roisin, Y. 2009. Developmental pathways of *Glossotermes oculatus* (Isoptera, Serritermitidae): at the cross-roads of worker caste evolution in termites. *Evolution and Development* 11(6): 659 – 668

- Bourguignon, T., Šobotník, J., Sillam-Dussès, D., Jiroš, P., Hanus, R., Roisin, Y., and Miura, T. Developmental Pathways of *Psammotermes hybostoma* (Isoptera: Rhinotermitidae): Old Pseudergates Make Up a New Sterile Caste. PLOS ONE. In press
- Brent, C. S., and Traniello, J. F. A. 2001A. Influence of sex-specific stimuli on ovarian maturation in primary and secondary reproductives of the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis*. *Physiological Entomology* 26(3): 239 – 247
- Brent, C. S., and Traniello, J. F. A. 2001B. Social influence of larvae on ovarian maturation in primary and secondary reproductives of the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis*. *Physiological Entomology* 26(1): 78 – 85
- Brent, C. S., and Traniello, J. F. A. 2001C. Social regulation of testicular development in primary and secondary males of the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis* Hagen. *Insectes Sociaux* 48(4): 384 – 391
- Brent, C. S., Schal, C., and Vargo, E. L. 2007. Endocrine effects of social stimuli on maturing queens of the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis*. *Physiological Entomology* 32(1): 26 – 33
- Brune, A., and Ohkuma, M. 2011. Role of the Termite Gut Microbiota in Symbiotic Digestion. In: Bignell, D. E., Roisin, Y., and Lo, N. eds. *Biology of Termites: A Modern Synthesis*. Dordrecht, Springer 1(16): 439 – 476
- Clément, J.-L. A., and Bagnères, A. G. 1998. Nestmate recognition in termites. In: Van der Meer, R. K., Breed, M. D., Espelie, K. E., and Winston, M. L., eds. *Pheromone communication in social insects: ants, wasps, bees and termites*. Boulder, Westview Press 126 – 155
- Connétable, S., Robert, A., Bouffault, F., and Bordereau, C. 1999. Vibratory alarm signals in two sympatric higher termite species: *Pseudacanthotermes spiniger* and *P. militaris* (Termitidae, Macrotermitinae). *Journal of Insect Behavior* 12(3): 329 – 342
- Cornette, R., Gotoh, H., Koshikawa, S., and Miura, T. 2008. Juvenile hormone titers and caste differentiation in the damp-wood termite *Hodotermopsis sjostedti* (Isoptera, Termopsidae). *Journal of Insect Physiology* 54: 922 – 930
- Costa-Leonardo, A. M. 2004. A new interpretation of the defense glands of Neotropical *Ruptitermes* (Isoptera, Termitidae, Apicotermitinae). *Sociobiology* 44: 391 – 401
- Costa-Leonardo, A. M., Casarin, F. E., and Lima, J. T. 2009. Chemical Communication in Isoptera. *Neotropical Entomology* 38(1): 1 – 6
- Crosland, M. W. J., and Traniello, J. F. A. 1997. Behavioral plasticity in division of labor in the lower termite *Reticulitermes fukienensis*. *Naturwissenschaften* 84(5): 208 – 211
- Crosland, M. W. J., Lok, C. M., Wong, T. C., Shakarad, M., and Traniello, J. F. A. 1997. Division of labour in a lower termite: the majority of tasks are performed by older workers. *Animal Behaviour* 54: 999 – 1012
- Darlington, J. P. E. C. 1982. Population dynamics in an African fungus-growing termite. In: Breed, M. D., Michener, C. D., and Evans, H. E. eds. *The biology of social insects*. Boulder, Colorado Proceedings of the Ninth Congress of the International Union for the Study of Social Insects, August 1982. Westview Press 54 – 58
- Darlington, J. P. E. C. 1986. Seasonality in mature nests of the termite *Macrotermes michaelseni* in Kenya. *Insectes Sociaux* 33(2): 168 – 189
- Davies, R. G., Hernandez, L. M., Eggleton, P., Didham, R. K., Fagan, L. L., and Winchester, N. N. 2003. Environmental and spatial influences upon species composition of a termite assemblage across neotropical forest islands. *Journal of Tropical Ecology* 19: 509 – 524
- Delclos, X. M., and Martinell, J. 1995. The oldest known record of social insects. *Journal of Paleontology* 69: 594 – 599
- Deligne, J., Quennedey, A., and Blum, M. S. 1981. The enemies and defense mechanisms of termites. In: Hermann, H. R. ed. *Social insects*. New York, London etc., Academic Press 2: 1 – 76
- Dolejšová, K. 2009. Rozpoznávání jedinců u termitů (Isoptera). *Univerzita Karlova v Praze*. 1 – 34

- Donovan, S. E., Eggleton, P., and Bignell, D. E. 2001. Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. *Ecological Entomology* 26(4): 356 – 366
- Donovan, S. E., Jones, D. T., Sands, W. A., and Eggleton, P. 2000. Morphological phylogenetics of termites (Isoptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 70(3): 467 – 513
- Eggleton, P. 2000. Global patterns of termite diversity. In: Abe, T., Bignell, D. E., and Higashi, M., eds. *Termites: Evolution, Sociality, Symbiosis, Ecology*. London, Kluwer Academic Publishers 1(2): 25 – 51
- Eggleton, P. 2011. An Introduction to Termites: Biology, Taxonomy and Functional Morphology. In: Bignell, D. E., Roisin, Y., and Lo, N. eds. *Biology of Termites: A Modern Synthesis*. Dordrecht, Springer 1(1): 1 – 26
- Eggleton, P., Bignell, D. E., Sands, W. A., Mawdsley, N. A., Lawton, J. H., Wood, T. G., and Bignell, N. C. 1996. The diversity, abundance and biomass of termites under differing levels of disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences* 351(1335): 51 – 68
- Elliott, K. L., Chan, K. K., Teesch, L., Clor, O., and Stay, B. 2009. Identification of Phe-Gly-Leu-amide type allatostatin-7 in *Reticulitermes flavipes*: Its localization in tissues and relation to juvenile hormone synthesis. *Peptides* 30(3): 495 – 506
- Emerson, A. E. 1955. Geographical origin and dispersions of termite genera. *Fieldiana Zoology* 37: 465 – 521
- Engel, M. S. 2001. Monophyly and extensive extinction of advanced eusocial bees: Insights from an unexpected Eocene diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98(4): 1661 – 1664
- Engel, M. S., and Gross, M. 2009. A giant termite from the Late Miocene of Styria, Austria (Isoptera). *Naturwissenschaften* 96(2): 289 – 295
- Engel, M. S., and Krishna, K. 2007. New *Dolichorhinotermes* from Ecuador and in Mexican Amber (Isoptera : Rhinotermitidae). *American Museum Novitates* 3592: 1 – 8
- Engel, M. S., Grimaldi, D. A., and Krishna, K. 2009. Termites (Isoptera): Their Phylogeny, Classification, and Rise to Ecological Dominance. *American Museum Novitates* 3650: 1 – 27
- Evans, T. A., Lai, J. C. S., Toledano, E., McDowall, L., Rakotonarivo, S., and Lenz, M. 2005. Termites assess wood size by using vibration signals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102(10): 3732 – 3737
- Florane, C. B., Bland, J. M., Husseneder, C., and Raina, A. K. 2004. Diet-mediated inter-colonial aggression in the Formosan subterranean termite *Coptotermes formosanus*. *Journal of Chemical Ecology* 30(12): 2559 – 2574
- Fujita, A., Miura, T., and Matsumoto, T. 2008. Differences in cellulose digestive systems among castes in two termite lineages. *Physiological Entomology* 33(1): 73 – 82
- Goodisman, M. A. D., and Crozier, R. H. 2002. Population and colony genetic structure of the primitive termite *Mastotermes darwiniensis*. *Evolution* 56(1): 70 – 83
- Grandcolas, P., and Deleporte, P. 1996. The origin of protistan symbionts in termites and cockroaches: A phylogenetic perspective. *Cladistics* 12(1): 93 – 98
- Greenberg, S. L. W., and Stuart, A. M. 1982. Precocious reproductive development (neoteny) by larvae of a primitive termite *Zootermopsis angusticollis* (Hagen). *Insectes Sociaux* 29(4): 535 – 547
- Grimaldi, D. A., and Engel, M. S. 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge, Cambridge University Press 1 – 755
- Gullan, P. J., and Cranston, P. S. 2005. *The Insect: An Outline of Entomology*. Malden. Blackwell Publishing Ltd. 3: 1 – 505
- Hanus, R. 2008. Biology of the soldier caste in the termite genus *Proprhinotermes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Univerzita Karlova v Praze* 1 – 129
- Hanus, R., Luxová, A., Šobotník, J., Kalinová, B., Jiroš, P., Křeček, J., Bourguignon, T., and Bordereau, C. 2009. Sexual communication in the termite *Proprhinotermes simplex* (Isoptera,

