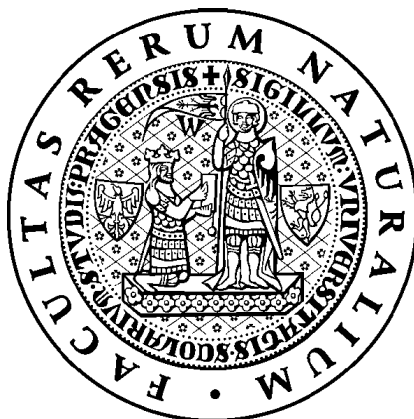


UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
KATEDRA ZOOLOGIE



Rozpoznávání jedinců u termitů
(Isoptera)
Bakalářská práce

Klára Dolejšová

Školitel: Mgr. Jan Šobotník

Praha 2009

Ráda bych na tomto místě poděkovala svému školiteli za trpělivost při vedení mé práce.
Poděkování zasluhuje také otec a přátelé, kteří mi byli psychickou podporou.

Obsah

1. Abstrakt	4
2. Úvod	5
3. Literární přehled	5
3.1. Obecné charakteristiky termitů	5
3.2. Vznik a původ	5
3.3. Biodiverzita a rozšíření	6
3.4. Terminologie, kasty a vývojová stádia (podle Thorne, 1996)	6
3.5. Typy vývoje	7
3.6. Vznik kolonie a hnízda	8
3.7. Genetická struktura	10
3.7.1. Molekulární analýzy genetické struktury kolonie	10
3.8. Nižší termiti („Lower termites“)	10
3.9. Vyšší termiti („Higher termites“)	10
3.10. Eusocialita	11
4. Rozpoznávání jedinců	12
4.1. Důkazy rozpoznávání a rozpoznávacích signálů	12
4.1.1 Agonistické chování a jeho změny	13
4.2. Mechanismy zajišťující rozpoznávání	14
4.2.1. Endogenní faktory	14
4.2.1.1. Kutikulární uhlovodíky	14
4.2.1.2. Interspecifické rozpoznávání	19
4.2.1.3. Intraspecifické rozpoznávání	21
4.2.1.3. Intrakoloniální rozpoznávání jedinců (nest-mate recognition, kin recognition)	23
4.2.2. Exogenní faktory	24
4.2.2.1. Potravní zdroje	24
4.2.2.2. Produkty digesce střevních bakteriálních symbiontů	25
5. Závěr a diskuze	26
6. Shrnutí	27
7. Seznam použité literatury	28

1. Abstrakt

Termiti (Isoptera) jsou jednou ze skupin hmyzu se sociální organizací společenstva. Stejně jako např. u sociálních blanokřídlých (Hymenoptera) je pro udržení integrity kolonie nezbytné, aby jedinci byli schopni rozlišit mezi příslušníky vlastní kolonie a vetřelci. Existuje několik hypotéz o povaze mechanismů rozpoznávání u termitů. Nejpravděpodobnější je rozpoznávání na základě geneticky podložených rozdílů v profilech kutikulárních uhlovodíků, kde kvalitativní rozdíly jsou druhově specifické, zatímco mezipopulační a mezikoloniální rozdíly jsou jen kvantitativní. Tento systém může být modifikován podle rozdílů ve složení střevních symbiontů či na základě rozdílů v potravních zdrojích. Studium rozpoznávání v každém případě vyžaduje komplexní přístup kombinující genetické stanovení příbuznosti, behaviorální experimenty i chemické analýzy uhlovodíkových profilů. Cílem této práce je shrnout dosavadní poznatky o této problematice.

Klíčová slova

Isoptera, rozpoznávání jedinců, eusociální hmyz, kutikulární uhlovodíky, střevní mikrobiota

Abstract

Termites (Isoptera) belong to the eusocial insect taxa. The maintaining of colony integrity (similarly to e.g. social Hymenoptera) led to development of discrimination skills to recognize nestmates from aliens. There are several hypotheses explaining the discriminating capacities of termites. The most likely one is based on genetically determined differences in cuticular hydrocarbons, with qualitative species-specific differences and quantitative inter-population and inter-colonial differences. The nest-mate recognition can also be modified by differences in intestinal symbiotic microflora or by different food sources. In any case study of nestmate recognition requires complex approach including genetic assessments, behavioral experiments as well as chemical analyses of hydrocarbon profiles. Purpose of this review is to summarize up to date knowledge in this field.

Key words

Isoptera, nestmate recognition, eusocial insect, cuticular hydrocarbons, intestinal microbiota

2. Úvod

Uspořádání termitích společenstev je bezesporu jedním z vůbec nejsložitějších systémů v přírodě. Eusocialita, která se u hmyzu objevila poprvé právě u termitů, vyžaduje kromě jiného schopnost rozpoznat příbuzné jedince od nepříbuzných a zaručit tím směřování altruistického chování k jedincům vlastní kolonie. Identifikace vetřelce je zpravidla následována agresí, která obvykle končí smrtí části účastníků konfliktu. Vzhledem ke způsobu života jsou termiti odkázáni především na komunikaci skrze chemické signály. Dosud je popsáno přes 2600 druhů řádu, přesto však je intenzivně studováno jen několik významných rodů, např. *Reticulitermes*, *Coptotermes*, *Zootermopsis* a *Nasutitermes*. V prvním případě jde o rod, který svým areálem rozšíření zasahuje i do jižní a západní Evropy.

3. Literární přehled

3.1. Obecné charakteristiky termitů

Termiti (Isoptera, všekazi) jsou jedním z polyneopterních řádů hmyzu. Jsou součástí dictyopterního komplexu (Deitz et al., 2003) a podle nejnovějších poznatků (Inward et al., 2007) jsou vnitřní skupinou švábů (sesterskou skupinou je rod *Cryptocercus*). Termiti jsou bez výjimky herbivory, živí se veškerými materiály obsahujícími celulózu a lignin ve všech fázích dekompozice. V současné době je známo 7 čeledí sdružujících přes 2600 popsaných druhů, z nichž 85% náleží do čeledi Termitidae. Bazální skupinou termitů je australská čeleď Mastotermitidae, která nese řadu primitivních morfologických znaků (anální lobus křídla, vejce v ootékách; Nalepa & Lenz, 2000).

3.2. Vznik a původ

Termiti jsou vůbec nejstarším eusociálním taxonem hmyzu s původem nejpozději ve svrchní juře (Bordy et al., 2004). Nejstarší fosilní záznam (*Meiatermes*; Delclos & Martinell, 1995) je datován do doby před 130 miliony lety. Předpokládá se, že termiti vznikli na Pangee ještě před jejím rozpadem. Následující evoluce jednotlivých skupin probíhala na oddělujících se kontinentech. Termiti mají obecně nízkou schopnost disperze přes překážky, jsou tedy výborným příkladem skupiny, jejíž biologie a ekologie je silně ovlivněna historií.

3.3. Biodiverzita a rozšíření

Lokální i regionální druhová bohatost je silně ovlivněna habitatem, klimatickými podmínkami (dešťové srážky, teplota, vegetační typ, ...), nadmořskou výškou a dalšími ekologickými faktory. Největší diverzita termitů je v tropických nížinných lesích (až 50-80 druhů/ha), kde tvoří dominantní skupinu dekompozitorů. Směrem od rovníku diverzita rapidně klesá, na severní polokouli rychleji než na jižní. Nejnižší druhová bohatost je v Austrálii, vyšší je v neotropických oblastech, s největší druhovou bohatostí se setkáme v afrických tropech (vůbec největší diverzita je v Kamerunu). Tuto anomálii v rozložení druhové bohatosti bezesporu ovlivnila evoluční minulost termitů (fragmentace Pangey a disperzní schopnosti jednotlivých taxonů), rovněž však odpovídá energetické teorii (energy-diversity theory) (Eggleton, 2000).

3.4. Terminologie, kasty a vývojová stádia (podle Thorne, 1996)

Larva označuje veškerá raná, potravně závislá, bezřídlá stádia. Pod pojmem nymfa se rozumí jedinec s různým stupněm vývoje křídel (brachypterní larva). Jako dělník je označován jedinec, který v raném stádiu ontogeneze nevratně opouští imaginální vývojovou linii. Pseudergát (nepravý dělník) je jedinec, který dočasně a vratně opouští imaginální linii; vzniká buď stacionárním svlékáním larvy či regresním svlékáním nymfy, jež ztrácí základy křídel a složených očí. Vojáci vznikají obvykle z dělníků či pseudergátů přes přechodné stádium bílého vojáka (krátkodobé nesklerotizované stádium morfologicky podobné vojákoví). Vojáci jsou terminálním instarem a jsou zpravidla sterilní. Termínem imago jsou označovány pohlavní jedinci, kteří nesou plně vyvinutá křídla (alát), či jedinci, kteří křídla již odvrhli (dealát). Jedná se o jedinou dospělou kastu, ostatní členové jsou *de facto* nedospělá stádia, protože mají zachované prothorakální žlázy (moulting glands; Noirot & Bordereau, 1991). Jako primární pohlavní jedince označujeme imaga, která opouští rodnou kolonii a zakládají kolonii vlastní. Naopak sekundární pohlavní jedinci vznikají a rozmnožují se v rámci existující kolonie. Podle funkce je rozlišujeme na náhradní pohlavní jedince vznikající po smrti krále či královny a na doplňkové pohlavní jedince, kteří se rozmnožují zároveň s dalšími pohlavními jedinci. Podle vnější anatomie rozlišujeme adultoidní a neotenické sekundární pohlavní jedince. Imago, které ztratí křídla a rozmnožuje se v rámci mateřské kolonie, označujeme termínem adultoid. Neotenici jsou nedospělí pohlavní jedinci; jedinec vyvíjející se z nymfy je označován jako nymfoid (brachypterní neotenik), jedinci

vznikající z larválních stádií, pravých dělníků či pseudergátů jsou nazýváni ergatoidi (pseudergatoid, apterní neotenik).

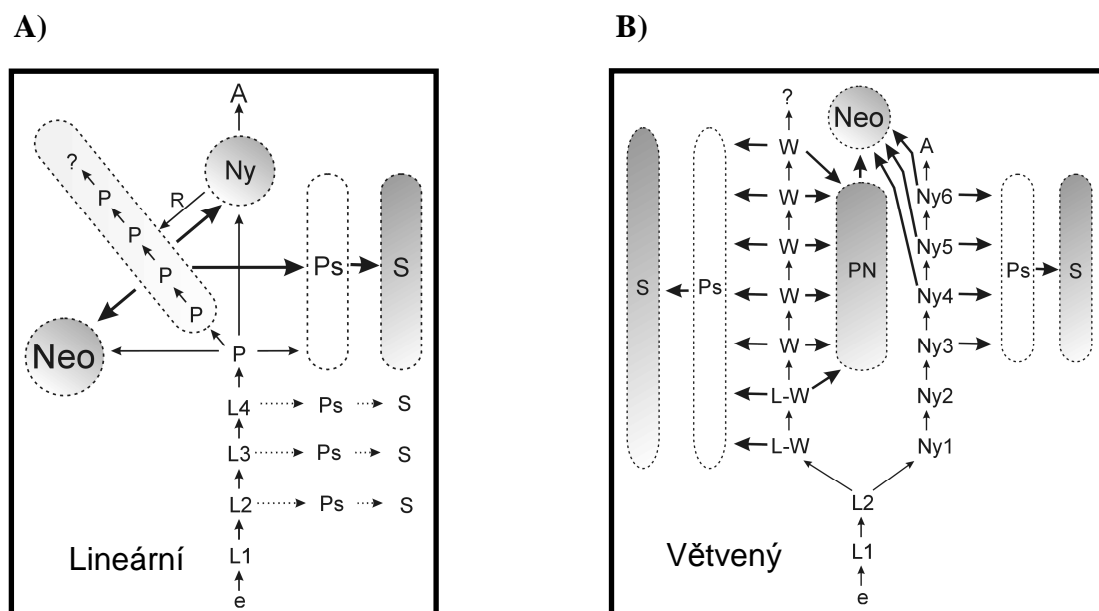
U termitů je potřeba brát v úvahu, že pojem kasta není shodný s tím, co představuje u jiných eusociálních skupin. V průběhu ontogeneze může jedinec náležet k několika kastám.

