

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

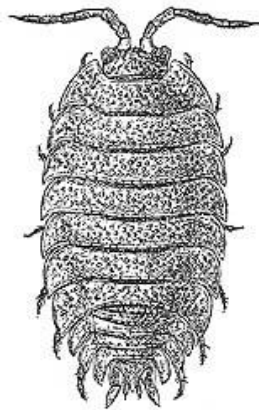
Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie a Ornitologická laboratoř



Agregační chování suchozemských stejnonožců

Diplomová práce



Silvie Boxanová

Zoologie

Vedoucí práce: RNDr. & Mgr. Ivan H. Tuf, Ph.D.

Olomouc 2012

ABSTRAKT

Suchozemští stejnonožci se často nacházejí v agregacích. Zoologové opakovaně zjišťují, že na agregaci má vliv mikroklíma prostředí. Cílem této práce bylo zjistit, jak velký vliv má různá světelná intenzita a vlhkost prostředí na shlukování stínek *Porcellio scaber* a svínek *Armadillidium versicolor*. Zajímalo mě, zda se druhy shlukují i společně, či jen každý zvlášť.

Chování suchozemských stejnonožců bylo pozorováno v laboratorních podmínkách na podzim roku 2011. Jednalo se o dva různé pokusy, první byl zaměřen na zopakování pokusu Devigne et al. (2011), kde bylo použito 40 jedinců *P. scaber* a třech různých intenzit světla. Kontrolovanou proměnnou byla i vlhkost (vlhký vs. suchý filtrační papír). Druhý pokus zkoumal agregaci v malých plastových kelímcích po dobu 120 minut. Byly vytvořeny tři pozorovací skupiny: A) druh *P. scaber*, B) druh *A. versicolor* a C) skupina smíšená (4 jedinci *P. scaber* a 4 jedinci *A. versicolor*). Pokus měl 30 opakování a též byl proveden ve dvou vlhkostech podkladu. Ke statistickému zpracování dat bylo použito programu SAS 9.2 (GLIMMIX procedure).

Z výsledků vyplývá, že *P. scaber* je dobře agregujícím druhem i za zvýšené vlhkosti. Druh *A. versicolor* agregoval více za přítomnosti jiného druhu než sám. Vlhkost a čas byly významnými prediktory agregace. Světelná intenzita neměla signifikantní vliv na úroveň agregace, i když stejnonožci agregovali odlišně při různých intenzitách.

Klíčová slova: agregace, Isopoda, Oniscidea, suchozemští stejnonožci, světlo, vlhkost

ABSTRACT

Terrestrial isopods aggregate during most of their lives. Authors of some studies discovered that microclimate affects the aggregation. The aim of this study was to find out to what extent different intensities of light and different levels of humidity affect the aggregation of *Porcellio scaber* and *Armadillidium versicolor*, as well as to determine whether the two species aggregate separately or together and to confirm or disprove results of recent study made by Devigne et al. (2011).

Behaviour of the terrestrial isopods was observed in laboratory conditions in autumn, 2011. There were two different experiments made. The aim of the first one was to repeat the experiment of Devigne et al. (2011), where 40 individuals of *P. scaber* were observed under three different intensities of light. The animals were affected also by wet conditions – the aggregation was observed on wet/dry filter paper. The second experiment focused on the aggregation in small plastic dishes for 120 minutes. The animals were sorted in three observational groups: A) species *P. scaber*, B) species *A. versicolor* and C) mixed group consisting of 4 *P. scaber* and 4 *A. versicolor* individuals. The second experiment was repeated 30 times and was also focused on humidity conditions. Statistical analyses were made by a program SAS 9.2 (GLIMMIX procedure).

The results of this study show that *P. scaber* is well aggregating species even in higher humidity. Species *A. versicolor* aggregated more in presence of the other species than alone. Humidity and time were significant predictors of aggregation. The intensity of light did not affect aggregation on significant level; although, the aggregation differs depending on light.

Key words: aggregation, Isopoda, Oniscidea, terrestrial isopods, light, humidity

PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením RNDr. & Mgr. Ivana H. Tufa, Ph.D., a jen s použitím řádně citovaných literárních pramenů.