- Rhinotermitidae) mediated by a pheromone from female tergal glands. *Insectes Sociaux* 56: 111 – 118
- Hanus, R., Piskorski, R., Šobotník, J., Urbanová, K., and Valterová, I. 2008. Epicuticular lipids as caste-recognition cues in the termite *Prorethra simplex* (Isoptera: Rhinotermitidae). ICE2008 (XXIII Int. Congress of Entomology 2008), Durban, South Africa, 6 – 12 July 2008. Abstrakt na CD, č. 1910
- Hanus, R., and Šobotník, J. 2004. Ontogeneze termitů (Isoptera) v kontextu ekologických strategií. *Biologické listy* 69: 29 – 57
- Hanus, R., Šobotník, J., and Čížek, L. 2005. Egg care by termite soldiers. *Insectes Sociaux* 52(4): 357 – 359
- Hanus, R., Šobotník, J., Valterová, I., and Lukáš, J. 2006. The ontogeny of soldiers in *Prorethra simplex* (Isoptera, Rhinotermitidae). *Insectes Sociaux* 53: 249 – 257
- Hanus, R., Vrkoslav, V., Hrdý, I., Cvačka, J., and Šobotník, J. 2010. Beyond cuticular hydrocarbons: evidence of proteinaceous secretion specific to termite kings and queens. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277: 995 – 1002
- Haverty, M. I., and Thorne, B. L. 1989. Agonistic behavior correlated with hydrocarbon phenotypes in dampwood termites, *Zootermopsis* (Isoptera: Termopsidae). *Journal of Insect Behavior* 2(4): 523 – 543
- Haverty, M. I., Grace, J. K., Nelson, L. J., and Yamamoto, R. T. 1996. Intercaste, intercolony, and temporal variation in cuticular hydrocarbons of *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Chemical Ecology* 22(10): 1813 – 1834
- Haverty, M. I., Woodrow, R. J., Nelson, L. J., and Grace, J. K. 2000. Cuticular hydrocarbons of termites of the Hawaiian Islands. *Journal of Chemical Ecology* 26(5): 1167 – 1191
- Hayashi, Y., Lo, N., Miyata, H., and Kitade, O. 2007. Sex-Linked Genetic Influence on Caste Determination in a Termite. *Science* 318: 985 – 987
- Heath, H. 1927. Caste formation in the termite genus *Termitopsis*. *Journal of morphology and physiology* 43(2): 388 – 419
- Himuro, Ch., Yokoi, T., and Matsuura, K. 2011. Queen-specific volatile in a higher termite *Nasutitermes takasagoensis* (Isoptera: Termitidae). *Journal of Insect Physiology* 57: 962 – 965
- Hinze, B., and Leuthold, R. H. 1999. Age related polyethism and activity rhythms in the nest of the termite *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux* 46(4): 392 – 397
- Hinze, B., Crailsheim, K., and Leuthold, R. H. 2002. Polyethism in food processing and social organisation in the nest of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux* 49(1): 31 – 37
- Hölldobler, B., and Wilson, E. O. 1990. *The Ants*. Harvard, University Press 1 – 746
- Howard, R. W., and Blomquist, G. J. 2005. Ecological, behavioral and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annual Review of Entomology* 50(1): 371 – 393
- Howard, R. W., and Haverty, M. I. 1979. Termites and juvenile hormone analogues: a review of methodology and observed effects. *Sociobiology* 4(2): 269 – 278
- Howard, R. W., McDaniel, C. A., and Blomquist, G. J. 1980. Chemical mimicry as an integrating mechanism: Cuticular hydrocarbons of a termitophile and its host. *Science* 210: 431 – 432
- Howard, R. W., McDaniel, C. A., and Blomquist, G. J. 1982. Chemical mimicry as an integrating mechanism for three termitophiles associated with *Reticulitermes virginicus* (Banks). *Psyche* 89(1-2): 157 – 167
- Howse, P. E. 1964. An investigation into the mode of action of the subgenual organ in the termite, *Zootermopsis angusticollis* Emerson, and in the cockroach, *Periplaneta americana* L. *Journal of Insect Physiology* 10: 409 – 424
- Howse, P. E. 1965. On the significance of certain oscillatory movements of termites. *Insectes Sociaux* 12(4): 335 – 346

Použitá literatura

- Howse, P. E. 1968. On the division of labour in the primitive termite *Zootermopsis nevadensis* (Hagen). *Insectes Sociaux* 15(1): 45 – 50
- Hrdý, I., and Křeček, J. 1972. Development of superfluous soldiers induced by juvenile hormone analogues in termite, *Reticulitermes lucifugus santonensis*. *Insectes Sociaux* 19: 105 – 109
- Hrdý, I., Kuldová, J., and Wimmer, Z. 2001. A juvenile hormone analogue with potential for termite control: laboratory tests with *Reticulitermes santonensis*, *Reticulitermes flaviceps* and *Coptotermes formosanus* (Isopt., Rhinotermitidae). *Journal of Applied Entomology* 125: 403 – 411
- Husseneder, C., Brandl, R., Epplen, C., Epplen, J. T., and Kaib, M. 1998. Variation between and within colonies in the termite: morphology, genomic DNA, and behaviour. *Molecular Ecology* 7(8): 983 – 990
- Imms, A. D. 1920. On the structure and biology of *Archotermopsis*, together with descriptions of new species of intestinal Protozoa, and general observations on the Isoptera. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 209: 75 – 180
- Inward, D. J. G., Beccaloni, G., and Eggleton, P. 2007A. Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biology Letters* 3: 331 – 335
- Inward, D. J. G., Vogler, A. P., and Eggleton, P. 2007B. A comprehensive phylogenetic analysis of termites (Isoptera) illuminates key aspects of their evolutionary biology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 953 – 967
- Jmhasly, P., and Leuthold, R. H. 1999A. Intraspecific colony recognition in the termites *Macrotermes subhyalinus* and *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux* 46(2): 164 – 170
- Jmhasly, P., and Leuthold, R. H. 1999B. The system of underground passages in *Macrotermes subhyalinus* and comparison of laboratory bioassays to field evidence of intraspecific encounters in *M. subhyalinus* and *M. bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux* 46(4): 332 – 340
- Jones, R. J. 1980. Gallery construction by *Nasutitermes costalis*: polyethism and the behavior of individuals. *Insectes Sociaux* 27(1): 5 – 28
- Jouquet, P., Dauber, J., Lagerlöf, J., Lavelle, P., and Lepage, M. 2006. Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology* 32: 153 – 164
- Kaib, M. 1985. Defense strategies of termites: a review exemplified by *Schedorhinotermes lamanianus*. *Mitteilungen Der Deutschen Gesellschaft Fuer Allgemeine Und Angewandte Entomologie* 4: 302 – 306
- Kaib, M. 1990. Multiple functions of exocrine secretions in termite communication: exemplified by *Schedorhinotermes lamanianus*. In: *Social insects and the environment. Proceedings of the 11th International Congress of IUSSI, 1990 (International Union for the Study of Social Insects)*. Leiden, New York etc 37 – 38
- Kaib, M., and Ziesmann, J. 1992. The labial gland in the termite *Schedorhinotermes lamanianus* (Isoptera: Rhinotermitidae): morphology and function during communal food exploitation. *Insectes Sociaux* 39(4): 373 – 384
- Kaib, M., Jmhasly, P., Wilfert, L., Durka, W., Franke, S., Francke, W., Leuthold, R. H., and Brandl, R. 2004. Cuticular hydrocarbons and aggression in the termite *Macrotermes subhyalinus*. *Journal of Chemical Ecology* 30(2): 365 – 385
- Keller, L. 1998. Queen lifespan and colony characteristics in ants and termites. *Insectes Sociaux* 45(3): 235 – 246
- Keller, L., and Nonacs, P. 1993. The role of queen pheromones in social insects: queen control or queen signal? *Animal Behaviour* 45: 787 – 794
- Keller, L., and Vargo, E. L. 1993. Reproductive structure and reproductive roles in colonies of eusocial insects. In: Keller, L. ed. *Queen number and sociality in insects*. Oxford, New York & Tokyo, Oxford University Press 16 – 44

- Kettler, R., and Leuthold, R. H. 1995. Interspecific and intraspecific alarm response in the termite *Macrotermes subhyalinus* (Rambur). *Insectes Sociaux* 42(2): 145 – 156
- Kindl, J. 2004. Ability of primary and secondary reproductives to inhibit the development of neotenics in *Kaloterme flavicollis* (Isoptera: Kalotermitidae). *European Journal of Entomology* 101: 227 – 230
- Kindl, J., and Hrdý, I. 2005. Development of neotenics induced by a temporary absence of functional reproductives in *Kaloterme flavicollis* (Isoptera: Kalotermitidae). *European Journal of Entomology* 102: 307 – 311
- Kirchner, W. H., and Minkley, N. 2003. Nestmate discrimination in the harvester termite *Hodoterme mossambicus*. *Insectes Sociaux* 50(3): 222 – 225
- Kirchner, W. H., Broecker, I., and Tautz, J. 1994. Vibrational alarm communication in the damp-wood termite *Zootermopsis nevadensis*. *Physiological Entomology* 19(3): 187 – 190
- Konate, S., Leuthold, R. H., Hari, M., and Veivers, P. C. 2000. Colour variation and polyethism of the soldier caste in the termite *Macrotermes bellicosus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 94(1): 51 – 55
- Korb, J. 2007. Workers of a drywood termite do not work. *Frontiers in Zoology* 4(7): 1 – 7
- Korb, J., and Hartfelder, K. 2008. Life history and development - a framework for understanding developmental plasticity in lower termites. *Biological Reviews* 83(3): 295 – 313
- Korb, J., and Katrantzis, S. 2004. Influence of environmental conditions on the expression of the sexual dispersal phenotype in a lower termite: implications for the evolution of workers in termites. *Evolution and Development* 6(5): 342 – 352
- Korb, J., Roux, E. A., and Lenz, M. 2003. Proximate factors influencing soldier development in the basal termite *Cryptoterme secundus* (Hill). *Insectes Sociaux* 50(4): 299 – 303
- Korb, J., Weil, T., Hoffmann, K., Foster, K. R., and Rehli, M. 2009. A Gene Necessary for Reproductive Suppression in Termites. *Science* 324(5928): 758
- Kriston, M. I., Watson, J. A. L., and Eisner, T. 1977. Non-combative behaviour of large soldiers of *Nasutiterme exitiosus* (Hill): an analytical study. *Insectes Sociaux* 24(1): 103 – 111
- Kuldová, J., Hrdý, I., and Svatoš, A. 1999. Defense secretion of *Prorhinoterme simplex*: Toxicity to insecticide susceptible and resistant house fly. *Journal of Chemical Ecology* 25(3): 657 – 662
- Lefeuvre, P., and Bordereau, C. 1984. Soldier formation regulated by a primer pheromone from the soldier frontal gland in a higher termite, *Nasutiterme lujae*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 81(23): 7665 – 7668
- Lefèvre, C. R., Inoue, T., and Johjima, T. 2006. *Termitomyces*/Termite Interactions. In: König, H., Varma, A. eds. *Intestinal microorganisms of termites and other invertebrates*. Berlin, Springer 1(14): 335 – 350
- Lenz, M. 1976. The dependence of hormone effects in termite caste determination on external factors. In: Lüscher M. ed. *Phase and caste development in social insects (Endocrine aspects)*. Oxford, Pergamon Press 73 – 89
- Lenz, M., McMahan, E. A., and Williams, E. R. 1982. Neotenic production in *Cryptoterme brevis* (Walker): influence of geographical origin, group composition, and maintenance conditions (Isoptera: Kalotermitidae). *Insectes Sociaux* 29(2): 148 – 163
- Lepage, M., and Darlington, J. P. E. C. 2000. Population dynamics of termites. In: Abe, T., Bignell, D. E., and Higashi, M. eds. *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. London, Kluwer Academic Publishers 1(16): 333 – 361
- Levings, S. C., and Adams, E. S. 1984. Intraspecific and interspecific territoriality in *Nasutiterme* (Isoptera: Termitidae) in a Panamanian mangrove forest. *Journal of Animal Ecology* 53(3): 705 – 714
- Liebig, J., Eliyahu, D., and Brent, C. S. 2009. Cuticular hydrocarbon profiles indicate reproductive status in the termite *Zootermopsis nevadensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 1799 – 1807