3.5. Typy vývoje

Typy vývoje se liší přítomností či nepřítomností kasty pravého dělníka a dále též počtem nymfálních stádií. U lineárního typu (Obr. I.A) se setkáváme s jedinou hlavní linií. Je tvořena několika larválními instary, od pozdní larvy je odvozeno první nymfální stádium, poslední nymfální stádium se svléká v imago. Za pseudergaty označujeme starší larvální instary plnicí roli dělníka. Počet nymfálních stádií je vždy nižší než u větveného typu vývoje. U tohoto typu vývoje (Obr. I.B) se setkáváme s pravými dělníky, kteří vznikají nevratným oddělením od dělnicko-vojenské a nymfální linie po prvním či druhém larválním instaru.

Obr. I. Typy vývoje (upraveno podle Hanus & Šobotník, 2004)

Na příkladě A) *Prorhinotermes simplex*, lineární vývoj a B) *Reticulitermes lucifugus*, větvený vývoj; e-vejce; L-larva; W-dělník; Ps-bílý voják; S-voják; Ny-nymfa; A-alát; P-pseudergát; Neo-neotenik



3.6. Vznik kolonie a hnízda

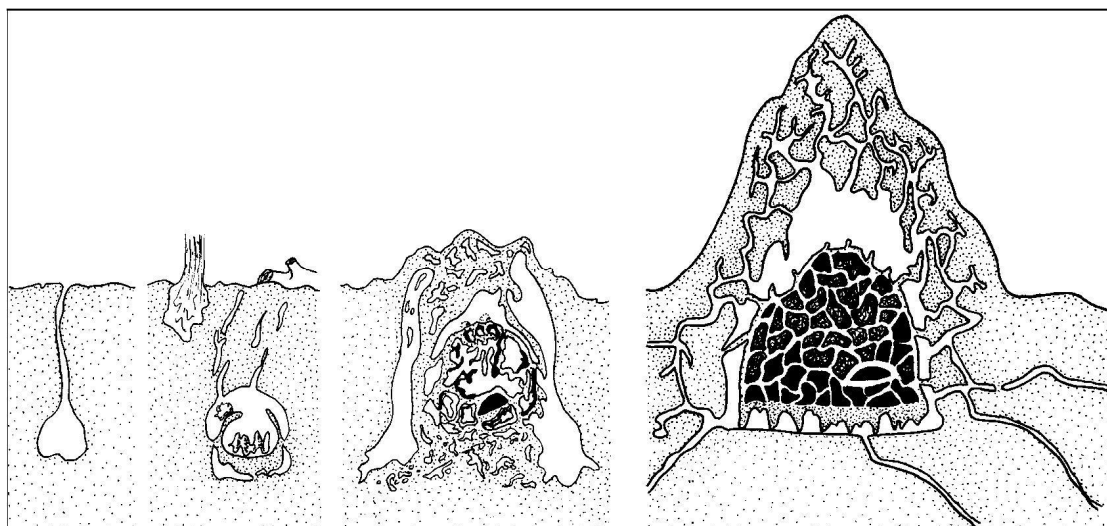
Kolonie je zakládána primárními pohlavními jedinci, kteří opouští rodnou kolonii při tzv. svatebním letu (nuptial flight), po kterém si odlamují křídla a vytváří páry, které se usazují v blízkosti primárního zdroje potravy (ve dřevě nebo v půdě). Tento způsob je jedinou možností outbredního rozmnožování. Hnízdo je zakládáno králem a královnou jako jednoduchá komůrka, k dalšímu rozvoji hnízda dochází po vyvinutí prvních dělníků (Obr. II.). Pár primárních pohlavních jedinců může perzistovat po celou dobu života kolonie (často především u Termitidae). Vzácně mohou být kolonie zakládány skupinou odkřídlených jedinců. Ke vzniku polygynních kolonií dochází též skrze štěpení (budding) a následné splynutí (fúze) (např. Adams et al., 2007). Se sekundárními pohlavními jedinci, neoteniky, se můžeme často setkat u čeledí Rhinotermitidae, Kalotermitidae a Termopsidae, ale vzácně se s nimi setkáme i u čeledi Termitidae (Myles, 1999). Neotenici bývají v kolonii mnohdy jedinými reprodukčními jedinci, např. *Reticulitermes santonensis* (např. Dronnet et al., 2002), případně koexistují s primárními pohlavními jedinci. I v rámci čeledi Termitidae lze občas najít velké množství neoteniků (např. *Embiratermes*, Šobotník, nepublikovaná data, Obr. III.).

Pro eusociální hmyz je hnízdo typickou strukturou, představuje tak ukázkou rozšířeného fenotypu. Termití hnízdo vykazuje komplexní architekturu, plní funkci obrany a ochrany a umožňuje udržovat stabilní mikroklima. Velké diverzity hnízd, se kterou se u termitů setkáváme, je dosaženo díky různým potravním strategiím a potravním zdrojům. Primitivním habitatem termitů je pravděpodobně mrtvé dřevo, které společenstvu slouží zároveň jako zdroj potravy i jako hnízdo. Takto žijící druhy se označují jako tzv. single-site nesters (one-piece nesters) a doba existence kolonie koreluje s objemem dostupného dřeva. S touto strategií se setkáváme především u čeledí Termopsidae a Kalotermitidae. Stavba podzemních galerií umožnila lokalizaci a následnou kolonizaci dalších zdrojů potravy, a tedy i zvyšování populace. Tento typ hnízdní ekologie (tzv. multiple-site nesters) najdeme u čeledi Mastotermitidae a většiny Rhinotermitidae. Posledním a nejdvozenějším typem jsou tzv. central-site nesters (separate nesters). Pro tento typ je charakteristické centrální hnízdo spojené se zdroji potravy systémem galerií. Tento hnízdní typ najdeme u většiny zástupců Termitidae a v několika případech u Hodotermitidae a Rhinotermitidae. Přítomnost pravých dělníků je vázaná pouze na multiple-site a central-site nesting. Podle lokalizace se hnízda dělí na podzemní (subterranean), vystupující nad povrch (epigeal) a stromová (arboreal), která jsou ale vždy spojená galeriemi s půdou.

U termitů nacházíme dva typy disperzní strategie, rojení (swarming) a štěpení (budding). Při rojení vylétají z hnízda odkřídlení pohlavní jedinci, zatímco štěpení je umožněno

přítomností neoteniků, kteří se buď vyvíjí ve skupině po náhodném oddělení části populace (např. odlomení kusu větve s termity) nebo hledají nové potravní zdroje s částí populace kolonie. Disperzní strategie mají samozřejmě zásadní vliv na genetickou strukturu kolonie.

Obr. II. Fáze rozvoje termitího hnízda (upraveno podle http://biodidac.bio.uottawa.ca/thumbnails/filedet.htm?File_name=Isop004b&File_type=gif)



Obr. III. Hojný výskyt neoteniků u *Embiratermes* (foto od J. Šobotník)



3.7. Genetická struktura

V případě, že je kolonie založena párem primárních okřídlených jedinců, vytvoří se rodinné jednotky, jejichž genom se řídí mendelovskými zákony dědičnosti. Pokud jsou původní zakladatelé nahrazeni náhradními reprodukčními jedinci a je-li kolonie „uzavřená“ (tj. neakceptuje členy jiných kolonií), můžeme hnízdo považovat za imbrední klan. V „otevřené“ kolonii může docházet k výměně nejen dělníků, ale i primárních či sekundárních reprodukčních jedinců. Výskyt agresivního interkoloniálního chování indikuje uzavřenost kolonie.

3.7.1. Molekulární analýzy genetické struktury kolonie

Genetická struktura populace se studuje stanovením frekvence alel polymorfních genů. K tomuto účelu jsou k dispozici dvě techniky, analýza DNA a analýza enzymatického polymorfismu, který také umožňuje výpočet genetických vzdáleností mezi druhy, populacemi a hnízdy. Vysoký stupeň příbuznosti (neboli nízká genetická vzdálenost) mezi koloniemi znamená, že jsou otevřené a naopak.

3.8. Nižší termiti („Lower termites“)

Termiti se tradičně dělí podle potravní ekologie na tzv. nižší a vyšší. Mezi nižší termity řadíme čeledi Mastotermitidae, Termopsidae, Hodotermitidae, Kalotermitidae, Rhinotermitidae a Serritermitidae. Jejich vývoj je lineární či větvený, potravou je dřevo a další rostlinné materiály v ranných fázích dekompozice. Střevními symbionty jsou vždy bičíkovci (Hypermastigida), dále též bakterie, archebakterie, kvasinky a jiné. Hnízdní strategií jsou pak nejčastěji single- či multiple-site nesters. Neotenici byli pozorováni u více jak 60% rodů (Myles, 1999).

3.9. Vyšší termiti („Higher termites“)

Mezi vyšší termity řadíme jedinou, ale nejpočetnější čeleď Termitidae. Jejich vývoj je vždy větvený. Ve střevech nemají symbiotické bičíkovce ale bohatou bakteriální flóru, pro podčeleď Macrotermitinae je typické pěstování hub (rod *Termitomyces*; např. Leuthold et al., 1989). Jako potravu využívají veškeré rostlinné materiály na všech úrovních dekompozice. S tím pak souvisí i jejich hnízdní strategie, která je nejčastěji central-site

nesters. U vyšších termitů jsou neotenici méně častí, nalezeni byli pouze u necelých 14% rodů (Myles, 1999).

3.10. Eusocialita

Termiti jsou první skupinou, u které se objevila eusociální struktura společenstva. Definicí eusociality je výskyt reprodukční dělby práce, překryvu generací a kooperativní péče o potomstvo (Wilson & Hölldobler, 2005). Eusocialita se vedle všech termitů vyskytuje také u dalších skupin hmyzu, u všech mravenců (Formicidae, Hymenoptera), u některých vos (Vespidae, Hymenoptera), včel (Apoidea, Hymenoptera), kutilek (Crabronidae, Hymenoptera), mšic (Pemphigidae, Hormaphididae, obojí Sternorrhyncha), třásněnek (Thysanoptera), brouků (*Australoplatypus incomptus*, Curculionidae, Coleoptera).

Blanokřídlí (Hymenoptera) jsou holometabola s haplo-diploidní determinací pohlaví, zatímco termiti jsou hmyzem hemimetabolním s diploidním určením pohlaví. U termitů jsou primárně přítomna obě pohlaví ve všech kastách. Determinace kast je zajišťována nejčastěji působením primer-feromonů, ačkoliv byl u *Reticulitermes speratus* prokázán jistý genetický vliv (Hayashi et al., 2007). Stabilita eusociálních kolonií závisí především na komunikaci mezi pohlavními jedinci a sterilními kastami a vyžaduje schopnost rozpoznávání jedinců vlastního hnízda od nepříbuzných, aby mohlo být altruistické chování cíleno k příbuzným (kin selection theory; *Hamilton, 1964).