V Šumperku 22. července 2012

OBSAH

SEZNAM OBRÁZKŮ	vii
1 ÚVOD	1
1.1 Charakteristika suchozemských stejnonožců	1
1.2 Agregace stejnonožců	2
1.3 Vliv vlhkosti	4
1.4 Vliv teploty	6
1.5 Vliv světla	7
1.6 Thigmotaxe	7
1.7 Vliv globálních změn	8
1.8 Čichová orientace u suchozemských stejnonožců	10
2 CÍL PRÁCE	11
3 METODIKA	12
3.1 Sběr jedinců modelových druhů	12
3.2 Vliv vlhkosti na agregační chování suchozemských stejnonožců	12
3.3 Vliv intenzity světla a vlhkosti na agregační chování suchozemských stejnonožců	12
3.4 Statistické zpracování dat	13
4 VÝSLEDKY	14
4.1 Agregace v závislosti na vlhkosti	14
4.2 Agregace v závislosti na světelné intenzitě	16
5 DISKUZE	19
5.1 Agregace v závislosti na vlhkosti	20
5.2 Agregace v závislosti na světelné intenzitě	21
6 ZÁVĚR	24
7 LITERATURA	25
8 PŘÍLOHY	31

SEZNAM OBRÁZKŮ

Obr. 1: Kelímek vylitý sádrou pro pozorování agregačního chování	13
Obr. 2: Vliv vlhkosti na agregaci u <i>P. scaber</i>	14
Obr. 3: Vliv vlhkosti na agregaci u <i>A. versicolor</i>	15
Obr. 4: Vliv vlhkosti na agregaci ve smíšené skupině	15
Obr. 5: Agregace v závislosti na světelné intenzitě v suchém prostředí	16
Obr. 6: Agregace v závislosti na světelné intenzitě ve vlhkém prostředí	16
Obr. 7: Individuální závislost agregace za temna a rozdílné vlhkosti.....	17
Obr. 8: Individuální závislost agregace za střední světelné intenzity a rozdílné vlhkosti	17
Obr. 9: Individuální závislost agregace za vysoké světelné intenzity a rozdílné vlhkosti	18

PODĚKOVÁNÍ

Na prvním místě bych ráda poděkovala mému vedoucímu diplomové práce dr. Ivanu H. Tufovi za jeho bezmeznou trpělivost, čas a rady při vzniku této práce. Dále bych chtěla poděkovat prof. Emilu Tkadlecovi za konzultace a pomoc při statistickém zpracování dat. Děkuji také předsedovi státní zkušební komise prof. Vítězslavu Bičíkovi a celé státní zkušební komisi za podnětné připomínky při první snaze obhájit tuto diplomovou práci. V neposlední řadě děkuji své rodině a přátelům za podporu.

1 ÚVOD

1.1 Charakteristika suchozemských stejnonožců

Suchozemští stejnonožci (Oniscidea) jsou podřádem řádu stejnonožci (Isopoda) třídy rakovci (Malacostraca) podkmene koryši (Crustacea) kmene členovci (Arthropoda). Suchozemští stejnonožci jsou jedinou skupinou koryšů, která se dokázala plně adaptovat na suchozemský způsob života. V řádu se vyskytují obyvatelé moří, sladkých vod i souše. Suchozemští stejnonožci jsou rozšířeni po celém světě (Warburg 1993; Schmalfuss 2003). Do roku 2004 bylo popsáno 3637 druhů stejnonožců (Schmalfuss 2003), v České republice bylo doloženo 43 druhů (Flasarová 2000; Saska 2007).

Suchozemští stejnonožci jsou významní půdotvorní činitelé. Mechanicky rozkládají mrtvou organickou hmotu a napomáhají jejímu transportu do hlubších a vlhčích vrstev půdy. Rovněž se podílejí na šíření bakterií a mikroskopických hub v půdě a opadu. Tím usnadňují dostupnost živin půdním mikroorganismům (Grassberger and Frank, 2004; Hassall and Dangerfield 1989). Důležitou roli hrají také v potravním řetězci, kdy „slouží“ vyšším živočichům jako zdroj vápníku (Graveland and Vangijzen 1994; Tuf a Tufová 2005).

Obranu stínek proti predátorům můžeme rozdělit do tří základních kategorií; na morfológickou, chemickou a behaviorální (Sutton 1972). Morfológická obrana plyne z tělní stavby suchozemských stejnonožců a je spojena se specifickým chováním jedinců různých taxonomických skupin. Obecně mají stínky dorso-ventrálně zploštělé tělo se silně inkrustovaným obrněným dorzálním štítem, který chrání zranitelnou břišní stranu. Některé druhy umí své tělo svinout do kuličky. Tento jev se nazývá volvace, jako první tento termín použil K. W. Verhoeff. Verhoeff také studoval různé volvační druhy a zjistil, že je volvace v živočišné říši značně rozšířená (Flasarová 1976). Chemickou obranou suchozemských stejnonožců je vylučování nepříjemně páchnoucí tekutiny. Tím se stávají pro mnohé bezobratlé živočichy nechutnými až nepoživatelnými (Gorvett 1956; Cooke 1965). Behaviorální obranu suchozemských stejnonožců tvoří jejich specifické chování. Nejcharakterističtější společnou formou je ukrývání během dne, čímž minimalizují možnost odhalení predátory, orientujícími se zrakem. Dalším obranným chováním stínek představuje předstírání smrti (thanatóza) nebo pád do podrostu v případě kontaktu s predátorem (Sutton 1972, Quadros et al. 2012). Typická vlastnost stínek je shlukování, jedná se o další behaviorální obranu jedince před predátory.