- Lima, A. P., Cordeiro-Duarte, A. C., Luizao, F. J., and Higuchi, N. 2000. Effect of selective logging intensity on two termite species of the genus *Syntermes* in central Amazonia. *Forest Ecology and Management* 137(1-3): 151 – 154
- Lo, N., Engel, M. S., Cameron, S., Nalepa, C. A., Tokuda, G., Grimaldi, D., Kitade, O., Krishna, K., Klass, K. D., Maekawa, K., Miura, T., and Thompson, G. J. 2007. Save Isoptera: A comment on Inward et al. *Biology Letters* 3(5): 562 – 563
- *Lüscher, M. 1958. Von der Gruppe zum "Staat" bei Insekten. In: Lehmann, F. E. ed. *Gestaltungsensozialen Lebens bei Tier und Mensch*. Bern, Francke Verlag 48 – 65
- Lüscher, M. 1961. Social control of polymorphism in termites. Kennedy, J. S. *Insect polymorphism*. London, Symp. Roy. Entomol. Soc. Lond. 57 – 67
- Maistrello, L., and Sbrenna, G. 1996. Frequency of some behavioural patterns in colonies of *Kaloterme flavicollis* (Isoptera Kalotermitidae): The importance of social interactions and vibratory movements as mechanisms for social integration. *Ethology Ecology & Evolution* 8: 365 – 375
- Matsuura, K. 2001. Nestmate recognition mediated by intestinal bacteria in a termite, *Reticulitermes speratus*. *Oikos* 92(1): 20 – 26
- Matsuura, K. 2002. Colony-level stabilization of soldier head width for head-plug defense in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera : Rhinotermitidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51(2): 172 – 179
- Matsuura, K. 2012. Multifunctional Queen Pheromone and Maintenance of Reproductive Harmony in Termite Colonies. *J Chem Ecol.* 38(6): 746 – 754
- Matsuura, K., Himuro, Ch., Yokoi, T., Yamamoto, Y., Vargo, E. L., and Keller, L. 2010. Identification of a pheromone regulating caste differentiation in termites. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107(29): 12963 – 12968
- McMahan, E. A. 1977. Mound repair and foraging polyethism in workers of *Nasutitermes exitiosus* (Hill): (Isoptera: Termitidae). *Insectes Sociaux* 24: 225 – 232
- Mensa-Bonsu, A. 1976. The biology and development of *Porotermes adamsoni* (Froggatt) (Isoptera, Hodotermitidae). *Insectes Sociaux* 23(2): 155 – 166
- Mill, A. E. 1984. Exploding termites - an unusual defensive behaviour. *Entomologist's Monthly Magazine* 120: 179 – 183
- Miller, E. M. 1942. The problem of castes and caste differentiation in *Protermites simplex* (Hagen). *Bulletin of the University of Miami* 15: 3 – 27
- Miller, L. R. 1984. *Invasitermes*, a new genus of soldierless termites from northern Australia (Isoptera: Termitidae). *Journal of the Australian Entomological Society* 23(1): 33 – 37
- Miura, T., and Matsumoto, T. 1998. Foraging organization of the open-air processional lichen-feeding termite *Hospitalitermes* (Isoptera: Termitidae) in Borneo. *Insectes Sociaux* 45(1): 17 – 32
- Miura, T., and Scharf, M. E. 2011. Molecular Basis Underlying Caste Differentiation in Termites. In: Bignell, D. E., Roisin, Y., and Lo, N. *Biology of Termites: A Modern Synthesis*. Dordrecht, Springer 1(9): 211 – 254
- Miura, T., Roisin, Y., and Matsumoto, T. 1998. Developmental pathways and polyethism of neuter castes in the processional nasute termite *Hospitalitermes medioflavus* (Isoptera: Termitidae). *Zoological Science* 15(6): 843 – 848
- Muller, H., and Korb, J. 2008. Male or female soldiers? An evaluation of several factors which may influence soldier sex ratio in lower termites. *Insectes Sociaux* 55(3): 213 – 219
- Myles, T. G. 1986A. Evidence of parental and/or sibling manipulation in three species of termites in Hawaii (Isoptera). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 27: 129 – 136
- Myles, T. G. 1986B. Reproductive soldiers in the Termopsidae (Isoptera). *Pan-Pacific Entomologist* 62(4): 293 – 299
- Myles, T. G. 1999. Review of secondary reproduction in termites (Insecta : Isoptera) with comments on its role in termite ecology and social evolution. *Sociobiology* 33(1): 1 – 91

- Myles, T. G. 2002. Alarm, aggregation, and defense by *Reticulitermes flavipes* in response to a naturally occurring isolate of *Metarhizium anisopliae*. *Sociobiology* 40(2): 243 – 255
- Nagin, R. 1972. Caste determination in *Neotermes jouteli* (Banks). *Insectes Sociaux* 19(1): 39 – 61
- Nalepa, C. A., and Lenz, M. 2000. The ootheca of *Mastotermes darwiniensis* Froggatt (Isoptera: Mastotermitidae): Homology with cockroach oothecae. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science* 267(1454): 1809 – 1813
- Nijhout, H. F., and Wheeler, D. E. 1982. Juvenile hormone and the physiological basis of insect polymorphism. *Quarterly Review of Biology* 57: 109 – 133
- Noirot, C., and Darlington, J. P. E. C. 2000. Termite Nests: Architecture, Regulation and Defence. In: Abe, T., Bignell, D. E., and Higashi, M. eds. *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. London, Kluwer Academic Publishers 1(6): 121 – 139
- Noirot, C., and Pasteels, J. M. 1987. Ontogenetic development and evolution of the worker caste in termites. *Experientia* 43(8): 851 – 860
- Noirot, C., Noirot-Timothee, C., and Han, S. H. 1986. Migration and nest building in *Cubitermes fungifaber* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux* 33(4): 361 – 374
- Ohkuma, M., and Brune, A. 2011. Diversity, Structure, and Evolution of the Termite Gut Microbial Community. In: Bignell, D. E., Roisin, Y., and Lo, N. eds. *Biology of Termites: A Modern Synthesis*. Dordrecht, Springer 1(15): 413 – 438
- Okot-Kotber, B. M. 1981. Instars and polymorphism of castes in *Macrotermes michaelsoni* (Isoptera, Macrotermitinae). *Insectes Sociaux* 28(3): 233 – 246
- Okot-Kotber, B. M., Prestwich, G. D., Strambi, A., and Strambi, C. 1993. Changes in morphogenetic hormone titers in isolated workers of the termite *Reticulitermes flavipes* (Kollar). *General and Comparative Endocrinology* 90(3): 290 – 295
- Pajni, H. R., and Arora, C. B. 1990. Polymorphism and polyethism in *Coptotermes heimi* (Wasmann) (Rhinotermitidae: Isoptera). In: Veeresh, G. K., Mallik, B., and Viraktamath, C. A. *Social insects and the environment. Proceedings of the 11th International Congress of IUSSI, 1990 (International Union for the Study of Social Insects)*. Leiden, New York etc 37 – 38
- Park, Y. I., and Raina, A. K. 2004. Juvenile hormone III titers and regulation of soldier caste in *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Insect Physiology* 50(6): 561 – 566
- Park, Y. I., and Raina, A. K. 2005. Regulation of juvenile hormone titers by soldiers in the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus*. *Journal of Insect Physiology* 51(4): 385 – 391
- Parmentier, D., and Roisin, Y. 2003. Caste morphology and development in *Termitogeton* nr. *planus* (Insecta, Isoptera, Rhinotermitidae). *Journal of Morphology* 255(1): 69 – 79
- Pawson, B. M., and Gold, R. E. 1996. Caste differentiation and reproductive dynamics of three subterranean termites in the genus *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 28(3): 241 – 251
- Pearce, M. J. 1997. *Termites: biology and pest management*. Wallingford & New York, CAB International 1 – 172
- Perdereau, E., Dedeine, F., Christidès, J.-P., and Bagnères, A.-G. 2010. Variations in Worker Cuticular Hydrocarbons and Soldier Isoprenoid Defensive Secretions Within and Among Introduced and Native Populations of the Subterranean Termite, *Reticulitermes flavipes*. *Journal of Chemical Ecology* 36: 1189 – 1198
- Piskorski, R., Hanus, R., Kalinová, B., Valterová, I., Křeček, J., Bourguignon, T., Roisin, Y., and Šobotník, J. 2009. Temporal and geographic variations in the morphology and chemical composition of the frontal gland in imagoes of *Prorhinotermes* species (Isoptera: Rhinotermitidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 98: 384 – 392
- Piskorski, R., Hanus, R., Vašíčková, S., Cvačka, J., Šobotník, J., Svatoš, A., and Valterová, I. 2007. Nitroalkenes and sesquiterpene hydrocarbons from the frontal gland of three *Prorhinotermes* termite species. *Journal of Chemical Ecology* 33(9): 1787 – 1794

