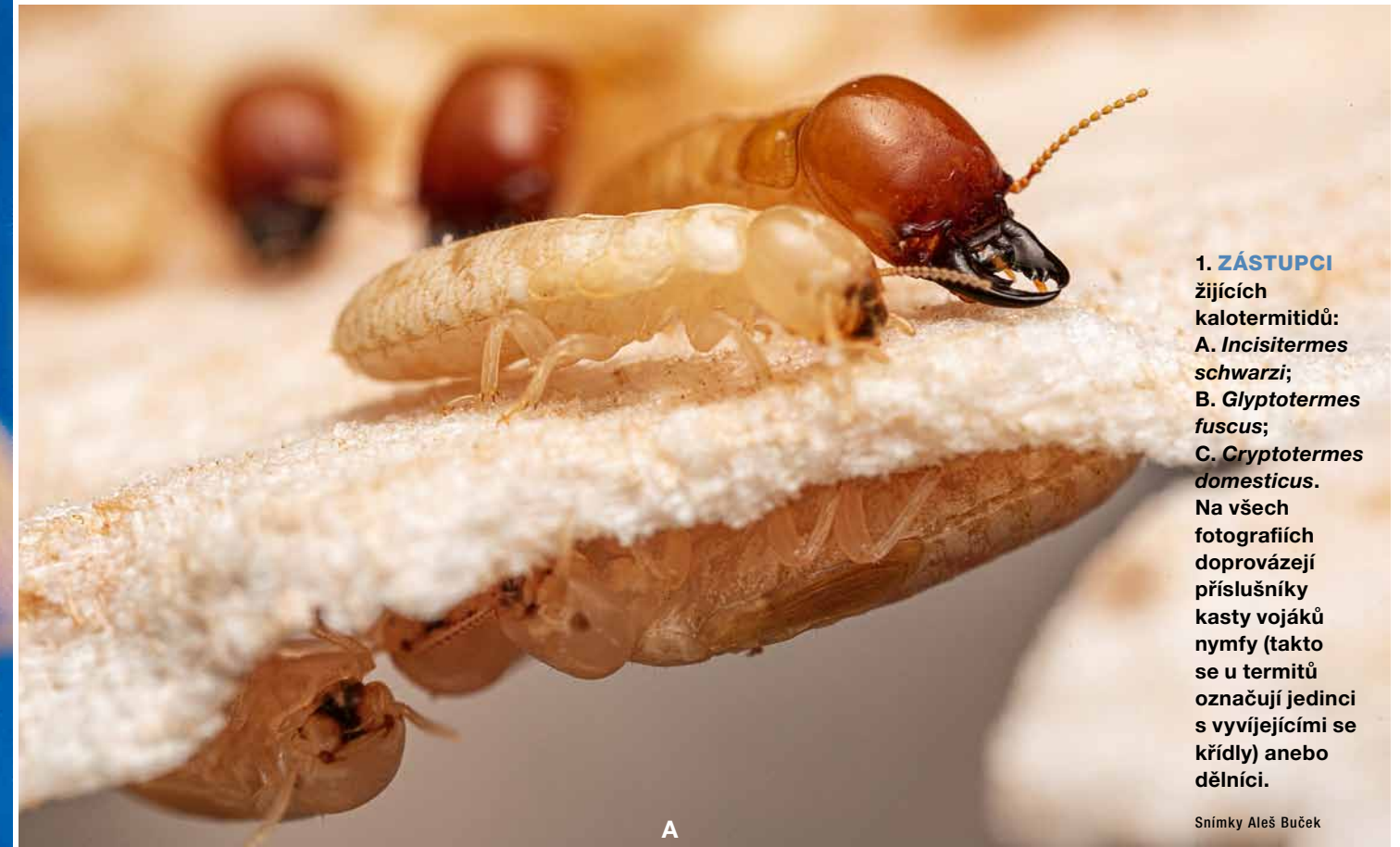




# Mrtví termiti odpovídají na evoluční otázky

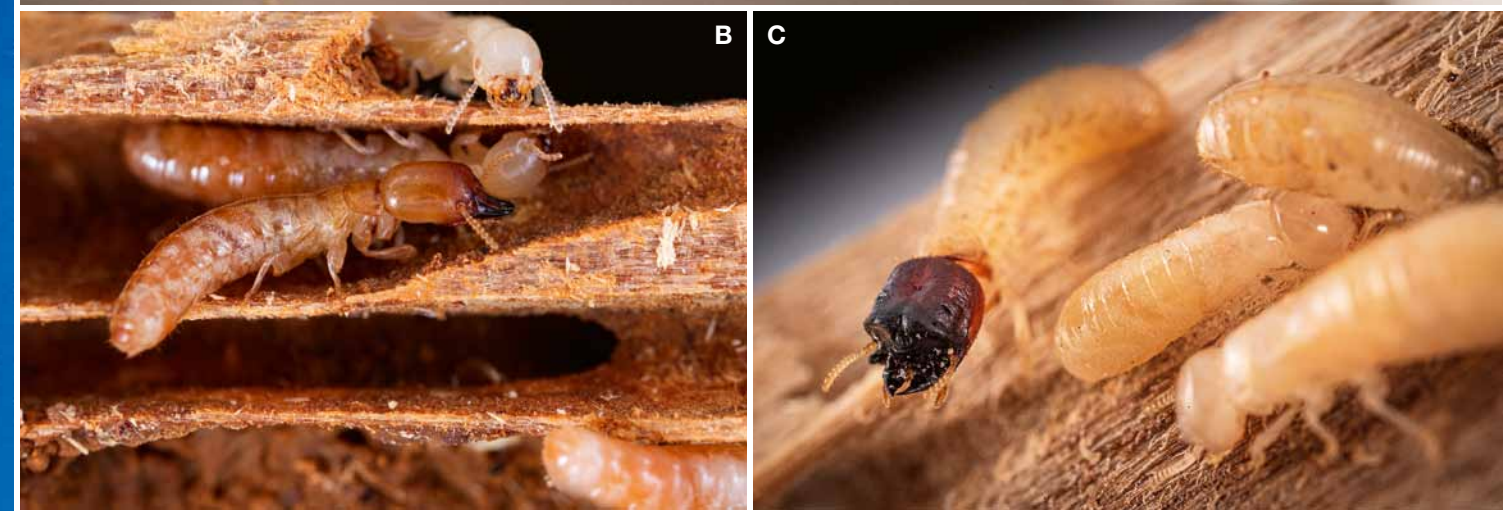
Termiti představují odhadem čtvrtinu globální biomasy suchozemských členovců. Naší snahou je pochopit, jak dosáhli ekologického úspěchu, jak se vyvíjely jejich symbiotické vztahy se střevními či vnitrobuněčnými mikroorganismy nebo jakými změnami procházelo chování termitích společenstev či jejich sociální organizace.

text ALEŠ BUČEK, JAKUB PROKOP



**1. ZÁSTUPCI**  
Žijících kalotermitidů:  
**A. *Incisitermes schwarzi*;**  
**B. *Glyptotermes fuscus*;**  
**C. *Cryptotermes domesticus*.**  
Na všech fotografiích doprovázejí příslušníky kasty vojáků nymfy (takto se u termitů označují jedinci s vyvíjejícími se křídly) anebo dělníci.

Snímky Aleš Buček



**NAŠE ROZMANITÉ** teoretické modely, o něž se opíráme, mají jako téměř výhradní zdroj vstupních dat žijící druhy termitů. Z nich je možno získat sekvenci DNA, pozorovat jejich chování či podrobně mapovat jejich geografické rozšíření. Odhaduje se však, že 99,9 % živočichů, kteří kdy žili na Zemi, již stihlo vyhynout a jen zlomek této kumulativní historické druhové diverzity je nám dostupný v podobě vědecky popsaných fosilií. I když doposud zdokumentovaný fosilní záznam termitů čítá jen asi 300 druhů v porovnání se zhruba 3000 žijícími, poskytuje zásadní dílky do termití evoluční skládačky.

## ČASOVÁ OSA EVOLUCE TERMITŮ

Molekulární hodiny - tedy rychlost evoluce měřená počtem změn v sekvenci genetické

informace organismu na jednotku času - netikají pro všechny větve evolučního stromu stejně rychle. Avšak netikají ani náhodně. S použitím statistických metod a fosilních organismů o známém stáří a fylogenetické příbuznosti k žijícím organismům můžeme molekulární hodiny kalibrovat a délku větvi fylogenetického stromu vyjádřit v absolutních jednotkách času. Časově kalibrované fylogenetické stromy poté umožňují porovnat průběh evoluce jedné skupiny organismů s časovým průběhem evoluce jiných skupin či s geologickými a klimatickými změnami.