Mezi jejich největší nepřátele, přímo specializované na lov suchozemských stejnonožců, patří pavouci šestiočky rodu *Dysdera* (Řezáč and Pekár 2007). Dále stejnonožce loví střevlíci a stonožky a z obratlovců obojživelníci, plazi a savci (především rejsci). Největší počet predátorů však nalezneme mezi ptáky (Bureš and Weidinger 2003).

Vlhkost je důležitým faktorem pro život stejnonožců. Proto je často nacházíme ve spadaném listí, pod kmeny, rozkládajícím se dřevem, pod kůrou, v mechových porostech. Kromě vlhkosti je nutná k jejich životu také dostatečná průměrná roční teplota, teplejší oblasti obývají častěji než chladnější. Směrem od severu k jihu lze pozorovat zvyšující se diverzitu druhů (Frankenberger 1959). Teplotní optimum druhů v České republice je v průměru 13–30 °C (Tajovský 1989), proto je můžeme označit jako eurytermní. Při vyšších teplotách dochází u suchozemských stejnonožců ke zvýšení intenzity pohybu. Pokud je teplota příliš vysoká, může dojít až ke kolapsu v důsledku dehydratace. Vyšší teploty suchozemští stejnonožci relativně dobře snášejí v případě vysoké relativní vlhkosti vzduchu (Sutton 1972).

1.2 Agregace stejnonožců

Pojmem agregace rozumíme seskupení jednoho nebo více druhů zvířat. Seskupení je volné, bez společenské afinity. Důvody shromáždění vyplývají z ekologických faktorů prostředí. To znamená, že živočich vyhledává vhodné místo, ne společnost ostatních zvířat. Shlukování na vhodných stanovištích je jeden z nejvýraznějších znaků suchozemských stejnonožců. Jejich průměrná abundance však závisí na charakteru celého ekosystému. Obecně lze říci, že hustota klesá ve směru travnatá stanoviště → listnaté lesy → smíšené lesy → lužní lesy → agrocenózy. Tento trend je dáván do spojitosti se stabilitou vegetace na povrchu půdy, která má vliv na rozhodující faktory prostředí, jako je vlhkost, teplota a množství úkrytů. Dostupnost potravy není považována za hlavní regulační mechanismus (Al-Dabbagh and Block 1981; Tajovský 1989; Warburg 1993).

Zvířata se sdružují, aby se chránila před nepříznivými podmínkami prostředí nebo před predátory. Suchozemští stejnonožci jsou vhodnou modelovou skupinou pro pozorování agregace, protože často vytváří více či méně agregující skupinky, a to jak ve volné přírodě, tak i v laboratorních podmínkách. Další výhody jsou, že se v přírodě vyskytují ve velkých početnostech (lze je jednoduše nasbírat) a při výzkumu v laboratoři se snadno zaznamenávají změny formace seskupení (Allee 1926a). Alleeho princip (pojmenován dle amerického etologa W.C. Alleeho) pojednává o optimální velikosti populace sociálně žijících druhů.

Negativní vliv na jedince má nejen vysoká hustota populace, která vyvolává stres, zvyšuje konkurenci a může vést až ke kanibalismu, ale i nízká hustota populace. Kritické snížení efektivní interspecifické kooperace pak vede k vymření populace (při nízkých hustotách se mj. významně snižuje pravděpodobnost nalezení sexuálního partnera). Alleeho princip lze ovlivňovat i uměle, např. vypuštěním sterilních samců do populace. Alleho princip zahrnuje několik mechanismů. Je to jednak příbuzenské křížení, kdy se zvyšuje počet recesivních homozygotů a tím klesá fertilita v populaci. Dále pak demografická stochasticita, která se vyznačuje kolísáním v mortalitě a poměru pohlaví. Malý počet jedinců pak negativně ovlivňuje dostupnost partnerů, antipredační chování či sociální termoregulaci.