- Plasman, V., Daloze, D., Braekman, J. C., Connetable, S., Robert, A., and Bordereau, C. 1999. New macrolactones from the defensive salivary secretion of soldiers of the African termite *Pseudacanthotermes spiniger*. *Tetrahedron Letters* 40(52): 9229 – 9232
- Prestwich, G. D. 1984. Defense mechanisms of termites. *Annual Review of Entomology* 29: 201 – 232
- Quennedey, A., and Deligne, J. 1975. L'arme frontale des soldats de termites. I. Rhinotermitidae. *Insectes Sociaux* 22: 243 – 267
- Rohr, D. M., Boucot, A. J., Miller, J. J., and Abbott, M. 1986. Oldest termite nest from the Upper Cretaceous of west Texas. *Geology* 14(1): 87 – 88
- Röhrig, A., Kirchner, W. H., and Leuthold, R. H. 1999. Vibrational alarm communication in the African fungus-growing termite genus *Macrotermes* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux* 46(1): 71 – 77
- Roisin, Y. 1987. Polygyny in *Nasutitermes* species: field data and theoretical approaches. *Experientia Supplementum* 54: 379 – 404
- Roisin, Y. 1988. Morphology, development and evolutionary significance of the working stages in the caste system of *Prorhinotermes* (Insecta, Isoptera). *Zoomorphology* 107(6): 339 – 347
- Roisin, Y. 2000. Diversity and Evolution of Caste Patterns. In: Abe, T., Bignell, D. E., and Higashi, M. eds. *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. London, Kluwer Academic Publishers 1(5): 95 – 119
- Roisin, Y., and Korb, J. 2011. Social Organisation and the Status of Workers in Termites. In: Bignell, D. E., Roisin, Y., and Lo, N. eds. *Biology of Termites: A Modern Synthesis*. Dordrecht, Springer 1(6): 133 – 164
- Roisin, Y., and Pasteels, J. M. 1986. Reproductive mechanisms in termites: polycalism and polygyny in *Nasutitermes polygynus* and *N. costalis*. *Insectes Sociaux* 33(2): 149 – 167
- Roonwal, M. L. 1975. Sex ratios and sexual dimorphism in termites. *Journal of Scientific & Industrial Research* 34: 402 – 416
- Rosengaus, R. B., Jordan, C., Lefebvre, M. L., and Traniello, J. F. A. 1999A. Pathogen alarm behavior in a termite: A new form of communication in social insects. *Naturwissenschaften* 86(11): 544 – 548
- Rosengaus, R. B., Maxmen, A. B., Coates, L. E., and Traniello, J. F. A. 1998. Disease resistance: a benefit of sociality in the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis* (Isoptera: Termopsidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 44(2): 125 – 134
- Rosengaus, R. B., Traniello, J. F. A., Chen, T., Brown, J. J., and Karp, R. D. 1999B. Immunity in a social insect. *Naturwissenschaften* 86(12): 588 – 591
- Roux, E. A., and Korb, J. 2004. Evolution of eusociality and the soldier caste in termites: a validation of the intrinsic benefit hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 869 – 875
- Roux, E. A., Roux, M., and Korb, J. 2009. Selection on defensive traits in a sterile caste - caste evolution: a mechanism to overcome life-history trade-offs? *Evolution and Development* 11(1): 80 – 87
- Rupf, T., and Roisin, Y. 2008. Coming out of the woods: do termites need a specialized worker caste to search for new food sources? *Naturwissenschaften* 95: 811 – 819
- Shellman-Reeve, J. S. 1997. The spectrum of eusociality in termites. In: Choe, J. and Crespi, B. J. eds. *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge, New York, Melbourne, Cambridge University Press 52 – 93.
- Shelton, T. G., and Grace, J. K. 1996. Review of agonistic behaviors in the Isoptera. *Sociobiology* 28: 155 – 176
- Scheffrahn, R. H., Su, N.-Y., Cabrera, B., and Kern, W. 2003. Cuban Subterranean Termite (proposed), Florida Dampwood Termite (old unofficial name), *Prorhinotermes simplex* (Hagen) (Insecta: Isoptera: Rhinotermitidae). *University of Florida EENY* 282: 1 – 3
- Scholtz, O. I., Macleod, N., and Eggleton, P. 2008. Termite soldier defence strategies: a reassessment of Prestwich's classification and an examination of the evolution of defence morphology using

- extended eigenshape analyses of head morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 153(4): 631 – 650
- Sieber, R., and Leuthold, R. H. 1981. Behavioural elements and their meaning in incipient laboratory colonies of the fungus-growing termite *Macrotermes michaelseni* (Isoptera: Macrotermitinae). *Insectes Sociaux* 28(4): 371 – 382
- Sillam-Dussès, D., Kalinová, B., Jiroš, P., Březinová, A., Cvačka, J., Hanus, R., Šobotník, J., Bordereau, Ch., and Valterová, I. 2009. Identification by GC-EAD of the two-component trail-following pheromone of *Prorhinotermes simplex* (Isoptera, Rhinotermitidae, Prorhinotermitinae). *Journal of Insect Physiology* 55: 751 – 757
- Sillam-Dussès, D., Sémon, E., Moreau, C., Valterová, I., Šobotník, J., Robert, A., and Bordereau, Ch. 2005. Neocembrene A, a major component of the trail-following pheromone in the genus *Prorhinotermes* (Insecta, Isoptera, Rhinotermitidae). *Chemoecology* 15: 1 – 6
- Snyder, T. E. 1956. Annotated, subject-heading bibliography of termites 1350 b.C. to A.D. 1954. Washington, Smithsonian Institution 130: 1 – 305
- Soltani-Mazouni, N., and Bordereau, C. 1987. Changes in the cuticle, ovaries and colleterial glands during the pseudergate and neotenic molt in *Kalotermes flavicollis* (Fabr.) (Isoptera: Kalotermitidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 16(3-4): 221 – 235
- Spanton, S. G., and Prestwich, G. D. 1982. Chemical defense and self-defense: biochemical transformations of contact insecticides produced by soldier termites. *Tetrahedron* 38(13): 1921 – 1930
- Springhetti, A. 1970. Influence of the king and queen on the differentiation of soldiers in *Kalotermes flavicollis* Fabr. (Isoptera). *Monitore Zoologico Italiano* 4: 99 – 105
- Springhetti, A., and Amorelli, M. 1982. Competitive behavior between two species of Isoptera: *Kalotermes flavicollis* (Kalotermitidae) and *Reticulitermes lucifugus* (Rhinotermitidae). *Sociobiology* 7(2): 155 – 164
- Stuart, A. M. 1963. Studies on the communication of alarm in the termite *Zootermopsis nevadensis* (Hagen), Isoptera. *Physiological Zoology* 36: 85 – 96
- Stuart, A. M. 1988. Preliminary studies on the significance of head-banging movements in termites with special reference to *Zootermopsis angusticollis* (Hagen) (Isoptera: Hodotermitidae). *Sociobiology* 14(1): 49 – 60
- Su, N. Y., and Scheffrahn, R. H. 1990. Potential of insect growth regulators as termiticides: a review. *Sociobiology* 17(2): 313 – 328
- Suárez, M. E., and Thorne, B. L. 2000. Rate, amount, and distribution pattern of alimentary fluid transfer via trophallaxis in three species of termites (Isoptera: Rhinotermitidae, Termopsidae). *Annals of the Entomological Society of America* 93(1): 145 – 155
- Sugio, K. 1995. Trunk trail foraging of the fungus-growing termite *Macrotermes carbonarius* (Hagen) in southeastern Thailand. *Tropics* 4(2-3): 211 – 222
- Šobotník, J., Bourguignon, T., Hanus, R., Demianová, Z., Pytelková, J., Mareš, M., Foltýnová, P., Preisler, J., Cvačka, P., Krasulová, J., and Roisin, Y. 2012. Explosive Backpacks in Old Termite Workers. *Science* 337: 436
- Šobotník, J., Bourguignon, T., Hanus, R., Sillam-Dussès, D., Pfliegerová, J., Weyda, F., Kutalová, K., Vytisková, B., and Roisin, Y. 2010A. Not Only Soldiers Have Weapons: Evolution of the Frontal Gland in Imagoes of the Termite Families Rhinotermitidae and Serritermitidae. *PLOS ONE* 5: 1 – 7
- Šobotník, J., Bourguignon, T., Hanus, R., Weyda, F., and Roisin, Y. 2010B. Structure and function of defensive glands in soldiers of *Glossotermes oculatus* (Isoptera: Serritermitidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 839 – 848
- Šobotník, J., Hanus, R., and Jirošová, A. 2010C. Chemical warfare in termites. *Journal of Insect Physiology* 56: 1012 – 1021
- Šobotník, J., Hanus, R., and Roisin, Y. 2008A. Agonistic behavior of the *Prorhinotermes canalifrons* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Insect Behavior* 21: 521 – 534

