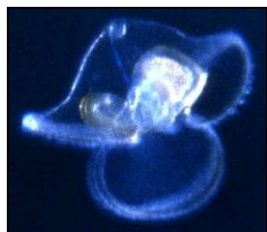
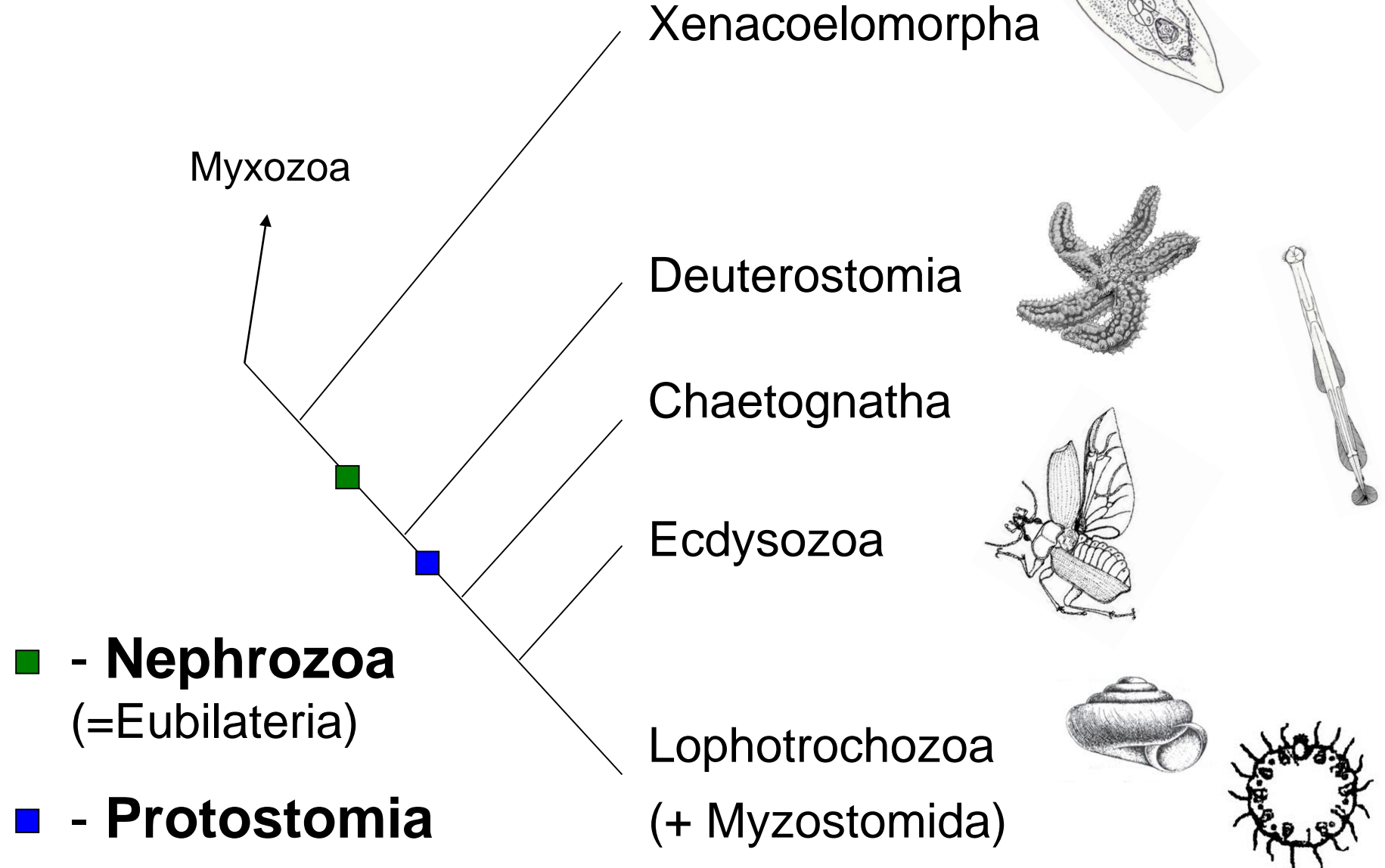


Aktuální poznání fylogeneze prvoústých (Protostomia)



2016: Bilateria (=Triploblastica)

- nepochybné monofylum



Evoluce současných živočišných "kmenů"

- model náhlé a velké radiace - tzv. **kambrická exploze** (před 530 miliony let)
- vznik současných kmenů a tělních plánů - současná Bilateria
- možná jen artefakt - vznik dostatečně velkých organismů s tvrdými schránkami či kostrami nebo časový artefakt (směrem do přítomnosti fosilií přibývá - vyšší pravděpodobnost zachování)
- molekulární hodiny - základní molekulární události, jako oddělení kmenů, proběhly před Kambriem a **ne**byla to exploze
- s jistotou exploze fosilního záznam; zda i diverzity?
- pozn.: představa kambrické exploze na základě 3D fosilií z Bergenských břidlic v Britské Kolumbii, rozbroušeny zubní vrtačkou doktorandem Stephana Goulda po tom, co se 80 let válely v muzeu, nález podpořil i Gouldovu teorii přerušovaných rovnováh: dlouhá období evolučního klidu se střídají s rychlými evolučními explozemi

Lophotrochozoa

(= Spiralia)

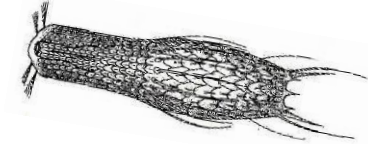
fylogeneze

Ecdysozoa

Ectoprocta



Gastrotricha



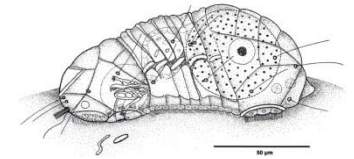
Platyhelminthes



Kamptozoa



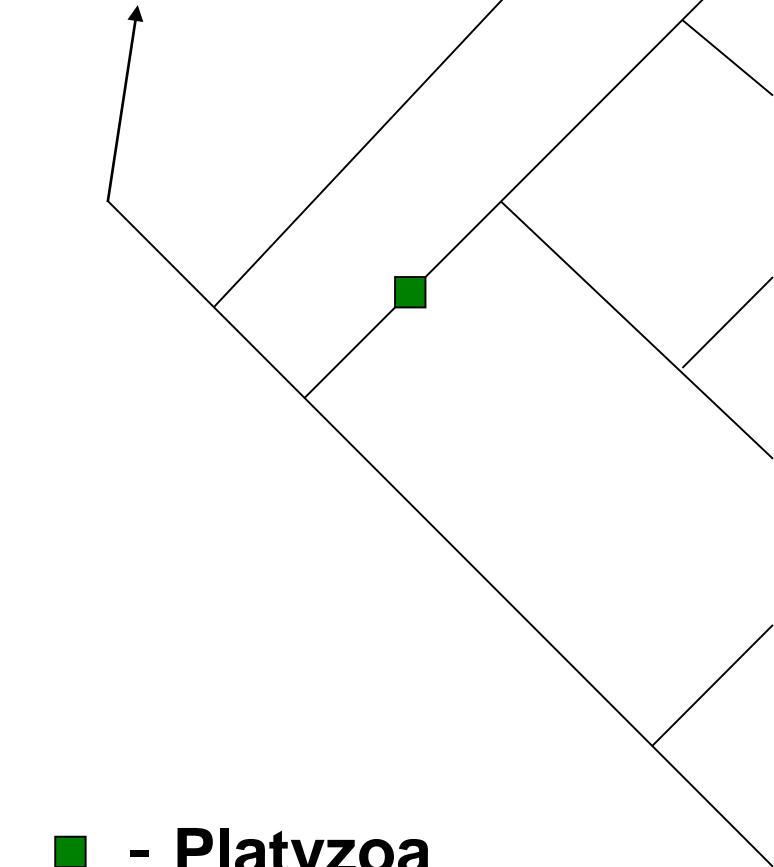
Gnathifera



Nemertea, Sipunculida,
Annelida



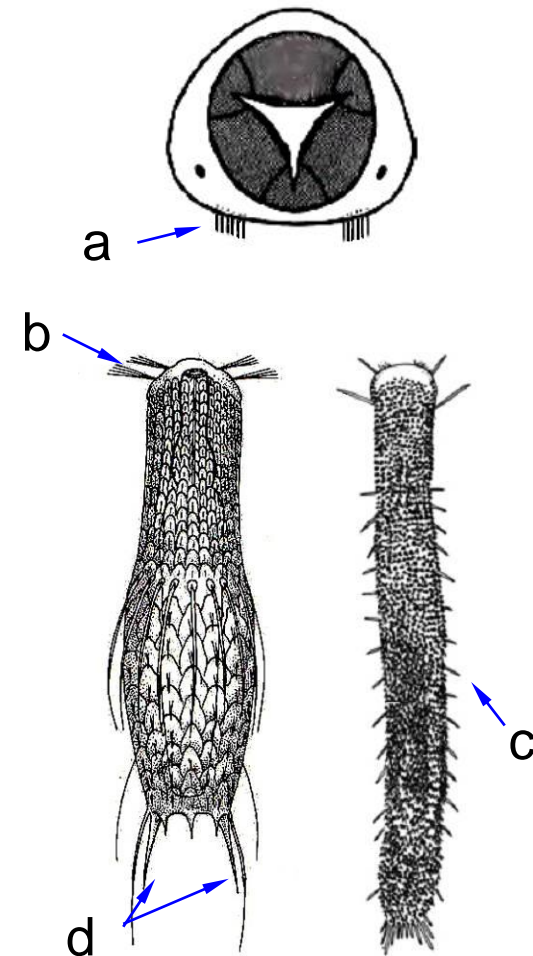
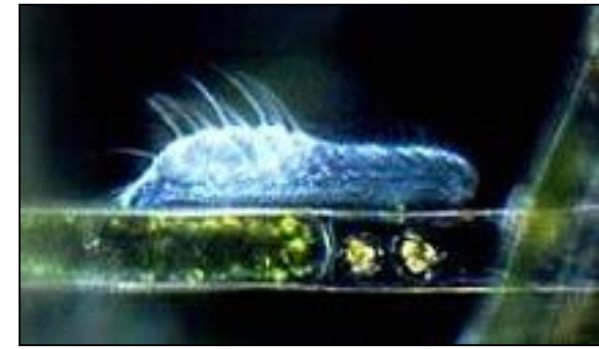
Mollusca, Brachiozoa



■ - Platyzoa

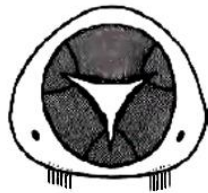
Gastrotricha - břichobrvky

- protáhlé tělíčko, kompaktní bez tělních dutin, délky do 0,05 až 4 mm
- na ventrální straně jsou vířivé brvy sloužících k pohybu (**a**), na hlavě smyslové brvy (**b**)
- trvalá kutikula ze šupinek a štěteček na zádech, na bocích resp. na konci těla jsou adhezivní trubičky (**c**) resp. vidlička (**d**)
- TS: trubicovitá se savým vysunutelným hltanem a s řití, NS: hlavová uzlina a dva provazce, VS: protonefridia, DS a CS: chybí
- vývoj je přímý (generační doba 3-21 dní)
- mořští a sladkovodní, celkem 430 druhů, u nás je známo 24 druhů

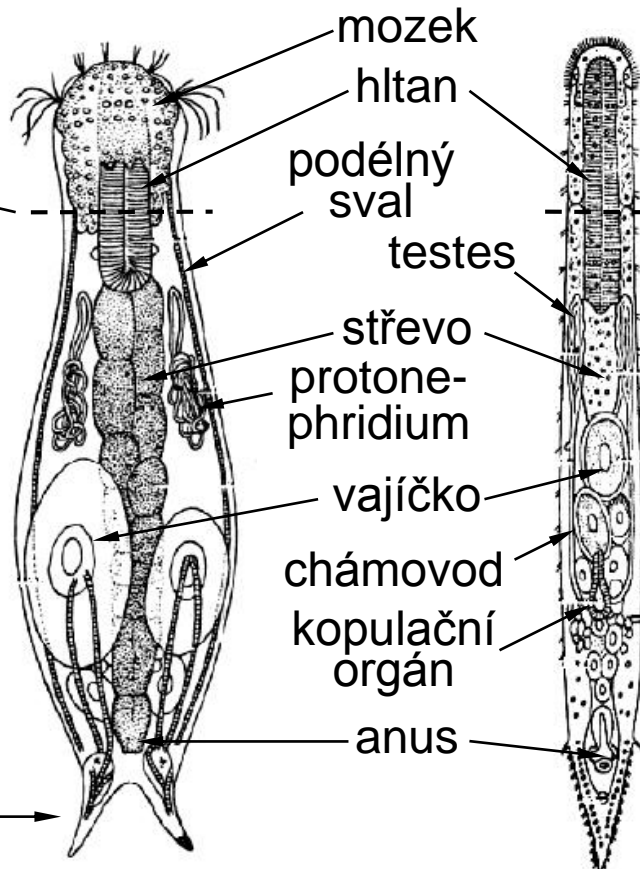


Třída: Chaetonotida

(7 čeledí)

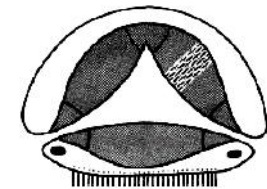


- převážně sladkovodní
- v detritu a na rostlinách
- převažuje partenogeneze
- 1 pár lepivých žláz na zádi



Třída: Macrodasysida

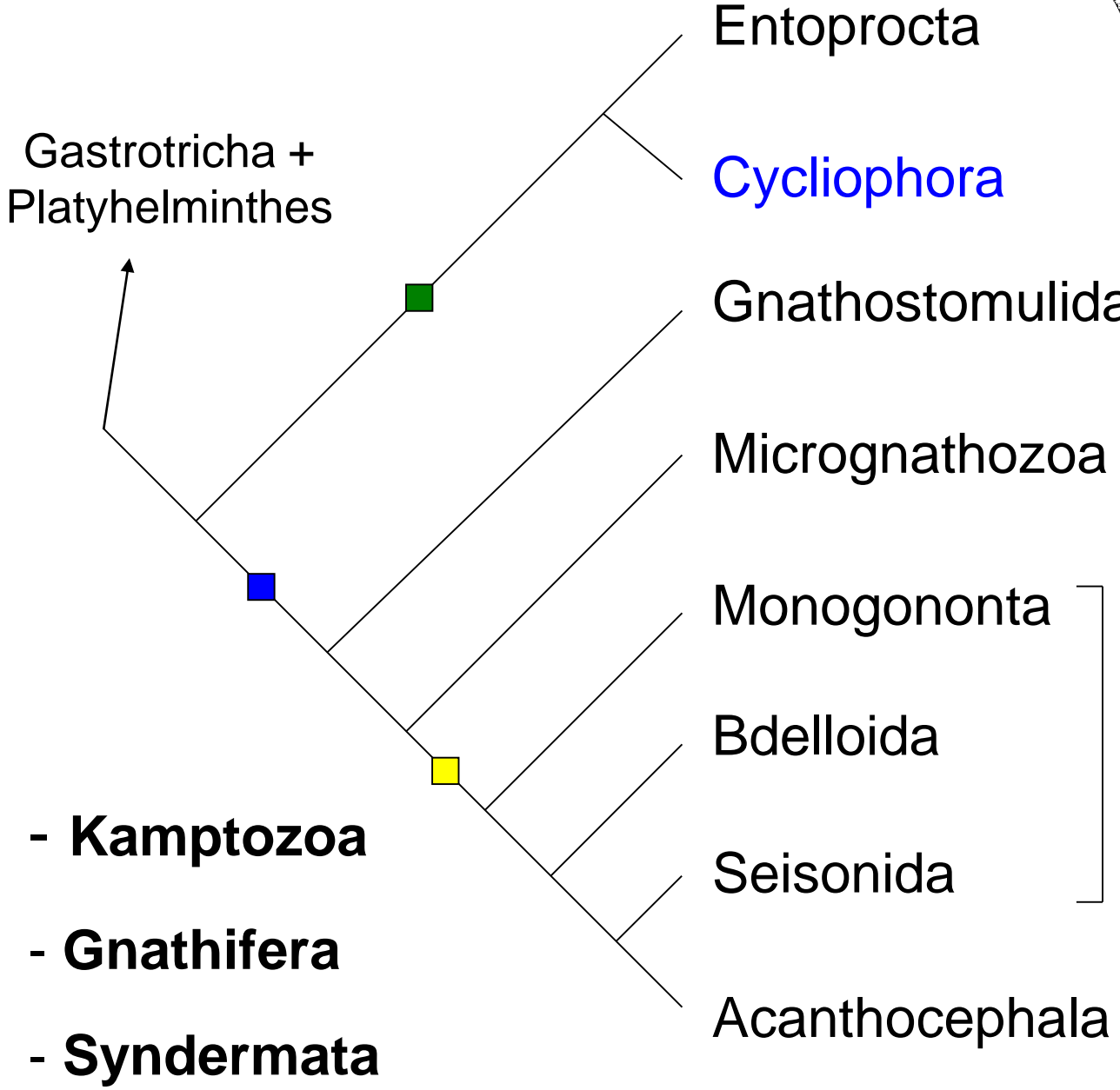
(6 čeledí)



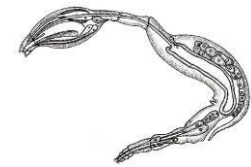
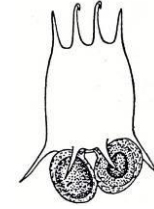
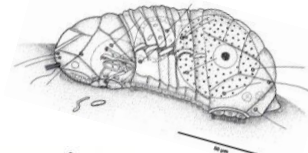
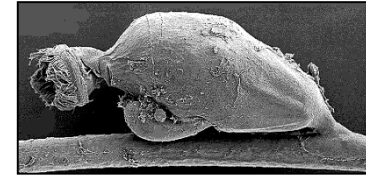
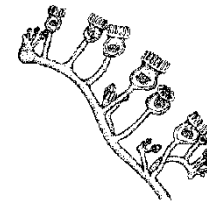
- jen mořští
- intersticiálně v sedimentech
- hermafrodité
- lepivé žlázy po stranách těla
- hltanové póry

Kamptozoa + Gnathifera

fylogeneze



- - Kamptozoa
- - Gnathifera
- - Syndermata



„Rotifera“

Entoprocta

Cyclophora

Gnathostomulida

Micrognathozoa

Monogononta

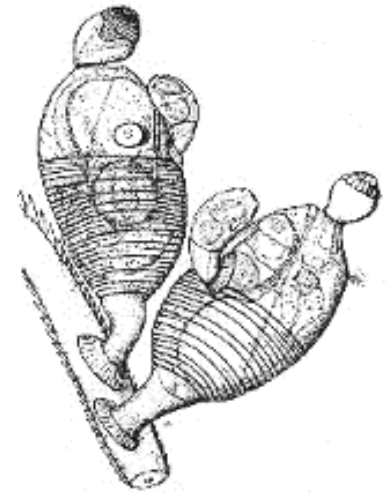
Bdelloida

Seisonida

Acanthocephala

Cycliophora - vířníkovci

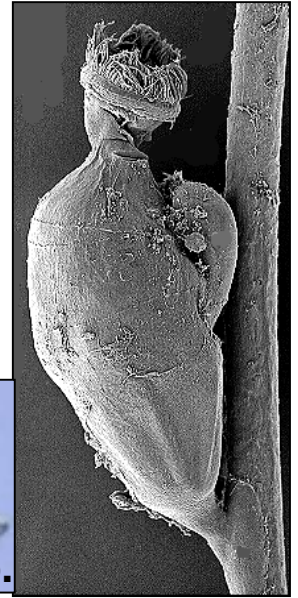
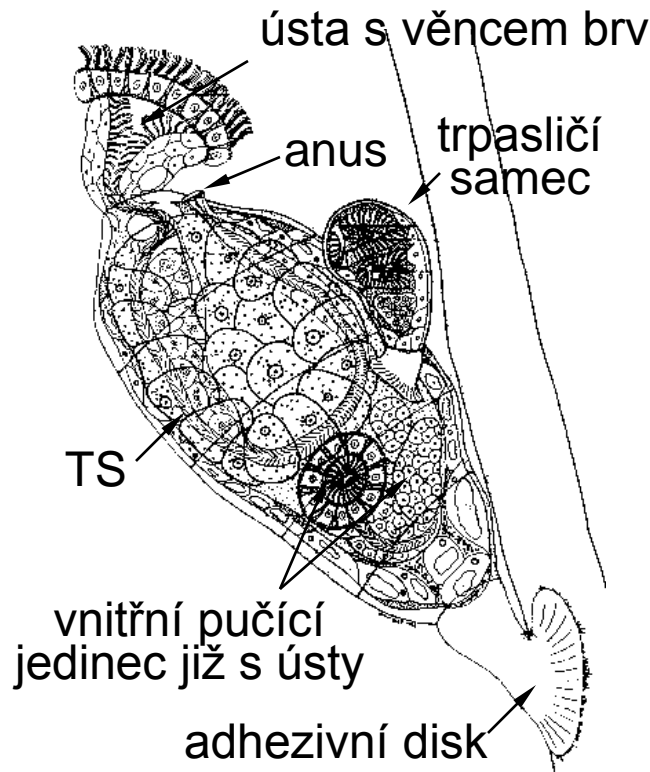
(=Cycliophorida)



- první zástupce - *Symbion pandora* - byl objeven v roce 1995, (název skupiny z řeckého *Cyclos* = kruh a *Phoros* = nésti, což se vztahuje k věnci brv kolem úst)
- je to epikomenzál přisedlý na ústních orgánech humrů, tělo je lahvicovité a dorůstá max. **0,35 mm**
- živočich byl objeven na příústních orgánech severského humra *Nephrops norvegicus*, u severní Evropy v Kattegatské úžině, dále pak na více místech podél švédského pobřeží. Existuje několik nejasných zmínek ze Španělska, Itálie a Brazílie. V září 2003 nalezen v Jaderském moři u Chorvatského pobřeží, poloostrov Istria na humrovi *Homarus gammarus*, (Igt. O. Nedvěd et kol., Č. Budějovice)
- další druh - *Symbion americanus* - popsán v r. 2006 ze S. Ameriky z humra *Homarus americanus*
- na fosilních členovcích rodu *Hesslandola* ze svrchního kambria byly pozorovány zvláštní přichycené útvary, které by pravděpodobně mohly být fosilními příbuznými druhu *Symbion*