4. Rozpoznávání jedinců

Studium rozpoznávání jedinců vyžaduje multidisciplinární přístup a informace z různých analýz, genetické studie pro vymezení struktury společenstva, etologické studie zaměřené na reakce vůči vetřelcům, analýzy komunikačních kanálů, analytické identifikace chemických komunikačních látek a lokalizace jejich zdrojů (žlázy, kutikula, ...) a studie variability v chemických signálech mezi kastami, koloniemi, populacemi. Následné pokusy pak slouží především k získání experimentálních důkazů o povaze rozpoznávacích procesů. V následujícím textu se budu věnovat jen interakcím termit-termit a záměrně opomím obranu termitů proti predátorům a parazitům.

4.1. Důkazy rozpoznávání a rozpoznávacích signálů

Jelikož termiti žijí v temných galeriích a (kromě imág a též starších stádií u čeledi Hodotermitidae) jsou slepí, jsou odkázáni hlavně na chemickou a akustickou komunikaci, kde vibrační signály slouží především jako poplašný signál na krátké vzdálenosti (např. Crosland et al., 1997). Olfaktorická recepcce je pro ně tedy zásadní. Termiti, stejně jako ostatní sociální hmyz, udržují konstantní tok chemických signálů. Interakce s dalším jedincem vždy začíná antenálním kontaktem, který trvá kolem jedné sekundy. Jako rekogniční faktor slouží chemický podpis, specifický pach kolonie („colony odor“), s charakteristickým profilem sloučenin. Je zřejmé, že rozpoznávací signály jsou distribuovány po celém těle termitů. Vědcům se tak na příkladě *Coptotermes formosanus* podařilo vyloučit účast exokrinních žláz (frontální, sternální a labiální) v produkci látek začleněných do rozpoznávacích procesů (He et al., 2006). Při rozpoznávání jedince porovnává chemický profil protějščího jedince s předlohou. Pokud jsou stejné, zhodnotí jej jako jedince vlastního hnízda. Jeden z modelů pokládá profily za geneticky podložené a nepřenositelné, podle Gestalt modelu je specifický pach získáván z prostředí. Zastánci tohoto modelu předpokládají, že je profil směsicí látek, která je přenášena mezi soudruhy (členové hnízda, nest-mates). Její složení není geneticky stanoveno, naopak je neustále aktualizováno skrze interakce jedinců mezi sebou či kolonie s prostředím. Poslední model předpokládá, že je chemický profil řízen a distribuován mezi všechny členy královnou (shrnutí Kaib et al., 2004).

Experimenty prokázaly silnou genetickou složku variability chemického složení (*Microcerotermes arboreus*; Adams, 1991). Ke srovnatelným výsledkům došli vědci též u *Schedorhinotermes lamianus* (Husseneder et al., 1998). Podle vzniku specifického pachu kolonie je možné odlišit endogenní faktory (kutikulární uhlovodíky, žlázkové sekrety,

feromony) a exogenní faktory (střevní mikroflóra, potravní zdroje; viz dále). Mechanismy jsou v podstatě podobné, rozdíly jsou v látkách, které je zajišťují a v jejich zdrojích (Shelton & Grace, 1996).

Krátká antenace je dostatečná pro rozlišení mezi členem vlastní kolonie a vetřelcem, a podle tohoto zjištění a příslušnosti ke kastě (behaviorální repertoár jednotlivých kast se dramaticky liší) dochází k dalším vzorcům chování. Vůči členům vlastní kolonie se jedná nejčastěji o ignoraci (resp. pokračování v předešlé aktivitě), olizování (grooming) nebo krmení (orální nebo anální trofolaxe); vůči vetřelcům se může objevit chování jako útok (především vojáci, ale i dělníci či pseudergáti) nebo naopak ignorace, vyhýbání se či ústup (který se nikdy neobjevuje u vojáků).

Hlavní roli v rozpoznávacích procesech na všech úrovních mají kutikulární uhlovodíky (např. Haverty & Thorne, 1989; Bagnères et al., 1991; Clément & Bagnères, 1998; Kaib et al., 2004; Howard & Blomquist, 2005).

4.1.1 Agonistické chování a jeho změny

Agresivita je projevem teritoriality (např. Pearce et al., 1990), slouží k zajištění soudržnosti kolonie (při vnitrodruhové i mezidruhové kompetici, Obr. IV.) i jako antipredační chování. Projev agrese je jedním z prvků altruistického chování. V koloniích je představováno nejen vojáky, ale taktéž dělníky, kteří útočí jak na dělníky, tak na vojáky (Thorne, 1982; Polizzi & Forschler, 1998).

Míra agonistického chování se liší jak druh od druhu, tak mezi koloniemi a reakce se mohou lišit i v závislosti na aktuální sezóně (např. Thorne & Haverty, 1991; Uva et al., 2004). Vyšší míra agresivity bývá v zimě (uzavřené kolonie) a v době rojení (Haverty et al., 1996b). Vlivy změny sezóny na chování a genetickou strukturu u rodu *Reticulitermes* studoval Clément (1986). Na základě analýzy enzymatického polymorfismu bylo možné získat informaci o počtu reprodukčních jedinců a genetické vzdálenosti mezi studovanými koloniemi. Behaviorálními testy pak byly měřeny změny agonistického chování. Výsledky naznačují, že v sušších podmínkách převažují uzavřené kolonie, zatímco v oblastech s vlhkým oceánickým klimatem se střídá otevřenost kolonie v létě s uzavřeností v zimě. V létě přitom mezi koloniemi dochází k výměně dělníků i reprodukčních jedinců. Většina vědců se shoduje, že změny v míře agonistického chování jsou odrazem rozdílů v chemickém složení kutikulárních uhlovodíků (dále jen KU). Vedle zmíněných mají na míru agresivity vliv také velikost, stáří, zdravotní stav a historie kolonie, reprodukční status, denzita, proporce kast či dostupnost potravních zdrojů (Thorne, 1982; Thorne & Haverty, 1991; Polizzi & Forschler,

1999). Velikost v laboratoři testované skupiny podle Polizzi & Forschler (1998) nemá vliv na míru agonistického chování.

Obr. IV. Interspecifická agrese (foto od J. Šobotník)

Voják *Prorhinotermes canalifrons* útočící na dělníka *Reticulitermes santonensis*



4.2. Mechanismy zajišťující rozpoznávání

4.2.1. Endogenní faktory

4.2.1.1. Kutikulární uhlovodíky (KU)

Kutikula slouží hmyzu jako skelet (exo- i endo-). Jedná se o extracelulární orgán produkovaný epidermálními buňkami a tvořený chitinovou kutikulou (endokutikula, exokutikula) a epikutikulou. Epikutikula tvoří tenkou povrchovou vrstvu, jejíž jedna složka (tzv. vosková epikutikula) je tvořena nepolárními látkami včetně uhlovodíků, z čehož zároveň vyplývá, že uhlovodíková vrstva musí být obnovována při každém svlékání (Blomquist et al., 1998).

Jelikož jsou látky sloužící k rozpoznávání uloženy na povrchu těla hmyzu, představuje kutikula zprostředkovatele chemického podpisu. Tento profil, který je druhově specifický a kvalitativně unikátní (Howard & Blomquist, 2005), hraje obzvláště důležitou roli u sociálního hmyzu, kde KU převzaly roli hlavních rekogničních faktorů. Hlavní a primární funkcí KU je ochrana proti vysychání a před patogeny. Později byla prokázána i jejich úloha v rozpoznávacích procesech a v dnešní době jsou považovány za jednu z hlavních složek

diskriminace mezi soudruhy a ostatními (non-nest-mates), a to na všech úrovních, intrakoloniální, interkoloniální i interspecifické (Haverty & Thorne, 1989; Clément & Bagnères, 1998).

Kutikulární uhlovodíky jsou pravděpodobně produkovány oenocyty. Jde o velké buňky odvozené od epidermis, které však druhotně ztratily kontakt s kutikulou a produkty předávají přímo epidermálním buňkám. Složením jsou KU nejrůznější látky, nejčastěji alkany, mono- či dimethylalkany, z alkenů pak mono- či dieny (Tab. I., Obr. V.), o 21 až 49 atomech uhlíku (mohou být i delší, ty ale nelze zkoumat na plynovém chromatografu; Cvačka et al., 2006). Jedná se o produkty geneticky řízených metabolických drah (Howard & Blomquist, 2005). KU jsou syntetizovány z mastných kyselin, jako zprostředkovatel metylové větve slouží metylmalonyl-CoA odvozený od acetátu, propionátu, sukcinátu či malonátu. Analýzy složení KU jsou v laboratořích obvykle prováděny pomocí plynového chromatografu (GC-MS). Jinou metodou je SPME (solid-phase microextraction; k analýze KU např. Bland et al., 2001). Jedná se o šetrnější metodu, při které je možné pracovat s živými jedinci a která tak umožňuje monitorování chemické změny v čase. Základem je vlákno, které při kontaktu s hmyzem absorbuje chemické složky, které je posléze možné analyzovat. Recentně byly u *Zootermopsis nevadensis* popsány 4 látky (alkadieny a alkatrieny), které se v signifikantním množství objevují jen u aktivních pohlavních jedinců a mohou hrát roli behaviorálních aktivátorů či primer-feromonů inhibujících vývoj pohlavních jedinců (Liebig et al., 2009). Podobně byly objeveny u *Cryptotermes secundus* uhlovodíky specifické pro královnu (Weil et al., 2009).