Použitá literatura

- Šobotník, J., Hanus, R., Kalinová, B., Piskorski, R., Cvačka, J., Bourguignon, T., and Roisin, Y. 2008B. (*E,E*)- α -Farnesene, an Alarm Pheromone of the Termite *Prorethra canalifrons*. *Journal of Chemical Ecology* 34: 478 – 4861
- Šobotník, J., Sillam-Dussès, D., Weyda, F., Dejean, A., Roisin, Y. Hanus, R., and Bourguignon, T. 2010D. The frontal gland in workers of Neotropical soldierless termites. *Naturwissenschaften* 97: 495 – 503
- Šobotník, J., Weyda, F., Hanus, R., Kyjaková, P., and Doubský, J. 2004. Ultrastructure of the frontal gland in *Prorethra simplex* (Isoptera: Rhinotermitidae) and quantity of the defensive substance. *European Journal of Entomology* 101: 153 – 163
- Štys, P., and Šobotník, J. 1999. Comments on classifications of insect ontogenies, and occurrence of proneometabolous wing development in termite genus *Prorethra* (Hexapoda: Isoptera). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 63: 483 – 492
- Takahashi, S., and Gassa, A. 1995. Roles of cuticular hydrocarbons in intra- and interspecific recognition behavior of two Rhinotermitidae species. *Journal of Chemical Ecology* 21(11): 1837 – 1845
- Tarver, M. R., Schmelz, E. A., Rocca, J. R., and Scharf, M. E. 2009. Effects of Soldier-Derived Terpenes on Soldier Caste Differentiation in the Termite *Reticulitermes flavipes*. *Journal of Chemical Ecology* 35(2): 256 – 264
- Thompson, C. B., and Snyder, T. E. 1920. The 'third form,' the wingless reproductive type of termites: *Reticulitermes* and *Prorethra*. *Journal of Morphology* 34: 591 – 633
- Thorne, B. L. 1982A. Multiple primary queens in termites: phyletic distribution, ecological context, and a comparison to polygyny in Hymenoptera. In: Breed, M. D., Michener, C. D., and Evans, H. E. *The biology of social insects. Proceedings of the Ninth Congress of the International Union for the Study of Social Insects, August 1982. Boulder, Colorado, Westview Press* 206 – 211
- Thorne, B. L. 1982B. Polygyny in termites: multiple primary queens in colonies of *Nasutitermes corniger* (Motschuls) (Isoptera: Termitidae). *Insectes Sociaux* 29(1): 102 – 117
- Thorne, B. L. 1982C. Termite-termite interactions: Workers as an agonistic caste. *Psyche* 89: 133 – 150
- Thorne, B. L. 1984. Polygyny in the Neotropical termite *Nasutitermes corniger*: life history consequences of queen mutualism. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14(2): 117 – 136
- Thorne, B. L. 1996. Termite terminology. *Sociobiology* 28(3): 253 – 263
- Thorne, B. L., and Carpenter, J. M. 1992. Phylogeny of the Dictyoptera. *Systematic Entomology* 17(3): 253 – 268
- Thorne, B. L., and Haverty, M. I. 1991. A review of intracolony, intraspecific, and interspecific agonism in termites. *Sociobiology* 19(1): 115 – 145
- Thorne, B. L., and Traniello, J. F. A. 2003. Comparative social biology of basal taxa of ants and termites. *Annual Review of Entomology* 48: 283 – 306
- Thorne, B. L., Breisch, N. L., and Haverty, M. I. 2002. Longevity of kings and queens and first time of production of fertile progeny in dampwood termite (Isoptera; Termopsidae; *Zootermopsis*) colonies with different reproductive structures. *Journal of Animal Ecology* 71(6): 1030 – 1041
- Tokuda, G., and Watanabe, H. 2007. Hidden cellulases in termites: revision of an old hypothesis. *Biology Letters* 3(3): 336 – 339
- Tokuda, G., Saito, H., and Watanabe, H. 2002. A digestive beta-glucosidase from the salivary glands of the termite, *Neotermes koshunensis* (Shiraki): distribution, characterization and isolation of its precursor cDNA by 5' - and 3' -RACE amplifications with degenerate primers. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 32(12): 1681 – 1689
- Traniello, J. F. A. 1981. Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite: soldier-organized foraging in *Nasutitermes costalis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America-Biological Sciences* 78(3): 1976 – 1979

- Traniello, J. F. A., and Leuthold, R. H. 2000. Behavior and ecology of foraging in termites. In: Abe, T., Bignell, D. E., and Higashi, M. eds. *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. London, Kluwer Academic Publishers 1(7): 141 – 168
- Traniello, J. F. A., and Rosengaus, R. B. 1997. Ecology, evolution and division of labour in social insects. *Animal Behaviour* 53(1): 209 – 213
- Ubik, K., and Vrkoč, J. 1974. Sterols in the termite *Nasutitermes rippertii*. *Insect Biochemistry* 4: 281 – 285
- Uva, P., Clément, J.-L., and Bagnères, A.-G. 2004. Colonial and geographic variations in agonistic behaviour, cuticular hydrocarbons and mt DNA of Italian populations of *Reticulitermes lucifugus* (Isoptera, Rhinotermitidae). *Insectes Sociaux* 51: 163 – 170
- Wanyonyi, K. 1974. The influence of the juvenile hormone analogue ZR 512 (Zoecon) on caste development in *Zootermopsis nevadensis* (Hagen) (Isoptera). *Insectes Sociaux* 21: 35 – 44
- Ware, J. L., Grimaldi, D. A., and Engel, M. S. 2010. The effects of fossil placement and calibration on divergence times and rates: An example from the termites (Insecta: Isoptera). *Arthropod Structure & Development* 39(2-3): 204 – 219
- Watanabe, H., and Noda, H. 1991. Small-scale rearing of a subterranean termite, *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Applied Entomology and Zoology* 26(3): 418 – 420
- Watanabe, H., and Tokuda, G. 2010. Cellulolytic Systems in Insects. *Annual Review of Entomology* 55: 609 – 632
- Watson, J. A. L. 1969. *Schedorhinotermes derosus*, a harvester termite in northern Australia (Isoptera: Rhinotermitidae). *Insectes Sociaux* 16(3): 173 – 178
- Watt, A. D., Stork, N. E., Eggleton, P., Srivastava, D., Bolton, B., Larsen, T. B., Brendel, M. J. D., and Bignell, D. E. 1997. Impact of forest loss and regeneration on insect abundance and diversity. In: Watt, A. D., Stork, N. E., Hunter, M. D. eds. *Forests and Insects*. London, Chapman and Hall 1(15): 273 – 286
- Weil, T., Hoffmann, K., Kroiss, J., Strohm, E., and Korb, J. 2009. Scent of a queen-cuticular hydrocarbons specific for female reproductives in lower termites. *Naturwissenschaften* 96(2): 315 – 319
- Williams, T. H., and Mendelson, T. C. 2011. Female preference for male coloration may explain behavioural isolation in sympatric darters. *Animal Behaviour* 82: 683 – 689
- Wilson, E. O. 1971. *The insect societies*. Cambridge, Massachusetts, The Belknap Press of Harvard University 6: 103 – 471
- Wilson, E. O. 1992. Social insects as dominant organisms. Billen, J. *Biology and evolution of social insects*. Leuven, Leuven University Press 1 – 7
- Wilson, E. O., and Hölldobler, B. 2005. Eusociality: Origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 13367 – 13371
- Yamamoto, Y., and Matsuura, K. 2012. Genetic influence on caste determination underlying the asexual queen succession system in a termite. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66: 39 – 46.
- Zimmerman, R. B. 1983. Sibling manipulation and indirect fitness in termites. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12(2): 143 – 145
- Zrzavý, J. 2008. Four chapters about the monophyly of insect 'orders': A review of recent phylogenetic contributions. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* 48(2): 217 – 232

* před citací znamená sekundární citaci

8. Přílohy

Příloha I. Naměřené délky antenace vojáka vůči ♂ (A) a ♀ (B) a pseudergatovi v rámci Experimentu I. modelu A (*P. simplex*, *P. canalifrons*), PI a jeho transformace. Doplňková měření pro *P. simplex*: hmotnost a stupeň šedi pohlavních jedinců.

A	Kol. ozn. ♂		délka antenace vojákem (s)					
			♂	PS	hmotnost ♂ (mg)	stupně šedi ♂	PI	$\arcsin PI^{1/2}$
	5	1	291	19,9	3,21	120,88	0,87	1,2
	5	2	279,6	11,4	3,65	129,04	0,92	1,29
	6	1	67,1	26,3	4,67	129,36	0,44	0,72
	6	2	37,5	13,5	4,59	115,76	0,47	0,76
	6	3	78,5	14,1	4,56	113,52	0,7	0,99
	6	4	217,4	23,9	4,14	117,33	0,8	1,11
	6	5	79,1	43,5	4,62	121,52	0,29	0,57
	6	6	481,4	12,8	4,87	0	0,95	1,34
	6	7	73,2	19,7	4,8	133,71	0,58	0,86
	6	8	98,3	13,7	4,42	142,75	0,76	1,05
	10	1	355,1	15,8	4,21	96,5	0,91	1,27
	10	2	62,5	44,2	3,96	115,16	0,17	0,43
	10	3	317,2	21,3	4,21	0	0,87	1,21
	10	4	264,8	40,5	3,87	131,94	0,73	1,03
	10	5	210	21,5	4,1	93,44	0,81	1,13
	10	6	196,5	21,6	4,54	99,1	0,8	1,11
	10	7	191,3	14,6	4,18	96,33	0,86	1,18
	10	8	38	24,5	4,35	114,21	0,22	0,48
	10	9	111	43,5	3,82	119,88	0,44	0,72
	13	1	10,8	9,4	3,86	158,08	0,07	0,27
	13	2	277,6	16,2	4,73	138,14	0,35	0,63
	13	3	139,8	23,4	4,47	148,91	0,43	0,71
	13	4	101,8	40,9	4,63	145,65	0,61	0,89
	13	5	95,9	46,7	4,13	120,41	0,66	0,95
	13	6	261,7	7,1	4,25	121,65	0,67	0,96
	13	7	204,2	27,7	4,15	115,38	0,71	1,01
	13	8	241,9	18	4,08	126,16	0,74	1,03
	13	9	51,6	10,2	4,3	129,47	0,76	1,06
	13	10	314	13,8	4,02	116,35	0,77	1,06
	13	11	161,5	24,6	4,53	143,75	0,86	1,19
	13	12	93,2	18,8	4,61	139,28	0,89	1,23
	13	13	136,5	33,2	4,4	129,5	0,92	1,28
	13	14	174,3	23,2	4,89	106,15	0,95	1,34
	KC	1	337,5	42,4			0,78	1,08
	KC	2	119,9	25,6			0,65	0,94
	KC	3	80,3	26,5			0,5	0,79
	KC	4	113,7	39,1			0,49	0,77
	KC	5	128,6	111,2			0,07	0,27
	KC	6	152,2	14,1			0,83	1,15
	KC	7	172,3	71,3			0,41	0,7