Symbion pandora - tělní organizace

- dvoustranně symetrickí, orgány a tkáně ve více než dvou vrstvách (zárod. listech)
- kolem úst mají věnec brv na filtrování potravy, opačný konec těla nese adhezivní disk k uchycení na hostiteli
- mají **necoelomovou** tělní dutinu

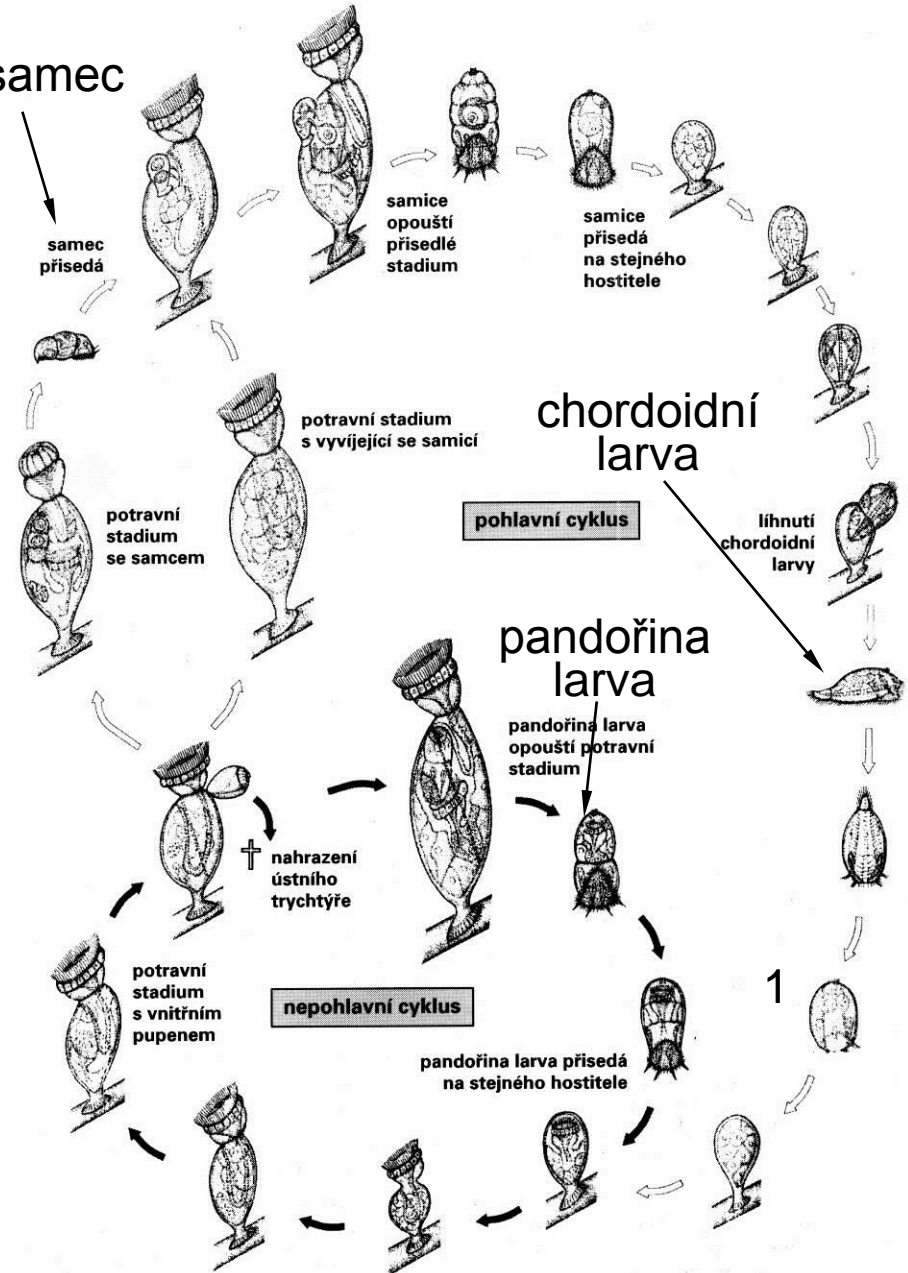


- NS: dobře vyvinutou s mozkem a zauzlinami
- TS: je ve tvaru písmene U, anus je v blízkosti úst
- potravní (nepohlavní) stádia produkují vnitřním pučením nové potravní jedince
- velmi složitý vývoj, kde se střídají pohlavní a nepohlavní stádia a dva typy larev

Symbion pandora - životní cyklus

- schéma hypotetického cyklu, z doby popisu, dnes jsou některé věci již upřesněny
- trpasličí samec **nevzniká** bezprostředně z potravního stádia, ale ze zárodečných pupenů uvnitř **pandořiny** larvy (= prometeova larva), která vzniká uvnitř potravního stádia
- uvnitř pandořiny larvy pučí většinou dva samci, jsou silně obrvení s vyvinutou NS, testes a peniální strukturou, ale nemají střevo
- ke kopulaci zpravidla dochází po uvolnění samice nebo poté

trpasličí samec



Symbion pandora - fylogenetické postavení

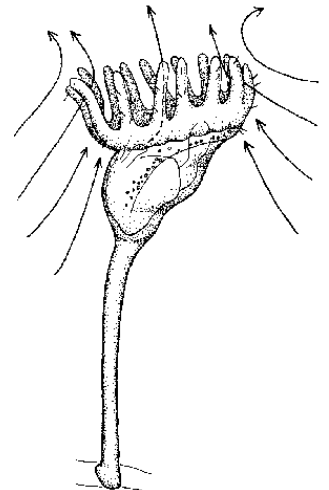
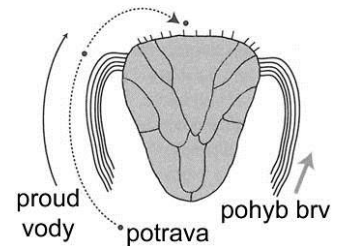
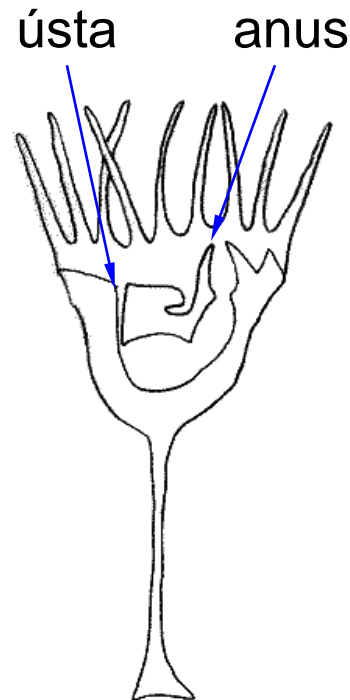
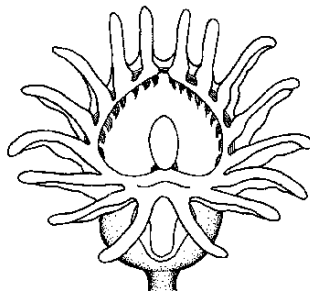
- 1995-1997: řazen do blízkosti mechovců (Ectoprocta) - podobný tvar trávicí soustavy, chordoidní larva je trochoforového typu
- 1998: sekvence 18S rRNA - **příbuzní vrtejšů a vířníků**, v klastrových analýzách sekvencí tvořili sesterskou skupinu k Syndermata a řadili se do blízkosti Gnathostomulida

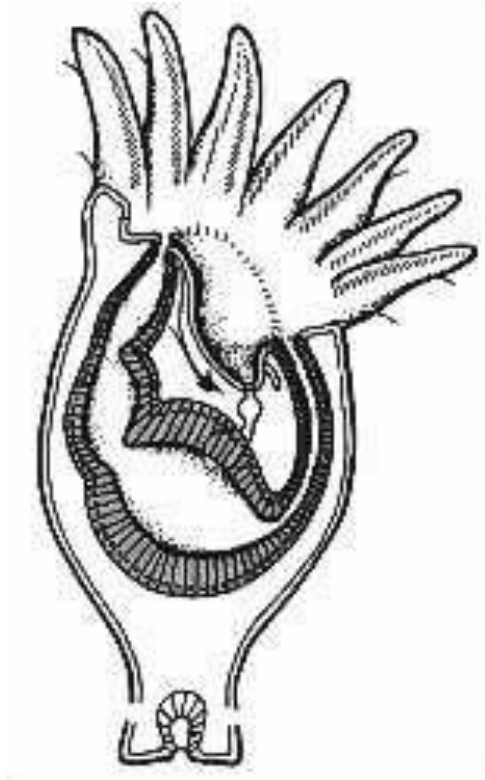


Homarus gammarus

Entoprocta (= Kamptozoa s.str.) - mechovnatci

- převážně mořští, většinou koloniální, přisedlí, do 1 mm
- na horním pólu těla je **věvec chapadélek** s řasinkovým epitelem pro vychytávání a posouvání potravy k ústům
- TS: ve tvaru “U” s ústy a řití vedle sebe na věnci chapadélek
- **célom není vytvořen**, mezi tkáněmi je systém cévních dutin
- množí se nepohlavně pučením a pohlavně za vzniku planktonní larvy
- celkově známo ca 170 druhů
- pozn.: morfologicky velmi podobní mechovcům (Ectoprocta), ale fylogeneticky patří mezi Platyzoa





Urnatella gracilis - mechovnatka jemná, žije v brakických i sladkých vodách, keříčkovité kolonie dosahují až 1 cm, byla zavečena do Evropy ze Severní Ameriky, 1995: poprvé zjištěna ve slovenské části řeky Moravy, 2015: poprvé v ČR v Labi



Ectoprocta**Entoprocta****Phoronida****„Brachiopoda“****Pterobranchia**

prvoústí

| druhoústí

mořští i sladko.
koloniální| většinou mořští
| vět. koloniální| mořští
| vět. soliterní| mořští
| soliterní| mořští
| koloniálnícystid a polypid
célom, souvislý| zoidi nazí
| bez céloму| chitinové rourky
|

| schránky

| bílkovinné rourky

célom + tělní archimerie

ústa uvnitř lofoforu

| ústa vně

potrava posouvána k ústům po vnitřní straně chapadel

| po vnější

řit' mimo lofofor

| řit' uvnitř

řit' mimo lofofor

gemulace

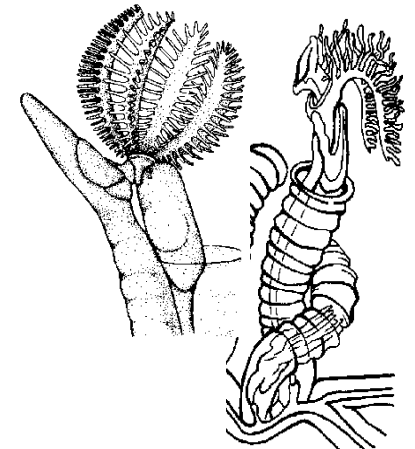
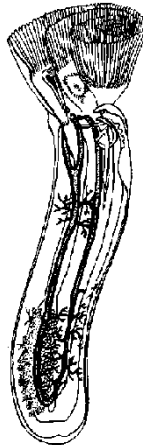
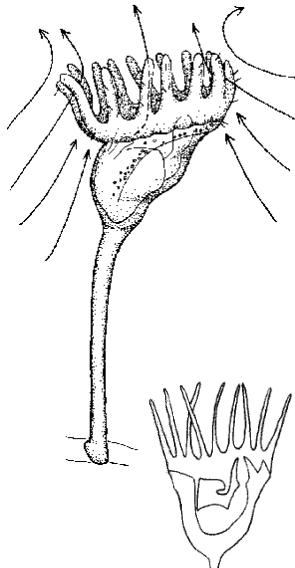
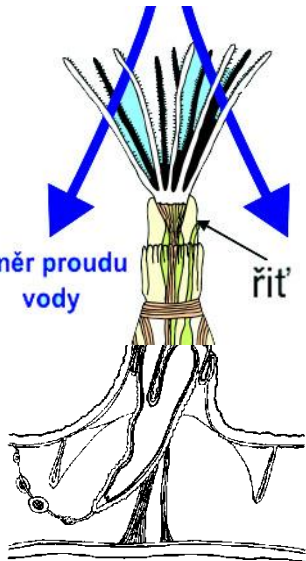
bez klidových stádií

proudění dolů

| proudění nahoru

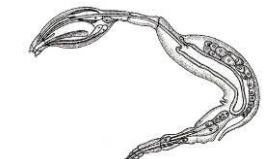
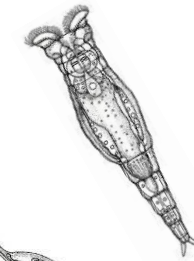
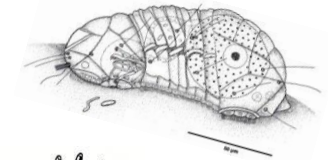
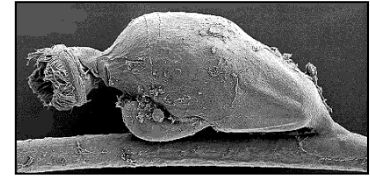
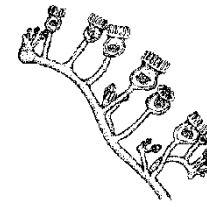
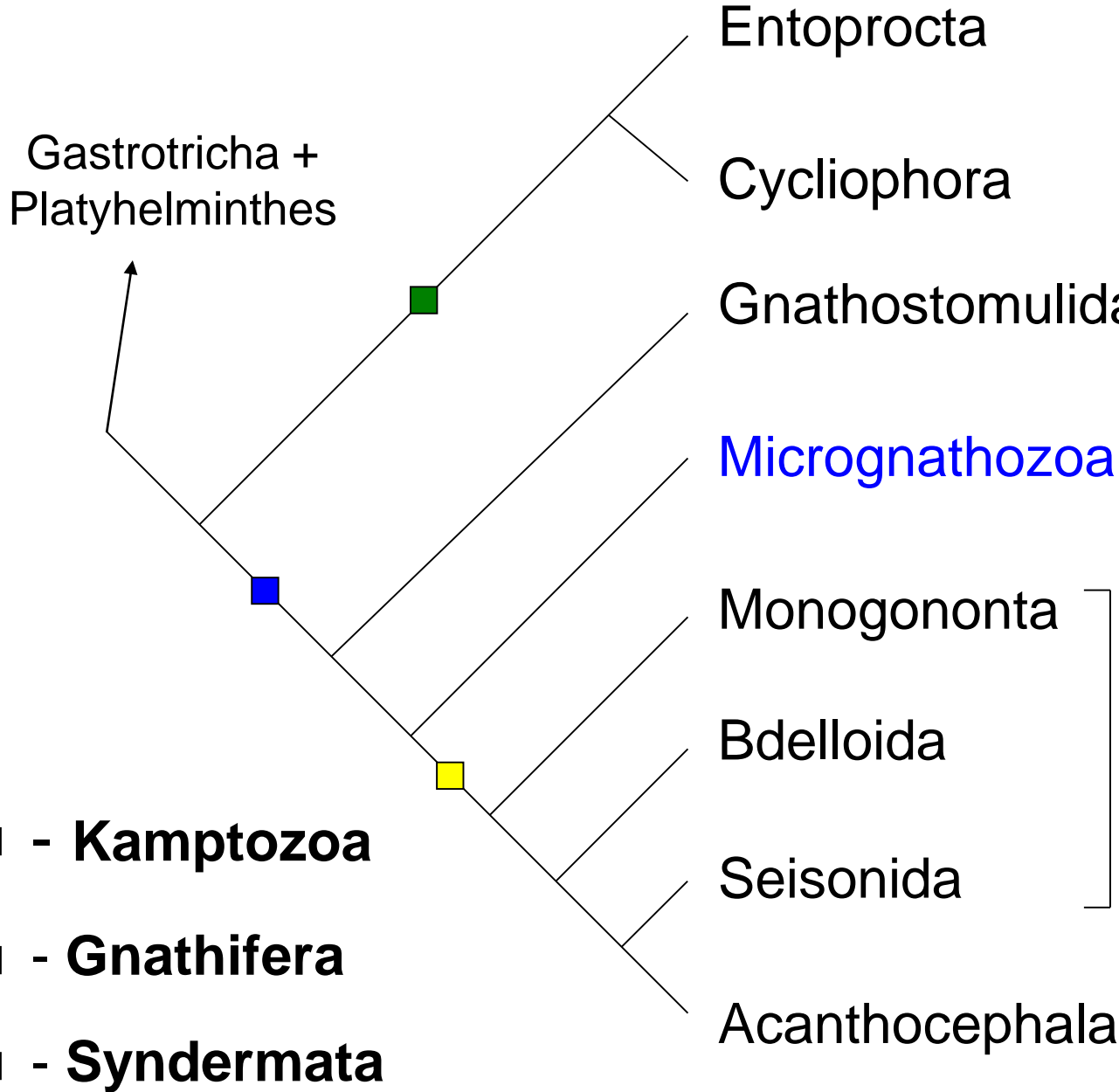
směr proudění viz Ectoprocta

| viz Entoprocta



Kamptozoa + Gnathifera

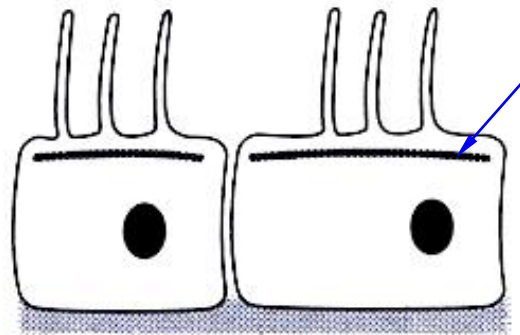
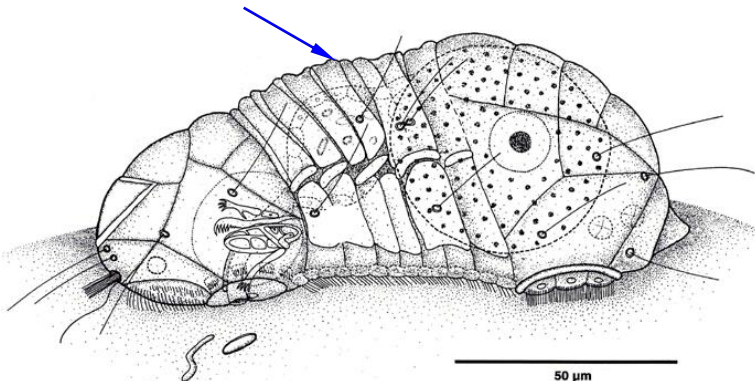
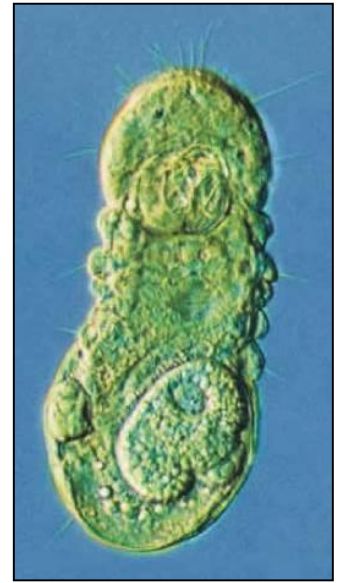
fylogeneze



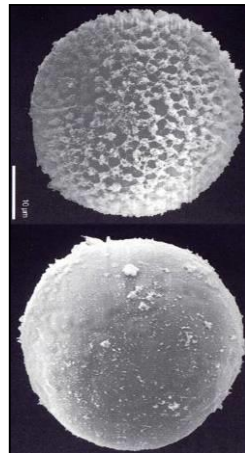
„Rotifera“

Micrognathozoa - oknozubky

- první zástupce *Limnognathia maerski* byl objeven v r. 1994 a popsán v r. 2000! (Kristensen et Funch)
- nalezen byl v mechových polštářích chladného pramene Isunngua v Kvandalenském údolí na ostrově Disko u západního Grónska
- jedná se jednoho z nejmenších mnohobuněčných živočichů, dorůstají délky 0,105-0,152 mm, (proto Micrognathozoa, nikoliv Micrognathozoa - čelist je nápadně velká)
- tělo je kryto hřbetními a postranními destičkami = pokožka vyztužená nitrobuněčným skeletem (nejde tedy o vnější vyloučeninu pokožky jako kutikula členovců)

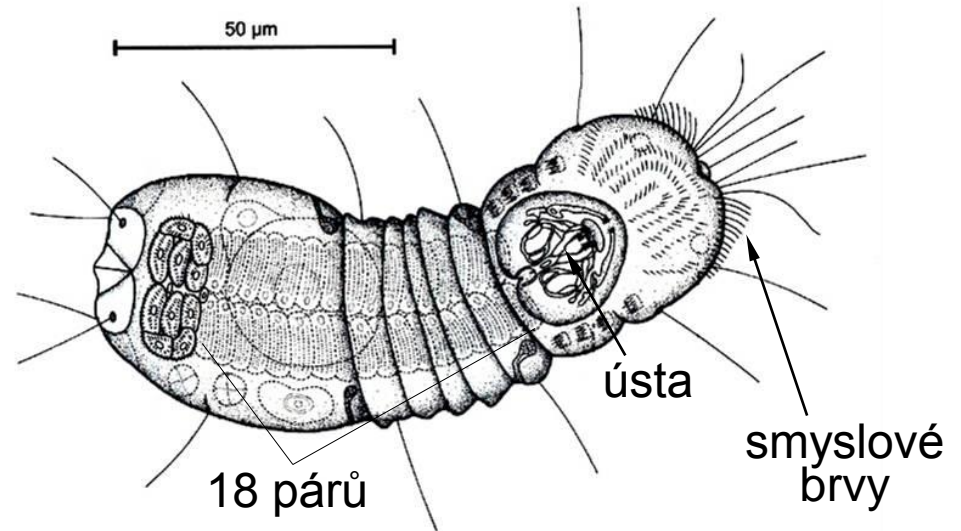
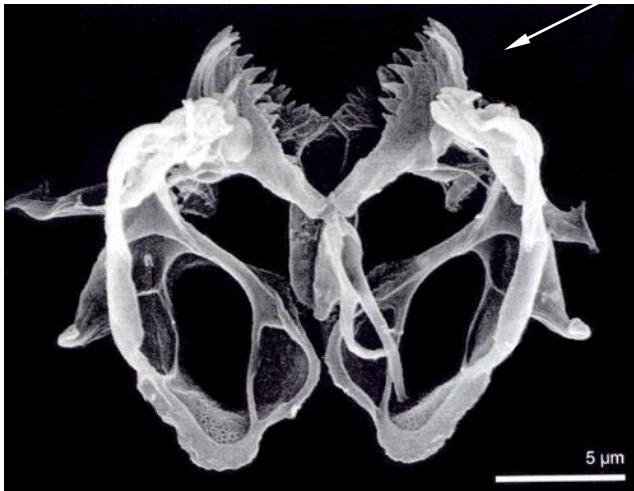


vajíčka



Limnognathia maerski - tělní organizace

- břišní strana kryta obrvenou pokožkou s 18 páry ciliofórů - buňky vybavené 4 řadami složených bičíků - hlavní pohybový aparát
- charakteristický je velmi složitý čelistní aparát v hltanu, složený z mnoha kutikulárních kusadel

