

# Vibrace termitů jako poplašný signál

Jan Šobotník, František Weyda, Robert Hanus

Termiti (*Isoptera*) jsou primitivním řádem hmyzu; jejich nejbližší příbuzní jsou švábi (*Blattodea*) a kudlanky (*Mantodea*). Dnes známe více než 2 500 platně popsaných druhů termitů, z nichž většina obývá tropické oblasti celého světa. Řadíme je k sedmi čeledím: *Mastotermitidae*, *Kalotermitidae*, *Hodotermitidae*, *Termopsidae*, *Serritermitidae*, *Rhinotermitidae* (dohromady tzv. nižší termiti) a *Termitidae* (tzv. vyšší termiti). Posledně jmenovaná čeleď představuje vývojově nejodvozenější a nejrozmanitější skupinu zahrnující přibližně 80 % známých druhů.

Všechny druhy termitů jsou eusociální (pravá socialita, jež znamená především dělbu práce mezi reproduktivními a nereproduktivními kastami) a žijí ve velkých společenstvích (podle druhu od několika desítek do několika milionů jedinců). Dělbá práce spočívá ve specializaci rolí mezi kastami, které se liší tvarově (morfologicky), vývojem (ontogeneticky), fyziologicky i chováním (behaviorálně). Obrannou úlohu zastávají vojáci; jejich přítomnost je společným znakem všech druhů řádu *Isoptera* (jen u některých odvozených druhů vojáci druhotně vymizeli). Voják se vyvíjí z jedinců různých vývojových stadií (instarů) vždy přes přechodné stadium bílého vojáka. Rané larvy se vyvíjejí buď v nymfy nesoucí základy křídel, které dávají vznik okřídleným dospělcům, nebo v bezkřídlé jedince — dělníky. U primitivních zástupců termitů kasta dělníka chybí, pracovní úlohu pak zastávají starší larvy, tzv. nepraví dělníci (pseudergati).

Společným znakem všech termitů je dominantní zastoupení celulózy v jejich potravě. Za potravu jim slouží dřevo v různých fázích rozkladu, rostlinný opad, suchá vegetace či humus v půdě. K trávení celulózy využívají všichni termiti, vedle vlastního enzymatického aparátu, symbiotických mikroorganismů žijících ve střevě. U nižších termitů převažují střevní celulólitičtí prvoci (řád *Hypermastigida*), zatímco u vyšších termitů jsou to bakterie, podčeleď *Macrotermittinae* navíc využívá činnosti hub aktivně pěstovaných v hníždě. Nezbytnost vzájemného kontaktu jedinců

pro přenos střevních symbiontů je jedním z možných vysvětlení vzniku společenského způsobu života termitů. Termiti živí se dřevem v něm budují chodbičky, aby se vyhnuli predátorům i vyschnutí těla. Tento nenápadný způsob života působí člověku velké potíže, neboť v lidských stavbách stačí termiti napáchat značné škody dřívě, než si jich kdokoli všimne. (Celosvětová ekonomická ztráta způsobená termity přesahuje 20 miliard amerických dolarů ročně.)

U termitů jakožto živočichů žijících v neustálé temnotě ztratila význam optická komunikace, a proto se u nich vyvinuly jiné způsoby dorozumívání. Je to především chemická komunikace pomocí feromonů, dále pak taktilní komunikace (dotykem) a v neposlední řadě i komunikace mechanická (pomocí vibrací), které věnujeme následující řádky. První záznam o klepání termitů pochází z r. 1779 (König 1779) a dodnes byla prokázána existence tří typů mechanické komunikace, neboli oscilačního chování:

- klepání neboli svislý (vertikální) oscilační pohyb (VOP);
- podélný (longitudální) oscilační pohyb (LOP);
- komplexní oscilační pohyb (KOP).

Zvuk je produkován pouze při prvním vzorci chování. Pohyb těla termita při VOP je způsoben především ohnutím mezi kyčlí a stehnem předního páru nohou. U termita *Zootermopsis angusticollis* se liší klepání produkované vojáky (viz obr.) od zvuků, které vydávají larvy a nymfy. Je to dáno tím, že vojáci klepou hlavou jak o dolní, tak i o horní část chodbičky, zatímco larvy a nymfy klepou pouze o horní část. U ostatních dosud studovaných druhů je zvuk vyluzován především úderem hlavy o dolní část chodby bez ohledu na kastu či stadium.