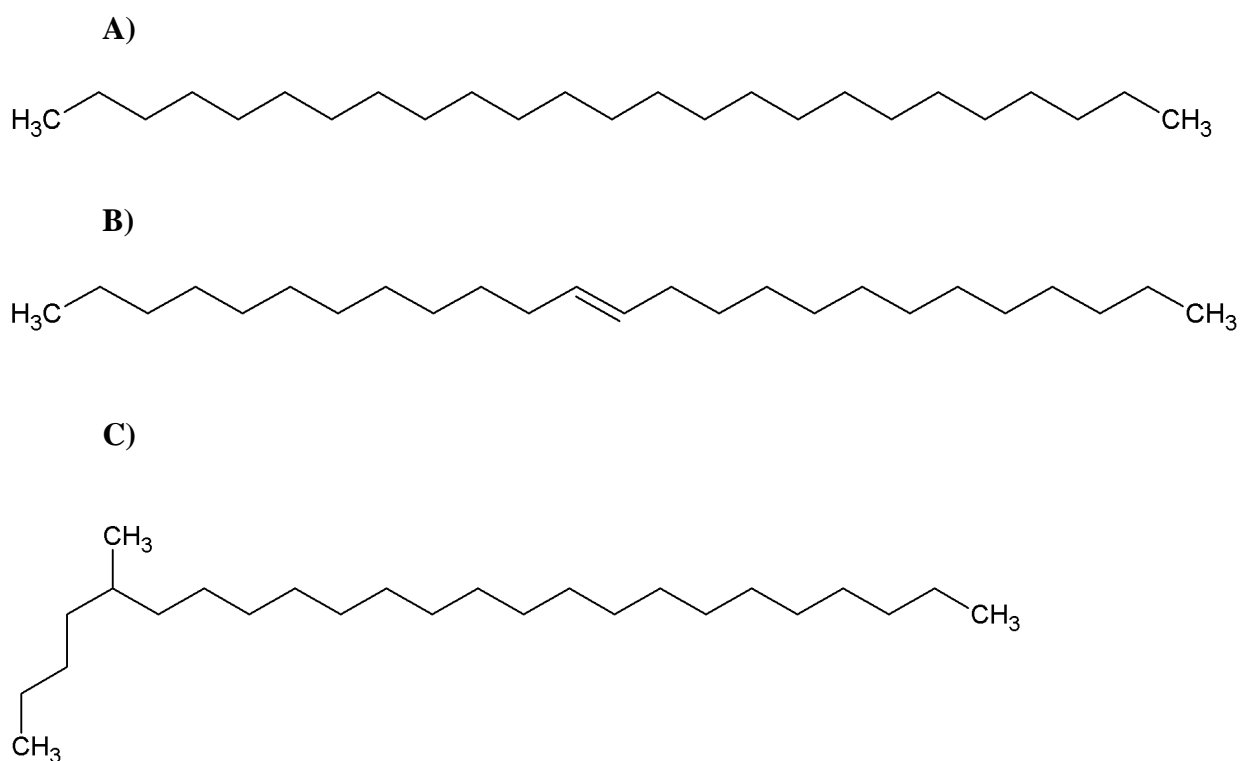
Za rozdíly ve složení profilů KU stojí především genetika, na složení ale mohou působit i vnější vlivy prostředí (potrava, habitat; Haverty et al., 2000; Bagine et al., 1994). Analýzy některých studií potvrzují souvislost variability kutikulárních uhlovodíků s genetickou variabilitou, jedná se při tom především o kratší uhlovodíky a nasycené alkany (Kaib et al., 1991; Lockey, 1991; Clément & Bagnères, 1998; Jenkins et al., 2000; Dronnet et al., 2006). Většina studií na příbuzných druzích potvrzuje, že zjištěné KU a genetická data vedou ke stromům se stejnou typologií a jejich nositelé tedy reprezentují samostatné kryptické druhy. Opačný názor zastává Marten (2009). Při svých studiích došel k závěru, že genetické vzdálenosti mezi jednotlivými chemotypy jsou menší než mezi druhy a že tedy různé chemotypy nepředstavují kryptické druhy.

Chemická kritéria (složení kutikulárních uhlovodíků, sekretů žláz vojáků) mají vedle funkce v rozpoznávacích procesech využití i v jiných oblastech. Klasická taxonomie, která je založena na morfometrii, s sebou nese nemalá úskalí. Vyžaduje totiž aláty, jejichž sběr je sezónní záležitostí, navíc jsou v hníždě nepočtení, nebo vojáky, kteří jsou často morfologicky

variabilní. Protože jsou KU druhově specifické, mohou se uplatňovat v chemotaxonomii (Lockey, 1991), v biosystematice při rozlišování známých druhů, popisu nových druhů a zásadní jsou např. v rozlišování kryptických druhů (sibling species) (Jenkins et al., 2000). KU jsou vhodným nástrojem pro rozlišování blízce příbuzných druhů či k ekologickým studiím, na vyšších taxonomických úrovních však neodrážejí příbuznost zkoumaných druhů (Cvačka et al., 2006), pravděpodobně kvůli selekční neutralitě (všechny podobné uhlovodíky plní primárně funkci ochrany proti vysychání) a velmi rychlým změnám, které skutečnou příbuznost překrývají. Chemická analýza profilů KU je velmi snadná a náklady na ni jsou minimální. Není tedy divu, že na toto téma byla publikována celá řada prací. Haverty et al. vydali několik článků, ve kterých se zabývají taxonomickou revizí termitích skupin založenou na porovnávání KU (1988, 1996a). V první zmíněné práci byly studovány kolonie *Zootermopsis* ze Sierry Nevady, Kalifornie a Arizony. Poté, co vědci plynovou chromatografií identifikovali KU, zjistili, že jde o čtyři různé chemotypy. Dva z nich byly jasně popsány jako *Z. angusticolis* a *Z. laticeps*, zbývající dva chemotypy byly nejbližší *Z. nevadensis*. Pokud platí, že jsou KU druhově specifické, autoři navrhují dvě možná vysvětlení. Jde buď o dva různé druhy nebo o jeden druh s polymorfním uhlovodíkovým profilem. Problémy s morfologickým určováním vedly Nelsona et al. (2008) ke studiu chemických a molekulárních charakteristik jako možných prostředků k rozlišování jednotlivých skupin termitů. K rozlišení různých druhů *Reticulitermes* použili vedle KU i obranné sekrety vojáků, protože jsou, stejně jako KU, syntetizovány *de novo* a jsou taktéž druhově specifické. Na území Jižní Kalifornie byly nalezeny dva odlišitelné chemotypy podobné tomu, který byl dříve popsán v severní Kalifornii. V případě jednoho chemotypu šlo pravděpodobně o *R. hesperus*, tedy druh, který se vyskytuje i v Severní Kalifornii, zatímco druhý nejspíš představuje nový, dosud nepopsaný druh. O pár let dříve vědci použili kutikulární uhlovodíky k identifikaci druhů žijících na Britských Panenských ostrovech (Haverty et al., 1997). Jako vzorky byli použiti termiti různých kast a při sběru vědci také dbali na to, aby vzorky reprezentovaly různé typy habitatů. Popsaných osm druhů náleželo do čeledí Kalotermitidae, Rhinotermitidae a Termitidae. Na základě KU se vědcům nepodařilo do rodu určit pouze *Incisitermes* spp., u kterého pozorovali velkou variabilitu jak v KU, tak v morfologii vojáka. Do roku 1994 (Bagine et al.) nebyl taxonomicky vyřešen status populací v rámci rodu *Macrotermes*. Tito termiti staví v Keni otevřené a uzavřené mohyly. Přestože se vědci snažili o jejich rozlišení, jen na základě morfologických charakteristik toho nebylo možné dosáhnout. Až studie KU objevila konzistentní profil termitů stavějících otevřené mohyly a druh byl popsán jako *M. subhyalinus*. Překvapením však bylo, když u termitů, kteří staví uzavřené mohyly, našli dvě skupiny profilů. Druh byl

identifikován jako *M. michaelsoni*, vědci se však snažili vysvětlit rozdělení profilů. Ze šesti navržených hypotéz (např. klimatické faktory, sezónní variabilita,...) se podle sebraných dat zdá být většina nepravděpodobná. Intrakoloniální rozdíly v profilech podle autorů pro vysvětlení nestačí. Dalšími navrženými možnostmi jsou hybridizace mezi zmíněnými druhy *Macrotermes* nebo vliv potravy či pěstování odlišného druhu houby na profil KU. V každém případě ale profily KU, stejně jako různá denzita na území, naznačují, že stavitelé dvou typů mohyl představují dva různé druhy.

Obr V. Struktury některých KU. A) pentakosan, B) 12-pentakosen, C) 5-metyl-tetrakosan



Tab. I. Kutikulární uhlovodíky vybraných druhů termitů* a jejich procentuální zastoupení. Analýza pomocí plynového chromatografu (GS-MS).

CN...počet uhlíků

*

Reticulitermes

R. lucifugus

R. virginicus

R. grassei

R. santonensis

Coptotermes

C. formosanus

Neotermes

N. cubanus

N. castaneus

Cryptotermes

C. declivis

(upraveno podle Cvačka et al., 2006)

Compound	<i>R.</i> CN <i>lucifugus</i>	<i>R.</i> <i>virginicus</i>	<i>R.</i> <i>grassei</i>	<i>R.</i> <i>santonensis</i>	<i>C.</i> <i>formosanus</i>	<i>N.</i> <i>cubanus</i>	<i>N.</i> <i>castaneus</i>	<i>C.</i> <i>declivis</i>
Pentadecane	15	0.6	–	–	–	0.1	0.2	–
Hexadecane	16	0.3	–	–	0.4	0.2	0.2	–
Heptadecane	17	1.2	0.3	0.4	0.4	1.3	0.4	–
Octadecane	18	0.7	–	0.2	0.2	0.8	0.2	–
Unknown		0.5	–	0.2	–	0.5	0.1	0.2
Nonadecane	19	–	–	–	0.1	–	–	–
Nonadecane	19	0.5	–	0.2	0.2	1.4	0.2	0.2
Eicosane	20	0.7	0.2	0.3	0.2	1.5	0.2	0.2
Heneicosane	21	0.9	0.4	0.4	0.3	1.7	0.2	0.8
Docosane	22	1.6	0.6	0.6	0.5	1.9	0.4	0.8
Tricosane	23	2.2	11.5	0.8	7.5	2.1	14.4	41.9
11-Methyltricosane	24	0.6	0.8	–	1.0	0.5	9.2	0.4
2-Methyltricosane	24	–	1.6	–	2.2	–	4.6	2.2
3-Methyltricosane	24	–	0.9	–	0.3	–	0.3	2.4
Tetracosane	24	1.5	4.7	1.0	5.9	2.6	3.1	3.0
Unresolved 11-Methyltetracosane and 12-Methyltetracosane	25	0.4	0.9	–	1.9	–	–	–
2-Methyltetracosane	25	–	17.4	–	25.8	–	2.3	7.6
3-Methyltetracosane	25	–	0.3	–	0.6	–	0.3	0.9
Pentacosane	25	9.0	22.5	1.8	24.7	4.0	12.9	31.7
Unresolved 13-Methyl and 9-Methylpentacosane	26	–	–	–	–	–	–	–
5-Methylpentacosane	26	4.5	–	0.1	1.6	–	39.6	–
2-Methylpentacosane	26	0.9	3.7	0.3	7.6	10.6	2.1	–
3-Methylpentacosane	26	–	7.6	–	13.0	2.0	3.6	3.4
Hexacosane	26	2.5	1.2	2.7	1.2	3.8	0.6	0.6
Unknown	27	0.4	–	2.1	0.3	–	1.4	–
2-Methylhexacosane	27	2.8	0.6	0.8	0.6	2.7	–	–
6,9-Heptacosadiene	27	–	–	–	–	–	–	–
Heptacosane	27	0.3	–	0.5	0.2	0.4	–	–
Heptacosane	27	26.8	3.1	29.5	1.6	7.2	2.8	2.7
Unresolved 13-Methyl and 9-Methylheptacosane	28	4.9	3.1	14.5	0.3	23.9	0.6	–
7-Methylheptacosane	28	–	–	–	–	–	–	–
5-Methylheptacosane	28	7.6	–	2.1	–	–	–	–
2-Methylheptacosane	28	–	3.0	15.8	–	13.6	–	–
3-Methylheptacosane	28	2.2	1.3	–	–	6.9	–	–
Octacosane	28	3.0	0.5	4.8	0.5	2.1	0.3	–
Unknown		–	–	4.5	–	–	–	–
Nonacosane	29	4.4	–	7.1	–	2.3	–	–
Unknown		–	0.9	–	0.7	–	–	–
Unresolved 13-Methyl-, 9-Methyl-, and 7-Methylnonacosane	30	1.9	0.8	3.4	–	5.6	–	–
5-Methylnonacosane	30	7.3	1.5	–	–	–	–	–
2-Methylnonacosane	30	3.8	–	–	–	–	–	–
3-Methylnonacosane	30	–	–	–	–	–	–	–
Unknown		–	–	–	–	–	–	–
Unknown		0.4	–	–	0.3	–	–	–
Unresolved 13-Methyl-, 9-Methyl- and 7-Methylhentriacontane	31	–	–	–	–	–	–	–
3-Methylhentriacontane	31	–	–	–	–	–	–	–
11,18-Dimethyl triacontane	32	2.2	1.9	1.6	–	–	–	–
11,16-Dimethyl hentriacontane	33	1.5	2.5	2.2	–	–	–	–
8,12-Dimethyl dotriacontane	34	1.8	2.8	1.1	–	–	–	–
Unknown		–	0.8	–	–	–	–	–
11-Methyltriacontane	34	–	2.5	0.9	0.4	–	–	–
3,7,11-Trimethyl hentriacontane	34	–	–	–	–	–	–	–
4,8,12-Trimethyl dotriacontane	35	–	–	–	–	–	–	–
Unknown		–	–	–	–	–	–	–
3,7,11-Trimethyl triacontane	36	–	–	–	–	–	–	–
Unknown		–	–	–	–	–	–	–
Unknown		–	–	–	–	–	–	–
4,8,12-Trimethyl tetracontane	37	–	–	–	–	–	–	–
Unknown		–	–	–	–	–	–	–
Unknown		–	–	–	–	–	–	–
3,7,11-Trimethyl pentatriacontane	38	–	–	–	–	–	–	–
Unknown		–	–	–	–	–	–	–
Unknown		–	–	–	–	–	–	–