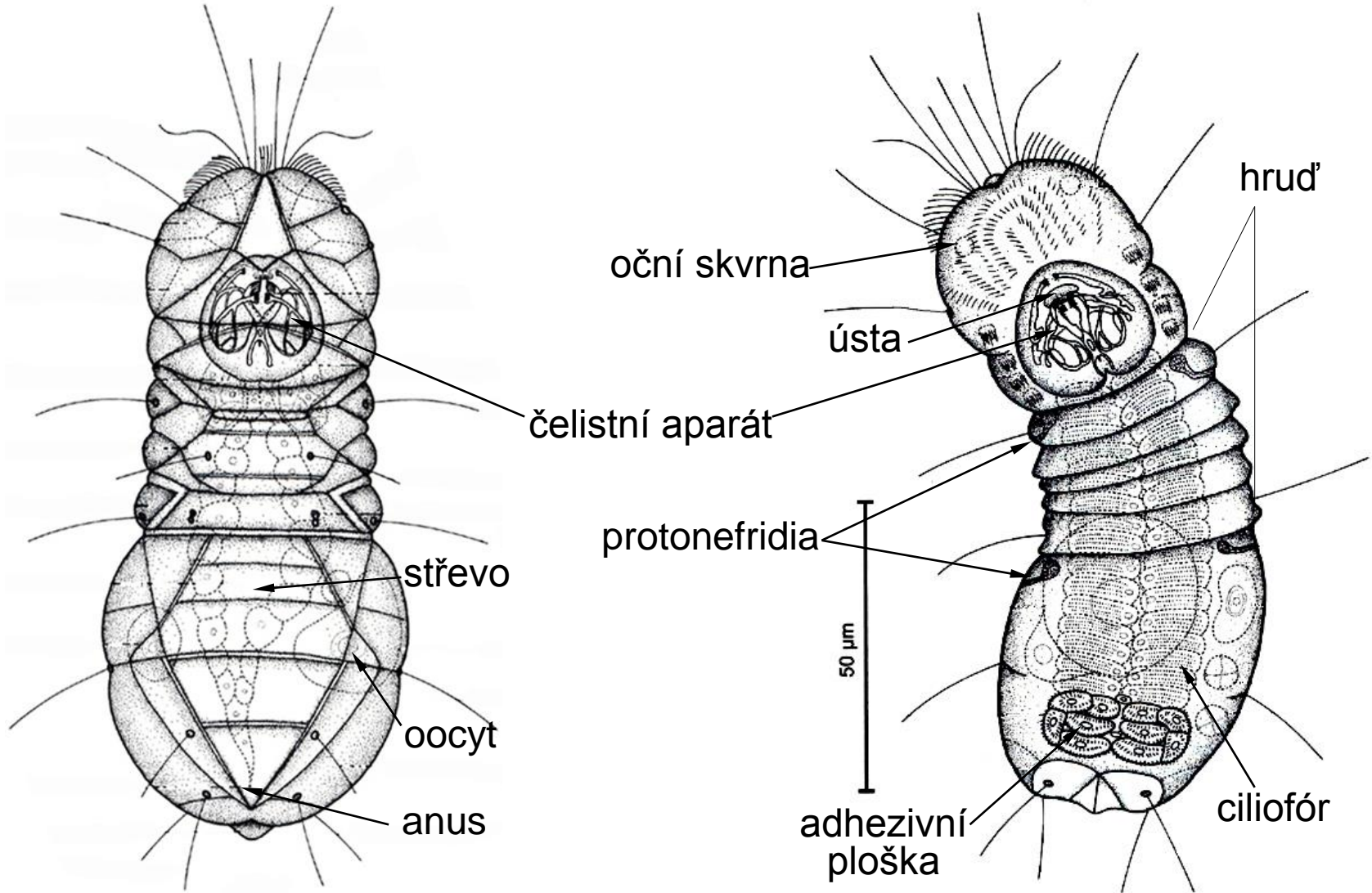


- VS: 2 páry protonefridií
- seškrabávají nárosty z mechových polštářů (baktérie, sinice, rozsivky) oscilací hlavy ze strany na stranu
- TS: permanentní řitní otvor chybí - jako Gnathostomulida
- PS: původně nalezeny jen samice, jsou **proterandriční hermafroditi** - samčí žlázy po dozrání mizí

Limnognathia maerski - tělní organizace

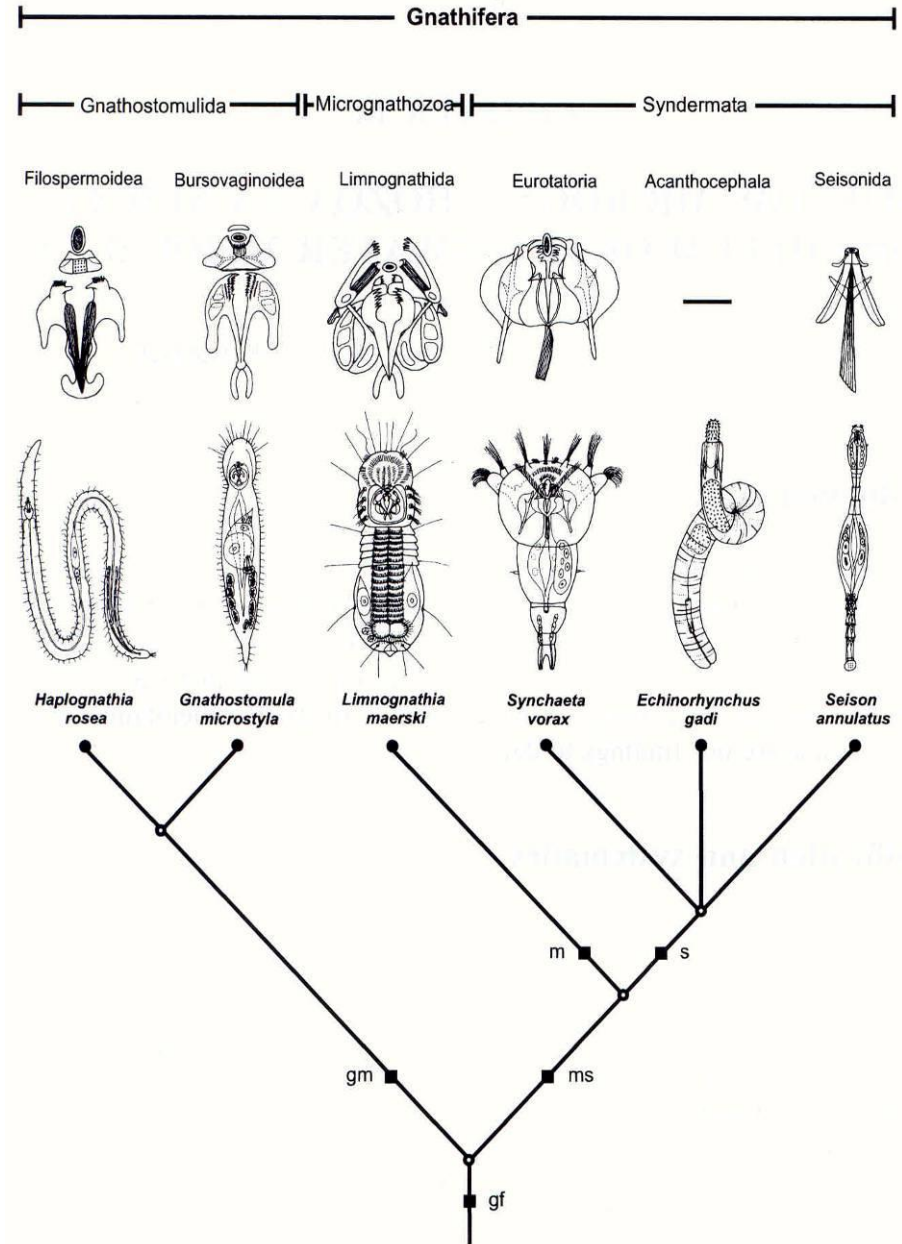
Dorsální pohled

Ventrální pohled



Limnognathia maerski - fylogenetické postavení

- Micrognathozoa jsou prvoústí, bilaterálně symetriční a blízce příbuzní skupinám Gnathostomulida, Acanthocephala a Rotifera, které tvořící monofylum Gnathifera (kmen)
- *L. maerski* je geneticky více příbuzná Rotifera než Gnathostomulida (homologickou strukturou je složitý čelistní aparát složený z trubičkovitých elementů)
- od vířníků se liší pokožkou tvořenou normálními epidermálními buňkami nikoliv mnohojaderným syncytiem



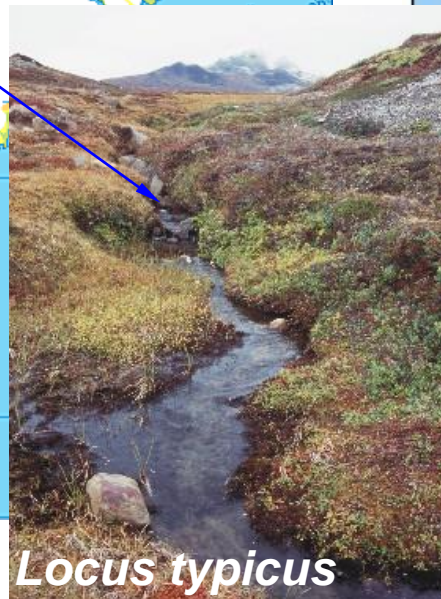
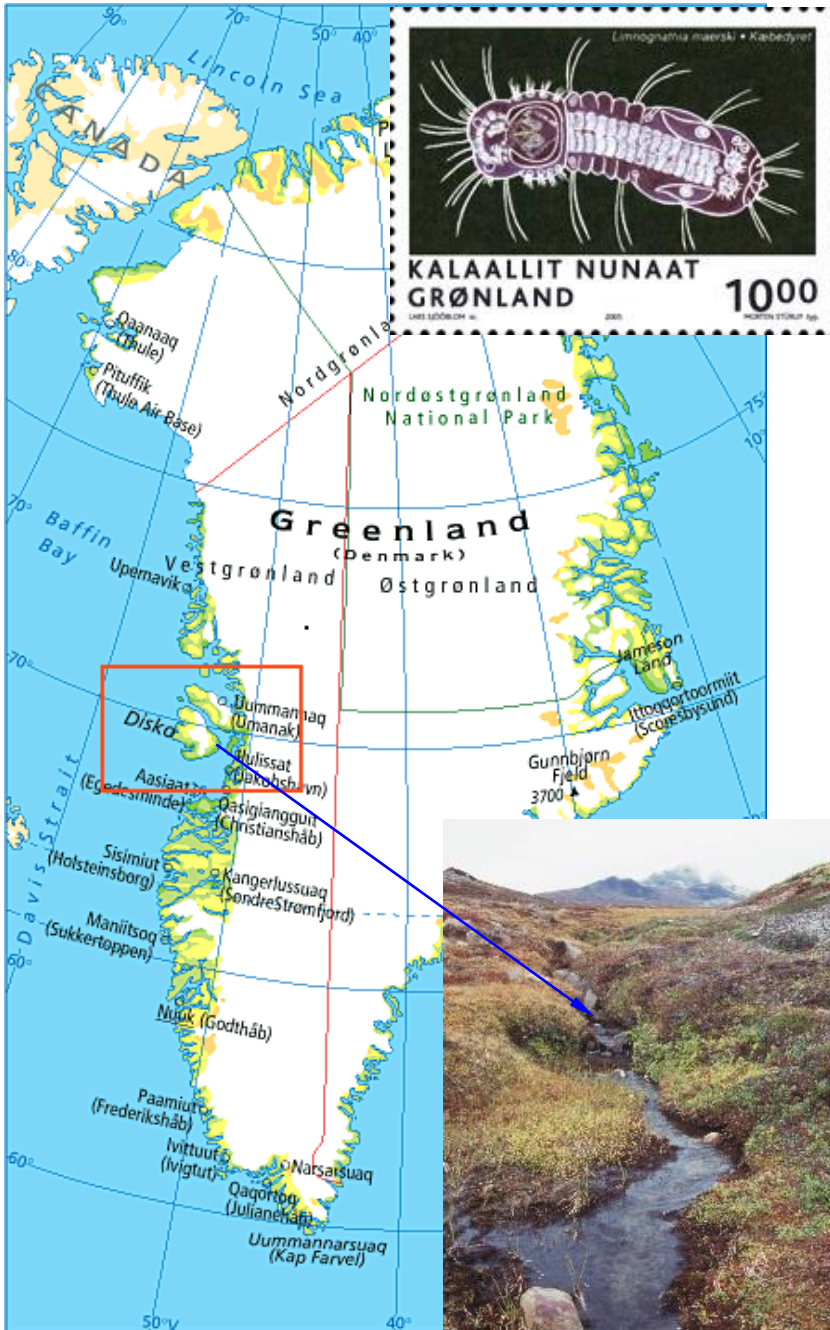
Limnognathia maerski - doplňující informace

- Výskyt je záhada?
 - pramen je velmi mladý (ještě v posledním glaciálu byl ostrov pod 100 m vrstvou ledu)
 - mořský původ? - zbývající fauna pramene je čistě sladkovodní
 - špatná schopnost migrace - nepřežívá anhydrobiózu (tj. přežít bez vody, např. v anabióze)
- poprvé byl tento živočich sbírám mnohem dříve a publikován např. jako „New Group A“, ve sbírkách byl nalezen materiál z roku 1979 z druhé lokality (také ostrov Disko), prověřováno bylo mnoho pramenů až po Japonsko - bez výsledku
- 2002: publikována další lokalita - tentokrát ostrovy Crozet v subantarktidě
- tento druhý nález ukazuje (stejně jako molekulární studie), že se jedná o velmi staré organismy, minimálně s druhohor - výskyt na obou pólech



Známé nálezy *Limnognathia maerski* ostrov Disko a ostrovy Crozet

http://www.zmuc.dk/InverWeb/Dyr/Limnognathia/Finding_UK.htm

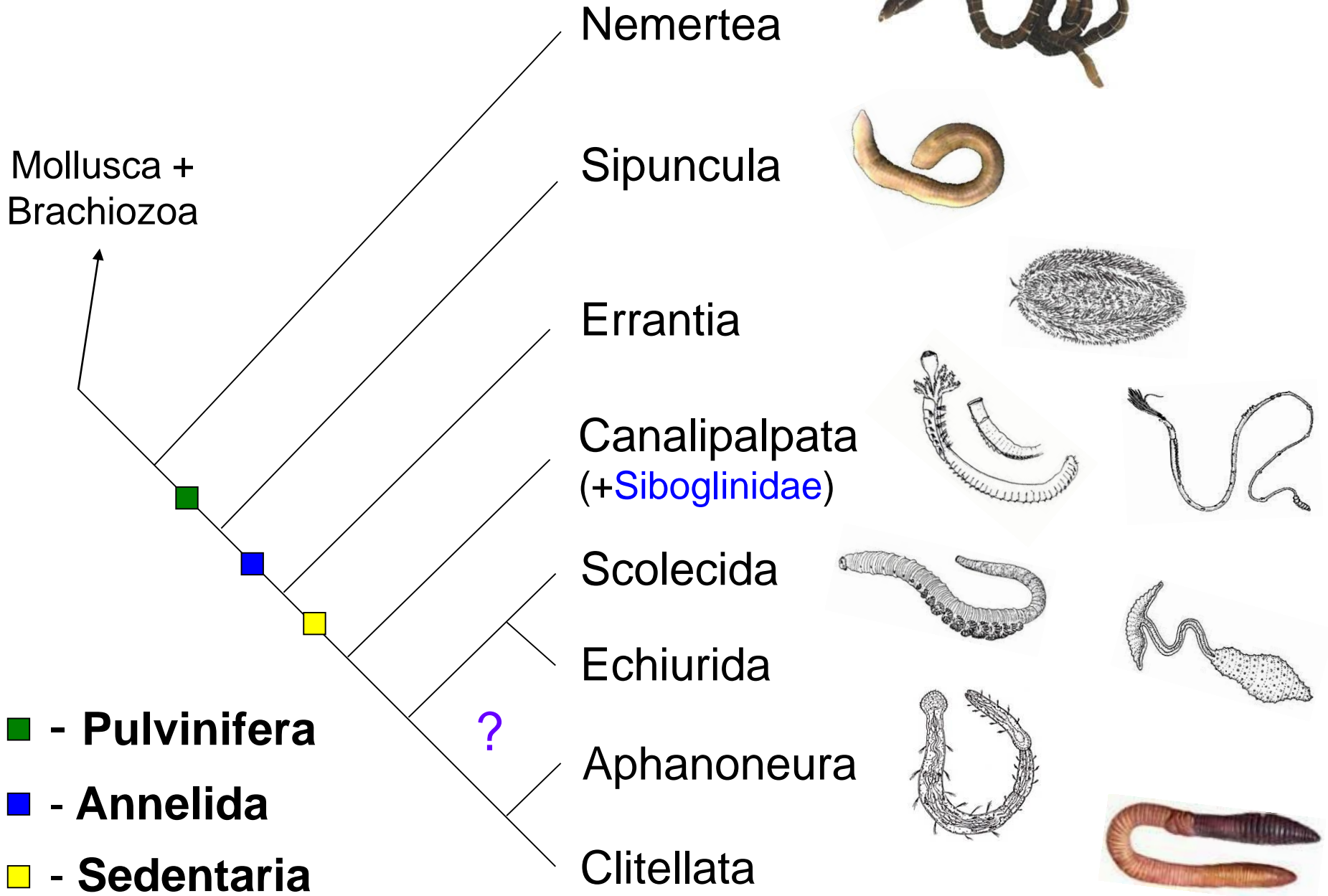


Locus typicus



Nemertea + Pulvinifera

fylogeneze



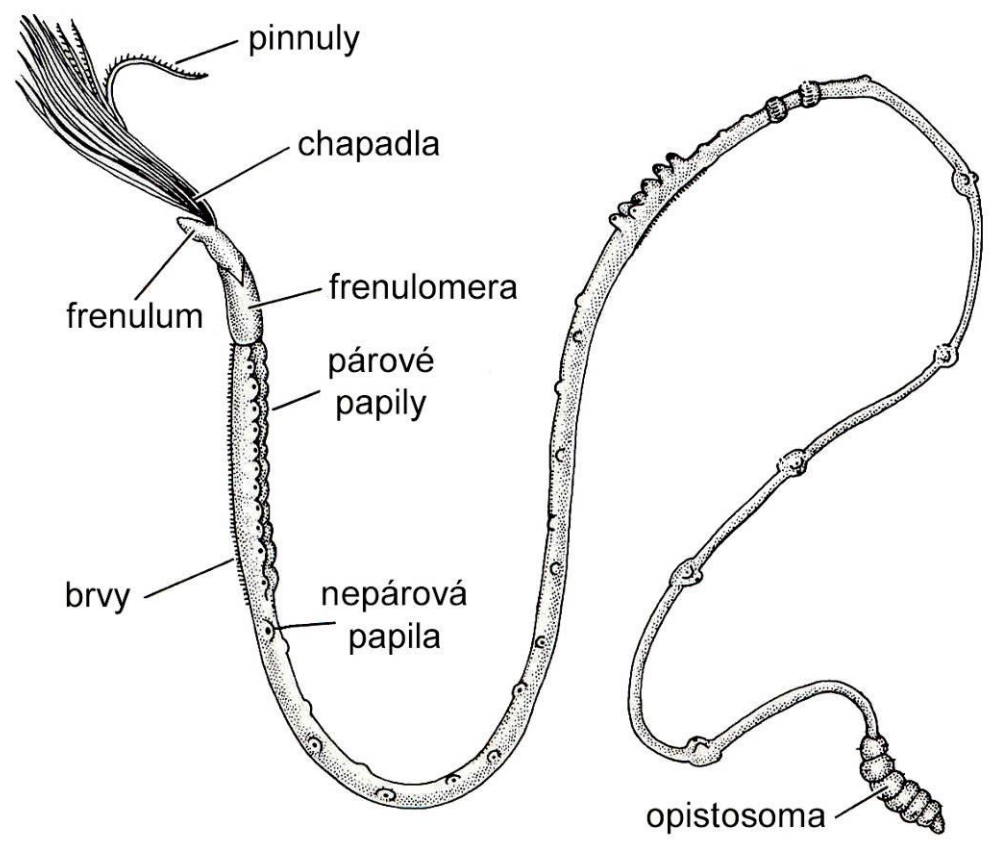
Siboglinidae - pogonofory

(= Pogonophora - bradatice)

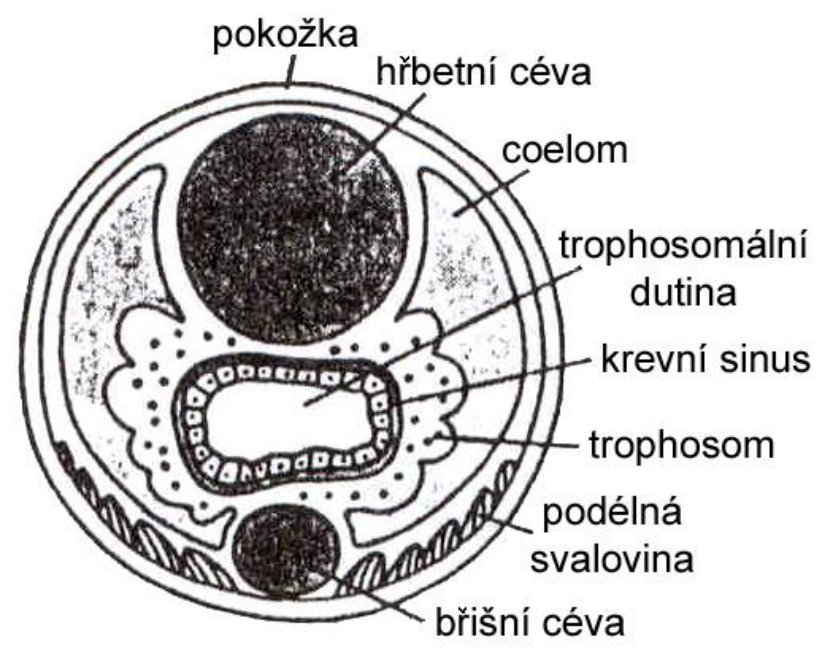
- mořští kroužkovci, v hloubkách několika set až tisíc metrů, v oblastech s vysokými koncentracemi sirných sloučenin a metanu
- dlouhé tenké tělo v **chitinoproteinových rourkách**
- 3 tělní oddíly, přední = prostomium + peristomium nese mnoho chapadel (peristomiální palpy - dýchací fce), druhý = první trupový článek - extrémně prodloužený, třetí (opistosoma) = ostatní segmenty + pygidium
- CS: uzavřená se srdcem, VS a NS - typický kroužkovec
- TS: pouze u larev (obrvené), v dospělosti je na jejím místě **trofom** = endodermální buňky naplněné edosymbiotickými, většinou chemoautotrofními bakteriemi
- známo okolo 100 druhů, další jsou popisovány

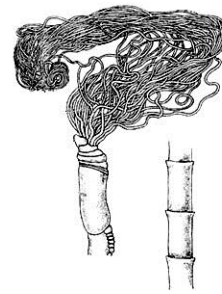
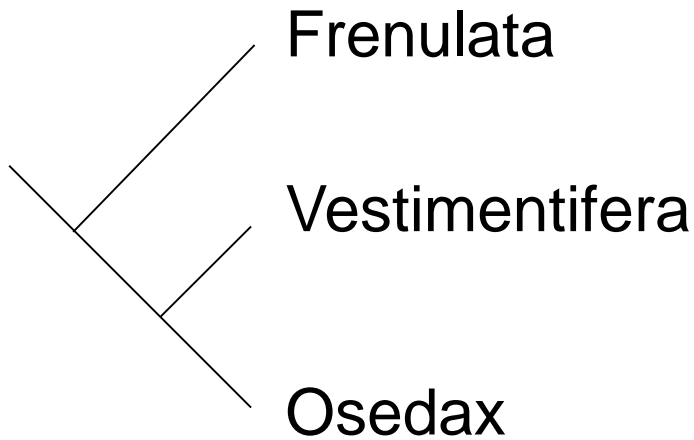


pogonofory - stavba těla



segmentované a nese štětiny = kroužkovec





Frenulata - vláknonošci

- velmi tenké tělo do 50 cm, šířka 0,1 až několik mm
- v předu postranní lišty (frenulum) na zachycení v trubičce
- chapadla v počtu 1-200
- trofozom **slabě** vyvinutý



Polybrachia sp.