Přílohy

B			délka antenace vojákem (s)					
	Kol.	ozn. ♀	♀	PS	hmotnost ♀ (mg)	stupně šedi ♂	PI	arcsin PI ^{1/2}
	5	1	479,1	17,2	4,34	134	0,93	1,30
	5	2	590,7	0,0	4,02	140	1,00	1,57
	5	3	366,4	16,9	4,64	131	0,91	1,27
	5	4	390,0	12,0	2,80	144	0,94	1,32
	5	5	490,0	7,8	3,90	139	0,97	1,39
	5	6	562,4	3,9	4,56	135	0,99	1,45
	5	7	355,7	21,2	3,12	139	0,89	1,23
	6	1	454,1	19,3	7,45	133	0,92	1,28
	6	2	230,2	34,3	6,91	140	0,74	1,04
	6	3	178,6	21,0	7,19		0,79	1,09
	6	4	596,9	0,0	7,35	133	1,00	1,57
	6	5	281,3	13,6	7,24		0,91	1,26
	6	6	413,8	12,5	6,71		0,94	1,33
<i>P. simplex</i>	10	1	239,6	32,7	6,32	84	0,76	1,06
	10	2	198,4	23,5	6,73	95	0,79	1,09
	10	3	212,8	14,1	7,27	89	0,88	1,21
	13	1	160,8	18,0	6,22	113	0,57	0,85
	13	2	259,4	22,7	6,15	126	0,62	0,91
	13	3	449,6	5,7	5,86	115	0,65	0,94
	13	4	104,6	29,0	6,25	138	0,78	1,08
	13	5	273,4	16,4	6,20	116	0,79	1,09
	13	6	129,7	30,2	6,61	150	0,80	1,10
	13	7	426,1	12,6	5,94	151	0,80	1,11
	13	8	159,9	19,0	6,52	172	0,84	1,16
	13	9	262,4	32,2	6,42	152	0,85	1,17
	13	10	219,4	24,7	5,72	154	0,85	1,17
	13	11	253,5	20,9	6,09	154	0,89	1,23
	13	12	212,8	17,2	6,23	160	0,94	1,33
	13	13	55,1	11,6	6,29	158	0,97	1,41
<i>P. canalifrons</i>	KC	1	180,0	20,0			0,80	1,11
	KC	2	138,2	29,4			0,65	0,94
	KC	4	96,1	27,4			0,56	0,84
	KC	5	64,9	24,1			0,46	0,74
	KC	6	115,2	22,2			0,68	0,97
	KC	7	128,5	34,7			0,57	0,86
	KC	8	241,6	86,6			0,47	0,76

Příloha II. Naměřené délky antenace od vojáka a pseudergata vůči ♂ (A) ♀ (B) a pseudergatovi (C) v rámci Experimentu I. modelu B (*P. simplex*, *P. canalifrons*).
Délka antenace PS – PS přepočtena, šedivě jsou původní naměřené hodnoty.

A	Kol. ozn. ♂		délka antenace ♂ (s)		
	Kol.	ozn. ♂	V	PS	
	5	1	157,5	298,2	
	5	2	144,4	73,9	
	6	1	112,3	207,1	
	6	2	97,4	179,4	
	6	3	39,3	65,6	
	6	4	44,3	213,5	
	6	5	139,8	122,1	
	6	6	64,9	80,7	
	6	7	35,2	194,9	
	6	8	150,6	72,9	
<i>P. simplex</i>	10	1	151,4	184,7	
	10	2	101,6	225,7	
	10	3	249,4	133,1	
	10	4	296,8	143,6	
	10	5	132,0	209,6	
	10	6	93,0	129,7	
	10	7	70,5	114,6	
	10	8	83,0	89,9	
	10	9	131,8	108,9	
		13	1	25,0	112,6
		13	2	185,6	198,1
		13	3	95,5	278,6
		13	4	52,4	134,5
		13	5	71,0	110,9
	13	6	72,6	136,9	
	13	7	44,0	45,2	
	13	8	117,6	55,5	
	13	9	62,5	70,3	
	13	10	52,3	96,9	
	13	11	96,2	80,9	
	13	12	40,2	53,8	
	13	13	46,4	69,3	
	13	14	62,3	74,8	
<i>P. canalifrons</i>	KC	1	52,1	117,5	
	KC	2	30,8	224,1	
	KC	3	50,6	192,5	
	KC	4	95,8	198,4	
	KC	5	59,9	167,6	
	KC	6	102,6	184,1	
	KC	7	64,6	171,4	
	KC	8	60,3	166,9	

B	Kol. ozn. ♀		délka antenace ♀ (s)		
	Kol.	ozn. ♀	V	PS	
	5	1	116,9	111,8	
	5	2	471,7	157,9	
	5	3	474,7	212,5	
	5	4	529,6	559,3	
	5	5	598,0	432,6	
	5	6	309,0	437,6	
	5	7	182,4	211,5	
<i>P. simplex</i>	6	1	372,3	278,3	
	6	2	317,8	232,4	
	6	3	104,1	151,3	
	6	4	388,0	403,9	
	6	5	370,3	299,7	
	6	6	339,0	112,0	
	10	1	133,6	312,6	
	10	2	383,5	416,3	
	10	3	434,4	411,5	
		13	1	364,7	445,8
		13	2	335,0	308,0
		13	3	254,4	289,8
		13	4	201,2	156,9
	13	5	321,6	174,4	
	13	6	291,6	266,6	
	13	7	78,1	90,2	
	13	8	197,9	104,6	
	13	9	164,3	121,9	
	13	10	227,8	121,8	
	13	11	450,9	180,3	
	13	12	242,1	169,2	
	13	13	107,0	67,6	
<i>P. canalifrons</i>	KC	1	93,7	169,6	
	KC	2	87,6	131,4	
	KC	3	74,3	126,9	
	KC	4	107,0	185,2	
	KC	5	79,0	156,0	
	KC	6	133,8	140,2	
	KC	7	61,0	151,1	
	KC	8	90,3	135,7	