Ve své průkopnické práci Allee (1926a) prokázal, že agregace šesti a více jedinců suchozemských stejnonožců snižuje rychlost ztráty vody z jedince a pomáhá zabránit jejich vysychání v suchých podmínkách. V pozdějším pokusu (Kuenen and Nooteboom 1963) se ukázalo, že suchozemští stejnonožci vytvářejí agregace také díky specifickým feromonům. Agregací feromon se produkuje v zadní části střeva a je vylučován v exkrementech (Takeda 1980). Nižší obsah vody v těle stejnonožce vyvolává intenzivnější agregací chování v sušších podmínkách. Kromě toho, rychlost vypařování vody z tělního povrchu se různí mezi druhy. Ti, kteří obývají sušší stanoviště, mají méně propustnou kutikulu a zdá se, že ztrácejí méně vody, než ti, kteří obývají proměnlivější prostředí (Edney 1951, 1968, Greenaway and Warburg 1998).

Agregace je charakteristický rys chování pro mnoho druhů suchozemských stejnonožců. Shluky mohou být dvojího typu, které se ale v praxi překrývají. Allee (1926a) poukazuje na volné seskupování a seskupení pravé. Zvířata po seskupení nemají tendenci skupinu opustit a vydrží tak v agregaci i dlouhé hodiny, přitom dýchají rychleji než jedinci izolovaní. Nejdůležitějším aspektem agregace je vlhkost podkladu, ale záleží i na okolní teplotě prostředí. Seskupování se vyskytuje především tam, kde je nějaká překážka, respektive v rohu nádoby nebo po jejím obvodu (tzv. radiální agregace). V přírodních podmínkách agregují stejnonožci v úkrytech (pod kůrou, pod kameny). Agregace může snížit ztrátu vody, ale zdá se, že není přímou reakcí na vlhkost vzduchu, protože jedinci se seskupují jak v atmosféře nasycené vodou, tak i ve vzduchu suchém. Friedlander (1964) poukazuje na možnost, že agregace může být částečně způsobena tendencí k vyhledání mechanického kontaktu (thigmokineze); např. *Oniscus asellus* dokáže rozlišit různé drsnosti povrchu. Navíc živá zvířata jsou stimulem k agregaci a mrtvých jedinců si nevšímá.

Rozmístění zvířat v prostoru je povětšinou náhodné a záleží také na homogenním či naopak heterogenním prostředí. Agregace je podmíněna širokým spektrem vzorců chování, od párové agregace až po složité sociální vztahy mravenců, včel, termitů. K výpočtu agregace se používá k parametr, který udává míru agregace; ta je statisticky platným parametrem k analýze ekologických dat a vyjadřuje se jako frekvence. Kritéria zvyšující přesnost a spolehlivost výpočtu míry agregace jsou velikost vzorku, stratifikace a hustota populace (Waters 1959). Důvody k agregaci mohou být různé, např. reakce na fyzikální faktory (vlhkost, světlo), reprodukční chování, pospolitost jedinců stejného druhu či jiné interakce s jinými jedinci. Avšak teplota a vlhkost jsou nejdůležitějšími faktory pro vznik a stabilitu agregace, přičemž můžeme říci, že teplota neovlivňuje agregaci suchozemských stejnonožců tak výrazně jako vlhkost vzduchu či substrátu (Allee 1926a). Giessen (1988) na modelovém druhu stejnonožce *Oniscus asellus* zjistil, že po pozorovací době tří hodin, za 38% relativní vlhkosti vzduchu a při teplotě 21 °C měli jedinci v agregaci 1,5krát více vody, než ti, kteří ve skupinách nebyli. Není tedy sporu, že agregace je pro přežití suchozemských stejnonožců velice důležitá.

1.3 Vliv vlhkosti

Suchozemští stejnonožci vnímají vlhkost pomocí hydroreceptorů, které jsou uloženy na špičce tykadla. Potvrzující studii provedl Risler (1977) na stínce *Porcellio scaber*. Hydroreceptory fungují v souladu s proprioreceptory a působí jako indikátory při změně obsahu vody. Vlhkost, teplota a světlo jsou faktory abiotické, které spolu s biotickými (např. velikost živočicha, zdravotní stav) ovlivňují pohyblivost zvířat. Vlhkost půdy je hlavním faktorem ovlivňující distribuci a početnost suchozemských stejnonožců (Warburg et al. 1984). Suchozemští stejnonožci dýchají pomocí nepravých vzdušnic (pseudotracheje), které však nejsou identické s tracheální soustavou hmyzu. Také kožní dýchání je pro suchozemské stejnonožce velice důležité (Edney and Spencer 1955). Vodu ztrácejí poměrně rychle, když nejsou v kontaktu s vlhkým substrátem, míra ztráty vody se zvyšuje s rostoucí teplotou a snižující se vlhkostí vzduchu (Edney 1951; Warburg 1965). Ovlivnění chování vlhkostí vzduchu na modelovém druhu *Porcellio scaber* studoval Gunn (1937). *P. scaber* žije ve vlhkém prostředí (např. shnilé dřevo, sklepy, pařeniště). Pokud je v suchém vzduchu o teplotě 20 °C, ztrácí hmotnost (většinou vodu). Když jedinec ztratí čtyři procenta své původní hmotnosti za hodinu, umírá během několika hodin. Předpokládá se, že rychlost pohybové