Při longitudinálním oscilačním pohybu (LOP) sebou termit trhne dozadu pomocí natažení předních nohou a poté sebou pomaleji trhne dopředu a tento manévr několikrát zopakuje v rychlém sledu po sobě. LOP je vyprovokován méně intenzivní stimulací smyslových brv na tykadlech

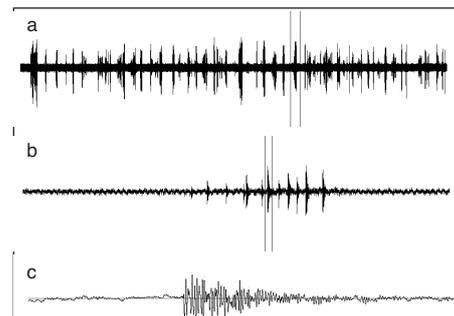
termita. Význam tohoto chování se dosud nepodařilo objasnit.

Komplexní oscilační pohyb (KOP) je kombinací pohybů nahoru-dolů a dopředu-dozaadu, při nichž se nemění poloha končetin na podložce. KOP se objevuje při lokálním porušení hnízda a důležitou součástí této aktivity je položení pachové stopy. Ve většině případů je toto chování dostatečné pro vyprovokování dalšího termita, který následně začne sledovat pachovou stopu. KOP se projevuje po relativně větším narušení hnízda a vždy pouze v kontaktu s jiným jedincem téhož druhu.

Frekvence produkovaného zvuku při VOP je totožná s frekvencí pohybů jedince. Frekvence vibrací substrátu vyvolaných těmito pohyby je však odlišná a závisí na vlastnostech materiálu, který substrát tvoří. Naměřené frekvence opakování úderů se liší podle druhu v rozmezí 10 až 30 Hz (úderů za vteřinu), frekvence vibrací substrátu v rozmezí 0,8 až 5,2 kHz. Liší se podle materiálu chodbičky a absorpce v závislosti na vlhkosti. Vibrace substrátu vnímají termiti subgenuálními orgány, což jsou smyslové orgány umístěné na holeních. Zvuk šíří se vzduchem termiti vůbec nevnímají (pokud svou intenzitou nezpůsobuje vibrace substrátu).

V reakci na vibrace substrátu vykazují termiti celou řadu aktivit. Obecně se zvyšuje jejich motorická aktivita a termiti dělníci se pohybují od zdroje vibrací do níže položených částí hnízda, vyhledávají situace, kde mají bližší kontakt s ostatními dělníky či vojáky, zůstávají v místech, která jsou častěji navštěvována (vyšší koncentrace stopovacích feromonů). Vojáci především u vyšších termitů budto strnou na místě, nebo se naopak vydávají směrem ke zdroji vibrací. Klepání v kolonii druhu *Coptotermes lacteus* vyvolává současně hromadný útek dělníků do hnízda a shlukování vojáků na jeho periferii (Stuart 1988). Srovnatelný účinek má sekrece obranné frontální žlázy vojáků u druhu *Nasutitermes corniger*.

Vlevo pohled na spodní stranu hlavy a přední nohu termita *Prorhinotermes simplex* ♦ Voják primitivního termita *Zootermopsis angusticollis*. Vlevo z břbetní, vpravo z břišní strany (uprostřed) ♦ Vpravo záznam klepání neboli vertikálních oscilačních pohybů (VOP) vojáka termita *Z. angusticollis* v délce 1 min 14 s (a). Úsek vyznačený dvěma svislými liniemi je ukázán podrobněji na obr. (b); b — zobrazení VOP v délce trvání 1,6 s ukazuje, že je složeno z dalších částí; c — detailní zobrazení úseku (b) v délce trvání 0,03 s. Je vidět, že na jemnějším zobrazení se ukáží další oscilace. Zdálnivě jednoduché a rychlé „klepání“ je tedy složitějším fenoménem. Snímky a záznamy F. Weydy