4.2.1.2. Interspecifické rozpoznávání

Interspecifická agresivita je univerzálně přítomná. Termiti žijící sympatricky a využívající stejné zdroje jsou potenciálními kompetitory, pokud jsou tyto zdroje limitované v čase a prostoru. Možnost existence dvou druhů na jednom místě je zajištěna jasně vytyčenými bariérami. Agonistické chování bylo demonstrováno i mezi druhy, které nejsou sympatrické ve svém rozšíření. Z toho vyplývá, že někteří termiti jsou schopni rozpoznat druhy, se kterými v historii neměli žádnou zkušenost. Jde tedy o vrozené chování, nikoliv naučené (Thorne & Haverty, 1991).

Interspecifickou agresivitou mezi pseudergáty *Kaloterme flavicolis* a dělníky *Reticulitermes lucifugus* se ve své práci zabývali Springhetti & Amorelli (1982). Tyto druhy jsou sympatrické, dokonce mohou konzumovat stejný kus dřeva. *Kaloterme flavicolis* je oproti druhému druhu větší, pomalejší a méně agresivní. Při behaviorálních testech byla pozorována jejich rozdílná potřeba prostoru. Tyto rozdíly jsou dány odlišnými hnízdními strategiemi, *Kaloterme flavicolis* (single site nester) zakládá nové kolonie rojením, zatímco nové kolonie *Reticulitermes lucifugus* (multiple site nester) vznikají pomocí štěpení. Pokud dojde ke kontaktu, výsledek agresivního střetu závisí na početním poměru členů kolonií. Interakcemi termitů se zabývala i Thorne (1982). Ve všech interspecifických párováních dělníků ze čtyř různých druhů shledala útočné reakce. Zároveň také pozorovala rozdíly v chování jednotlivých kolonií a jako možná vysvětlení dává rozdíly v potravě, věku termitů, zdraví nebo historii. Různé párové kombinace *Zootermopsis angusticollis* a *Z. nevadensis* v behaviorálních testech vytvořili Haverty & Thorne (1989). Pozorované rozdíly v míře agresivity vysvětlují různou reakcí jednotlivých kast. Párování vojáků vedlo ke konzistentní reakci, zatímco párování pseudergátů či vojáka s nymfami bylo méně agresivní. Při párování vojáka s dělníkem vlastního a odlišného druhu (*Coptotermes formosanus* vs. *Reticulitermes speratus*; Takahashi & Gassa, 1995) vedlo k selektivnímu usmrcení heterospecifického dělníka. Zároveň provedli i pokusy s impregnací jak dělníka vlastního druhu KU jiného druhu, tak naopak. Výsledkem byla agresivní reakce na odlišný profil KU bez ohledu na druhovou a koloniální příslušnost dělníka. Tím byla jednoznačně potvrzena role KU v rozpoznávacích procesech. Vysokou míru agresivity vykazují i druhy *Reticulitermes lucifugus grassei* a *R. lucifugus banyulensis* (Bagnères et al., 1991; 1998). Jde o druhy, které mají podobné kutikulární složky. Autoři se domnívají, že čím podobnější kutikulární složky druhy mají, tím agresivněji se k sobě chovají a tím striktnější behaviorální izolační mechanismy u nich nachází. Naopak jsou-li kutikulární složky málo podobné, jako např. u *Reticulitermes santonensis* a *R. (l.) banyulensis*, jsou vůči sobě druhy méně agresivní.

V roce 1991 publikoval svoji práci Adams, který uvádí, že dělníci *Microcerotermes arboreus* útočí mnohem více na příslušníka jiného druhu (*Nasutitermes corniger*) než na konspecifického jedince. K podobnému výsledku dochází později i Polizzi & Forschler (*Reticulitermes flavipes* a *R. hageni*; 1999). Vědci pozorovali slabý pokles agresivity mezi termity, kteří byli chováni v laboratoři déle než tři měsíce. Zároveň se snažili zjistit, zda agonistické chování dělníků závisí na jejich věku, jestli je tedy příkladem polyetismu. K žádné korelaci velikosti hlavové kapsule s mírou agresivity nedošli. Výsledek ale nebyl jednoznačný, neboť rozměry hlavové kapsule nemusí nutně indikovat věk dělníka. Při testování agonistického chování na *Prorhinotermes canalifrons* bylo zjištěno, že reakce vůči heterospecifickému jedinci je daleko rychlejší než vůči konspecifickému, u kterého byla prokázána nejen delší antenace, ale i různé stupně agresivity. Z výsledků tedy vyplývá, že čím jsou si KU podobnější, tím větší problémy při rozpoznávání termity mají. (Šobotník et al., 2008). K podobným výsledkům došla také dřívější práce (Delphia et al., 2003).

Jak již bylo řečeno, kvalitativní složení kutikulárních uhlovodíků je druhově specifické. V případě sociálních parazitů, termitofilů, toto pravidlo neplatí. Integrace do termitího společenstva je umožněna právě shodným složením KU (chemická miméze), a tím je dokazována i jejich funkce v rozpoznávacích procesech. Termitofilové mohou shodné složení KU získat při interakcích s hostitelem nebo si jej mohou sami syntetizovat (např. *Trichopsenius frosti*, *Xenistusa hexagonalis*). Po chemické stránce se tím stanou od hostitele nerozpoznatelnými. Mezi nejčastější termitofily patří druhy z čeledi drabčíkovitých (Staphylinidae, Coleoptera), ale zastoupeny jsou i druhy z jiných taxonů (Arachnida, Diplopoda, Crustacea, Insecta: Collembola, Thysanura, Psocoptera, Neuroptera, Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera; Kistner, 1990). Kupříkladu s *Reticulitermes flavipes* je takto asociován drabčík *Trichopsenius frosti* (Staphylinidae, Trichopseniinae). Shodné uhlovodíkové složení potvrdila chemická analýza profilů. Výsledkem dlouhé koevoluce je pravděpodobně i schopnost samostatné biosyntézy KU (Howard et al., 1980). Jiným studovaným druhem je *Reticulitermes virginicus*, který je hostitelem hned několika termitofilů, *Trichopsenius depressus*, *Xenistusa hexagonalis* (Staphylinidae: Trichopseniinae) a *Philotermes howardi* (Staphylinidae: Aleocharine). Jelikož mezi koloniemi termitího hostitele nebyla pozorována interkoloniální agresivita, může termitofil „cestovat“ mezi jednotlivými koloniemi, zatímco v kolonii jiného druhu by byl rozpoznán a eliminován (Howard & McDaniel, 1982).

4.2.1.3. Intraspecifické rozpoznávání

Řada autorů se zabývá otázkou, zda jsou termity schopni rozpoznávat mezi členy vlastní kolonie a jedinci jiných kolonií stejného druhu. Interkoloniální agonismus je jedním z nejklaštějších chování reflektujících rozpoznávání jedinců stejného hnízda. První záznam nemanipulované agresivní interakce provedli Levings & Adams (1984) na dvou rodech *Nastutitermes* obývajících mangrovové lesy. Jejich práce potvrdila obranu teritoria a potravních zdrojů, a to jak od kolonií interspecifických, tak intraspecifických. Pokud došlo k agresivním interakcím, výsledkem byl ústup z území konfliktu jedné či obou zúčastněných stran. Interakcemi mezi různými koloniemi *Heterotermes aureus* se ve své práci z roku 1988 zabývá Binder. Jak vojáci, tak dělníci byli schopni rozpoznat jedince vlastního hnízda od členů jiných kolonií. Zatímco při intrakoloniálním párování k agresii nedocházelo, při kombinaci jedinců z různých kolonií docházelo k agresivitě, která končila smrtí jednoho z účastníků. Opakující se kontakty v malé aréně vedly k intenzivnější reakci. V další části experimentu byly vytvořeny početnější skupiny dělníků a vojáků jednotlivých kolonií. Pokud byli vojáci v testovaných skupinách stejně početní, výsledkem kontaktu skupin různých kolonií byla smrt takřka všech jedinců. Pokud ale měla jedna ze skupin větší poměr vojáků oproti dělníkům, byla schopná obsadit teritorium slabší skupiny. Dělníci při tom byli první, kteří rozpoznali jedince cizí kolonie a rekrutovali další termity na pomoc.

Většina interkoloniálních interakcí indukuje agresivní reakci, v některých případech se ale můžeme setkat i s pasivním přijetím. Takovým příkladem je *Reticulitermes santonensis*, u kterého, i přes chemické rozdíly mezi koloniemi, nepozorujeme intraspecifickou agresii. Jedním z faktorů způsobujících poruchy intraspecifického rozpoznávání mohl být, při introdukci do Evropy, (*Reticulitermes santonensis*, druh popsáný z Francie, totiž představuje subrecentní introdukci severoamerického druhu *Reticulitermes flavipes*; Nelson et al., 2001, 2008; Quintana et al., 2003) efekt zakladatele (founder effect), který je doprovázen redukcí genetické diverzity, jež mohla zasáhnout i geny kontrolující expresi uhlovodíků či schopnost rozpoznávání na jejich základě (Dronnet et al., 2006). Zmírnění agonistického chování bylo pozorováno i mezi některými koloniemi *Reticulitermes flavipes* (Grace, 1996; Polizzi & Forschler, 1998, 1999; Bulmer & Traniello, 2002). Grace (1996) sledovala agresivitu mezi čtyřmi severoamerickými koloniemi. Aby se vyhnula případnému zkreslení, prováděla testy v zimě, kdy bývá agresivita největší. Termity zároveň nebyli v laboratorních podmínkách chováni déle jak tři měsíce. Domnívá se, že pozorovaný pokles agresivity mezi koloniemi je alespoň částečně způsobený omezeným počtem introdukcí, z čehož vyplývá vysoká míra příbuznosti mezi koloniemi. Na snížení agonistického chování

se může taktéž podílet zakládání nových kolonií pomocí štepení (budding). Autorka závěrem uvádí příklad potenciálního využití absence interkoloniální agresivity v kontrole termitů. Tentýž druh studovali na území Massachusetts i Bulmer a Traniello (2002). Mezi jednotlivými koloniemi zjistili větší genetickou variabilitu, šlo tedy o kolonie, které byly nezávisle založeny primárními pohlavními jedinci. U druhu *Nasutitermes corniger*, který je obecně znám svou vysokou mírou agresivity, byla popsána absence agresivity mezi některými koloniemi (Thorne, 1982; Adams et al., 2007). Jedním z vysvětlení v tomto případě může být relativně častá variabilita v koloniální struktuře. Za snížením či absencí agresivity může stát polygynie, pomocí které vysvětluje pozorované rozdíly u *Macrotermes bellicosus* i Jmhasly & Leuthold (1999). Podobně nebylo agonistické chování dokumentováno mezi některými koloniemi *Zootermopsis nevadensis* (Haverty & Thorne, 1989) či *Coptotermes formosanus* z Floridy (Su & Haverty, 1991). V každém případě jde ale spíše o výjimky, které zmiňují právě proto, že běžné interkoloniální interakce jsou agresivní. U *Nasutitermes acajutlae* stojí za snížením interkoloniální agrese pravděpodobně zkresení způsobené nepřírozenými laboratorními podmínkami, ve kterých se chování nemusí vždy projevit (Fuller et al., 2004).