Vestimentifera - trubicovci

- tělo větší, chapadel více a krytá chlopnovitým obturakulem
- postranní lišty vpředu křídlovité (vestmentum)
- trofozom **silně** vyvinutý

Riftia pachyptila

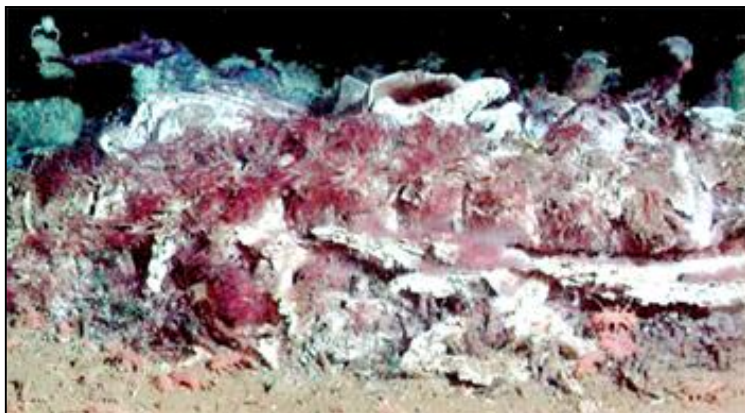
Galapážský rift (2,5 km), u horkých sirných vývěrů, 150 cm



Lamellibrachia sp. - Mexický záliv, hloubka okolo 1 km, u chladných solných jezer na vývěrech metanu z ropných ložisek, délky do 3 m, dožívá se až 250 let!

Osedax - kostižerky

- objeveny roku 2004, doposud 5 druhů
- nesegmentované samice v jejichž rourkách žijí po stovkách miniaturní samečci (0,2 mm)
- samice postrádají střevo i trofozom, ale v zadní části je pokožkový vak naplněný symbiotickými bakteriemi
- symbionti jsou úplně jiní než u jiných skupin, jsou heterotrofní - energii získávají degradací tuků
- kostižerky osidlují kostry uhynulých velryb!

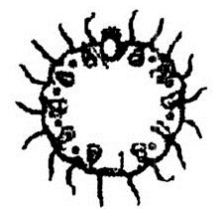
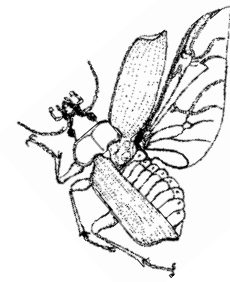
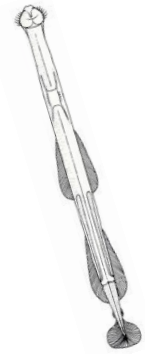
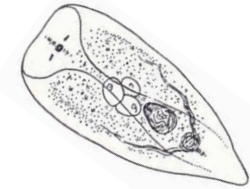
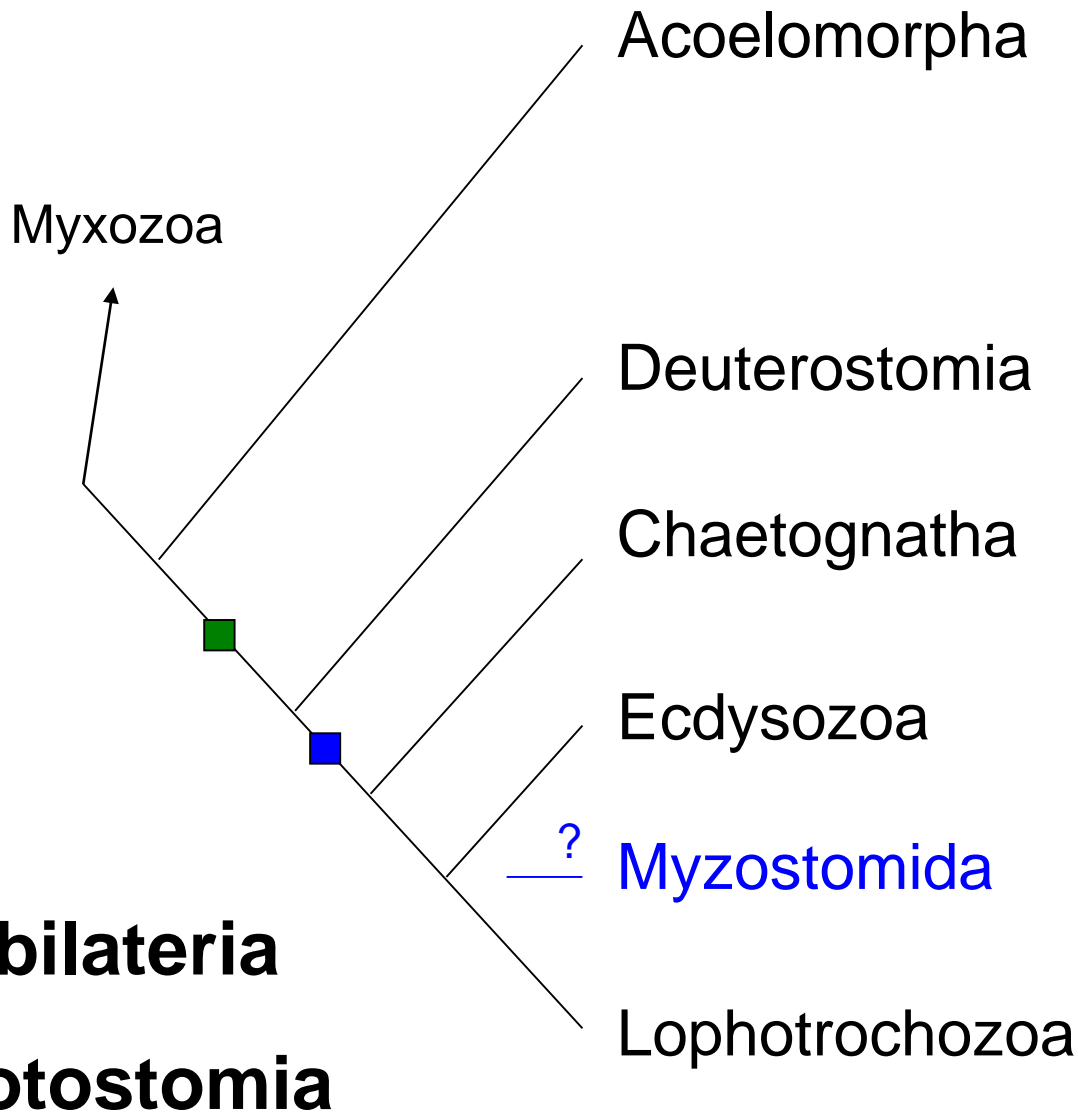


Osedax frankpressi
pobřeží Kalifornie,
samice do 5 cm

kostra velryby na
mořském dně



Bilateria (= Triploblastica)

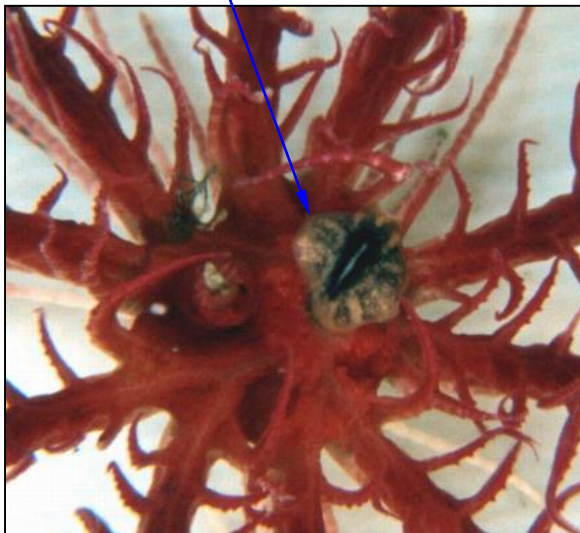


Myzostomida - lilijicovci

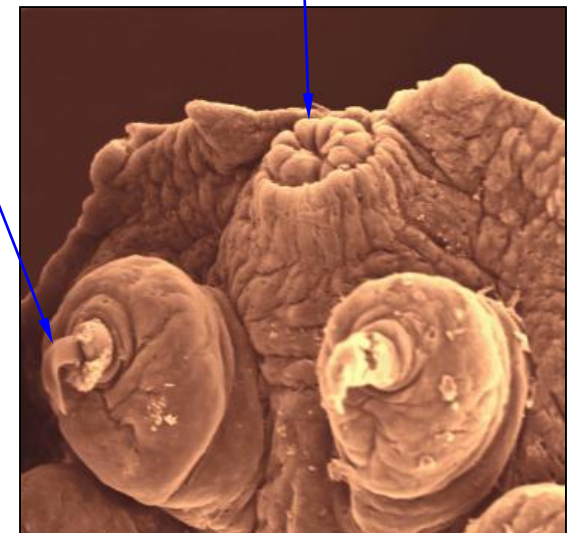
- výlučně mořská skupina; považováni za motolice, pak dlouho řazeni mezi kroužkovce, dnešní stav: více příbuzní ploštěncům
- jsou epikomenzálové a ekto- i endoparazité hvězdic, hadic a nejčastěji lilijic, známo 150 druhů řazených do 7 čeledí
- velikost zploštělého a oválného těla vzácně překračuje 5 mm
- na spodní straně 5 párů parapodií s háčky - pohyb



vlastní jedinec ukrytý v cystě

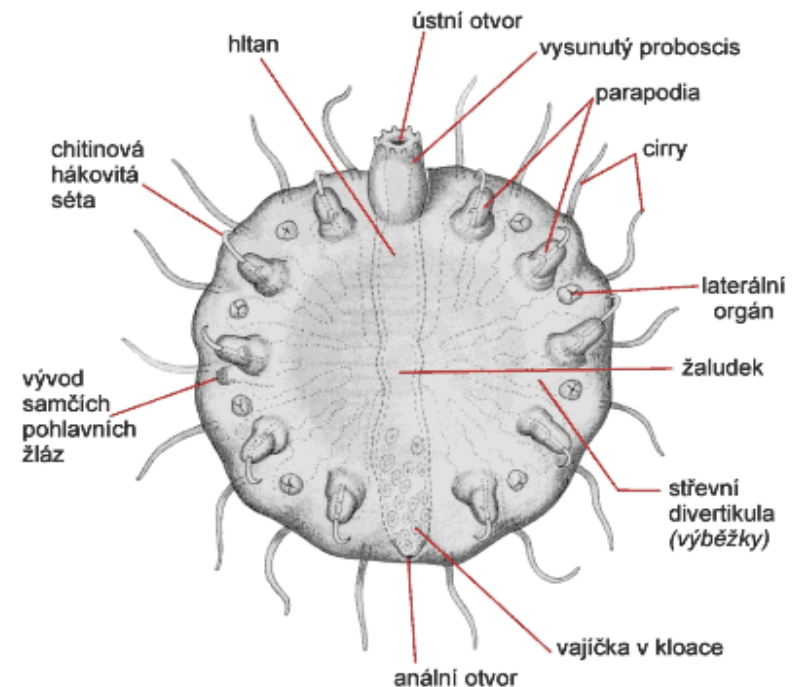


ústní přísavka



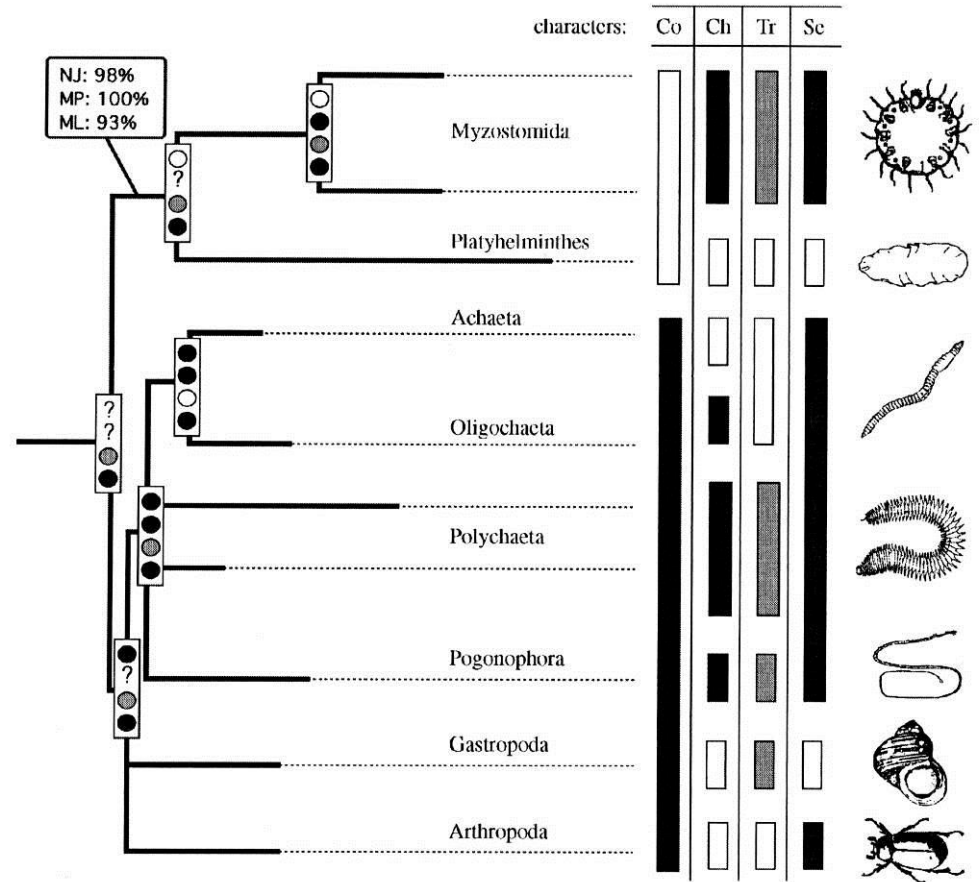
Lilijicovci - tělní organizace

- bilaterálně symetriční, 3 zárodečné listy, celom? - jistě redukován a nesegmentován, tělo s náznaky článkování (kroužkovec)
- okraje těla s cirry, parapodia vyztužena štětinou (aciculum), pokožka pokryta bičíky
- TS: střevo se slepými výběžky, hltan vysunovatelný a savý (myzostoma = savá ústa), ujidají potravu hostitelům a někdy sají i přímo je
- postrádají: dýchací a oběhovou soustavu, ? nervovou s.
- VS: párové nefridie po stranách těla s vývodem do kloaky
- smysly: laterální orgán - 4 páry mezi panožkami, vypadají jako přísavky
- PS: hermafrodité + malí samci (?), oplození vnitřní, **spermie s vlečným bičíkem!**, vývoj přes volně plovoucí obrvenou larvu typu trochofory kroužkoveců
- známí jako fosilní cysty na lilijicích již z ordoviku



Myzostomida - kam s nimi

- 1987: blízce příbuzní vrtejšům (Acanthocephala)
- 1997: je to skupina mnohoštětinatců (Polychaeta)
- 1998: patří mezi Trochozoa, ale mimo Annelida
- 2000: nejsou to kroužkovci, naopak jsou mnohem více příbuzní ploštěncům (Platyhelminthes) než kterékoliv skupině trochozoí
- ? samostatný kmen



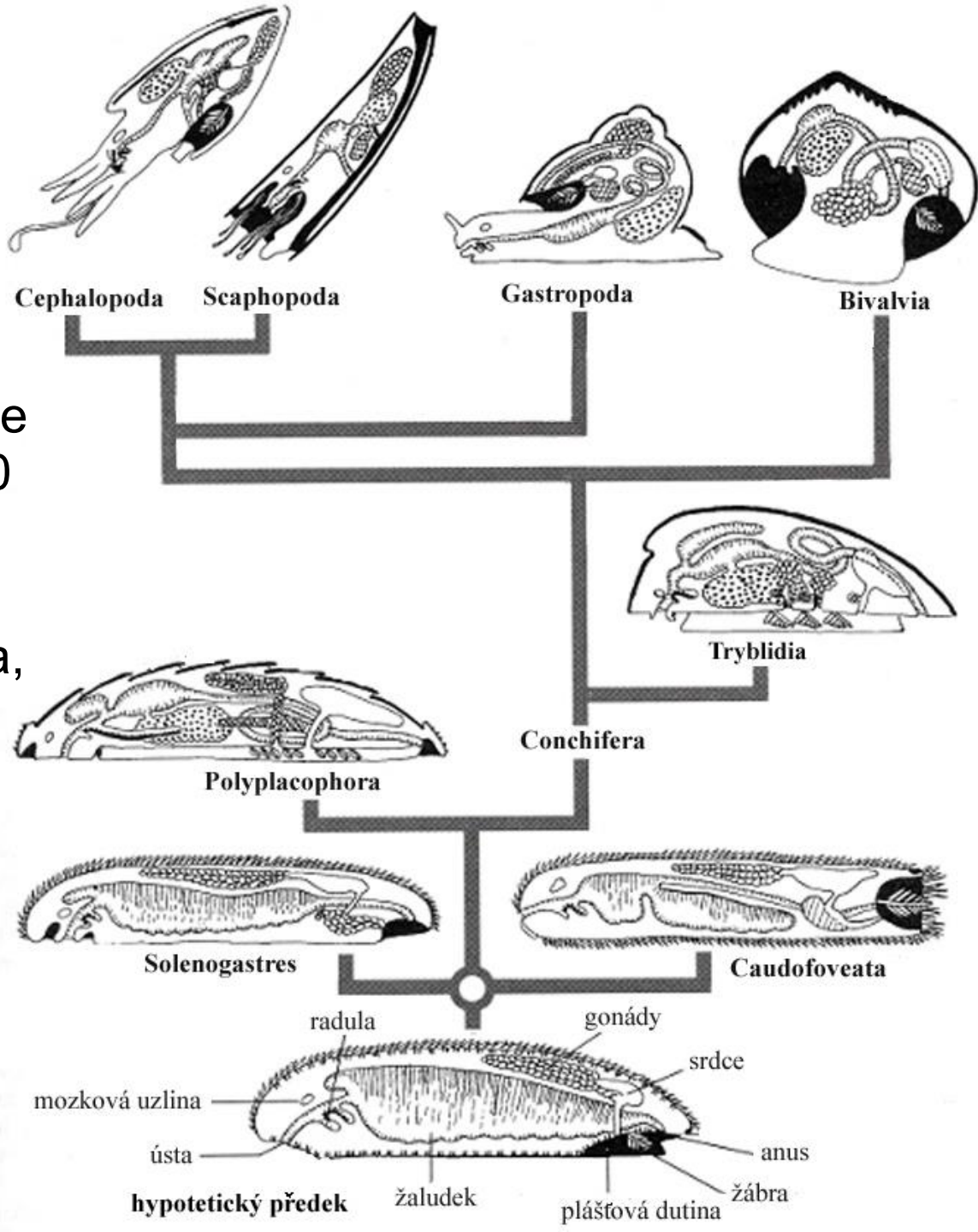
Eeckhaut I. et al. (2000)

měkkýši - fylogeneze

měkkýši jsou druhým druhově nejpočetnějším živočišným kmenem (po členovcích)