aktivity se postupně zvyšuje se zvyšující se teplotou a tělesnou hmotností. A dále také, že pohyblivost má malý dopad na změnu obsahu vody v těle živočichů. Překročení kritické úrovně minimálního obsahu vody v těle vede ke snížení pohyblivosti a dochází k tzv. ekologické smrti.

Allee (1926a) v pokusech na svince *Armadillidium vulgare* a stínce *P. scaber* zjistil, že na suchém filtračním papíru se zvířata shlukují, zatímco na vlhkém papíru jsou rozptýlena po celé ploše pokusné misky. Zkoumal také vliv světla a reakci na dotyk, takzvanou thigmotaxi a zjistil, že nejdůležitější faktor pro aktivitu suchozemských stejnonožců je vlhkost. Zvířata se dokonce seskupovala i na vlhkém podkladu, ale jen když byla osvětlena. Je známo, že jsou silně fotofóbní s pozitivní thigmotaxí, což znamená, že vyhledávají kontakt s okolními předměty (preferují skuliny, místa pod kameny atp.). Když nemohou toto přirozené chování uplatnit, tak vytvářejí shluky, které mají i bezpečnostní charakter (Allee 1926b). Shluky se nevytvářejí jen v případě sucha, ale také v případě přezimování. U bezobratlých v tzv. estivaci (letní spánek) zvířata přečkají nepříznivé období. Při hibernaci může být na jednom místě pohromadě i více druhů zvířat, která se navzájem tolerují. Jiný pokus Allee prováděl ve třech rozdílných podmínkách a zjistil, že ve velmi suchém prostředí byla zvířata aktivní až do smrti, při mírném suchu tvořili jedinci shluky a při vysoké vlhkosti zvířata byla rozmístěná bez hnutí. Toto potvrdil i ve své práci Gunn (1937).

Hassall et al. (2010) zkoumali agregační chování suchozemských stejnonožců za různých teplot a vlhkostí. *O. asellus* a *P. scaber* agregovali více při nižší relativní vlhkosti 45 % než při 60 % a konstantní teplotě 22 °C. Celkově však agregace u *O. asellus* byla výrazně vyšší než u *P. scaber*. U druhů *Philoscia muscorum*, *P. scaber* a *A. vulgare* se liší reakce na různé relativní vlhkosti. *A. vulgare* nezměnilo stupeň agregace při přechodu vlhkosti z 87 % na 58 %, zatímco *P. muscorum* a *P. scaber* měli míru agregace vyšší při nižší vlhkosti. Test ukázal, že zástupci *P. muscorum* agregovali podstatně více než ostatní druhy. Při teplotě 20 °C agregovali *O. asellus* a *P. scaber* výrazně více než při teplotě 10 °C. V případě *P. muscorum*, *P. scaber* a *A. vulgare* při relativní vlhkosti 58 % platí, že *A. vulgare* nemění stupeň agregace při vyšší teplotě, zatímco druhy *P. muscorum*, *P. scaber* po přechodu z teploty 16 °C na 22 °C agregovali podstatně více. Ztrátu vody ovlivňuje výměna plynů, tzv. psedotracheje, které mohou uzavíratelnou štěrbinou (stigmatem) regulovat výdej vody, což je asi 25–42 %. Příjem kyslíku u *P. scaber* činí 36 %, z toho ztráta dýcháním 6,9 % (Edney and Spencer 1955).

1.4 Vliv teploty

Reakce na teplotu jsou do značné míry ovlivněny teplotní změnou. Výsledkem je, že v určitém teplotním rozsahu jsou suchozemští stejnonožci méně aktivní. Ne všechny druhy reagují stejným způsobem (Warburg 1993). Například druhy *Oniscus asellus* a *Armadillidium vulgare* jsou aktivní bez ohledu na okolní teplotu (Warburg 1964). Dokonce se může lišit aktivita samic a samců. Vliv teploty v pokusech Alleeho (1926a) na rodech *Porcellio* a *Cylisticus* při teplotě 0 °C, pokojové teplotě (20–26 °C) a v teplotě 33–36 °C zjistil, že při teplotě 22 °C vydržela zvířata v agregaci po dobu tří dnů, zatím co při vyšší teplotě (33–36 °C) se shluk rozpadl už po 18 hodinách. Naopak nízké teploty agregaci podporují, ale vytváří se pomaleji v důsledku snížení rychlosti pohybu zvířat. Při teplotě 0 °C se agregace rozpadá tehdy, když je podklad příliš vlhký.