Zmírnění interkoloniální agresivity může být stejně tak strategickým chováním (Adams, 2007). Setkají-li se dvě kolonie jednoho druhu, rozhodující pro výsledné chování může být např. poměr nymf a dělníků. Různá míra intrakoloniální agresivity je tedy vysvětlena skrze potenciální benefit či ztrátu při případné fúzi kolonií (*Reticulitermes speratus*; Matsuura & Nishida, 2001). Velký poměr nymf jedné kolonie by při případné fúzi představoval nevýhodu pro druhou stranu, protože by dělníci krmili nepříbuzné nymfy. Fúze však může nést výhody pro obě strany; dělníky pro obstarávání závislých kast jedné straně a zajištění potravního zdroje pro druhou kolonii. Navíc při fúzi obě strany šetří na výdajích z konfliktů. Dle autorů může splynutí sloužit jako alternativní cesta outbredního rozmnožování, které s sebou nenese predační riziko. Z těchto pozorování vyplývá, že dělníci jsou schopni determinovat poměr nymf a dělníků, otázkou zůstává, jak tuto informaci získávají; jednou z možností je měnící se poměr specifických uhlovodíků nymf (Uva et al., 2004). Práce zaměřená na výzkum variability mezi jednotlivými italskými populacemi *Reticulitermes lucifugus* přišla s výsledky, že míra agresivního chování nijak nesouvisí s geografickou vzdáleností, zatímco uhlovodíkové složení se od severu na jih mění (proporce alkenů má tendenci se v uhlovodíkových komponentech kutikuly snižovat; Uva et al., 2004). Podle Hussenedera a jejího kolektivu (1998) se však příbuznost snižuje až do vzdálenosti 1 km, poté se vztah ztrácí a míra příbuznosti koreluje s mírou agresivity jen tam, kde environmentální faktory nedeterminují či neovlivňují chemický podpis kolonie. Právě environmentální faktory

(potrava, habitat,...), modifikující genetickou determinaci koloniálního podpisu, jsou podle autorů jednou z možností vysvětlení vysoké variability interkoloniální agresivity. Při experimentech s *Macrotermes subhyalinus* (Kaib et al., 2004) byla studována variabilita složení KU. Ve vzorku deseti kolonií vědci identifikovali čtyři různé chemotypy. Za rozdílnostmi stály podle výsledků primárně nenasycené uhlovodíky. Mezi studovanými koloniemi nebyly pozorovány žádné morfologické, behaviorální či ekologické rozdíly. Čím větší rozdíly byly v KU, tím větší agresivitu mezi danými koloniemi vědci pozorovali. Interakci kolonií se shodným chemotypem agrese nedoprovázela. Jiné pokusy s různými koloniemi *Reticulitermes* spp. ukázaly, že rozdílné složení KU mělo za následek okamžitou agresivní reakci, zatímco podobné složení KU mezi koloniemi mělo okamžitou agresi nízkou, v rozsahu 24 hodin měla interakce srovnatelný výsledek (Haverty et al., 1999; Getty et al., 2000). Uhlovodíkový profil tedy nemusí být jediným determinantem agrese. Důležitou roli v tomto ohledu hraje i genetická variabilita uvnitř populací se stejným chemotypem a vliv na agresi mohou být i environmentální podmínky (teplota, potrava, kvalita půdy; Husseneder, 1998). Studie diskriminačního chování dvou druhů (*Macrotermes subhyalinus* a *Macrotermes bellicosus*) ukázaly, že se chování liší podle různých párových kombinací, jedinci jsou schopni rozeznat člena jiné kolonie a různě se k němu zachovat. Zatímco velcí dělníci *Macrotermes subhyalinus* reagovali vždy čistě agresivním chováním vůči jedincům z jiných kolonií, u *Macrotermes bellicosus* reagovali v různých stupních. Za odlišnostmi v chování mohou podle autorů (Jmhasly & Leuthold, 1999) stát jiné strategie obstarávání potravy či jiné nároky na habitat.

Zvláštním případem je tzv. „dear enemy phenomenon“, fenomén, který vysvětluje absenci agresivity vůči sousedícím koloniím, i přes jejich rozdílný KU chemotyp. Kaib et al. (2002), kteří fenomén pozorovali, ale zároveň uvádí, že jeho projev není univerzálně přítomný. Snadněji se ustanoví v lokalitách se stabilními a prediktabilními zdroji. Výhodou, kterou podle autorů fenomén přináší, je společná obrana proti společným nepřátelům. Zatímco Kaib et al. (2002) existenci dear enemy phenomenon dokládá, jiní autoři fenomén nepotvrzují. Příkladem může být studie dvou druhů *Macrotermes* autorů Jmhasly & Leuthold (1999). Výsledky novější práce (Adams et al., 2007) vyvrací hypotézu, že by se jedinci *Nasutitermes corniger* chovali k sousedícím koloniím jinak než k cizím.

4.2.1.3. Intrakoloniální rozpoznávání jedinců (nest-mate recognition, kin recognition)

Základním předpokladem fungování a udržení sociální struktury ve společenství termitů je schopnost rychle rozpoznat vetřelce od jedince vlastního hnízda. Termiti kutikulární složky

protějšho jedince identifikují během necelé sekundy prostřednictvím antén či palp a získají tím informaci i o kastovním statutu jedince. Rozdíly v proporcích kutikulárních uhlovodíků jsou podmínkou pro rozpoznávání jednotlivých kast, kvalitativním složením se neliší, odlišují se pouze kvantitativně (Haverty et al., 1996b; Bagnères et al., 1998). Chování následující po rozpoznání jedinců vlastního hnízda se liší v závislosti na kastovní příslušnosti.

K intrakoloniální agresi dochází zřídka a vědci její výskyt při kontrolních testech vysvětlují distorbancí, možným zraněním či fyziologickým stresem způsobeným neopatrnou manipulací při experimentu (např. Levings & Adams, 1984; Korb, 2005). Agrese vůči pohlavním jedincům je relativně vzácná, pozorována byla u některých termitů s abnormálním výskytem pohlavních jedinců (Thorne & Haverty, 1991). Při diferenciaci náhradních neotenicků jsou nadpočetní jedinci vždy eliminováni (Nagin, 1972). Experimenty dokládají (např. Getty et al., 2000), že jedinci jsou schopni rozpoznat členy vlastní kolonie i po dlouhodobé izolaci a chovu v laboratorních podmínkách.

Jak již bylo uvedeno v části věnované obecným charakteristikám (3.10.), jedinci eusociálních společenství upřednostňují vypomáhání blízkým příbuzným před vzdáleně příbuznými či nepříbuznými (kin selection theory; *Hamilton, 1964). Výsledkem aplikace tohoto pravidla v polygynní kolonii by bylo preferenční obstarávání (nepotismus) vlastní matky oproti nepříbuzné královně. Přes tyto předpoklady není nepotistické chování univerzálně přítomné (*Nasutitermes corniger*; Atkinson et al., 2008). Jedním z autorů, který nepotistické chování u termitů pozoruje, je J. Korb (2006). Její výsledky v případě limitace potravními zdroji naznačují, že jedinci spolupracují jen s blízkými příbuznými. Pokud jsou ale zdroje potravy dostatečné, nedochází k tak silným diskriminačním interakcím.

4.2.2. Exogenní faktory

4.2.2.1. Potravní zdroje

Florane et al. (2004) publikovali práci věnovanou studiu vlivu genetické příbuznosti, uhlovodíkového profilu a potravní strategie na míru agrese. Rozdíly v kutikulárních uhlovodících ani genetická vzdálenost nekorelovala s mírou agresivního chování. Jednoznačný vliv na agresi měla pouze potravní strategie, různé potravní zdroje (druh hostitelského stromu). Při extrakci byly u termitů objeveny odlišné chemické látky v závislosti na zdroji potravy. Autoři se tedy domnívají, že různé potravní zdroje mohou u termitů reflektovat variabilitu ve složení mikrobioty a mohou tak být použity v intrakoloniálních rozpoznávacích procesech. Obdobné výsledky práce publikují též Rojas

et al. (2005). Ačkoliv další přímé důkazy vlivu potravy na rozpoznávání u termitů neexistují, nejbližší teorií je Gestalt model (viz výše).

4.2.2.2. Produkty digesce střevních bakteriálních symbiontů

Zatímco se asi většina vědců přiklání k teorii, že je rozpoznávání a míra příbuznosti mezi termity zajišťována kutikulárními uhlovodíky (viz výše), přichází několik autorů s alternativou. Hlavní roli v rozpoznávacích procesech podle výsledků jejich prací má střevní mikrobiota. Někteří autoři předkládají možnost rozpoznávání příbuzných na základě koloniálně specifického složení střevních bakteriálních symbiontů. Kirchner & Minkley (2003) publikovali výsledky experimentu s trofolaxí, kdy antibiotcké ošetření *Hodotermes mossambicus* vyústilo v narušení schopnosti rozpoznávání jedinců. Trofolaxe je totiž jedním z projevů altruistického chování, které je určeno především pro jedince sdílející společné hnízdo, pro příbuzné. U termitů je vedle orální trofolaxe běžná i trofolaxe anální, která slouží pro svlékání k přenosu symbiotických mikroorganismů, zásadních pro metabolismus lignocelulózy a cyklus dusíku. Zatímco společenství bičíkovců je specifické pro hostitelský druh termitů, s bakteriálním složením je to složitější a dosud ne zcela jasné (Minkley et al., 2006). Matsuura (2001) uvádí, že složení střevní bakteriální mikrobioty je silně koloniálně specifické, stejně jako u *Hodotermes mossambicus* a může tak být použito při rozpoznávání jedinců v hnízdě. Střevní mikrobiota je silně závislá na druhu a kvalitě potravy a může být mezi koloniemi různá vzhledem k různé skladbě potravy, různému stádiu dekompozice, vlhkosti, apod. Složení střevní mikrobioty tedy reflektuje environmentální podmínky mezi koloniemi. Dalším předpokladem je podobnost ve složení mezi jedinci daného hnízda (konzistence potvrzena i u *Hodotermes mossambicus*, Minkley et al., 2006), která je zajištěna častou trofolaxí. Výkaly termitů obsahující střevní symbionty tak mohou být v tělech distribuovány po celém hnízdě a tvořit tak specifický pach kolonie, výkaly jsou navíc recyklovány a využity jako stavební materiál. Rozpoznávání sousedících kolonií je důležitější než mezi koloniemi vzdálenějšími, protože sdílí podobné potravní zdroje. V tomto ohledu je rozpoznávání na základě různého složení produktů digesce spolehlivé. Adams na základě pozorování (*Microcerotermes arboreus*, 1991) taktéž připouští, že podstatou intrakoloniálního rozpoznávání není jen dědičný pach kolonie.