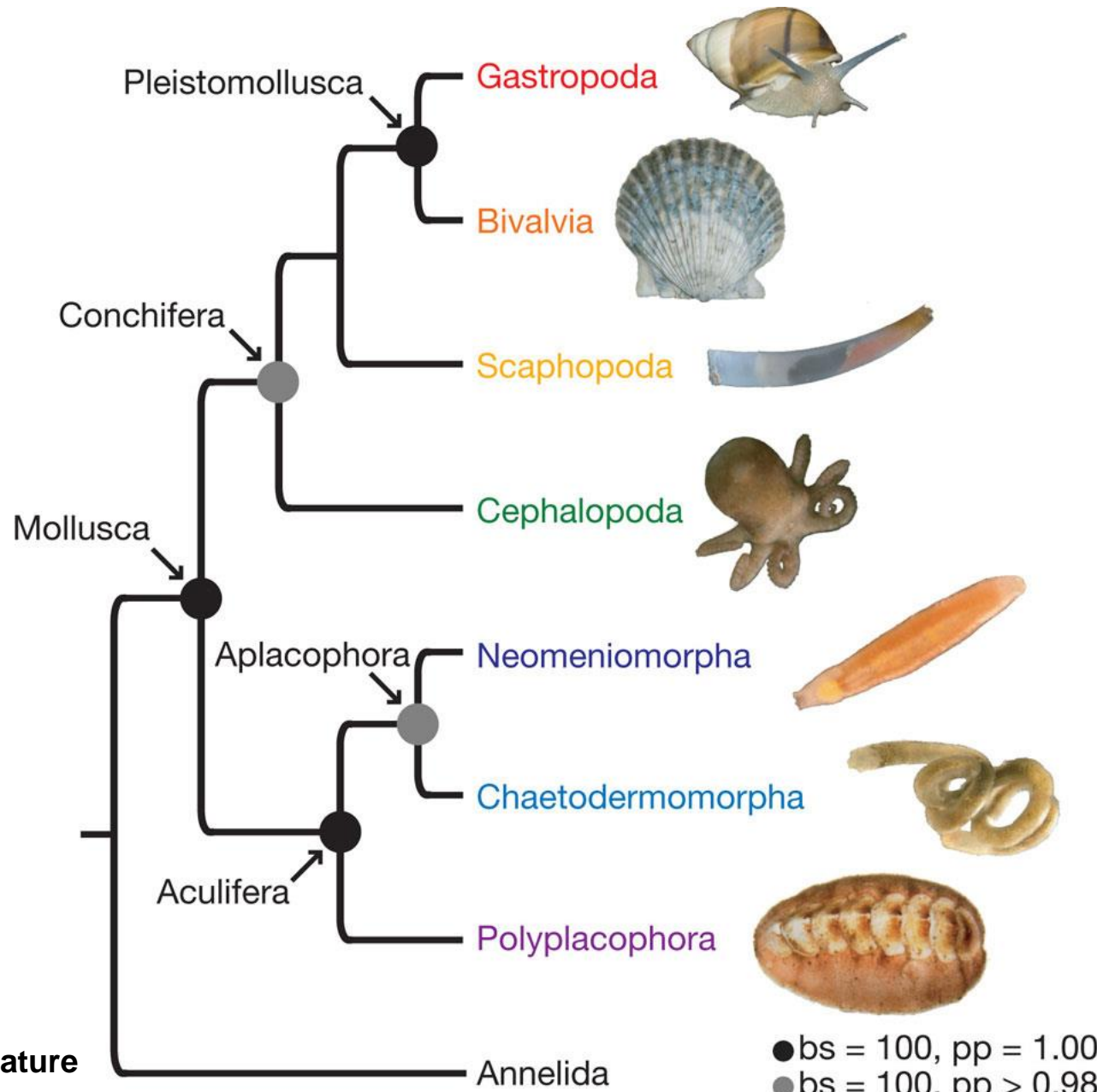
v současnosti je známo více než 100 000 recentních (80 % tvoří plži) a 35 000 fosilních druhů

fosilní známí už od kambria, často stratigraficky velmi významní



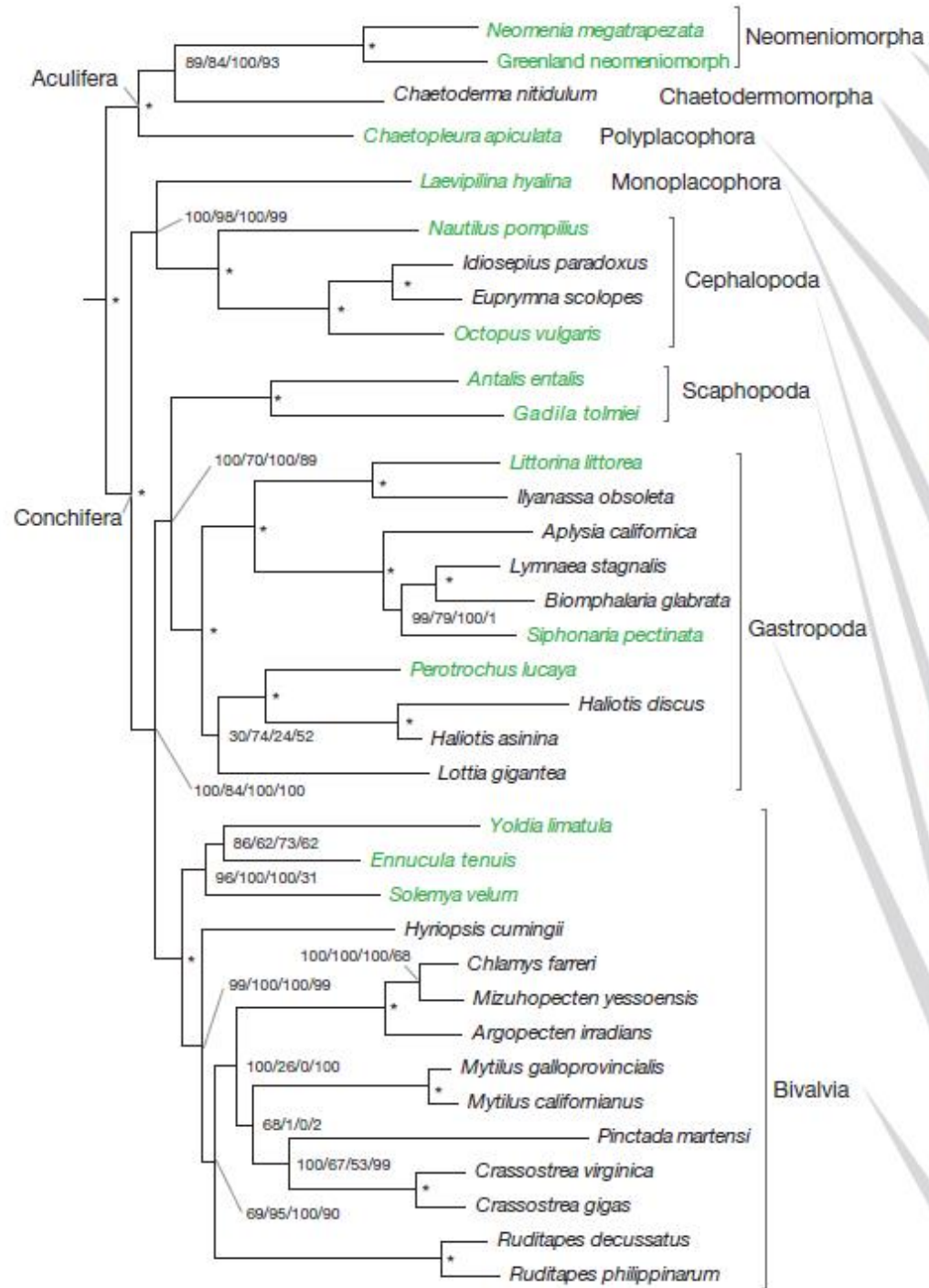
Základní fylogeneze měkkýšů

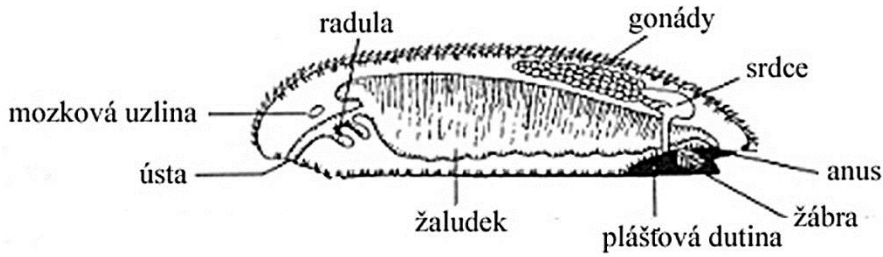
- Poslední analýza – současný názor
- Chybí Monoplacophora – asi sesterská k Polyplacophora (= Serialia)



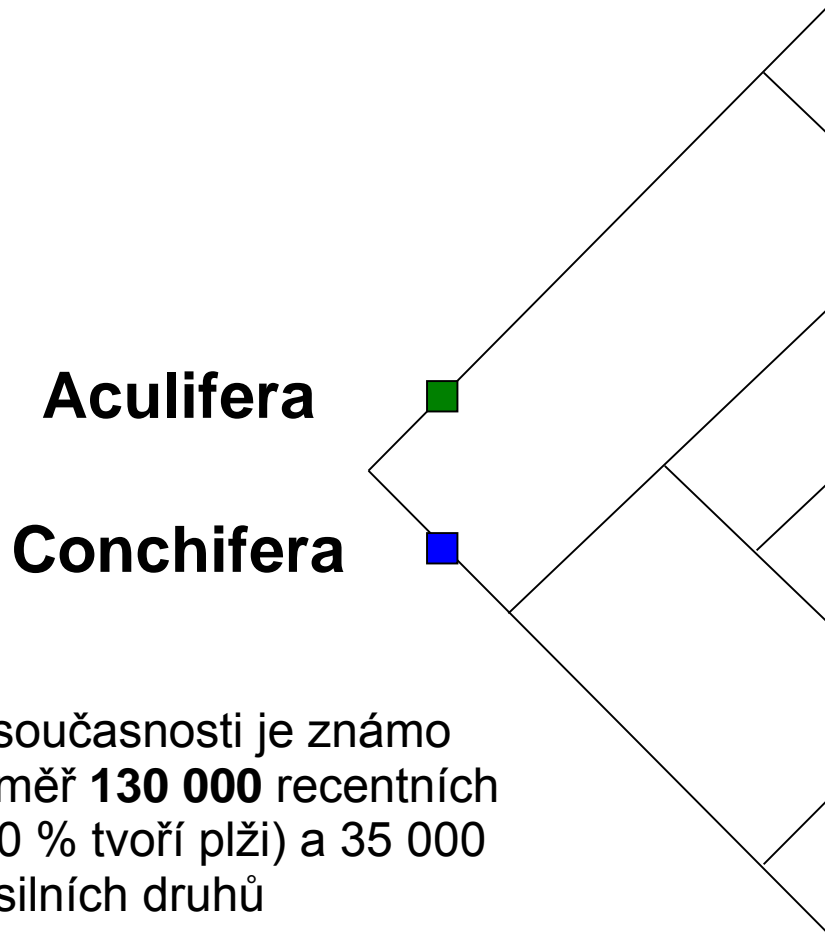
Vše jinak?

- prosinec 2011, všechny skupiny zahrnuty
- výsledek „nehezký“





hypotetický předek



Aplacophora

Polyplacophora

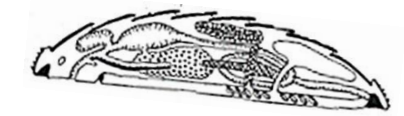
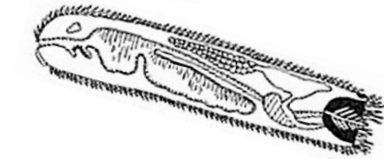
Bivalvia

Gastropoda

Scaphopoda

Monoplacophora

Cephalopoda



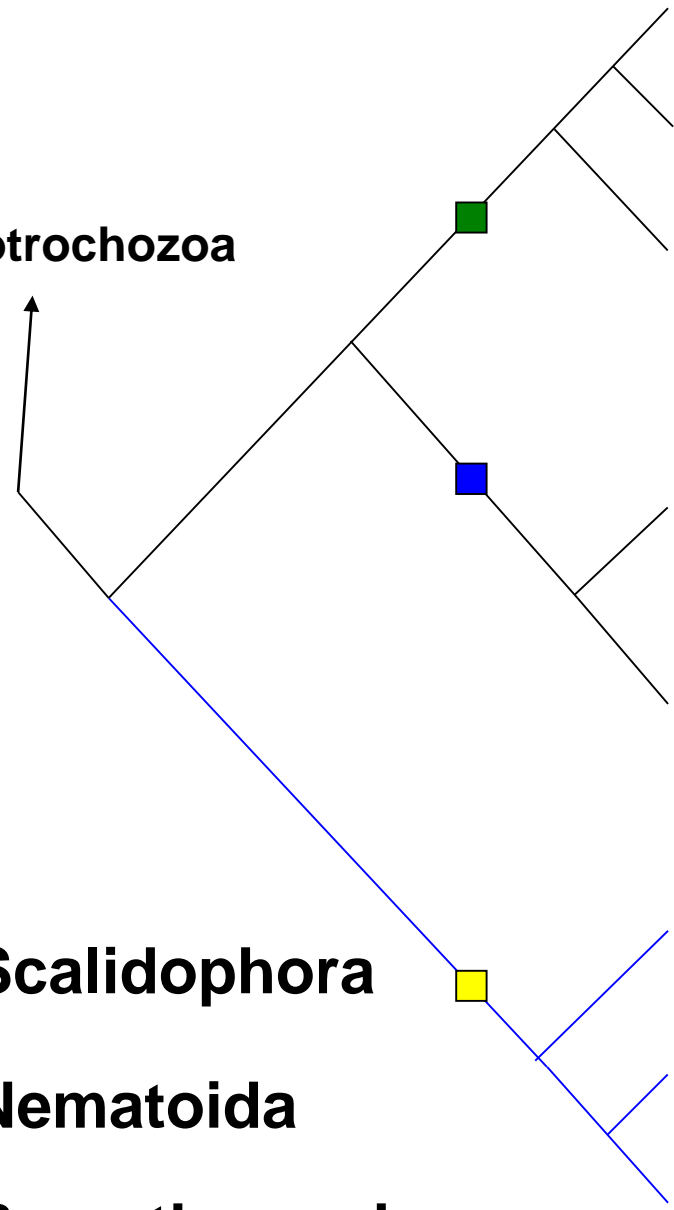
v současnosti je známo téměř **130 000** recentních (80 % tvoří plži) a 35 000 fosilních druhů

fosilní známí už od kambria, často stratigraficky velmi významní



Ecdysozoa

Lophotrochozoa

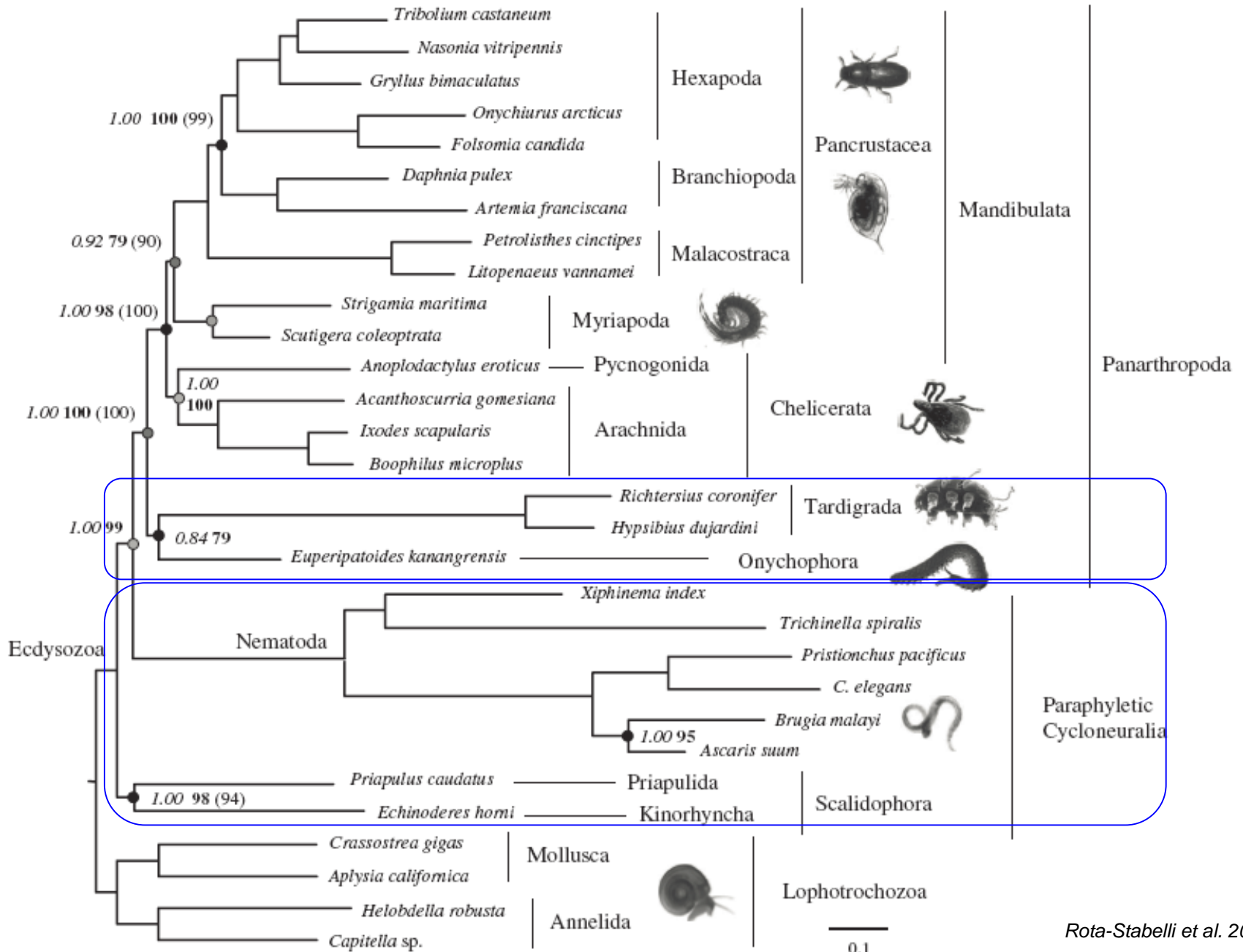


- - Scalidophora
- - Nematoida
- - Panarthropoda

- Priapula
- Loricifera
- Kinorhyncha
- Nematomorpha
- Nematoda
- Onychophora
- Tardigrada
- Arthropoda



Arthropoda



Arthropoda

1 240 000 spp.

Tardigrada

Pycnogonida

Xiphosura

Arachnida

Chilopoda

Symphyla

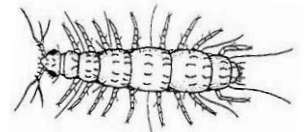
Diplopoda

Pauropoda

Pancrustacea

„Cheliceriformes“

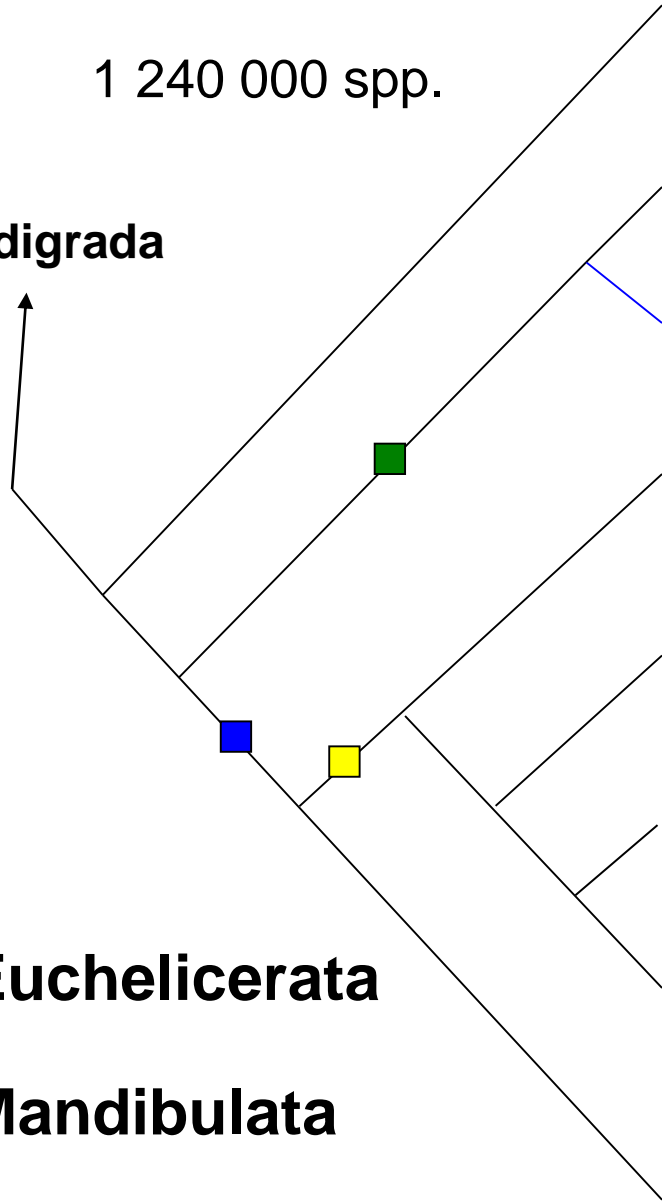
fylogeneze



■ - Euchelicerata

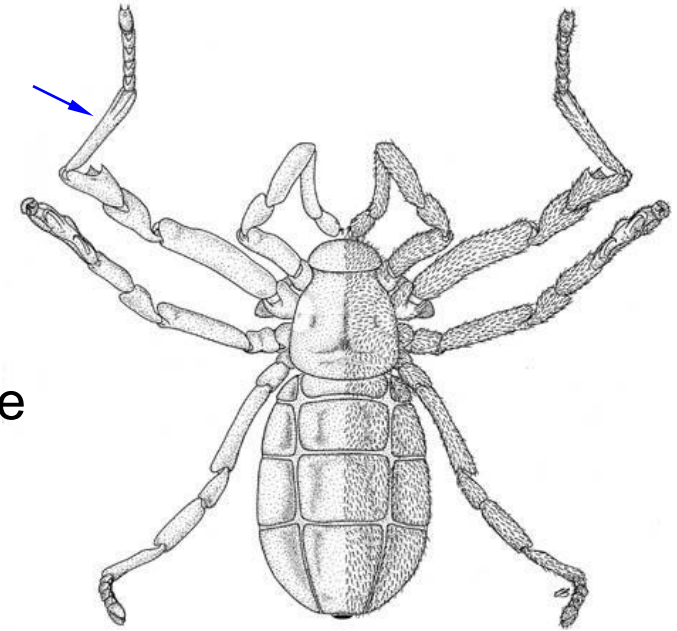
■ - Mandibulata

■ - Myriapoda



Ricinulei - roztočovci

- drobní, velikost 5-10 mm
- slepí, půdní, se tlustými končetinami
- specifickým znakem je „kápě“ (**cucullus**) – při vytažení kryje ústa a chelicery
- druhý pár končetin prodloužený – smyslová fce
- loví drobné členovce v listovém opadu tropických lesů nebo v jeskynních
- tropy záp. Afriky a již. Ameriky, ca 75 druhů