Tělesnou teplotu u suchozemských stejnonožců zkoumal Edney (1951): když byl vzduch nasycen vodní párou, tak rozdíl mezi teplotou vzduchu a tělesnou teplotou zvířat nebyl vyšší než 0,1 °C. V suchém vzduchu se teplota těla u stejnonožců rodů *Porcellio*, *Armadillidium* a *Oniscus* ustálila do 25 min, ale u zástupců rodu *Ligia* se teplota těla ustalovala po dobu dvou hodin a to hluboko pod teplotu prostředí. U *Armadillidium* ztráta vody za hodinu byla 0,002 g, u *Ligia* pak třicetkrát vyšší (0,06 g/h). Schopnost rychle odpařovat vodu a tím snížit teplotu těla, zejména při krátkodobých zvýšení teploty, je mnohdy k životu nezbytná. Zejména pak u pobřežních forem, které nejspíše byly vývojovým typem při přechodu na souš (Edney 1951). Suchozemští stejnonožci se dokáží aklimatizovat na různé teploty prostředí. V pokusech Edneyho (1964) se *A. vulgare* a *Porcellio laevis* aklimatizují 7 až 14 dní a letální hodnoty se pohybují okolo 39 °C při 30minutové expozici. Srdeční frekvence je vyšší u menších druhů (Schwartzkopf, 1955). Bursell (1955) zjistil, že tepová frekvence u *O. asellus* se mění v závislosti na obsahu vody v těle, při mírném vysychání se frekvence tepu zvyšuje. Nejvíce odolný rod je *Armadillidium*, potom *Porcellio* a nejvíce zranitelný je rod *Oniscus* (omezení propustnosti pokožky způsobují lipidy). Hmotnost všech členovců se odvíjí od obsahu vody v těle, u *O. asellus* je to asi 66 % (Bursell 1955), ale při 24hodinovém vystavení velmi vysoké relativní vlhkosti se obsah vody u *P. scaber* může blížit až 76 %.

1.5 Vliv světla

Světlo a jeho účinky jsou zdrojem mnohých studií na rostlinách i zvířatech, protože ovlivňují jejich růst či chování. Rozlišujeme dva typy pohybových reakcí na světlo: fotokineze, kdy osvětlení způsobí chaotický neorientovaný pohyb živočicha, a fototaxe, což je pohyb směřovaný vzhledem ke zdroji světla. Fototaxe může být pozitivní (pohyb směrem ke světlu), či negativní (od světla, typická pro stínomilné živočichy), či může směr pohybu zaujímat nějaký jiný úhel (př. kroužení můr kolem světla). V práci Danielsona (1976) je vliv světla dokonce zaměřen na různé vlnové délky světla (barvy). Na bílé světlo suchozemští stejnonožci reagovali pohybem čtyřikrát méně, než na světlo modré, červené a zelené. Statistický t-test odhalil, že i přes měřený pohybový potenciál suchozemských stejnonožců má na chování větší vliv vlhkost prostředí.

Suchozemští stejnonožci jsou silně fotonegativní, shluky vytváří i ve vlhkém prostředí a silném nasvícení. Ve tmě je agregace více pospolitá, protože po osvětlení jsou zvířata v horní vrstvě agregace více stimulována k pohybu. Obecně tedy platí, že čím více světla, tím jsou zvířata více stimulována k pohybu. Pokud je pozorovací prostor osvětlen různými intenzitami světla, k agregaci dojde vždy v nejméně osvětleném místě. Vliv světla spolu s teplotou a vlhkostí jsou nejzákladnější faktory agregace suchozemských stejnonožců. Další významnou skutečností je thigmotaxe, která spolu s negativní fototaxí a vázaností na vlhkost určuje výskyt suchozemských stejnonožců (pod kůrou, kameny, štěrbinou). Pokud nejsou taková místa k dispozici, zvířata pak vytvářejí shluky, které toto "bezpečnostní" hledisko splňují. Naopak v práci Warburga (1964) zkoumající reakce na teplotu, vlhkost a světlo byly pokusy dělány s jednotlivci.