Přílohy

C		délka antenace vůči pseudergatovi (s)											
		PS 1			PS 2			PS 3			PS 4		
Kol.	♀+♂ (PS)	V	PS	PS 15t/14	V	PS	PS 15t/14	V	PS	PS 15t/14	V	PS	PS 15t/14
5	M1F1	25,4	49,3	52,8	36,1	73,1	78,3	27,3	55,8	59,8	30,5	56,4	60,4
5	M2F2	17,8	58,2	62,4	14,4	61,3	65,7	18,5	75,8	81,2	20,3	77,4	82,9
5	PSF3	15,5	56,7	60,8	13,3	43,7	46,8	15,3	39,5	42,3	16,6	65,0	69,6
5	PSF4	10,3	87,8	94,1	11,2	31,1	33,3	8,4	54,7	58,6	15,1	32,6	34,9
5	PSF5	12,0	31,2	33,4	9,3	47,2	50,6	22,0	42,6	45,6	10,3	49,8	53,4
5	PSF6	25,6	67,4	72,2	10,9	52,9	56,7	20,1	51,7	55,4	17,7	50,8	54,4
5	PSF7	20,6	73,2	78,4	25,4	89,2	95,6	29,2	64,5	69,1	22,9	59,4	63,6
6	M1F1	27,0	37,6	40,3	24,0	50,1	53,7	23,5	48,2	51,6	31,5	59,1	63,3
6	M2F2	24,0	68,5	73,4	21,5	59,6	63,9	22,1	51,1	54,8	18,3	64,7	69,3
6	M3F3	26,7	83,1	89,0	32,8	70,6	75,6	22,6	56,5	60,5	22,2	63,1	67,6
6	M4F4	17,4	41,2	44,1	23,3	50,5	54,1	19,1	48,5	52,0	20,6	46,0	49,3
6	M5F5	20,5	103,8	111,2	9,2	59,5	63,8	8,8	48,0	51,4	16,5	47,6	51,0
6	M6F6	21,2	80,9	86,7	20,4	48,8	52,3	26,7	66,4	71,1	16,0	45,0	48,2
6	M7F1	14,7	35,5	38,0	10,4	36,4	39,0	29,0	48,9	52,4	27,6	40,6	43,5
6	M8F2	26,7	50,9	54,5	19,8	146,8	157,3	14,3	93,3	100,0	20,4	61,6	66,0
10	M1F1	11,2	63,1	67,6	21,9	57,1	61,2	38,3	78,0	83,6	14,1	54,3	58,2
10	M2F2	19,1	80,9	86,7	23,6	46,8	50,1	17,3	65,3	70,0	25,4	59,3	63,5
10	M3F3	39,7	63,2	67,7	17,1	85,5	91,6	15,0	83,0	88,9	33,9	61,0	65,4
10	M4F1	22,9	58,0	62,1	20,5	63,0	67,5	20,4	68,8	73,7	28,1	87,5	93,8
10	M5F1	23,5	91,7	98,3	24,3	85,6	91,7	33,5	79,5	85,2	23,3	46,0	49,3
10	M6F2	24,3	73,3	78,5	16,8	61,0	65,4	23,1	68,8	73,7	17,3	53,3	57,1
10	M7F3	23,3	104,7	112,2	22,8	97,1	104,0	15,9	51,8	55,5	26,9	83,8	89,8
10	M8F2	15,6	124,9	133,8	11,4	44,3	47,5	10,8	27,6	29,6	27,0	62,8	67,3
10	M9F3	24,8	65,0	69,6	17,4	60,0	64,3	18,2	57,3	61,4	19,0	49,7	53,3
13	M1F1	21,5	87,5	93,8	31,5	61,1	65,5	40,4	52,4	56,1	24,3	46,8	50,1
13	M2F2	14,8	43,0	46,1	38,2	66,6	71,4	23,1	54,6	58,5	14,9	41,9	44,9
13	M3F3	14,9	78,9	84,5	21,6	55,7	59,7	15,7	66,9	71,7	31,3	63,3	67,8
13	M4F4	13,9	85,4	91,5	23,1	62,8	67,3	22,3	101,3	108,5	20,8	80,7	86,5
13	M5F5	19,0	60,7	65,0	22,4	66,5	71,3	20,5	76,1	81,5	26,1	67,6	72,4
13	M6F6	14,9	37,5	40,2	40,8	52,0	55,7	14,2	58,3	62,5	18,3	55,8	59,8
13	M7F7	15,9	36,8	39,4	20,8	61,5	65,9	31,2	116,6	124,9	30,5	65,2	69,9
13	M8F8	17,8	81,1	86,9	28,8	64,3	68,9	22,9	55,0	58,9	20,6	99,2	106,3
13	M9F9	22,2	42,5	45,5	18,6	56,3	60,3	15,7	50,3	53,9	25,3	38,7	41,5
13	M10F10	24,7	122,2	130,9	28,2	62,9	67,4	26,2	45,2	48,4	39,4	59,3	63,5
13	M11F11	11,4	46,2	49,5	23,8	51,6	55,3	25,8	64,1	68,7	18,6	62,7	67,2
13	M12F12	24,4	55,0	58,9	24,4	66,5	71,3	19,5	47,8	51,2	13,2	40,4	43,3
13	M13F13	26,8	76,0	81,4	22,8	90,5	97,0	18,7	68,7	73,6	18,6	77,4	82,9
13	M14PS	17,3	48,4	51,9	17,2	54,2	58,1	25,6	67,1	71,9	21,4	64,4	69,0
KC	M1F1	22,0	70,7	75,8	15,9	43,1	46,2	13,6	49,8	53,4	20,0	69,1	74,0
KC	M2F2	17,2	60,2	64,5	19,1	96,4	103,3	16,5	55,7	59,7	16,5	65,8	70,5
KC	M3F3	14,9	84,2	90,2	25,5	76,1	81,5	19,1	84,7	90,8	18,8	74,6	79,9
KC	M4F4	25,3	80,6	86,4	26,4	88,2	94,5	21,3	76,1	81,5	17,3	47,1	50,5
KC	M5F5	25,3	55,7	59,7	22,1	67,5	72,3	27,6	87,2	93,4	49,3	95,4	102,2
KC	M6F6	31,6	69,6	74,6	29,9	59,9	64,2	26,1	58,0	62,1	22,4	49,1	52,6
KC	M7F7	24,9	31,4	33,6	29,9	37,2	39,9	26,2	79,2	84,9	30,5	65,5	70,2
KC	M8F8	13,9	96,0	102,9	14,8	98,5	105,5	19,1	86,6	92,8	12,8	84,3	90,3

Příloha III. Naměřené délky antenace vojáka vůči ♂(A) a ♀(B) a pseudergatovi v rámci Experimentu II. modelu A (*P. simplex*), PI

A	Kol.	ozn. ♂	délka antenace vojákem (s)		
			♂	PS	PI
D48	8	1	24,4	14,1	0,27
	6	2	24,5	38,0	-0,22
	8	3	29,5	25,9	0,06
	4	2	42,0	36,9	0,06
	4	1	45,1	29,6	0,21
	7	2	46,6	51,7	-0,05
	6	1	54,9	16,0	0,55
	7	1	87,3	11,2	0,77
D96	6	3	30,0	46,7	-0,22
	7	3	48,5	79,3	-0,24
	8	3	49,4	31,9	0,22
	8	1	62,6	100,4	-0,23
	6	2	69,0	10,8	0,73
	6	1	69,2	60,2	0,07
	4	1	135,2	30,3	0,63
D186	4	1	15,1	64,4	-0,62
	6	1	31,8	45,2	-0,17
	6	2	39,6	24,0	0,25
	6	3	64,3	43,0	0,20
	6	4	63,9	28,9	0,38
	7	2	27,2	24,9	0,04
	7	3	81,9	85,2	-0,02
	8	2	12,4	10,7	0,07

B	Kol.	ozn. ♀	délka antenace vojákem (s)		
			♀	PS	PI
D48	4	1	22,9	25,3	-0,05
	4	2	82,3	35,2	0,40
	6	1	127,7	40,0	0,52
	6	2	85,5	37,2	0,39
	7	1	52,4	30,7	0,26
	7	2	41,7	14,5	0,48
	8	1	46,3	69,2	-0,20
	8	3	70,9	55,1	0,13
D96	4	1	30,2	32,4	-0,04
	6	1	137,7	21,3	0,73
	6	2	83,8	62,8	0,14
	6	3	106,3	45,2	0,40
	7	3	59,1	57,1	0,02
	8	1	38,6	30,9	0,11
	8	3	91,6	43,8	0,35
D186	4	1	41,7	20,8	0,33
	6	1	83,8	35,2	0,41
	6	2	80,6	32,1	0,43
	6	3	15,4	13,6	0,06
	6	4	34,4	30,0	0,07
	7	2	28,9	33,5	-0,07
	7	3	99,9	22,5	0,63
	8	2	39,8	26,5	0,20

Přílohy

Příloha IV. Naměřené délky antenace od vojáka a pseudergata vůči ♂ (A) ♀ (B) a pseudergatovi (C) v rámci Experimentu II. modelu B (*P. simplex*) a logaritmičká transformace.
Délka antenace PS – PS přepočtena, šedivě jsou původní naměřené hodnoty.

A	Kol.	ozn. ♂	délka antenace ♂ (s)		log(s)	
			V	PS	V	PS
D24	4	2	35,9	79,4	1,56	1,90
	6	1	18,2	25,3	1,26	1,40
	6	3	45,7	66,5	1,66	1,82
	6	4	57,6	67,7	1,76	1,83
	7	1	23,7	39,7	1,37	1,60
	7	3	23,9	35,4	1,38	1,55
	8	1	19,8	63,9	1,30	1,81
	8	2	11,3	21,0	1,05	1,32
D48	4	2	17,6	58,6	1,25	1,77
	6	1	36,8	105,3	1,57	2,02
	6	2	19,8	76,1	1,30	1,88
	7	1	41,0	47,7	1,61	1,68
	7	2	47,9	50,0	1,68	1,70
	8	1	14,9	57,3	1,17	1,76
	8	3	29,7	53,2	1,47	1,73
	D96	4	1	55,4	115,8	1,74
6		1	47,9	242,5	1,68	2,38
6		2	18,5	102,2	1,27	2,01
6		3	30,2	211,9	1,48	2,33
7		3	119,5	46,1	2,08	1,66
8		1	39,5	86,8	1,60	1,94
8		3	42,3	109,1	1,63	2,04
D186		4	1	32,6	201,8	1,51
	6	1	29,9	53,5	1,48	1,73
	6	2	39,9	110,4	1,60	2,04
	6	4	17,5	57,1	1,24	1,76
	7	3	51,4	234,3	1,71	2,37

B	Kol.	ozn. ♀	délka antenace ♀ (s)		log(s)	
			V	PS	V	PS
D24	4	2	35,4	23,4	1,55	1,37
	6	1	3,7	16,9	0,57	1,23
	6	3	54,2	38,1	1,73	1,58
	6	4	54,6	45,3	1,74	1,66
	7	1	19,9	23,1	1,30	1,36
	7	3	64,1	90,1	1,81	1,95
	8	1	21,0	55,3	1,32	1,74
	8	2	25,5	34,9	1,41	1,54
D48	4	2	21,7	49,2	1,34	1,69
	6	1	51,5	189,6	1,71	2,28
	6	2	53,5	48,5	1,73	1,69
	7	1	33,8	49,5	1,53	1,69
	7	2	25,8	77,6	1,41	1,89
	8	1	62,5	72,9	1,80	1,86
	8	3	58,9	65,4	1,77	1,82
	D96	4	1	33,2	121,5	1,52
6		1	49,6	269,4	1,70	2,43
6		2	60,6	127,6	1,78	2,11
6		3	51,0	262,0	1,71	2,42
7		3	52,9	85,7	1,72	1,93
8		1	30,0	128,1	1,48	2,11
8		3	26,9	99,8	1,43	2,00
D186		4	1	44,2	157,1	1,65
	6	1	23,9	66,8	1,38	1,82
	6	2	52,4	169,8	1,72	2,23
	6	4	27,5	66,8	1,44	1,82
	7	3	68,3	206,4	1,83	2,31