Ricinoides atewa, nedávno popsáný druh z Ghany, loví termity a mravence



- nejprimitivnější pavouci, jen 30 druhů v JV Asii
- zadeček zřetelně článkovaný!
- chelicery **plagiognátní** (namířené dopředu, a drápky dozadu šikmo špičkami k sobě)

Mesothelae

- sklípkoši



Mygalomorphae

(=Orthognatha)

- sklípkani

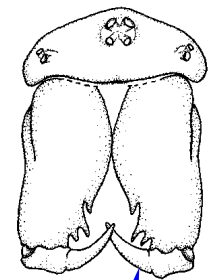
- největší pavouci, až 8 cm
- chelicery **plagiognátní** nebo **ortognátní**
- dva páry plicních vaků, **vlákno bez lepu!**
- u nás 3 druhy rodu **Atypus** (sklípkánek),

Araneomorphae

(=Labidognatha)

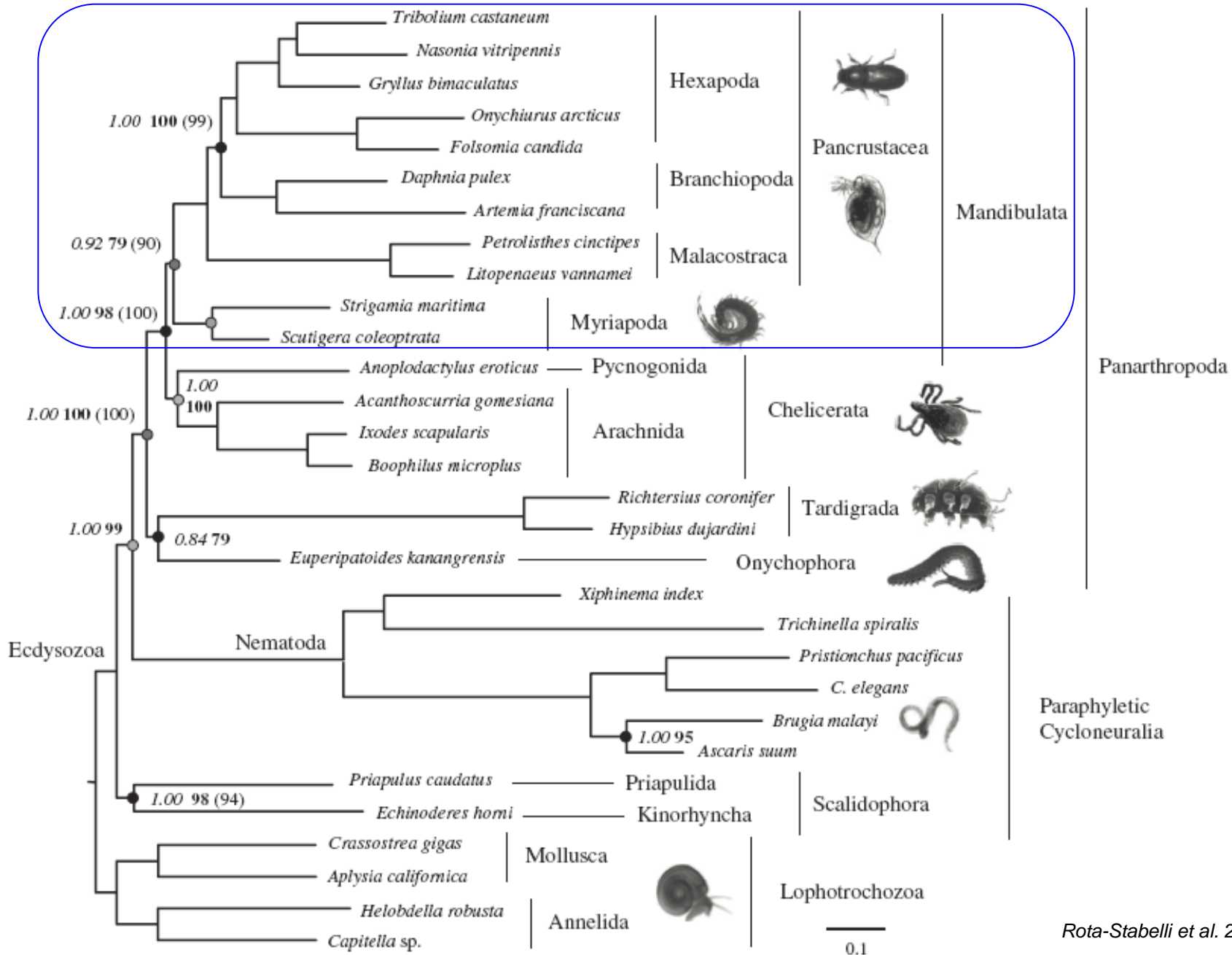
- dvouplicní

- zahrnuje většinu pavouků
- chelicery **labidognátní**
- jeden pár plicních vaků
- u nás 38 čeledí



drápek

Arthropoda



Arthropoda

1 240 000 spp.

Tardigrada

Pycnogonida

Xiphosura

Arachnida

Chilopoda

Symphyla

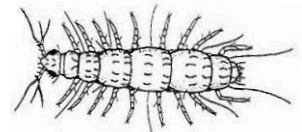
Diplopoda

Pauropoda

Pancrustacea

„Cheliceriformes“

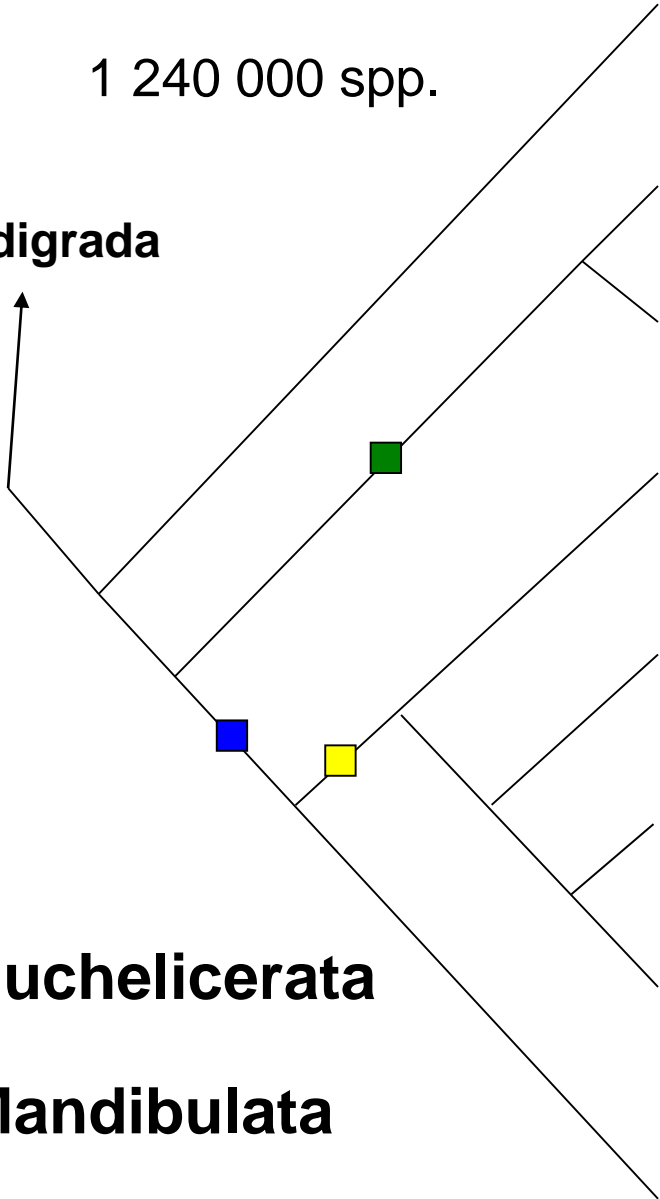
fylogeneze



■ - Euchelicerata

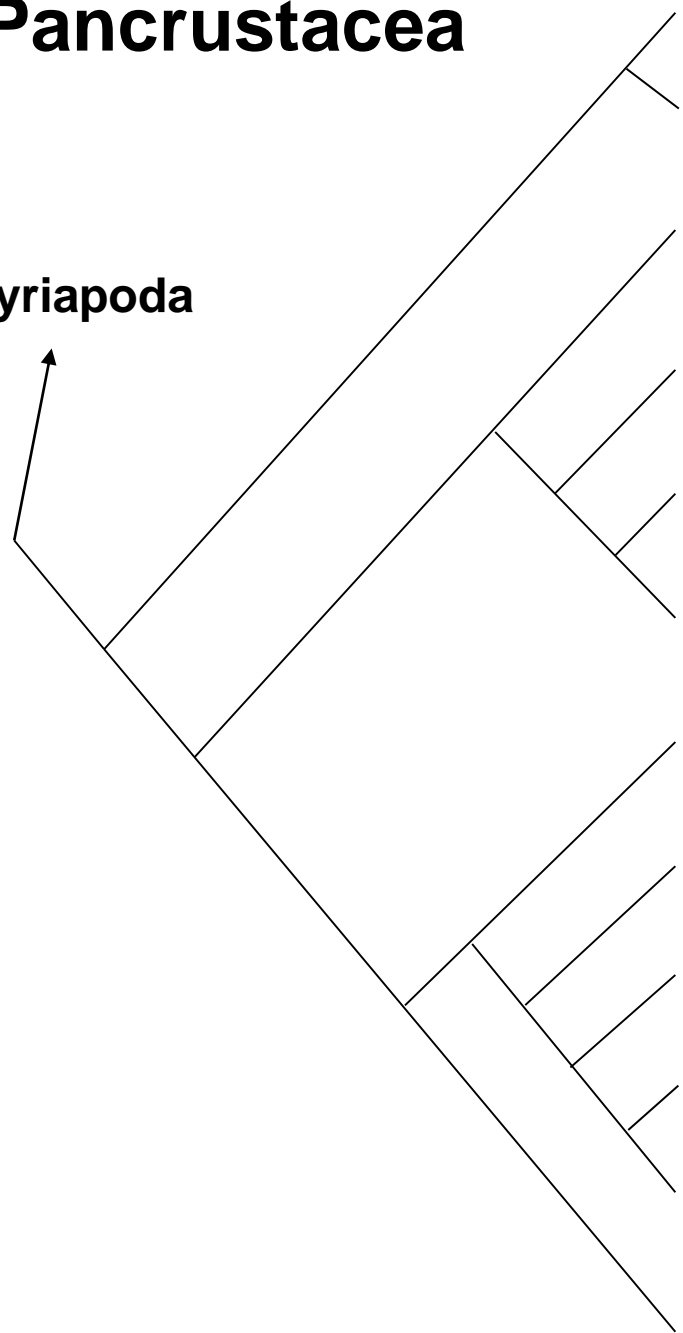
■ - Mandibulata

■ - Myriapoda



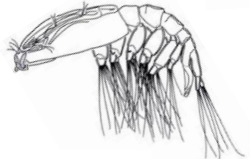
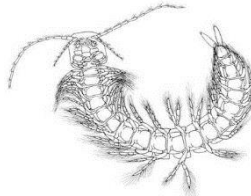
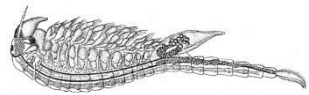
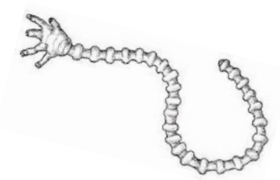
Pancrustacea

Myriapoda

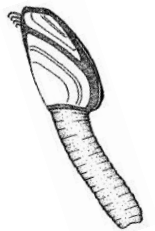
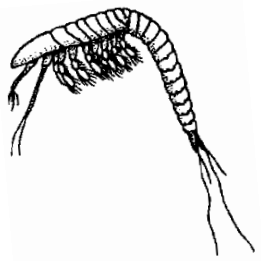
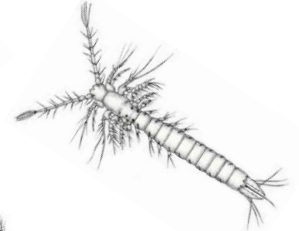
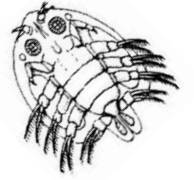


- Pentastomida
- Branchiura
- Branchiopoda
- Malacostraca
- Copepoda
- Mystacocarida
- Remipedia
- Cephalocarida
- Ostracoda
- Tantulocarida
- Cirripedia
- Hexapoda

„Crustacea“

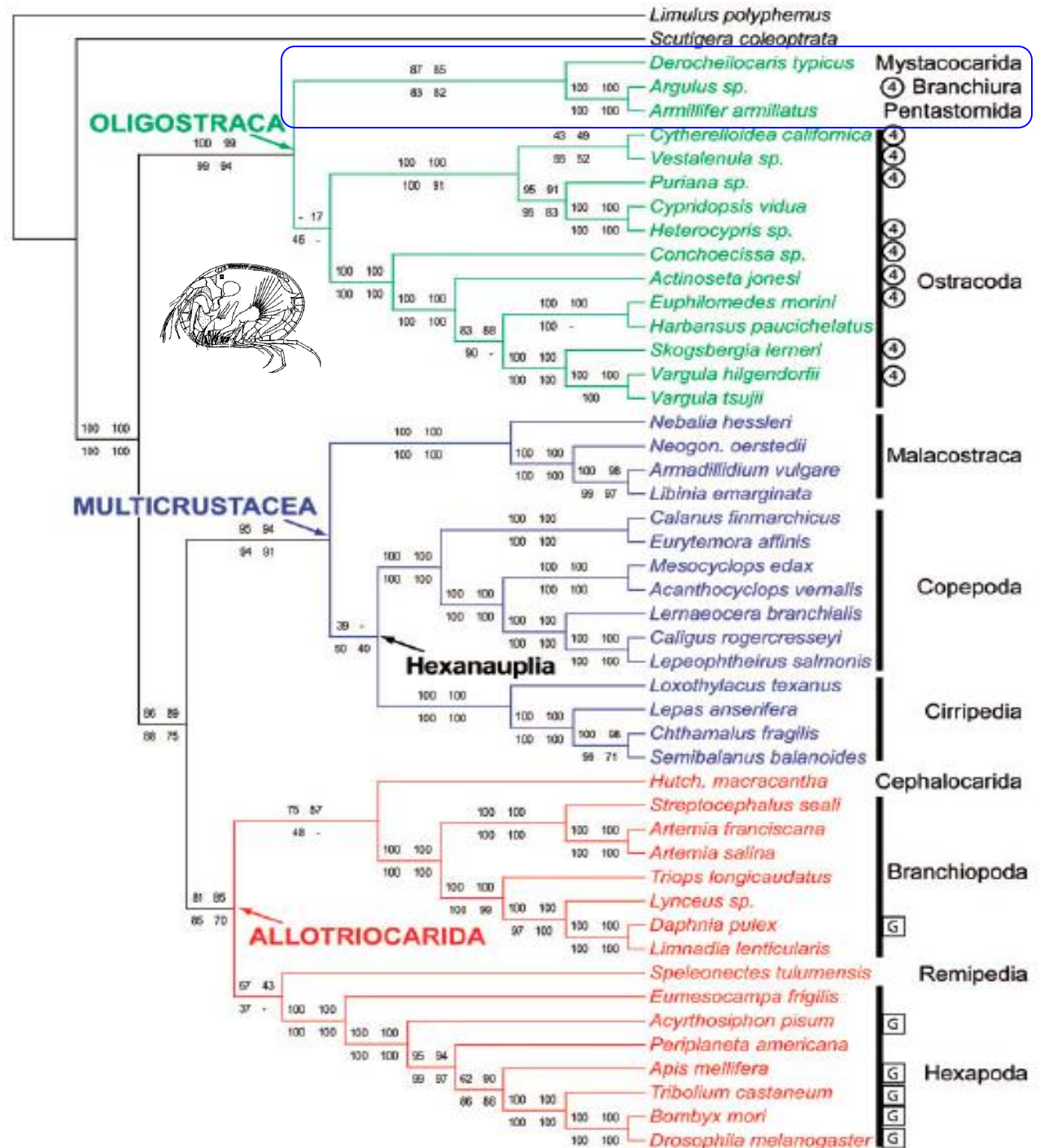
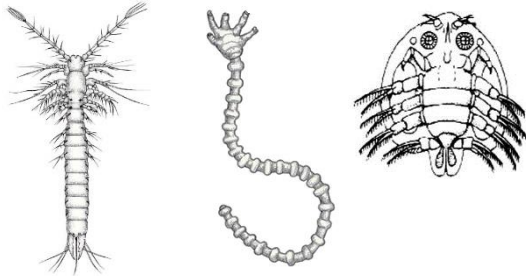