1.6 Thigmotaxe

Taxe můžeme definovat jako pohyb organismu vyvolaný a usměrněný vnějším podnětem (<http://slovník-cizich-slov.abz.cz/web.php/slovo/taxe>). Thigmotaxe jsou reakce na kontakt s podkladem, jsou spojené s hmatem. Hmat je jeden ze smyslů, který pomocí receptorů umožňuje získávat informace z okolí (tlak, teplo, bolest). U *Ligia oceanica* měří proprioreceptory 20–40 μm a jsou lokalizované na každé kráčivé končetině (perieopodu), slouží k mechanoreceptci (Alexander 1969). Mechanoreceptory jsou schopné reagovat na rychlost pohybu a na změnu polohy. Proprioreceptory se nacházejí nejen na perieopodech, uropodech, ale Niida et.al. (1990) popsal receptory i na toraxu u *Armadillidium vulgare*.

Risler (1976) doložil proprioreceptory u *Armadillidium nasutum* na druhém páru antén. Hatanaka (1989) zkoumal u *Ligia exotica* hřbetní senzilu, její morfologii, distribuci štětín a nervová zakončení. Doložil, že suchozemští stejnonožci mají různé typy senzil, různě uložené na těle. Senzorické receptory jsou schopny reagovat na mechanické, chuťové a čichové stimuly. Friedlander (1964) uvádí, že thigmotaktické chování u rodů *Oniscus*, *Porcellio* a *Armadillidium* se liší a je významnější pro druhy vlhkomilné. Při nízké vlhkosti se thigmokineze zvyšuje, to je také důsledek tvoření agregace. Thigmokinetické chování suchozemských stejnonožců závisí na ploše a drsnosti pokladu, liší se také reakce každého jednotlivce. Thigmotaxe obvykle doplňuje reakce na endogenní rytmy (délka dne, reakce na vlhkost a světlo).

1.7 Vliv globálních změn

Ekologická experimentální studie saprofágních mnohonožek a stínek Davida a Handy (2010) ukazuje, že oteplování klimatu by mohlo vést k vyšší míře růstu populace a to především v mírném pásu, kde by se zvýšilo množství některých druhů. Saprofágní makročlenovci jsou klíčovými regulátory v rostlinném rozkladu a hrají důležitou roli ve fungování suchozemských ekosystémů, jak v tropech, tak i v mírném pásmu. Mechanismy rozptylu zůstávají nejasné, ale je zřejmá expanze do severní Evropy, která vyplývá z historie a distribuce živočišných druhů. Vliv může mít také hladina CO₂ v atmosféře. Množství CO₂ může ovlivňovat kvalitu hrabanky. Ta determinuje plodnost a velikost zvířat, ale projeví se až po několika generacích. Významější hrozbou pro suchozemské stejnonožce je odlesňování tropů a ztráta vhodné půdy, zejména pro endemické druhy. Proto bude nejlepší volbou pro ochranu prostředí zaměřit se na heterogenní karjínu. Studií zabývajících se klimatickými změnami je málo, zatímco výzkumy na fyziologické funkce stejnonožců, zejména na odolnost vůči teplu a vlhkosti poměrně dost (Edney 1951; Warburg 1965; Haacker 1968; Meyer and Eisenbeis, 1985; Davis 1989).

Změnu v chování stejnonožců (např. produkce vajec, hrabání, čas krmení, odpočinku či tvoření shluků) ovlivňuje změna klimatu. Suchozemští stejnonožci dokonce mění své nároky na mikroklimata. Ve své studii se Hassall et al. (2010) zaměřují na agregace, které vedou k vytvoření příznivějšího mikroklimatu pro skupinu. Termoregulace, menší ztráty vody v těle, mohou vést ke zvýšenému individuálnímu přežití nebo reprodukčnímu úspěchu. Například housenky zavíječe se od prvního po třetí instar seskupují a je dokázáno, že tak mají větší šanci

na přežití než jedinci, kteří jsou samotářští (Klok and Chown 1999). Výběr vhodného stanoviště ovlivňuje plodnost, úmrtnost a dostatek potravy. Reakce na změnu klimatu ovlivňuje poskytování kvalitních služeb celému ekosystému (Loreau et al. 2001; Nieminen 2008).