Všechny typy vibračního chování slouží jako poplašný signál, který se objevuje v různých souvislostech a různě často. V laboratorních pokusech je vibrační chování vyvoláno nejčastěji závanem vzduchu (na lidský dech reagují termiti ještě častěji než na proud čistého vzduchu), setkáním s vetřelcem (jiný druh členovce), náhlým osvětlením nebo dokonce při setkání s patogenním mikroorganismem. Předpokládá se, že kromě produkce vibrací dochází rovněž k uvolňování poplašných feromonů. V přírodě se klepání termitů projevuje při narušení povrchu hnízda. Vibrace se šíří hnízdním materiálem a varuje jeho obyvatele, kteří nejsou vystaveni zdroji narušení. Termiti r. *Zootermopsis* dobře vnímají i vibrace o výrazně nižší intenzitě, než byla změřena blízko klepajícího jedince, ale neodpovídají na ně produkcí zvuku; každý jedinec klepe pouze jako odpověď na vlastní podráždění. Vibrace však vnímají pouze jedinci, kteří jsou dostatečně blízko, proto tento způsob postačuje pouze v relativně malých koloniích čítajících stovky až tisíce jedinců. U druhu *Kaloterms flavicollis* byly zjištěny dva typy vibračních pohybů. Prvním z nich je LOP, který byl pozorován u všech kast včetně královského páru, ale nejčastěji se vyskytuje u larev a pseudergatů. Druhým je oscilační pohyb, který představuje kombinaci LOP a VOP v rychlém

sledu za sebou, o podklad může kromě hlavy udeřit i zadeček (abdomen). Tento druh pohybu byl zjištěn u larev a vojáků. Frekvence těchto pohybů se liší v závislosti na poměru kast v kolonii. Obou typů oscilačního chování značně přibývá v nepřírodných situacích. Oba vzorce chování vykazují rozdílné spouštěcí mechanismy (četnost těchto vzorců chování se mění v závislosti na stimulu, kterým byly spuštěny, např. na různé chemikálie reagují termiti častěji kombinací LOP a VOP, zatímco na vibrace substrátu častěji pouze LOP), a proto se zdá, že nesou odlišné informace (Leis a kol. 1994).

Z fylogenetického hlediska je zřejmé, že během evoluce vzrůstala složitost vibrační komunikace termitů (zejména VOP). Předpokládá se, že z relativně nestrukturovaného signálu VOP u primitivních termitů vznikl zřetelně strukturovaný signál. U primitivního r. *Zootermopsis* není ustálen počet úderů v sekvenci a hnízdní obyvatelé na vibrace reagují změnou chování, nikoli však vlastním vibračním chováním. U termita *Kaloterms flavicollis* se série skládají z 8 až 15 úderů, jednotlivé série se opakují v nepravidelných sekvencích. U druhu *Coptoterms lacteus* provádějí VOP především vojáci, jejichž vibrace se skládají ze sérií o 11 až 12 úderech, poměry mezi jednotlivými sériemi úderů se

postupně prodlužují. Vojáci v bezprostřední blízkosti začnou sami bubnovat, bubnování se ale šíří jen na menší vzdálenosti. U druhu *Macrotermes bellicosus* je série tvořena 2 až 16 údery a opakuje se vždy 20–30krát. Vibrace stimulují další vojáky ke klepání, což vede k silné odpovědi na úrovni celé kolonie čítající až miliony jedinců. Tento způsob komunikace spojený s mechanismem pozitivní zpětné vazby umožňuje šíření signálu rychlostí přibližně 1 m/s na vzdálenost několika metrů od místa vyvolání poplachu.

Není pochyb o tom, že dominantní úlohu v dorozumívání hmyzu hraje chemická komunikace. Zatímco však svět chemické komunikace hmyzu je pro člověka těžko postižitelný bez složitých analytických metod, komunikace zvuková je mnohdy nepřeslechnutelná, jako je tomu v případě obecně známého zpěvu cikád, kobylek, sarančí, cvrčků atd. Je pochopitelné, že zdaleka nejsložitější systém komunikace vykazuje společenský hmyz, jak jsme ukázali na příkladu termitů. Termiti, byť jsou vybaveni několika žlázami s vnější sekrecí, které mají dorozumívací úlohu, kombinují chemickou komunikaci s mechanickou a vytvářejí tak složité předivno signalizace. Začínáme mu jen velmi pomalu a nepochybně zatím ještě značně zkráceně rozumět.

## Rozmnožování hořavky duhové II. Samčí strategie

Martin Reichard

Vztah mezi hořavkou duhovou (*Rhodeus sericeus*) a hostitelskými mlži čel. velevrubovitých (*Unionidae*) není zdaleka jediným tématem, kterým se současný výzkum hořavek zabývá (Živa 2004, 6: 268–270). Další zajímavá odhalení přišla na řadu při studiu rozmnožovacího chování těchto ryb.