fylogeneze



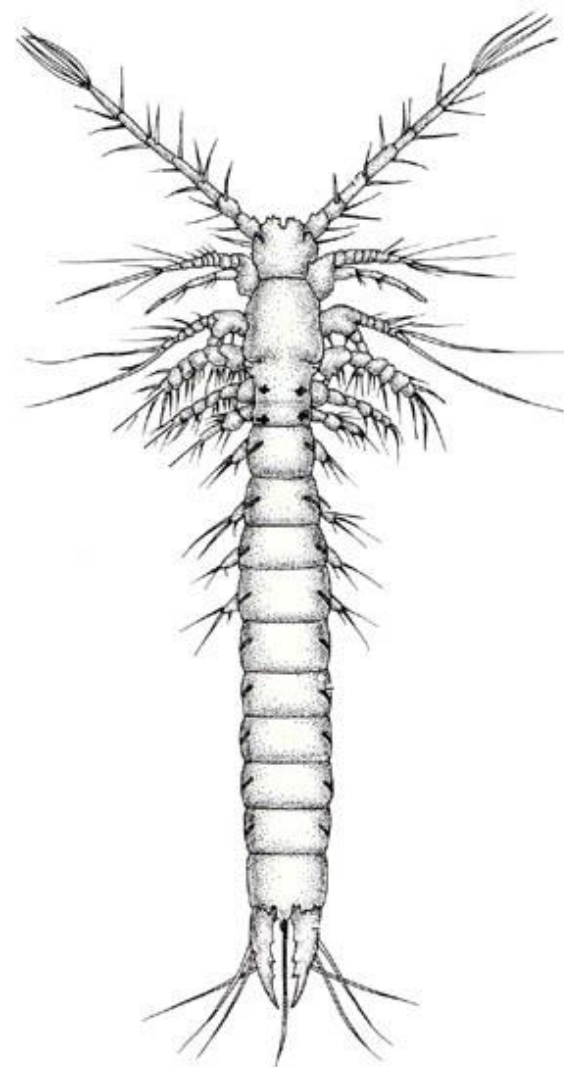
Pancrustacea

- fylogeneze



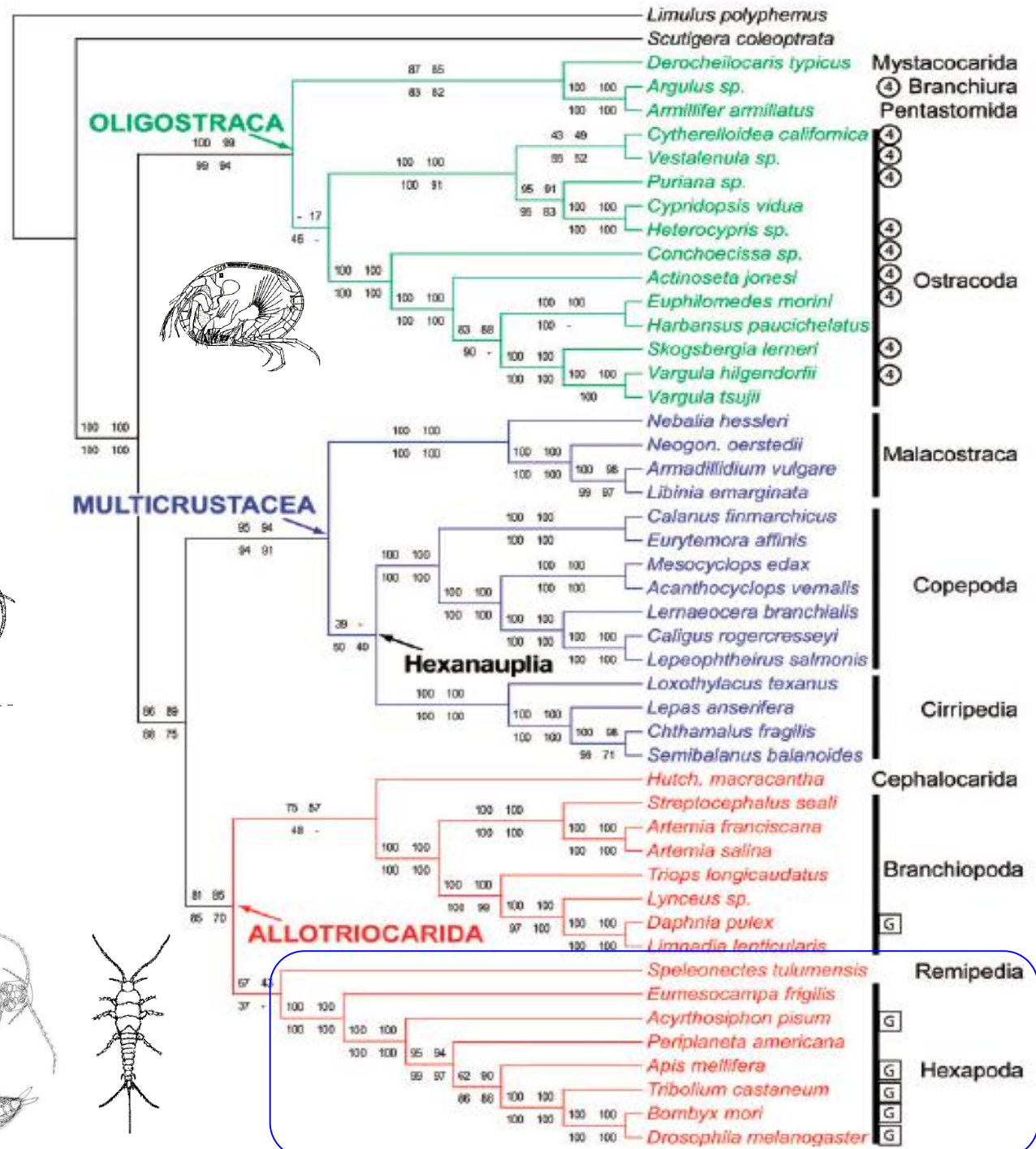
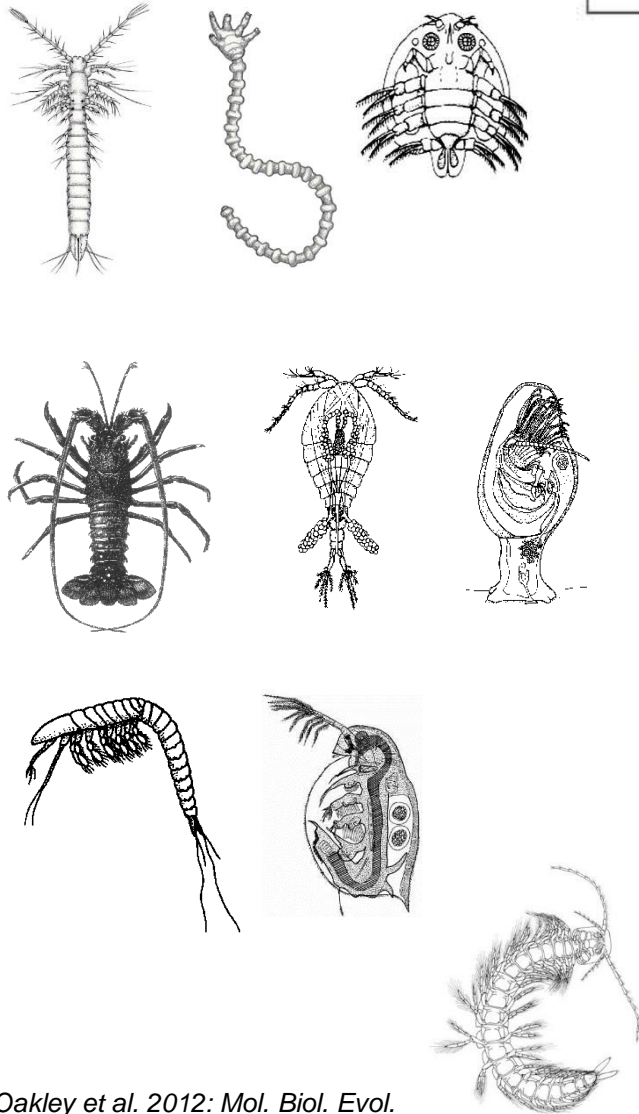
Mystacocarida - rakovčící

- drobní (do 1 mm) protáhlí korýši
- tělo členěno pouze na hlavu a trup
- žijí mezi pískovými zrny zvodnělých sedimentů mořského pobřeží
- celkem 9 druhů, hlavně ze sev. a již. pobřeží Atlantiku, 1 druh také ve Středozemním moři



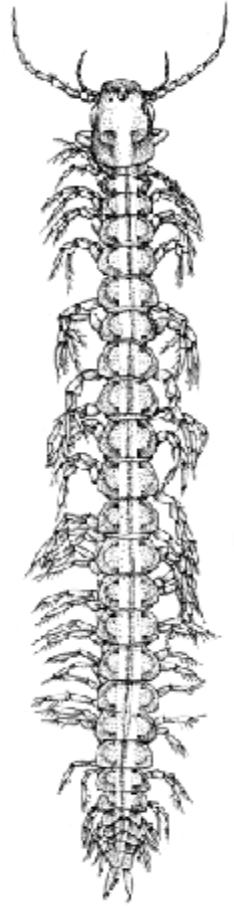
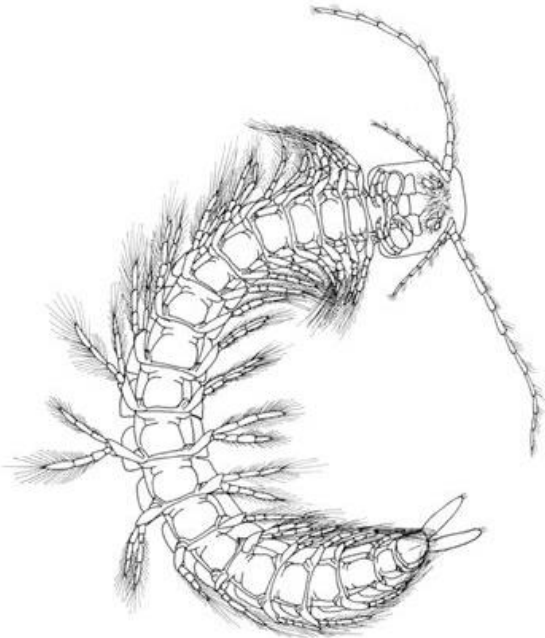
Pancrustacea

- fylogeneze



Remipedia - veslonožci

- tělo protažené, připomíná mnohoštětinatce
- na trupu mnoho rozvětvených končetin sloužících k plavání
- dravci, velcí do 4 cm
- pravděp. sesterští k Hexapoda

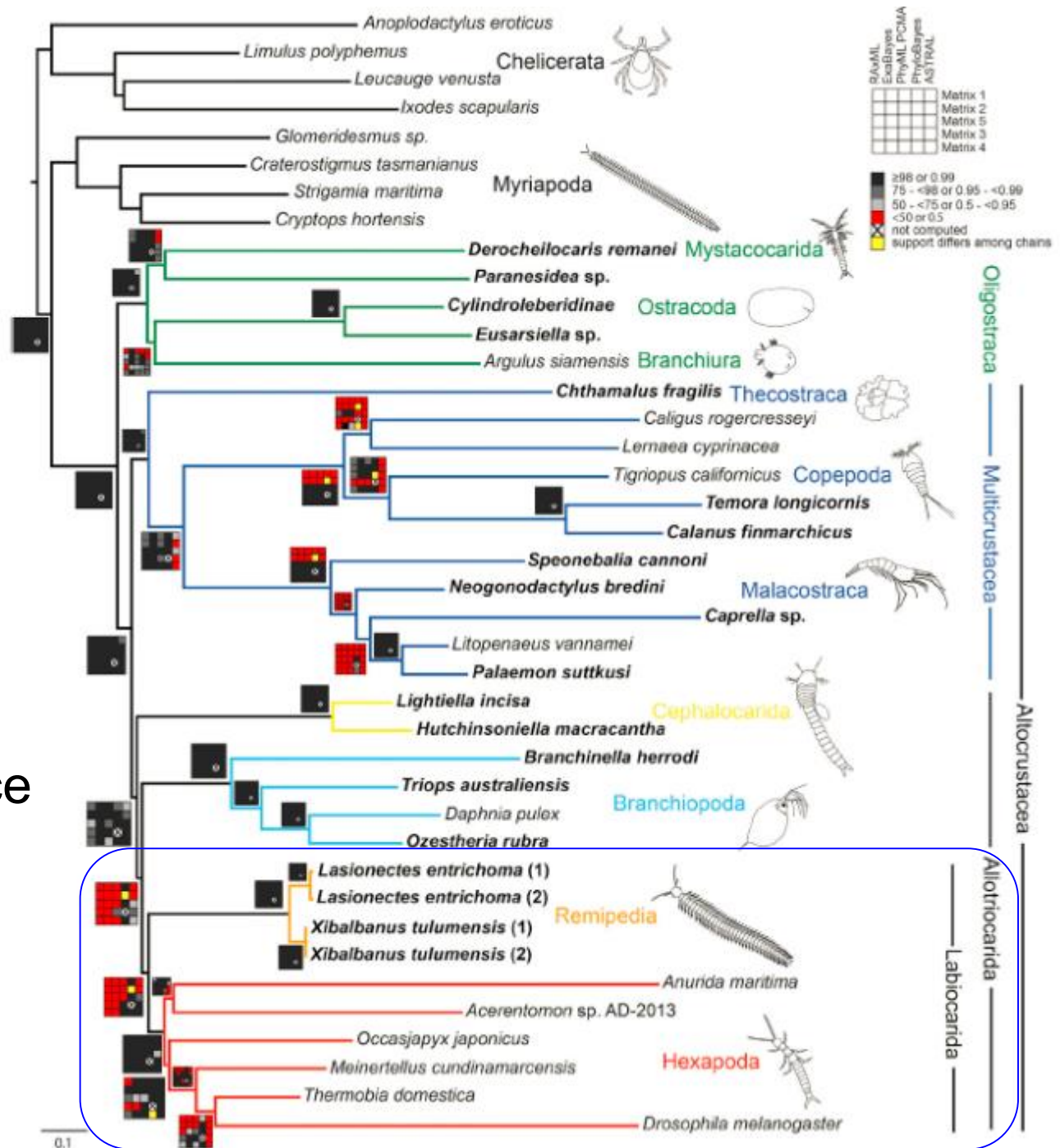


- obývají podmořské jeskyně na ostrovech v Atlantiku a na pobřeží Austrálie
- ca 10 druhů

Pancrustacea

- fylogeneze

- potvrzení sesterské pozice Remipedia a Hexapoda



Pancrustacea

Myriapoda

- - Oligostraca
- - Multicrustacea
- - Allotriocarida

Pentastomida
Branchiura
Mystacocarida
Ostracoda
Malacostraca
Copepoda
Tantulocarida
Cirripedia
Cephalocarida
Branchiopoda
Remipedia
Hexapoda

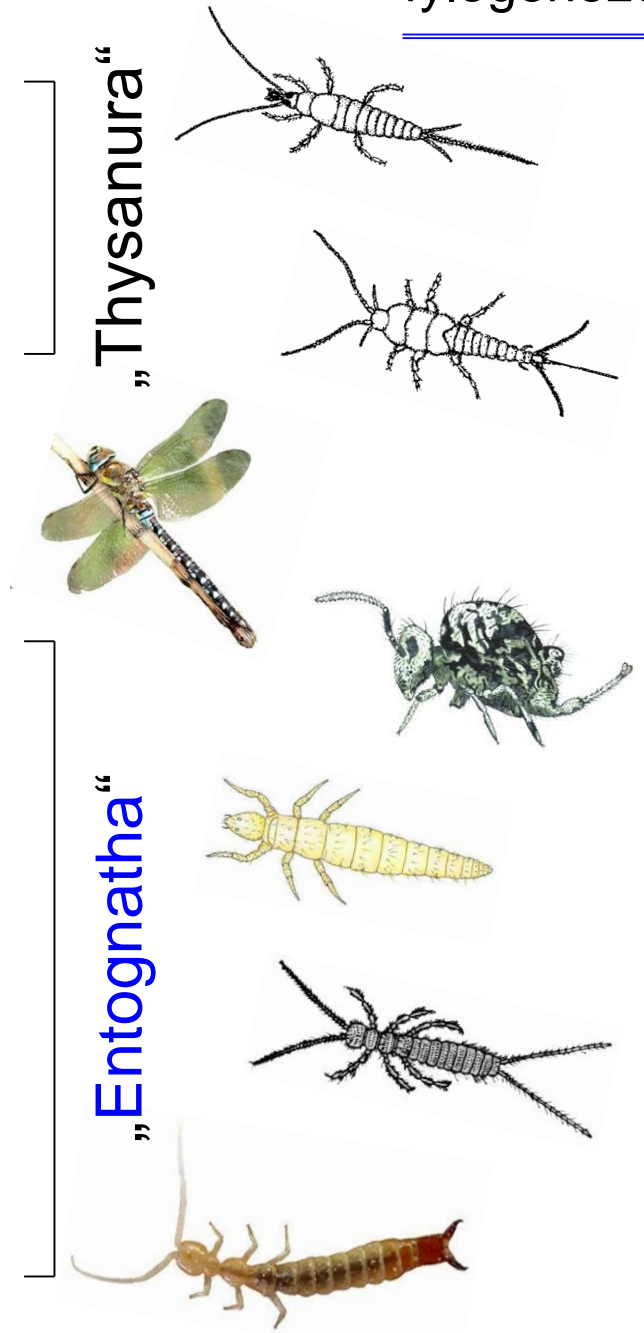
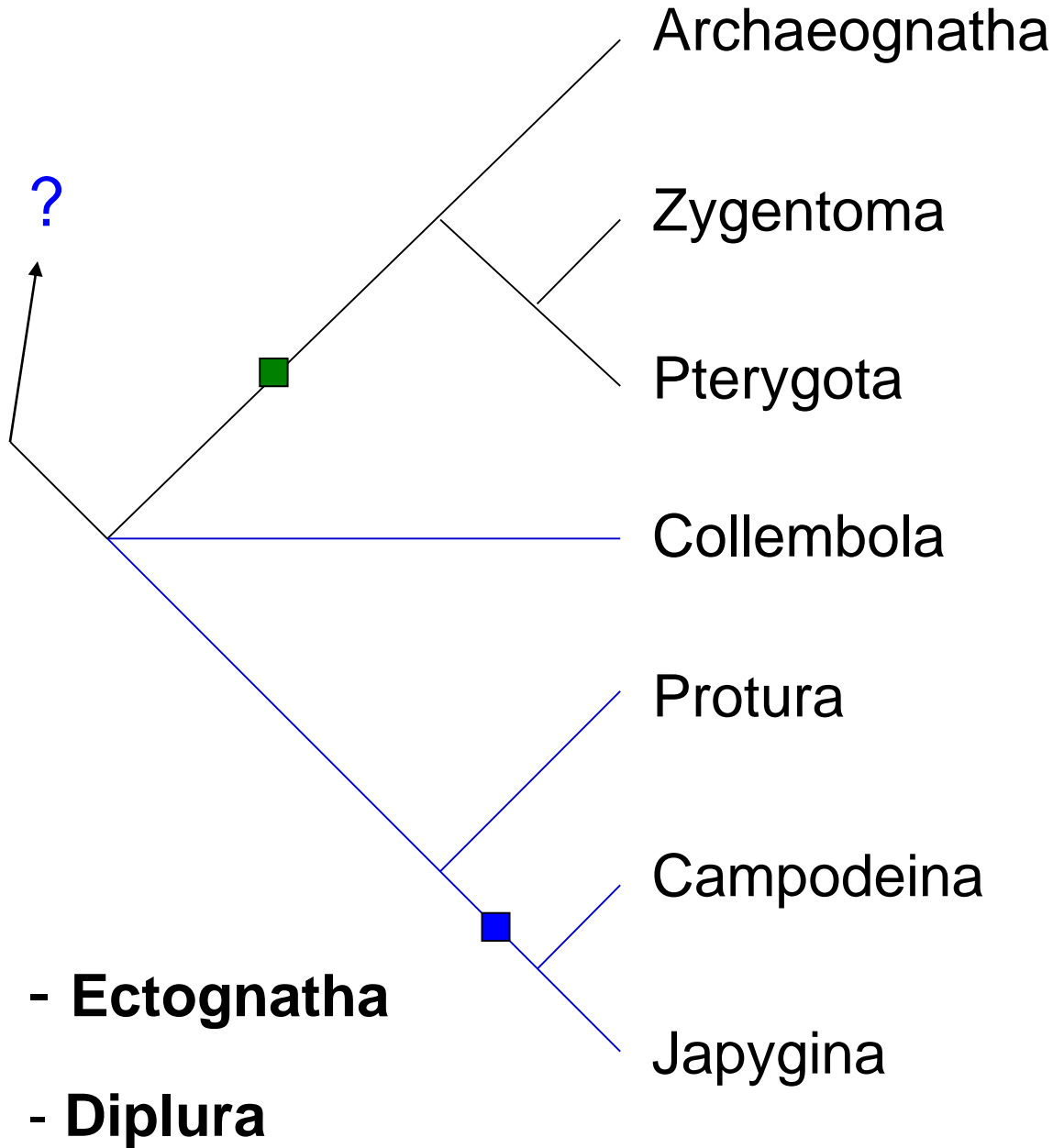
„Crustacea“