5. Závěr a diskuze

Termitům jako rekogniční faktor slouží chemické signály. Základem chemických profilů jsou podle většiny autorů kutikulární uhlovodíky. Již v roce 1978 se vědcům (Howard et al.) podařilo dokázat jejich význam v rozpoznávacích procesech. Následovala řada prací zabývajících se KU, jejich funkcí a rolí v chemické komunikaci hmyzu. Zároveň jsou tyto studie doprovázeny četnými genetickými analýzami a behaviorálními experimenty. Existuje řada studií zaměřených na genetické faktory v rozpoznávání termitů. Pilotní (a svou náročností zcela mimořádná) práce Adamse (1991) předkládá, že specifický koloniální pach má silnou genetickou složku. Zároveň ale uvádí, že rozpoznávání termitů není založeno pouze na dědičných charakteristikách, jelikož jsou jedinci i přes malé genetické vzdálenosti schopni rozpoznat jedince blízce příbuzného od vzdáleně příbuzného. Řada autorů potvrzuje souvislost variability KU s genetickými daty (Kaib et al., 1991; Lockey, 1991; Clément & Bagnères, 1998; Jenkins et al., 2000; Dronnet et al., 2006) a tato shoda je vede k myšlence, že jednotlivé chemotypy reprezentují samostatné druhy. Jelikož ale Marten (2009) při své práci korelaci mezi genetickými daty a KU nenachází, domnívá se, že jednotlivé chemotypy nerepresentují kryptické druhy. Výsledky většiny etologických pokusů zaměřených na výzkum agonistického chování naznačují jasnou souvislost míry agresivity s rozdíly ve složení KU (př. Haverty & Thorne, 1989; Kaib et al., 2004; Uva et al., 2004). Ojedinělým případem v tomto ohledu je práce Florane et al. (2004), ve které na příkladě *Coptotermes formosanus* dokládají nekonzistenci a nejednoznačnost agonistického chování v souvislosti se složením KU a mírou genetické příbuznosti. Podle Su & Haverty (1991) agonistické chování nezávisí jen na profilu kutikulárních uhlovodíků. Shelton & Grace (1996) v review agonistického chování taktéž zmiňují důležitost exogenních faktorů. Clément (1986) vypracoval samostatnou studii věnovanou vlivu sezónních změn na chování termitů. Jak bylo zjištěno, složení KU může být sdíleno více koloniemi (např. Kaib et al., 2004; Florane et al., 2004). Některé práce uvádí, že i přes shodné chemotypy jsou termity schopni rozpoznat členy jiné kolonie, takovým příkladem je *Reticulitermes* (Delphia, 2003). Rozdíly v profilu KU také nemusí vždy predikovat agonistické chování. Je tedy možné, že jsou KU při intraspecifickém rozpoznávání doplněny o další vlivy.

Výjimkou mezi vědci, kteří dokládají úlohu KU v rozpoznávání, je Matsuura (2001). Ve své práci zastává názor, že se na rozpoznávacích procesech musí podílet látky rozpustné ve vodě, kterými KU nejsou. Použité metody ale nejsou zcela korektní, a proto je třeba brát jeho výsledky s rezervou.

Četné komplikace vznikají při laboratorních experimentech, kdy se nedá vždy očekávat korespondence s jevy vyskytujícími se v přirozených podmínkách, malé a nedostačující vzorky populací, Petriho miska vs. podzemní galerie a jiné. K problémům ale může dojít i špatnou volbou metody, chybnou interpretací výsledků, např. výskyt či absence agonistického chování. Často jsou experimenty zaměřeny pouze na určitou oblast zkoumání a mohou tím uniknout pozornosti důležité souvislosti. Závěry z některých pokusů tedy nemusí být vždy objektivní a správné. Z popsanych druhů se vědeckému výzkumu těší jen malé procento. Je možné, že k pochopení biologie a evoluce termitů tento nepatrný zlomek nestačí. Zároveň je možné, že dosud objevené mechanismy u jednoho druhu nemusí být obecně přítomné u všech druhů termitů.

6. Shrnutí

V posledním dvacetiletí byla na téma rozpoznávání jedinců publikována nemalá řádka prací, většina z nich je ale věnována eusociálním blanokřídlým. Důvodem je především daleko větší počet vědců působících v této oblasti, navíc je s touto skupinou hmyzu daleko snazší práce ve srovnání s krypticky žijícími termity. Problematika rozpoznávání termitů tedy, i přes intenzivní snahy vědců, není doposud plně vyjasněna a řada otázek bohužel zůstává i nadále nezodpovězena. Hlavní roli v rozpoznávacích procesech termitů hrají bezpochyby kutikulární uhlovodíky. V každém případě je nutné složení KU a mechanismy rekogničních procesů termitích společenstev i nadále studovat a testovat různé predikce a hypotézy, aby bylo možné porozumět nejen dalším aspektům termití biologie, ale též evolučním procesům odpovědným za formování jednotlivých fenoménů.

Není pochyb o tom, že se v následujících letech objeví další a další publikace na toto téma, ke kterým se pokusím přičinit i svou budoucí práci na termitech. Zájem a pozornost si termity zaslouhují nejen kvůli snaze pochopit fungování eusociálních společenství, rozluštění mechanismu rozpoznávání má uplatnění i v ekonomické sféře. Behaviorální komponenty, jako například agonistické chování, mají potenciální využití v kontrole termitů a mohou tak nahradit dosavadní nešetrné řešení jejich nežádoucího působení na stavbách, úrodě i jinde.

7. Seznam použité literatury

- Adams, E. S. 1991.** Nest-mate recognition based on heritable odors in the termite *Microcerotermes arboreus*. Proceedings of the National Academy of Science **88**: 2031-2034
- Adams, E. S., Atkinson, L., Bulmer, M. S. 2007.** Relatedness, recognition errors, and colony fusion in termite *Nasutitermes corniger*. Behavioral Ecology and Sociobiology **61**: 1195-1201
- Atkinson, L., Teschendorf, G., Adams, E. S. 2008.** Lack of evidence for nepotism by workers tending queens of the polygynous termite *Nasutitermes corniger*. Behavioral Ecology and Sociobiology **62**: 805-812
- Bagine, R. K. N., Brandl, R., Kaib, M. 1994.** Species delimitation in *Macrotermes* (Isoptera: Macrotermitidae): Evidence from epicuticular hydrocarbons, morphology, and ecology. Annals of the Entomological Society of America **87**: 498-506
- Bagnères, A.-G., Killan, A., Clément, J.-L., Lange, C. 1991.** Interspecific recognition among termites of the genus *Reticulitermes*: Evidence for a role for the cuticular hydrocarbons. Journal of Chemical Ecology **17** : 2397-2420
- Bagnères, A.-G., Rivière, G., Clément, J.-L. 1998.** Artificial neural network modeling of caste odor discrimination based on cuticular hydrocarbons in termites. Chemoecology **8**: 201-209
- Binder, B. F. 1988.** Intercolonial aggression in the subterranean termite *Heterotermes aureus* (Isoptera: Rhinotermitidae). Psyche **95**: 123-137
- Bland, J. M., Osbrink, W. L. A., Cornelius, M. L., Lax, A. R. 2001.** Solid-phase microextraction for the detection of termite cuticular hydrocarbons. Journal of Chromatography A **932**: 119-127
- Blomquist, G. T., Tillman, J. A., Mpuru, S., Seybold, S. J. 1998.** The cuticle and cuticular hydrocarbons of insects: Structure, function, and biochemistry. In: Pheromone Communication in Social Insects (Vander Meer, R. K., Breed, M. D., Espelie, K. E., Winston, M. L., eds), Westview Press. pp 34–54
- Bordy, E. M., Bumby, A. J., Catuneanu, O., Eriksson, P. G. 2004.** Advanced early jurassic termite (Insecta: Isoptera) nests: evidence from the clarens formation in the Tuli Basin, Southern Africa. Palaios **19**: 68-78
- Bulmer, M. S., Traniello, J. E. A. 2002.** Lack of aggression and spatial association of colony members in *Reticulitermes flavipes*. Journal of Insect Behavior **15**: 121-126

- Clément, J.-L. 1986.** Open and closed societies in *Reticulitermes* termites (Isoptera: Rhinotermitidae): Geographic and Seasonal variation. *Sociobiology* **11**: 311-323
- Clément, J.-L., Bagnères, A.-G. 1998.** Nestmate recognition in termites. In: Pheromone Communication in Social Insects (Vander Meer, R. K., Breed, M. D., Espelie, K. E., Winston, M. L., eds), Westview Press. pp. 126-155
- Crosland, M. W. J., Lok, C. M., Wong, T. C., Shakarad, M., Traniello, J. F. A. 1997.** Division of labour in a lower termite: the majority of tasks are performed by older workers. *Animal Behavior* **54**: 999-1012
- Cvačka, J., Jiroš, P., Šobotník, J., Hanus, R., Svatoš, A. 2006.** Analysis of insect cuticular hydrocarbons using matrix-assisted laser desorption/ionization mass spectrometry. *Journal of Chemical Ecology* **32**: 409-434
- Deitz, L. L., Nalepa, Ch., Klass, K.-D. 2003.** Phylogeny of the Dictyoptera re-examined (Insecta). *Entomologische Abhandlungen* **61**: 69-91
- Delclos, X. M., Martinell, J. 1995.** The oldest known record of social insects. *Journal of Paleontology* **69**: 594-599
- Delphia, C. M., Copren, K. A., Haverty, M. I. 2003.** Agonistic behavior between individual worker termites from three cuticular hydrocarbon phenotypes of *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) from Northern California. *Annals of the Entomological Society of America* **96**: 585-593
- Dronnet, S., Ohresser, M., Vargo, E. L., Lohou, C., Clément, J.-L., Bagnères, A.-G. 2002.** Colony studies of the subterranean termite *Reticulitermes santonensis* Feytaud (Isoptera: Rhinotermitidae), in the city of Paris. *Proceeding of the 4th International Conference on Urban Pests*, pp 295-301
- Dronnet, S., Lohou, C., Christides, J.-P., Bagnères, A.-G. 2006.** Cuticular hydrocarbon composition reflects genetic relationship among colonies of the introduced termite *Reticulitermes santonensis* Feytaud. *Journal of Chemical Ecology* **32**: 1027-1042
- Eggleton, P. 2000.** Global patterns of termite diversity. In: *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology* (Abe, T., Bignell, D. E., Higashi, M., eds), Kluwer Academic Publisher, Netherlands. pp 25-51
- Florane, Ch. B., Bland, J. M., Hussender, C., Raina, A. K. 2004.** Diet-mediated inter-colonial aggression in the formosan subterranean termite *Coptotermes formosanus*. *Journal of Chemical Ecology* **30**: 2559-2574
- Fuller, C. A., Jeyasingh, P. D., Harris, L. W. 2004.** Lack of agonism in an insular caribbean termite, *Nasutitermes acajutlae*. *Journal of Insect Behavior* **17**: 523-532