Přílohy

C	Kol. ♀+♂ (PS)	délka antenace vůči pseudergatovi (s)												log(s)			
		PS 1			PS 2			PS 3			PS 4			∅		∅	
		V	PS	PS 15t/14	V	PS	PS 15t/14	V	PS	PS 15t/14	V	PS	PS 15t/14	V	PS	V	PS
D24	4 M2F2	17,9	22,0	23,6	18,6	31,3	33,5	28,9	30,0	32,1	24,6	18,9	20,3	22,5	27,4	1,35	1,44
	6 M1F1	36,6	30,1	32,3	32,3	84,2	90,2	37,3	97,2	104,1	61,6	93,3	100,0	42,0	81,6	1,62	1,91
	6 M3F3	27,9	140,6	150,6	27,1	11,5	12,3	41,9	69,2	74,1	24,9	57,3	61,4	30,5	74,6	1,48	1,87
	7 M1F1	34,7	47,9	51,3	26,7	27,1	29,0	33,0	49,1	52,6	17,1	37,0	39,6	27,9	43,2	1,45	1,63
	7 M3M	24,4	42,8	45,9	21,5	24,9	26,7	19,1	42,4	45,4	47,0	87,3	93,5	28,0	52,9	1,45	1,72
	8 M1F1	14,1	28,2	30,2	18,9	61,6	66,0	17,1	35,0	37,5	24,0	49,6	53,1	18,5	46,7	1,27	1,67
	8 M2F2	43,9	66,7	71,5	26,3	60,8	65,1	13,1	164,3	176,0	13,9	33,1	35,5	24,3	87,0	1,39	1,94
	8 M2F2	23,3	34,1	36,5	25,8	47,7	51,1	19,4	17,1	18,3	13,4	84,3	90,3	20,5	49,1	1,31	1,69
D48	6 M1F1	29,8	48,7	52,2	23,0	81,4	65,8	31,9	36,8	39,2	30,0	60,1	64,4	28,7	55,4	1,46	1,74
	6 M2F2	19,8	58,0	62,1	29,9	102,8	110,1	49,2	40,3	43,1	28,2	32,6	34,9	31,8	62,6	1,50	1,80
	7 M1F1	16,1	32,9	35,3	21,0	32,9	35,3	26,0	27,8	29,6	29,8	38,7	39,3	23,2	34,8	1,37	1,54
	7 M2F2	15,1	20,9	22,4	20,8	54,1	58,0	18,7	45,1	48,3	17,8	31,8	34,1	18,1	40,7	1,26	1,61
	8 M1F1	19,6	41,8	44,8	26,5	43,3	46,4	24,7	37,7	40,4	51,9	68,1	95,5	30,7	56,8	1,49	1,75
	8 M3F3	18,3	58,3	60,3	19,6	46,9	50,3	27,2	34,9	37,4	15,2	35,2	37,7	20,1	46,4	1,30	1,67
	4 M1F1	26,8	64,3	68,9	95,6	108,7	116,5	17,9	74,7	80,0	16,2	39,2	42,0	39,1	76,8	1,59	1,89
	6 M1F1	21,3	61,7	66,1	22,1	46,2	49,5	36,2	67,6	72,4	21,9	64,0	68,6	25,4	64,2	1,40	1,81
D96	6 M2F2	22,1	98,3	105,3	23,6	68,6	73,5	29,2	26,3	28,2	22,8	43,0	46,1	24,4	63,3	1,39	1,80
	6 M3F3	41,8	102,4	109,7	25,1	72,8	78,0	19,9	36,9	39,5	31,0	91,6	98,1	29,5	81,3	1,47	1,91
	7 M3F3	23,1	70,5	75,5	25,1	35,2	37,7	7,7	22,2	23,8	35,9	44,9	48,1	23,0	46,3	1,36	1,67
	8 M3F3	6,5	18,5	19,8	20,9	134,5	144,1	15,9	54,0	57,9	17,1	16,2	17,4	15,1	59,8	1,18	1,78
	8 M1F1	41,7	118,0	126,4	34,8	84,3	90,3	23,6	26,2	28,1	44,8	42,9	46,0	36,2	72,7	1,56	1,86
	4 M1F1	22,8	34,0	36,4	19,7	21,4	22,9	19,1	39,7	106,8	9,4	45,8	49,1	17,8	53,8	1,25	1,73
	6 M1F1	16,6	119,3	127,8	19,9	24,2	25,9	13,8	72,4	77,6	21,1	31,6	33,9	17,9	66,3	1,25	1,82
	6 M2F2	26,6	42,7	45,8	19,7	81,8	66,0	37,6	85,3	70,0	24,8	65,5	70,2	27,2	63,0	1,43	1,80
D186	6 M4F4	26,3	70,6	75,6	12,6	48,5	49,8	18,8	44,4	47,6	12,1	56,0	58,9	17,5	58,0	1,24	1,76
	7 M3F3	35,3	134,4	144,0	13,8	105,5	113,0	48,9	168,2	199,5	22,3	140,0	150,0	30,1	151,6	1,49	2,18

Přílohy

Příloha V. Relativní zastoupení detekovaných látek z tělních oplachů u jednotlivých kast *P. canalifrons*.

látka	retenční čas	♂1	%	♂2	%	♀1	%	♀2	%
1	12,31								
2	12,37								
3	12,54								
4	12,69	1,2E+08	4,9	1,1E+08	5,9	1,9E+07	1,7	3,1E+07	2,8
5	13,02								
6	13,14								
7	13,53								
8	13,82								
9	13,97								
10	14,04	3,6E+06	0,1	2,8E+06	0,2	2,2E+06	0,2	2,5E+06	0,2
11	14,23	2,9E+06	0,1	8,1E+05	0,0	1,8E+06	0,2	1,8E+05	0,0
12	14,32								
13	14,39	5,8E+07	2,3	3,3E+07	1,8	2,2E+07	1,9	2,0E+07	1,7
14	14,44			2,4E+06	0,1		0,0	2,2E+06	0,2
15	14,48	1,8E+07	0,7	8,3E+06	0,5	7,5E+06	0,7	5,0E+06	0,4
16	14,51								
17	14,63	3,9E+08	15,7	2,9E+08	15,6	2,5E+08	21,4	2,2E+08	20,0
18	14,67			6,1E+06	0,3			3,9E+06	0,3
19	14,78	1,7E+07	0,7	1,2E+07	0,6	9,2E+06	0,8	1,1E+07	1,0
20	14,86	2,7E+07	1,1	1,9E+07	1,1	1,7E+07	1,5	2,0E+07	1,8
21	14,95	1,9E+08	7,7	1,3E+08	7,2	7,1E+07	6,1	7,3E+07	6,5
22	15,03	3,2E+08	12,8	2,1E+08	11,5	1,9E+08	16,1	1,5E+08	13,6
23	15,13	2,6E+07	1,0	3,6E+07	2,0	1,7E+07	1,5	2,2E+07	1,9
24	15,19	3,6E+07	1,5	3,5E+07	1,9	9,9E+06	0,9	1,7E+07	1,5
25	15,3			5,5E+06	0,3			3,6E+06	0,3
26	15,55	5,9E+08	23,7	3,2E+08	17,4	2,9E+08	25,7	2,7E+08	23,7
27	15,64			4,2E+07	2,3			2,1E+07	1,8
28	15,72							1,1E+07	1,0
29	15,77	6,1E+08	24,6	4,2E+08	23,1	2,1E+08	18,5	1,7E+08	15,0
30	15,9			4,7E+07	2,5			2,1E+07	1,8
31	16,02	7,5E+07	3,0	3,9E+07	2,1	3,4E+07	3,0	2,1E+07	1,9
32	16,2			1,2E+07	0,6			4,6E+06	0,4
33	16,51			1,9E+07	1,0			1,2E+07	1,1
34	16,71			3,3E+07	1,8			1,2E+07	1,1

látka	retenční čas	PS1	%	PS2	%	V1	%	V2	%
1	12,31					3,9E+06	0,5	3,7E+06	1,5
2	12,37					6,1E+06	0,8	3,6E+06	1,5
3	12,54					2,1E+06	0,3	2,4E+06	1,0
4	12,69	6,1E+07	6,7	7,1E+07	8,9				
5	13,02					1,8E+07	2,2	8,0E+06	3,2
6	13,14					6,6E+07	8,2	5,3E+07	21,3
7	13,53					8,1E+06	1,0	5,8E+06	2,4
8	13,82					5,4E+06	0,7	2,4E+06	1,0
9	13,97					6,8E+06	0,8	2,7E+06	1,1
10	14,04	1,3E+06	0,1	1,6E+06	0,2				
11	14,23	9,7E+05	0,1	1,4E+06	0,2				
12	14,32							2,2E+06	0,9
13	14,39	1,8E+07	2,0	1,2E+07	1,5	9,7E+06	1,2	3,8E+06	1,5
14	14,44			7,1E+05	0,1				
15	14,48	4,3E+06	0,5	3,4E+06	0,4				
16	14,51					4,2E+06	0,5	3,6E+06	1,4
17	14,63	1,5E+08	16,4	1,2E+08	15,6	1,4E+08	17,2	2,9E+07	11,7
18	14,67			1,4E+06	0,2				
19	14,78	1,0E+07	1,1	6,1E+06	0,8	7,2E+06	0,9	1,9E+06	0,8
20	14,86	1,9E+07	2,1	1,4E+07	1,8	1,5E+07	1,8	3,9E+06	1,6
21	14,95	6,4E+07	7,0	5,4E+07	6,8	5,2E+07	6,5	9,9E+06	4,0
22	15,03	1,3E+08	14,3	1,0E+08	12,7	1,4E+08	17,0	2,7E+07	11,0
23	15,13	8,8E+06	1,0	1,1E+07	1,4	9,6E+06	1,2	1,9E+06	0,8
24	15,19	1,2E+07	1,3	9,8E+06	1,2	7,5E+06	0,9	2,0E+06	0,8
25	15,3			2,5E+06	0,3				
26	15,55	2,5E+08	27,4	1,9E+08	24,2	1,8E+08	22,7	3,8E+07	15,2
27	15,64			1,0E+07	1,3			2,4E+06	1,0
28	15,72			7,6E+06	1,0			3,1E+07	12,4
29	15,77	1,8E+08	19,9	1,2E+08	15,7	1,2E+08	14,5	2,1E+06	0,8
30	15,9			1,7E+07	2,1	8,1E+06	1,0	4,0E+06	1,6
31	16,02			1,5E+07	1,9			3,7E+06	1,5
32	16,2			3,3E+06	0,4				
33	16,51			4,6E+06	0,6				
34	16,71			5,7E+06	0,7				