Jako první otázka z prehistorie termitů se nabízí, jak je starý společný předek všech současných druhů. Nejstarší dochovaný fosilní termit je okřídlený (alátní) jedinec druhu *Melqartitermes myrrheus* ze spodní křídly, z Libanonského jantaru starého asi 125-130

milionů let. Alátní termiti se v sezoně rojí často v extrémních počtech, a zřejmě proto ve fosilním záznamu převládají. Obdobně stará či dokonce asi o 5 milionů let starší jsou fosilní křídla druhu *Valditermes breanae*, jež se dochovala v jihoanglických jílovitých horninách. Pouze na základě žilnatiny křídla však nelze jednoznačně určit, jestli patří do linie tvořené všemi současnými druhy termitů, nebo zda reprezentuje linii vyhynulou, která se odštěpila ještě před vznikem společného předka současných termitů. Stáří těchto a několika dalších termitích fosilií jsme „naroubovali“ na molekulárně fylogenetické stromy. Mohli jsme díky tomu určit - i když s mírou nepřesnosti desítek milionů let -, že předek všech současných druhů termitů žil před 140 miliony let. Také jsme tím zjistili, že druhově nejpočetnější čeled

termitů Termitidae, jejíž evoluce byla spojena s dramatickou obměnou střevních symbiotických mikroorganismů, je relativně mladá, přibližně 50 milionů let.

## OSIDLOVÁNÍ ZEMĚ TERMITY

Molekulární fylogeneze žijících druhů umožňuje modelovat pravděpodobné rozšíření termitů v dávné minulosti a cesty, jimiž osidlovali Zemi. Pokud však vymírání druhů bylo natolik intenzivní, že mnohé linie termitů zmizely ze svých původních areálů výskytu, budou naše odhady jejich šíření nepřesné. Přímé důkazy o vymírání termitů nám poskytnou pouze fosilie. Příkladem jsou dřevozraví termiti z druhé nepočetnější termití čeledi - Kalotermitidae (**obr. 1**). Kalotermitidi se rozšířili během četných zaoceánských plaveb - podle nejnovější biogeografické rekonstrukce se jich uskutečnilo téměř čtyřicet, ale nepochybně jich bylo mnohem více. Některé linie kalotermitidů však lokálně vyhynuly, což ztěžuje možnost rekonstruovat směr jejich kolonizací starých desítky milionů let. Například fosilní kalotermitid vyhynulého rodu *Proelectrotermes* z myanmarského jantaru je o několik desítek milionů let starší, než udává předpověď jejich výskytu v orientální oblasti založená na kombinaci molekulární fylogeneze a zeměpisného rozšíření současných kalotermitidů. Také způsob života předka všech kalotermitidů je značně nejistý. Většinu žijících druhů charakterizují nepočetné kolonie a osidlování jediného kusu dřeva. To se často intuitivně interpretovalo jako primitivní sociální uspořádání připomínající dřevozravé prašváby, z nichž se termiti vyvinuli. Rekonstrukce chování kalotermitidů s využitím molekulárně-fylogenetických stromů však naznačuje, že společný předek této skupiny získával potravu z několika kusů dřeva propojených podzemními chodbami a život v jediném kuse dřeva se vyvinul sekundárně - možná jako adaptace na konkurenční tlak mravenců a jiných druhů termitů, kteří postupně vstupovali do evolučního kolbiště.

Další příklad zdokumentovaného masivního historického vymírání termitů najdeme u čeledi Mastotermitidae, která je nyní zastoupena jediným druhem, obývající severní Austrálii. Fosilní nálezy vyhynulých druhů této čeledi pocházejí z celého světa (včetně Německa, Francie, Polska, Velké Británie nebo Chorvatska) ze středního eocénu až svrchního miocénu před 44-12 miliony let (**obr. 2**). Čeleď je ve fosilním záznamu velmi dobře identifikovatelná podle nápadně zvětšeného análního laloku na zadních křídlech.