- Getty, G. M., Haverty, M. I., Lewis, V. R. 2000.** Agonistic behavior between recently collected and laboratory cultured *Reticulitermes* spp. (Isoptera: Rhinotermitidae) from Northern California. *Pan-Pacific Entomologist* **76**: 243-250
- Grace, J. K. 1996.** Absence of overt agonistic behavior in a northern population of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* **28**: 103-110
- *Hamilton, W. D. 1964.** The genetical evolution of social behavior. I. *Journal of Theoretical Biology* **7**: 1-16. In: Lack of evidence for nepotism by workers tending queens of the polygynous termite *Nasutitermes corniger* (Atkinson, L., Teschendorf, G., Adams, E. S. 2008), *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**: 805-812
- Hanus, R., Šobotník, J. 2004.** Ontogeneze termitů (Isoptera) v kontextu ekologických strategií. *Biologické listy* **69**: 29-57
- Haverty, M. I., Page, M., Nelson, L. J., Blomquist, G. J. 1988.** Cuticular hydrocarbons of dampwood termites, *Zootermopsis*: Intra- and intercolony variation and potential as taxonomic characters. *Journal of Chemical Ecology* **14**: 1035-1058
- Haverty, M. I., Thorne, B. L. 1989.** Agonistic Behavior Correlated with Hydrocarbon Phenotypes in Damwood Termites, *Zootermopsis* (Isoptera: Termopsidae). *Journal of Insect Behavior* **2**: 523-543
- Haverty, M. I., Forschler, B. T., Nelson, L. J. 1996a.** An assessment of the taxonomy of *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) from the southeastern United States based on cuticular hydrocarbons. *Sociobiology* **28**: 287-318
- Haverty, M. I., Grace, J. K., Nelson, L. J., Yamamoto, R. T. 1996b.** Incaste, intercolony, and temporal variation in cuticular hydrocarbons of *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Chemical Ecology* **22**: 1813-1834
- Haverty, M. I., Collins, M. S., Nelson, L. J., Thorne, B. L. 1997.** Cuticular hydrocarbons of termites of the British Virgin Islands. *Journal of Chemical Ecology* **23**: 927-964
- Haverty, M. I., Copren, K. A., Getty, G. M., Lewis, V. R. 1999.** Agonistic behavior and cuticular hydrocarbon phenotypes of colonies of *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) from Northern California. *Annals of the Entomological Society of America* **92**: 269-277
- Haverty, M. I., Woodrow, R. J., Nelson, L. J., Grace, J. K. 2000.** Cuticular hydrocarbons of the termites of the Hawaiian Islands. *Journal of Chemical Ecology* **26**: 1167-1191
- Hayashi, Y., Lo, N., Miyata, H., Kitade, O. 2007.** Sex-linked genetic influence on caste determination in a termite. *Science* **318**: 985-987

- He, H., Mo, J., Teng, L., Pan, Ch., Zhang, Ch., Cheng, J. 2006.** No influence of exocrine glands on nestmate discrimination in *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* **47**: 253-264
- Howard, R. W., McDaniel, C. A., Blomquist, G. J. 1978.** Cuticular hydrocarbons of the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Chemical Ecology* **4**: 233-245
- Howard, R. W., McDaniel, C. A., 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., Blomquist, G. J. 1982.** Chemical mimicry as an integrating mechanism for three termitophiles associated with *Reticulitermes virginicus* (Banks). *Psyche* **89**: 157-168
- Howard, R. W., Blomquist, G. J. 2005.** Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annual Review of Entomology* **50**: 371-93
- Husseneder, C., Brandl, R., Epplen, C., Epplen, J. T., Kaib, M. 1998.** Variation between and within colonies in the termite: morphology, genomic DNA, and behavior. *Molecular Ecology* **7**: 983-990
- Inward, D., Beccaloni, G., Eggleton, P. 2007.** Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirm that termites are eusocial cockroaches. *Biology Letters* **3**: 331-335
- Jenkins, T. M., Haverty, M. I., Basten, Ch. J., Nelson, L. J., Page, M., Forschler, B. T. 2000.** Correlation of mitochondrial haplotypes with cuticular hydrocarbon phenotypes of sympatric *Reticulitermes* species from the southeastern United States. *Journal of Chemical Ecology* **26**: 1525-1542
- Jmhasly, P., Leuthold, R. H. 1999.** Intraspecific colony recognition in the termites *Macrotermes subhyalinus* and *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux* **46**: 164-170
- Kaib, M., Brandl, R., Bagine, R. K. N. 1991.** Cuticular hydrocarbon profiles: A valuable tool in termite taxonomy. *Naturwissenschaften* **78**: 176-179
- Kaib, M., Franke, S., Francke, W., Brandl, R. 2002.** Cuticular hydrocarbons in a termite: phenotypes and a neighbour-stranger effect. *Physiological Entomology* **27**: 189-198
- Kaib, M., Jmhasly, P., Wilfert, L., Durka, W., Franke, S., Francke, W., Leuthold, R. H., Brandl, R. 2004.** Cuticular Hydrocarbons and Aggression in the termite *Macrotermes Subhyalinus*. *Journal of Chemical Ecology* **30**: 365-385

- Kirchner, W. H., Minkley, N. 2003.** Nestmate discrimination in the harvest termite *Hodotermes mossambicus*. *Insectes Sociaux* **50**: 222-225
- Kistner, D. H. 1990.** The integration of foreign insect into termite societies or why do termites tolerate foreign insect in their societies? *Sociobiology* **17**: 191-215
- Korb, J. 2005.** Regulation of sexual development in the basal termite *Cryptotermes secundus*: mutilation, pheromonal manipulation or honest signal? *Naturwissenschaften* **92**: 45-49
- Korb, J. 2006.** Limited food induces nepotism in drywood termites. *Biology Letters* **2**: 364-366
- Leuthold, R. H., Badertscher, S., Imboden, H. 1989.** The inoculation of newly formed fungus comb with *Termitomyces* in *Macrotermes* colonies (Isoptera, Macrotermitinae). *Insectes Sociaux* **36**: 328-338
- Levings, S. C., Adams, E. S. 1984.** Intra- and interspecific territoriality in *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae) in a panamian mangrove forest. *Journal of Animal Ecology* **53**: 705-714
- Liebig, J., Eliyahu, D., Brent, C. S. 2009.** Cuticular hydrocarbon profiles indicate reproductive status in the termite *Zootermopsis nevadensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*
- Lockey, K. H. 1991.** Insect hydrocarbon classes: Implications for chemotaxonomy. *Insect Biochemistry* **21**: 91-97
- Marten, A., Kaib, M., Brandl, R. 2009.** Cuticular hydrocarbon phenotypes do not indicate cryptic species in fungus-growing termites (Isoptera: Macrotermitinae). *Journal of Chemical Ecology* **35**: 572-579
- Matsuura, K., Nishida, T. 2001.** Colony fusion in a termite: What makes the society „open“? *Insectes Sociaux* **48**: 378-383
- Matsuura, K. 2001.** Nestmate recognition mediated by intestinal bacteria in a termite, *Reticulitermes speratus*. *Oikos* **92**: 20-26
- Minkley, N., Fujita, A., Brune, A., Kirchner, W. H. 2006.** Nest specificity of the bacterial community in termite guts (*Hodotermes mossambicus*). *Insectes Sociaux* **53**: 339-344
- 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**: 11-91
- Nagin, R. 1972.** Caste determination in *Neotermes jouteli* (Banks). *Insectes Sociaux* **19**: 39-61

- Nalepa, C. A., Lenz, M. 2000.** The ootheca of *Mastotermes darwiniensis* Froggatt (Isoptera: Mastotermitidae): homology with cocroach oothecae. *Biological Science* **267**: 1809-1813
- Nelson, L. J., Cool, L. G., Forschler, B. T., Haverty, M. I. 2001.** Correspondence of soldier defense secretion mixtures with cuticular hydrocarbon phenotypes for chemotaxonomy of the termite genus *Reticulitermes* in North America. *Journal of Chemical Ecology* **27**: 1449-1479
- Nelson, L. J., Cool, L. G., Solek, Ch. W., Haverty, M. I. 2008.** Cuticular hydrocarbons and soldier defense secretions of *Reticulitermes* in Southern California: A critical analysis of the taxonomy of the genus in North America. *Journal of Chemical Ecology* **34**: 1452-1475
- Noirot, C., Bordereau, C. 1991.** Termite polymorphism and morphogenetic hormones. In: *Morphogenetic hormones of arthropods: Roles in histogenesis, organogenesis and morphogenesis* (Gupta, A.P., ed), Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey. pp 293-324
- Pearce, M. J., Cowie, R. H., Pack, A. S. Reavey, D. 1990.** Intraspecific aggression, colony identity and foraging distances in sudanese *Microtermes* spp. (Isoptera: Termitidae: Macrotermitinae). *Ecological Entomology* **15**: 71-77
- Polizzi, J. M., Forschler, B. T. 1998.** Intra- and interspecific agonism in *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and *R. virginicus* (Banks) and effects of arena and group size in laboratory assays. *Insectes Sociaux* **45**: 43-49
- Polizzi, J. M., Forschler, B. T. 1999.** Factors that affect aggression among the worker caste of *Reticulitermes* spp. Subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Insect Behavior* **12**: 133-146
- Quintana, A., Reinhard, J., Faure, R., Uva, P., Bagnères, A.-G., Massiot, G., Clément, J.-L. 2003.** Interspecific variation in terpenoid composition of defensive secretions of european *Reticulitermes* termites. *Journal of Chemical Ecology* **29**: 639-652
- Rojas, M. G., Werle, C., Cottrell, N., Morales-Ramos, J. A. 2005.** Changes in the ratios of four cuticular hydrocarbons in formosan subterranean termite workers (*Coptotermes formosanus*) (Isoptera: Rhinotermitidae) due to diet. *Sociobiology* **46**: 131-140
- Shelton, T. G., Grace, J. K. 1996.** Review of agonistic behaviors in the Isoptera. *Sociobiology* **28**: 155-176
- Springhetti, A., Amorelli, M. 1982.** Competitive behavior between two species of Isoptera: *Kalotermes flavicollis* (Kalotermitidae) and *Reticulitermes lucifugus* (Rhinotermitidae). *Sociobiology* **7**: 155-164

- Su, N.-Y., Haverty, M. I. 1991.** Agonistic behavior among colonies of the formosan subterranean termite *Coptotermes formosanus* from Florida and Hawaii: Lack of correlation with cuticular hydrocarbon composition. *Journal of Insect Behavior* **4**: 115-128
- Šobotník, J., Hanus, R., Roisin, Y. 2008.** Agonistic behavior of the *Prorhinotermes canalifrons* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Insect Behavior* **21**: 521-534
- Takahashi, S., Gassa, A. 1995.** Roles of cuticular hydrocarbons in intra- and interspecific recognition behavior of two rhinotermitidae species. *Journal of Chemical Ecology* **21**: 1837-1845
- Thorne, B. L. 1982.** Termite-termite interactions: Workers as an agonistic caste. *Psyche* **89**: 133-150
- Thorne, B. L., Haverty, M. I. 1991.** A review of intracolony, intraspecific, and interspecific agonism in termites. *Sociobiology* **19**: 115-145
- Thorne, B. L. 1996.** Termite terminology. *Sociobiology* **28**: 253-263
- Uva, P., Clément, J.-L., 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
- Weil, T., Hoffmann, K., Kroiss, J., Strohm, E., Korb, J. 2009.** Scent of a queen – cuticular hydrocarbons specific for female reproductive in lower termites. *Naturwissenschaften* **96**: 315-319
- Wilson, E. O., Hölldobler, B. 2005.** Eusociality: Origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**: 13367-13371

http://biodidac.bio.uottawa.ca/thumbnails/filedet.htm?File_name=Isop004b&File_type=gif

* u zdroje znamená sekundární citace