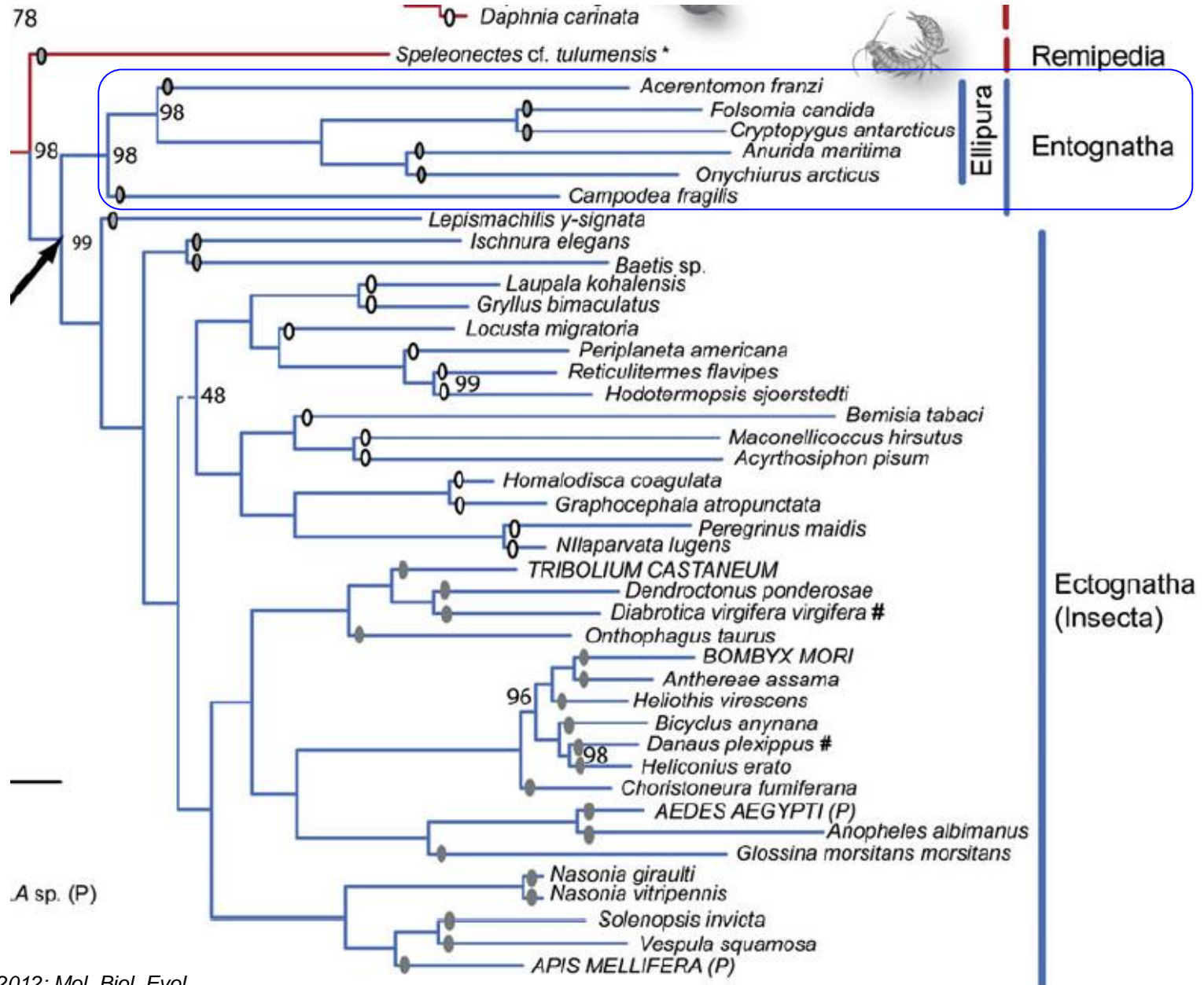
fylogeneze

Hexapoda

fylogeneze

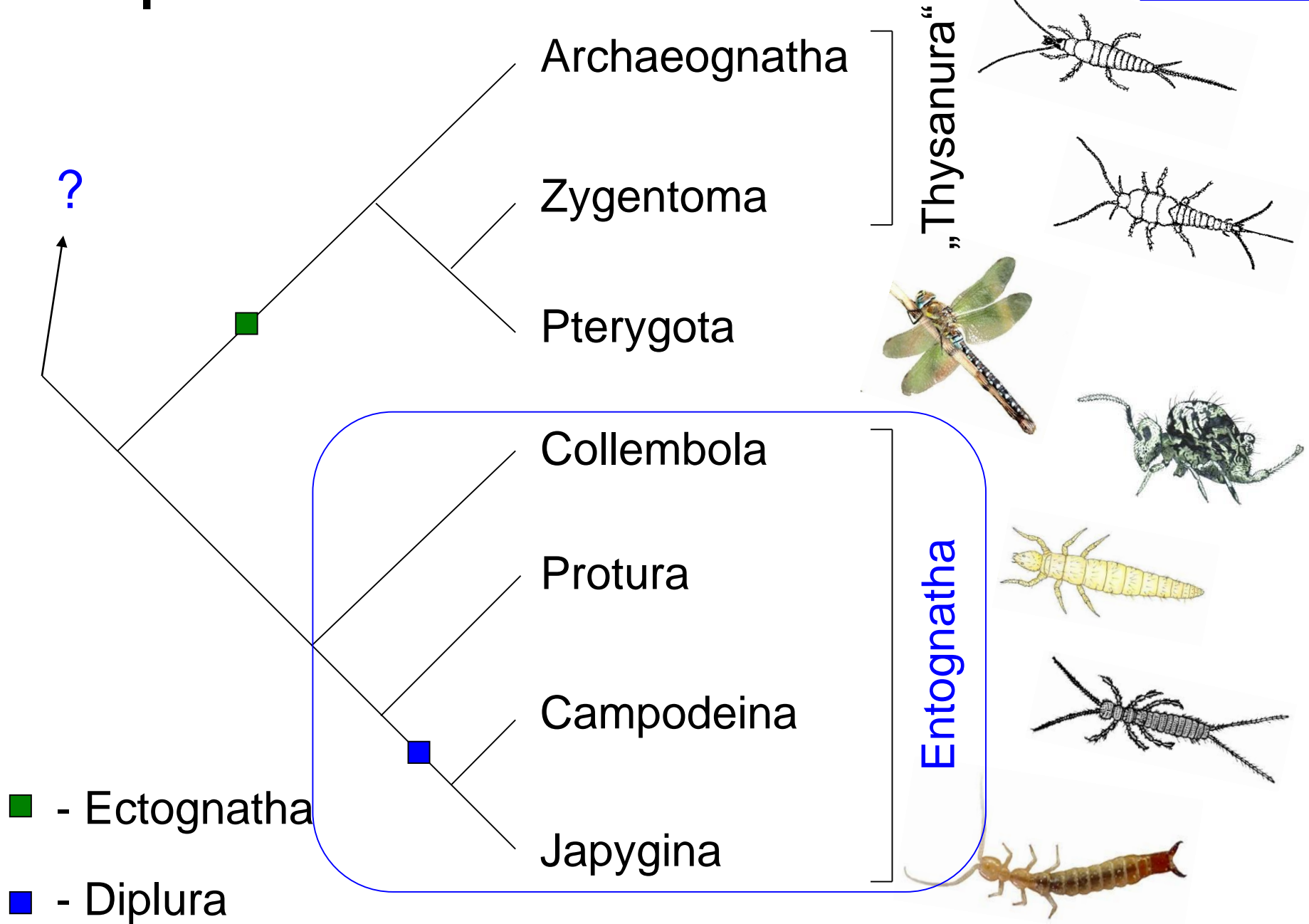


Hexapoda

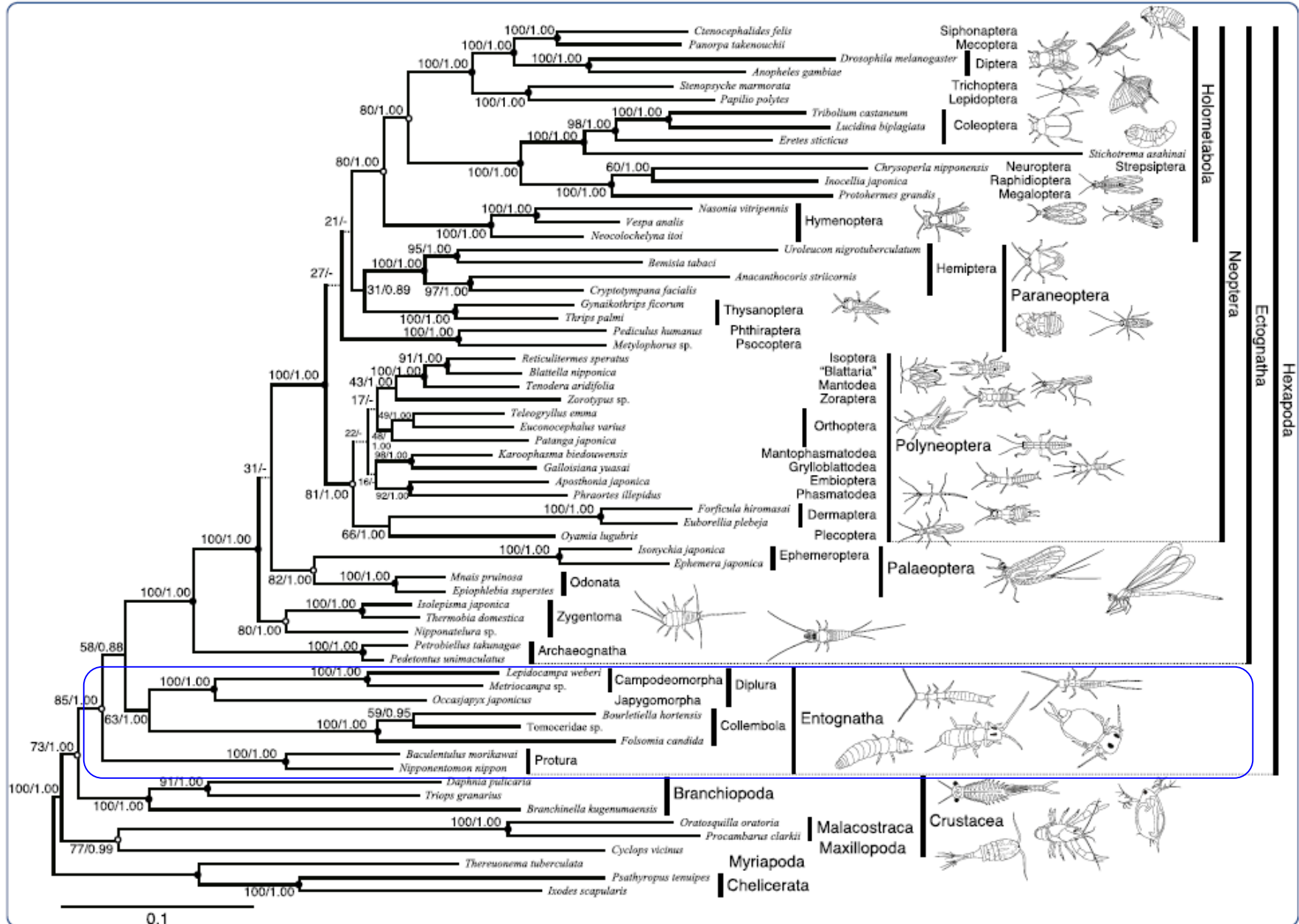


Hexapoda

fylogeneze

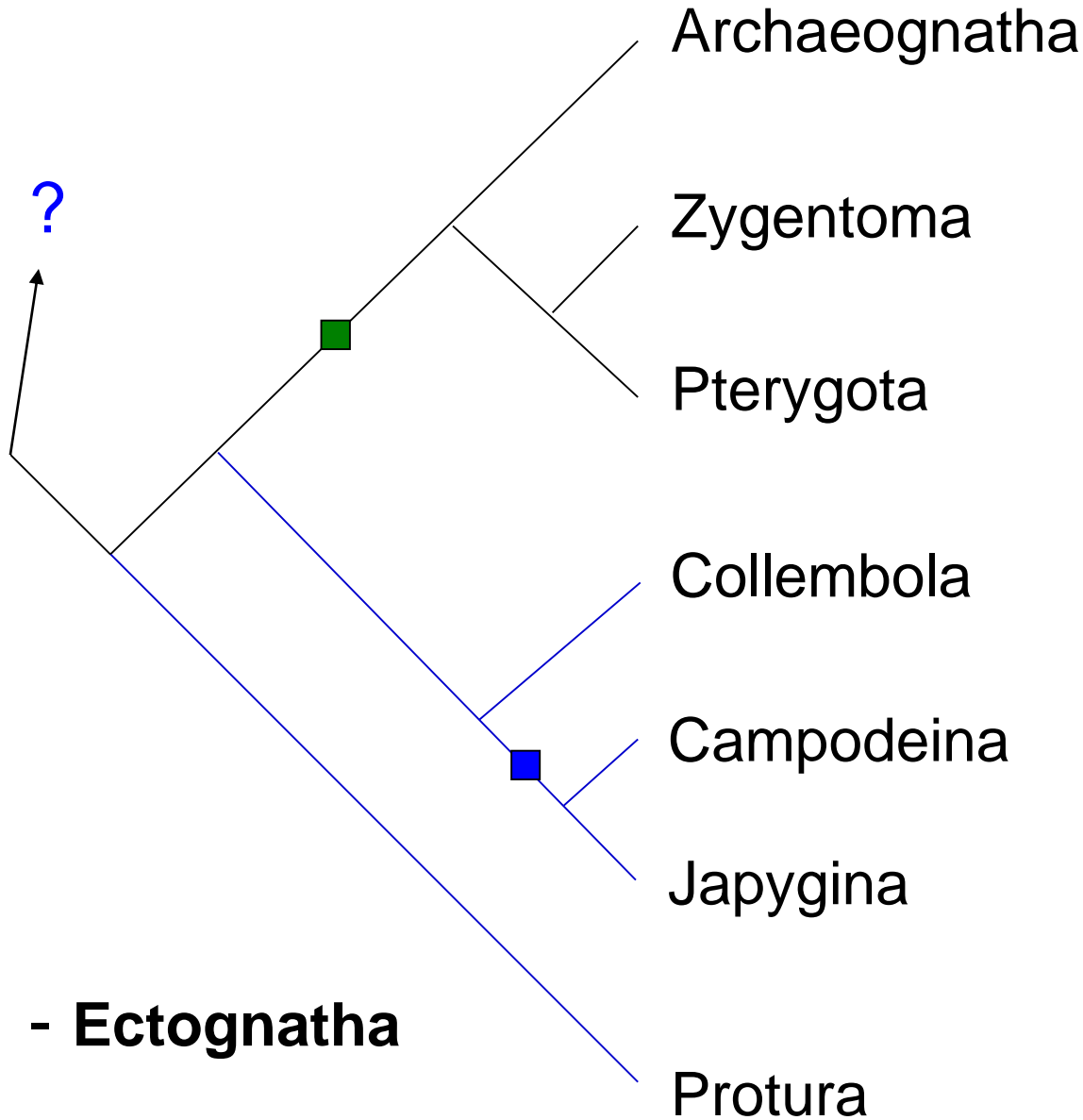


Hexapoda



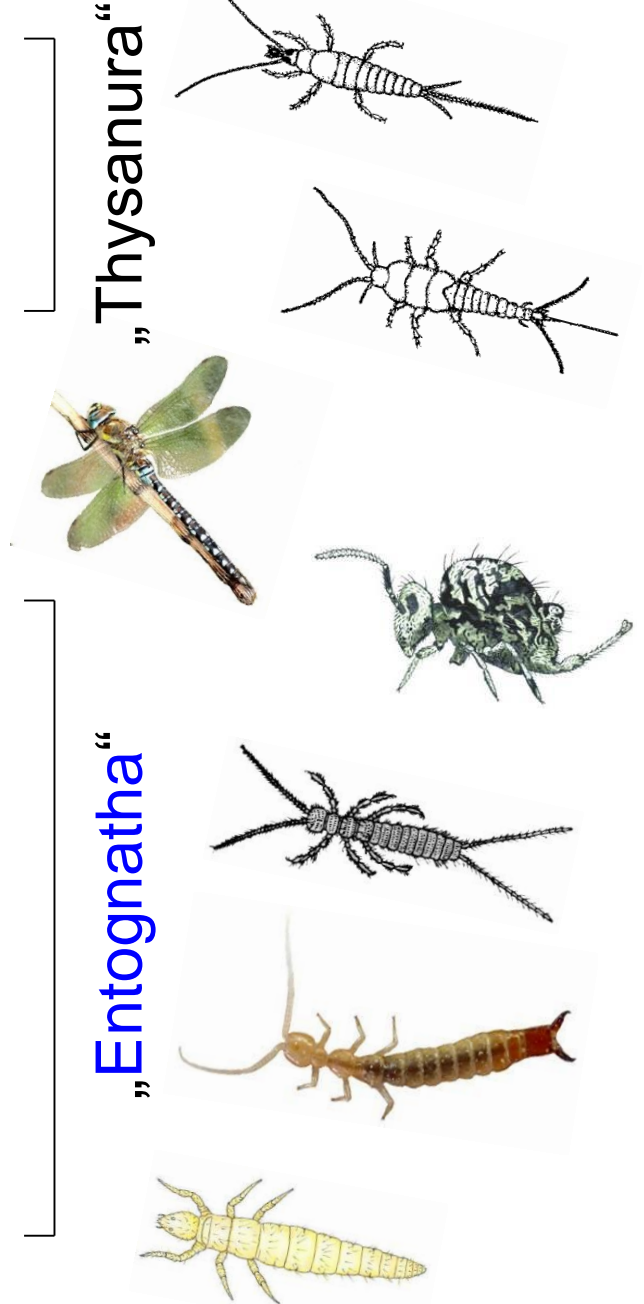
Hexapoda

fylogeneze



■ - Ectognatha

■ - Diplura

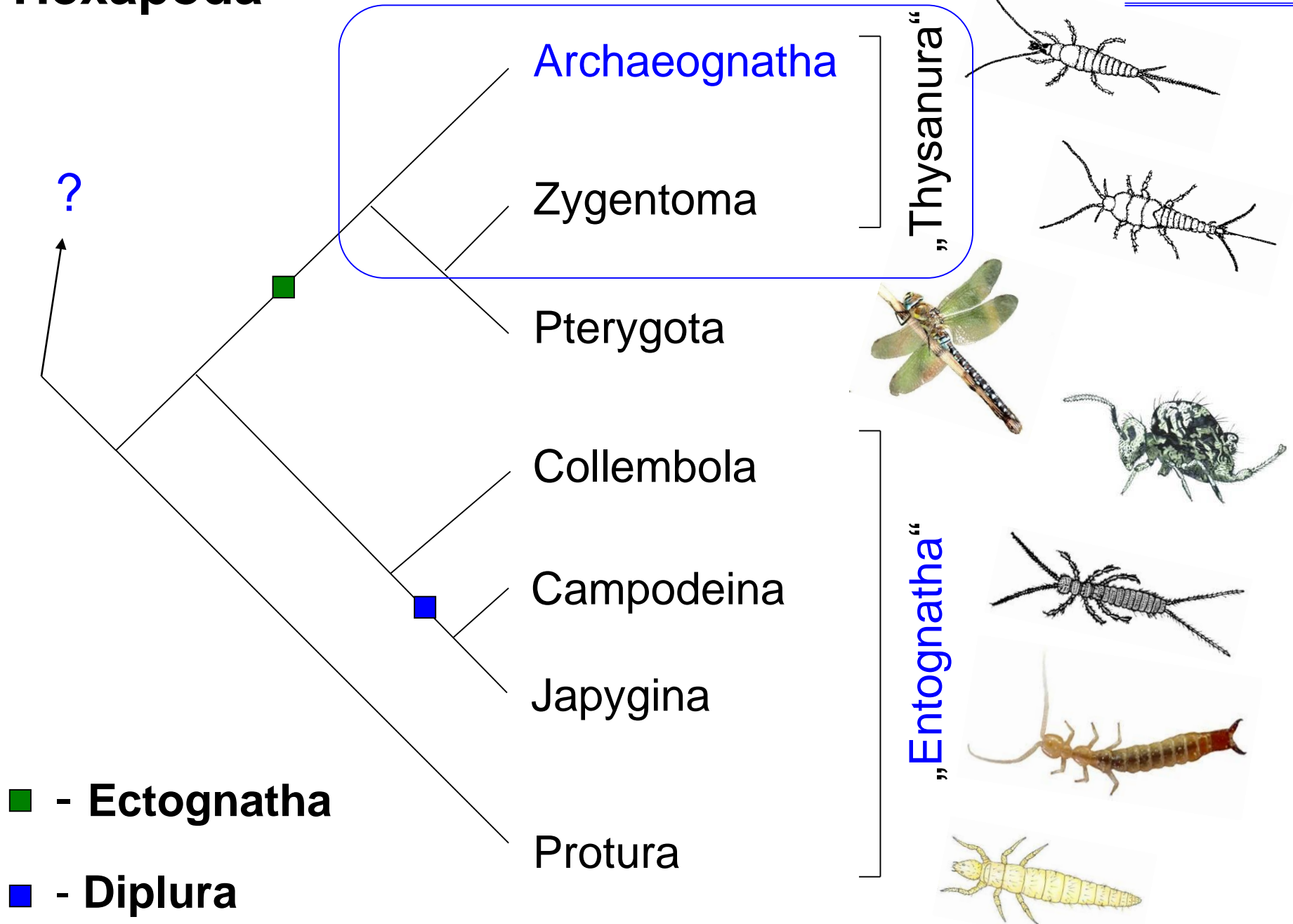


„Thysanura“

„Entognatha“

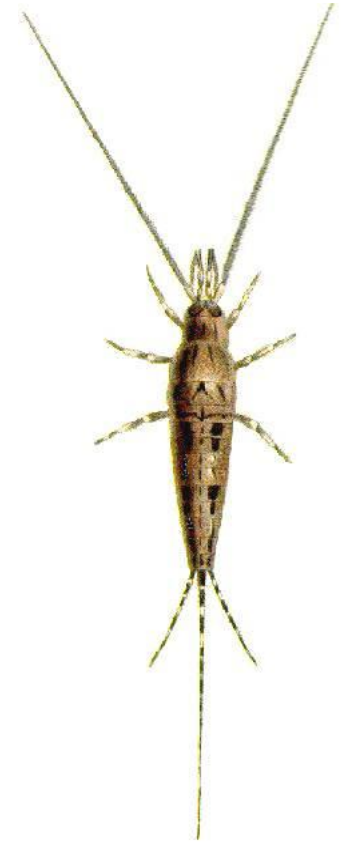
Hexapoda

fylogeneze



Archaeognatha - chvostnatky

- terminální (skákácí) filament je mnohem delší než štěty
- tělo štíhlé, do 15 mm, skvrnité, pokryté šupinkami, u nás 8 spp.
- dříve se myslelo, že kusadla přirostlá k hlavě jen **jedním kloubem (monokondylia)**, ostatní hmyz vždy dva klouby (**dikondylia**)
- nově nalezeny důkazy pro dikondylní připojení

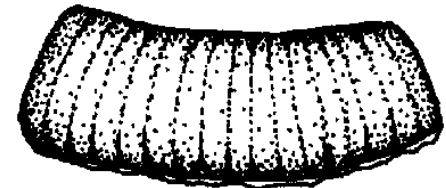
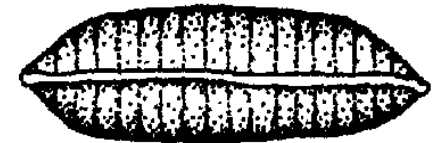
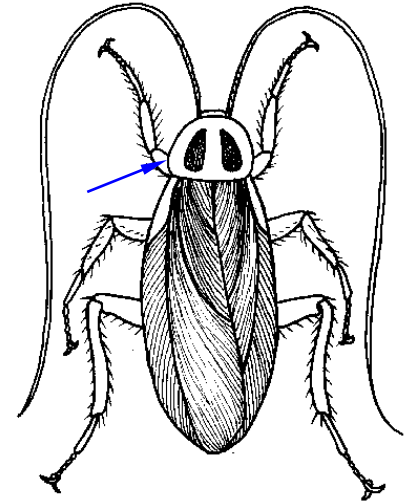


Machilis sp. -
chvostnatka



„Blattodea - švábi“

- zploštělé tělo s dobře vyvinutou předohrudí překrývající shora hlavu
- hlava s dlouhými tykadly, párem složených očí a párem jednoduchých oček
- kousací ústní ústrojí, většinou všežraví (= omnivorní)
- 1. pár křídel kožovitý, 2. blanitý; samice často brachypterní nebo apterní (někdy u obou pohlaví)
- na konci těla článkované cerci, u samců navíc ještě nečlánkované styli
- vajíčka kladena ve společném obalu - ootéka
- u nás 11 druhů, 5 je původních a 6 z nich žije pouze synantropně
- v tradičním pojetí jsou parafyletičtí



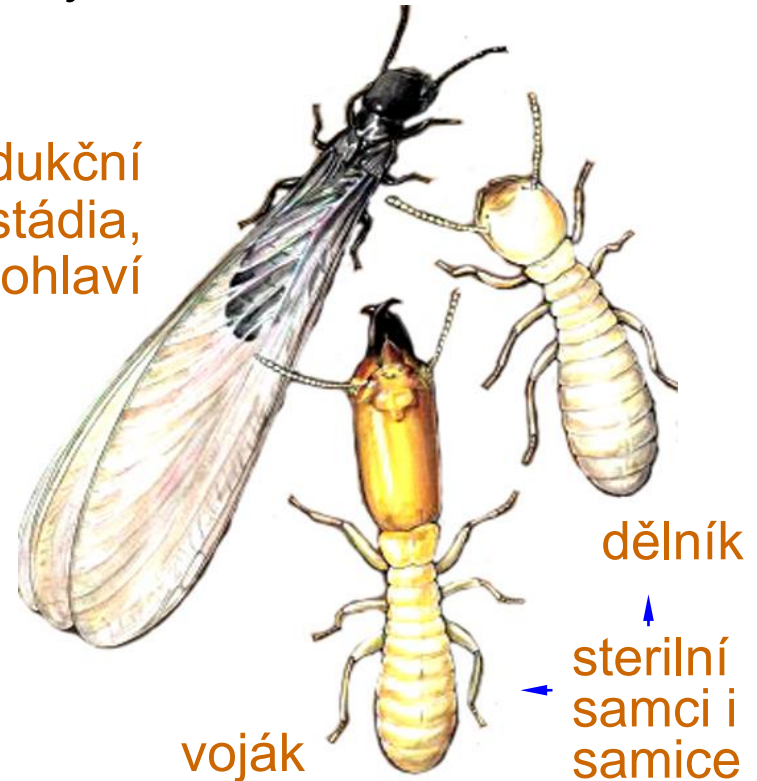
Isoptera - všekazi

- tropický a subtropický sociální hmyz, vytváří polymorfní kasty
- patří mezi šváby, sesterskou linií je skupina sociálních švábů
- kryptobionti - staví hnízda (termitiště) pod zemí a na povrchu půdy, někteří jsou závažní škůdci dřevěných staveb
- okolo 2300 druhů, v jižní Evropě dva druhy dvou rodů (*Kaloterme*s a *Reticulitermes*)



termiště

reprodukční
okřídlená stádia,
obě pohlaví



voják

dělník

sterilní
samci i
samice