## TERMITI U NÁS

Ačkoliv je nyní nutné za přirozenými populacemi termitů vyrazit alespoň do Itálie, Slovinska, Chorvatska či Francie, fosilie z teplejších období dokládají přítomnost

termitů také na našem území. Ze spodního miocénu (16-23 milionů let) proslulé lokality důl Bílina v severních Čechách pocházejí izolovaná křídla termitů vymřelého rodu *Ulmeriella* z čeledi Hodotermitidae. Na nich je dobře patrný i příčný šev u základny křídla, podél něž si dospělci křídla odlamují po dokončení rojení a předtím, než začnou hledat královského partnera (**obr. 3**). Tento vyhynulý rod byl široce rozšířen v Evropě, Asii a Severní Americe od svrchního oligocénu do pliocénu (23-3 miliony let). Fosilní flóra bílinská lokalita se zachovala v několika nadložních horizontech uhlí, které ukazují postupný vývoj ekosystému od bažinného močálu po příbřežní les v blízkosti jezera. Současně její charakter dokládá oteplování v průběhu vyplňování pánve. Na počátku tvorby rašelino tvorného močálu panovalo

## „Ačkoli je nyní nutné za přirozenými populacemi termitů vyrazit alespoň do Itálie, Slovinska, Chorvatska či Francie, fosilie z teplejších období dokládají přítomnost termitů také na našem území.“

mírně teplé klima, v nejvyšších vrstvách tzv. břeštanských jílu převládal subtropický charakter. Zde se častěji objevují palmy a další subtropická flóra. Teplé podnebí téměř bez mrazů vysvětluje i nálezy teplomilné fauny, např. krokodýlů. V průběhu roku se střídala teplejší léta s vydatnými srážkami s léty chladnějšími s srážkově chudšími. Celkový úhrn srážek byl přes 1000 mm za rok. Obdobná společenstva rostlin dnes nacházíme v nížinách střední a severní Floridy.

Vedle nálezů křídel jsou z našeho území popsány i termití ichnofosilie, tedy fosilizované stopy po činnosti organismů, které neobsahují samotné fosilizované organismy. Stopy po žíru termitů zachované na fosilním dřevě jehličnanu pocházejí ze svrchního eocénu (34-38 milionů let) na lokalitě Staré Sedlo v severozápadních Čechách. Tehdy na našem území panovalo velmi horké subtropické klima. Na základě charakteru požerků jsou ichnofosilie připisovány termitům z čeledi Heterotermitidae. Modely, jež rekonstruují paleoklimatické podmínky na základě vegetace (CLAMP - Climate Leaf Analysis Multivariate Program a LMA - Leaf Margin Analysis), ukazují pro tuto lokalitu průměrnou roční teplotu 16,2 °C.

## CHOVÁNÍ A SOCIÁLNÍ ORGANIZACE VYHYNULÝCH TERMITŮ

Ichnofosilie poskytují o životě vyhynulých organismů informace, jaké často neposkytne ani ideálně zachovalý fosilní organismus.

Kromě požerků ve dřevě zanechali termiti fosilní hnízda a koprolyty - fosilizované exkrementy (Vesmír 97, 30, 2018/1). Koprolyty termitů jsou charakteristické hexagonálním tvarem vtištěným do termitího exkrementu análním svalstvem a patří mezi nejstarší dochované doklady existence termitů (140 milionů let). Díky opalizovanému hexagonálnímu trusu termitů z Austrálie zase s jistotou víme, že na území dnešní Austrálie žili termiti z čeledi Kalotermitidae či Mastotermitidae již před 100 miliony let. Pokud by bylo možno určit jako původce těchto australských termitích koprolyt kalotermitidy, stala by se Austrálie horkým kandidátem na kolébku této čeledi. Nejpravděpodobnější historické období, kdy se odštěpila linie kalotermitidů od jejich sesterské skupiny, kterou tvoří naprostá

většina současných druhů termitů, totiž molekulárně-fylogeneticky datujeme jen o dvě až tři desítky milionů dřívě.

Jiné typy ichnofosilií jsou geologické útvary nalezené v Tanzanii, které jsou

**RNDr. ALEŠ BUČEK, Ph.D.,** (\*1985) vystudoval Přírodovědeckou fakultu na Univerzitě Karlově a do konce doktorského studia vědecky působil na ÚOCHB AV ČR. Po postdoktorském studiu v Japonsku se roku 2023 vrátil do Česka a nyní vede v Biologickém centru AV ČR v Českých Budějovicích vědeckou skupinu zaměřenou na výzkum makroevoluce termitů a organismů žijících s termity v symbióze ([www.bucek-lab.org](http://www.bucek-lab.org)).

**Doc. RNDr. JAKUB PROKOP, Ph.D.,** (\*1973) vystudoval Přírodovědeckou fakultu na Univerzitě Karlově. V rámci doktorského studia a postdoktorských stáží pracoval v Muséum national d'histoire naturelle v Paříži. Od roku 2001 vede na katedře zoologie PŘF UK tým studentů zaměřený na evoluci hmyzu se zřetelem ke vzniku a vývoji křídel.