Samice si pečlivě vybírají nejen hostitelské mlže, ale také své partnery. Aby samec samici zaujal, musí se jí dostatečně dlouho a důrazně dvořit. Samice si navíc své partnery vybírá také podle velikosti těla a intenzity červeného zbarvení — tedy vlastností, které jsou důležité pro hierarchické postavení mezi samci. Dominantní samci si tak vybojují a obsadí ta nejvyšší teritoria a přilákají většinu samic. To ovšem znamená, že mnoho samců má mizivě šance uspět v souboji o samice. Jediným způsobem, jak zplodit nějaké potomstvo, je některá z alternativních strategií. U ryb je tato situace poměrně obvyklá a mnoho samců se rozmnožuje pomocí tzv. parazitických strategií. Nejčastěji cíhají v dostatečné vzdálenosti od teritoriálního samce a ve chvíli, kdy dochází ke kladení jiker, vyrazí z úkrytu a uvolní spermie tak, aby oplodnily některé z jiker — u hořavek tedy co nejbliže nadechovacím otvorem mlže. Spermie obou samců potom mlž nasaje společně a o tom, která oplodní nakladené jikry, se rozhoduje v kompetici spermií.

„Parazitické“ strategie jsou u ryb poměrně běžné. Někteří samci (např. u lososů, pstruhů, hlaváčů či slunečnic) se na tuto strategii přímo specializují a místo do tělesné konstituce investují energii hlavně do tvorby spermií. Takoví samci potom produkují mnohem vyšší počet spermií, často také schopných mnohem rychlejšího a vytrvalejšího pohybu. Naopak u hořavek se nezdá, že by „parazitičtí“ samci měli při kompetici spermií nějakou zvláštní výhodu. O tom, či spermie bude úspěšná, rozhoduje pravděpodobně čirá náhoda. Samci hořavek se skutečně nespecializují na jednu z těchto dvou strategií, jejich chování je velice oportunistické a liší se mezi jednotlivými třecími akty. Samec, který se ve svém teritoriu úspěšně vytrél se samicí, se může během několika minut pokusit oplodnit jikry v teritoriu svého souseda. Naopak samec s mizivou šancí získat teritorium může využít chvilkové nepřítomnosti majitele teritoria a během několika sekund přilákat a vytrít se se samicí, která náhodou plavala kolem. Nesmírná variabilita mezi jednotlivými třecími akty pramení také ze

skutečnosti, že samci i samice hořavek se trou několikrát denně a tvoří stabilní páry — každé tření může probíhat s různými partnery. Samice během jednoho či dvou dnů naklade až 40 jiker a ty rozdělí do několika (přibližně 8–15) nezávislých snůšek oddělených alespoň desetiminutovými (většinou však výrazně delšími) intervaly. Po takovém období intenzivního rozmnožování trvá samici zpravidla týden, než u ní dojde k další ovulaci a je schopna dalšího tření. Během celé třecí sezony, trvající přibližně 3–6 týdnů, naklade jedna samice asi 80–150 jiker.

Samci se během zhruba šestitýdenního období reprodukce účastní mnohem většího počtu tření než samice — poměr pohlaví je v populaci hořavek vyrovnaný a zhruba dvě třetiny tření zahrnují alespoň jednoho samce bez teritoria. Když uvážíme, že spermie musí před dosažením jiker projít celým žaberním aparátem mlže, není divu, že na jedno tření s dvěma či třemi jikrami připadá více (často několikanásobně více) než 10 ejakulací. Většina z nich je zabudována do složité předešry, která má přesvědčit samici o tom, že navštívený samec je tím pravým. Přesto není oplození jiker stoprocentní a velká část nakladených jiker se vůbec nezačne vyvíjet. Samice na tento fakt poměrně citlivě reagují a neodloží jikry dříve, než usoudí, že samec již investoval dostatek spermií na to, aby její jikry byly oplozeny. Případná účast druhého samce při tření, přestože podkopává samicí výběr partnera, tak nemusí být úplně na závalu — zvýší pravděpodobnost oplození jiker nejen pouhou účastí druhého samce, ale také horečným soupeřením mezi oběma rivaly. Jak již bylo řečeno — ten z nich, který investuje více spermií, má větší šanci na oplození jiker. Pravidla tomby jsou jasně dána — kdo koupí více lístků, ten zvyšuje svou šanci na vítězství. Samice tak mohou volit mezi dvěma strate-