**2. MASTOTERMES DARWINIENSIS** – jediný žijící druh připomínající zašlou slávu čeledi Mastotermitidae.

Snímek Aleš Buček

interpretovány jako fosilní termití hnízda s houbovými zahrádkami. Se stářím 25 milionů let jsou nejstarší fosilní indicií vzniku symbiózy mezi termity z podčeledi Macrotermitinae a dřevorozkladnou houbou rodu *Termitomyces*. Pokud je výklad morfologie fosilních organismů zatížen jistou dávkou subjektivity, tak u ichnofosilií to platí trojnásob. Publikované popisy 220 milionů let starých fosilních termitích hnízd z Arizony nebo 140 milionů let starých hnízd z jižní Afriky patří spíše po bok literatury, jako je Jurský Park. Dostatečně prastaré ichnofosilie termitích chodbiček v půdě by mohly poskytnout pevný záchytný bod pro kalibrování našich představ o tom, kdy dřevozravé pratermití kolonie začaly expandovat vně jednoho domovského kusu dřeva. Tento typ ichnofosilií však pravděpodobně zůstane v říši snů.



**3. KŘÍDLO TERMITA z rodu Ulmeriella nalezené v lomu Bílina.** Snímek Jakub Prokop

přítomnost zvětšené a sklerotizované hlavy a kusadel u 100 milionů let starých termitů ukazuje, že i dávno vyhynulé termití druhy měly obranné adaptace velmi podobné druhům současným, protože zřejmě čelily podobným typům konkurentů a predátorů, což před 100 miliony let mohli být převážně jiní termiti, a nikoliv mravenci (ti tehdy byli jen nově vznikající skupinou se skromným podílem mezi fosilním hmyzem).

Fosilie dokážou uchovat i prchavé vnitrodruhové interakce mezi termity. První publikovaný příklad fosilizovaného sexuálního chování termitů představují samice a samec termitů druhu *Electrotermes affinis* v baltském jantaru. Jsou zachyceni v okamžiku po odhození křídel a zformování tandemového běhu, při němž dva termití jedinci opačného pohlaví udržují fyzický kontakt a hledají vhodné místo pro založení kolonie (**obr. 4**). Termiti tandem v jantaru se výrazně odchyľuje od očekávané prostorové konfigurace. Jedinci jsou sice v těsném fyzickém kontaktu, ale jejich orientace je téměř paralelní, což je pro tento druh sociální interakce neobvyklé. Je však možné dekódovat přirozené chování vyhynulého hmyzu nebo alespoň určit, do jaké míry je ovlivnila pryskyřice. Změny chování po přilepení můžeme kvantitativně popsat pomocí experimentů se žijícími druhy termitů. Následná statistická analýza ukáže prostorové uspořádání jedinců před kontaktem s experimentální lepidlovou plochou a po něm. U výše uvedeného páru bylo pohlaví potvrzeno pomocí rentgenové tomografie, která odhalila anatomii zadečkových článků - sternitů. Zdánlivý vůdce tandemu byl samec následovaný samicí (**obr. 4**). Poté bylo pomocí výše popsané prostorové srovnávací analýzy živých termitů zachycených na lepkavý povrch a fosilního termitího páru možno určit, že fosilní termití pár byl pouze s 74% pravděpodobností veden samcem. U většiny druhů termitů je uspořádání opačné a vůdcem tandemu je samice, samec však může mít vůdčí úlohu u mnoha současných druhů z čeledi Kalotermitidae, do níž patří také jedinci z jantarového tandemu. Zjištěné rozdělení úloh ve fosilním páru tedy není nijak překvapivé. Inovativní však je analytický přístup, který umožnil kvantifikovat míru (ne)jistoty.

S rozvojem trojrozměrných zobrazovacích metod, například rentgenové mikrotomografie, je možno nedestruktivně charakterizovat vnější, ale i vnitřní anatomii fosilních organismů v nebývalém detailu. Zejména u jantarových fosilií by měl tento pokrok v popisu a vizualizaci morfologie umožnit objektivní umístění vyhynulých druhů na fylogenetické stromy žijících termitů, a tak i odhalit trajektorie, jimiž se termiti na cestě za svým současným ekologickým

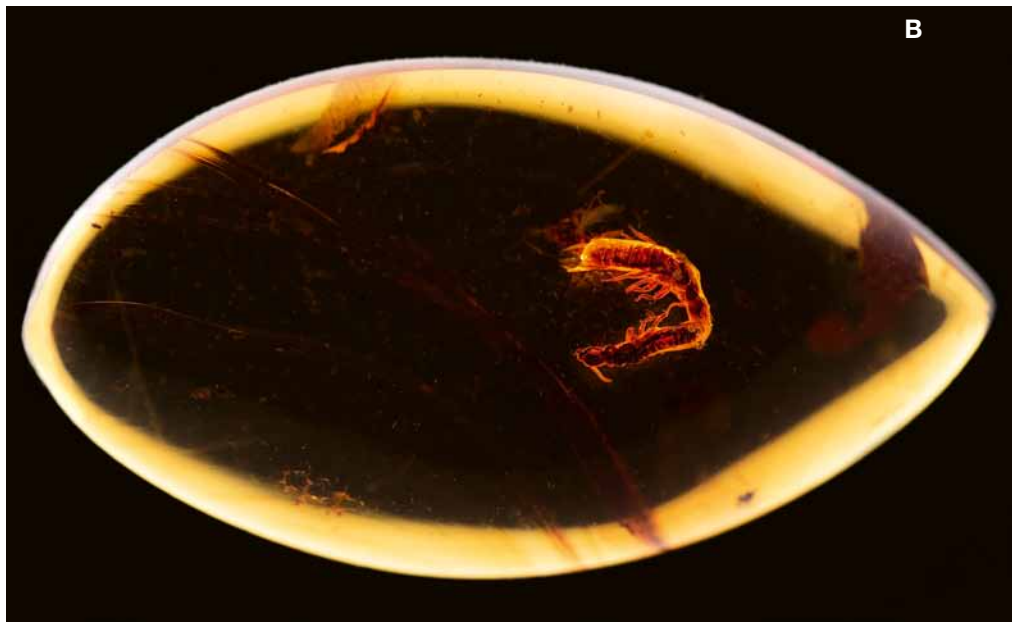


A

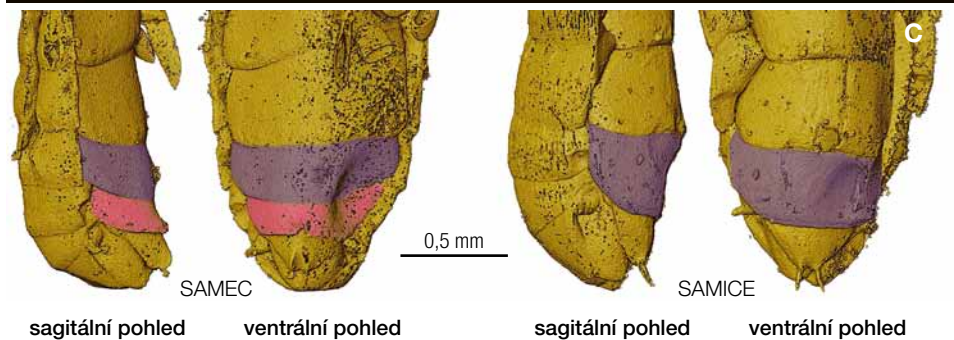
úspěchem ubírali. Intenzivně studované fosilie v myanmarském jantaru se svým stářím -100 milionů let jistě přinesou další vhled do raných fází evoluce termitů. Zásadnější objevy možná vzejdou z mnoha libanonských nalezišť. Zdejší jantar je starý až 130 milionů let, což je ještě blíže předpokládanému období před 150-190 miliony let, kdy se vývojová větev zahrnující všechny současné i vyhynulé druhy termitů oddělila od ostatních švábů. Vyhynulí termiti mají před sebou nepochybně světlou budoucnost - alespoň na poli vědeckém. ●

#### 4. TERMITÍ TANDEM dříve a nyní.

A. Tandem žijícího druhu *Coptotermes formosanus*, běžící mezi hromadami odhozených termitích křídel. B. Fosilní tandem druhu *Electrotermes affinis* v baltském jantaru. Zde na snímku je celkový pohled, detail je na úvodní fotografii článku (s. 34). C. Termití zadečky (abdomeny) rekonstruované pomocí rentgenové tomografie. Na základě anatomie sedmé zadečkové břišní destičky (sedmého sternitu, obarven fialově), jež nepřekrývá osmý sternit (obarven růžově), bylo možno určit pravděpodobného vůdce tandemu jako samce a sledujícího termita v tandemu jako samici. Snímky Aleš Buček



B



C

sagitální pohled

SAMEC

ventrální pohled

0,5 mm

SAMICE

sagitální pohled

ventrální pohled