Agregace jsou obzvláště charakteristické pro suchozemské stejnonožce (Brockett and Hassall 2005), kteří jsou nejvíce úspěšná skupina korýšů při přechodu z vody na souš (Edney 1968). Pokožka stejnonožců postrádá vnější voskovou vrstvou a je vysoce propustná pro vodu (Edney 1968). V důsledku toho jsou suchozemští stejnonožci citliví na vysychání a kolísání teplot (Hassall et al. 2005), jejich přežití tak závisí na minimalizaci ztráty vody. Do roku 2080 se předpokládá, že letní klima na jihu Velké Británie se oteplí o 3–5 °C a sníží se objem srážek o 50 % (Hulme et al. 2002). Tři ze čtyř britských druhů suchozemských stejnonožců agregují výrazněji při nižší relativní vlhkosti a při vyšších teplotách. U *P. scaber* není vliv teploty a vlhkosti tak výrazný, jako u druhů *Philoscia muscorum*, *Oniscus asellus* a *Armadillidium vulgare*. Ty druhy, které ztrácejí vodu rychleji (*O. asellus* a *P. muscorum*) agregují více než ty, co ztrácejí vodu pomaleji, jako např. *A. vulgare*, které je proti vysychání nejvíce odolné (Edney 1951). Reakce na změnu klimatu budou u každého druhu specifické a druhy méně odolné proti vysychání budou trávit delší dobu v agregaci, případně budou méně času věnovat krmení a tak se sníží i jejich plodnost (Møller et al. 2008). Zvýšená agregace v období nižších srážek a vyšší teploty může vést ke kompromisu mezi dobou strávenou krmením nebo agregací. Vzhledem k tomu, že se v úkrytu hromadí výkaly, které mohou sloužit jako potrava, suchozemští stejnonožci přecházejí na vyšší podíl koprofagie (Hassall and Rushton 1982). *P. scaber*, které aktivně vyhledává vlhké úkryty, což mu umožňuje setrvávat kratší dobu v agregaci, má tak konkurenční výhodu nad druhy, které jsou méně schopné si najít vhodné mikrostanoviště (Hassall and Tuck 2007). Druhy, které jsou vysoce adaptované na snížení ztrát vody v těle, jsou schopny si nalézt lepší místo pro život, jsou konkurenčně zvýhodněny nad ostatními druhy.

V létě je nejvyšší vrchol růstu jedinců a doba rozmnožování ovlivněná zvýšenou agregací a sníženou dostupností vhodných stanovišť, což může mít vážný vliv na hustotu populace. Pokles populace suchozemských stejnonožců může způsobit Alleeho efekt u nízkých populačních hustot (méně než 70 jedinců na metr čtvereční), což je obzvláště kritické pro stejnonožce, uvážíme-li, že se snaží při nižších srážkách a vyšších teplotách více agregovat (Brockett and Hassall 2005).

1.8 Čichová orientace u suchozemských stejnonožců

Čich je smysl, kterým lze vnímat částice chemikálií rozptýlené ve vzduchu. Tento vjem se označuje jako vůně (pach). Čich úzce souvisí s chutí a u bezobratlých živočichů jsou receptory často spojeny v jeden orgán (<http://cs.wikipedia.org/wiki/%C4%8Cich>). Byly popsány 2 typy senzil. Jedná se o smyslové chloupky, které dokáží vnímat i chuť. Vjem z chloupku přechází přes šlachy a kanálky až k jádru buňky. U *Ligia oceanica* se nachází asi 100 chemoreceptorů na jednom tykadle (Alexander 1977). Abraham a Wolsky (1930) popsali chemoreceptory u stínky *Porcellio scaber* a svinky *Armadillidium vulgare* na druhých maxillách. Další jejich studie na 15 druzích stejnonožců potvrdily, že stejnonožci jsou schopni čichat posledním článkem tykadel. Dva typy receptorů jsou schopné vnímat kyselinu máselnou, aminokyseliny a sacharidy v okolí.

Většina suchozemských stejnonožců se přes den ukrývá ve svých vlhkých úkrytech, kde absorbují vodu, v noci pak vycházejí z úkrytů a dochází k odpařování vody z jejich těl. Toto chování je součástí jejich osmoregulačního systému. Při hledání vhodného stanoviště se řídí různými podněty, pach je jedním z nich. Studie Kuenena a Nootebooma (1963) v proudícím vzduchu ukázala pozitivní reakce na svůj vlastní pach v suchém prostředí. Ve vlhkém prostředí se zvířata rozptylují od pachu pryč, tedy negativně. Suchozemští stejnonožci reagují na pachy produkované vlastními členy jejich druhu, to jim také pomáhá vyhledat vhodné stanoviště.

Chování stejnonožců ovlivňuje několik vlivů. Nakonec ještě zmíním rytmickou aktivitu. Rytmičká aktivita je spojena s přílivovými a lunárními rytmy. Byla pozorována u suchozemských stejnonožců obývajících pobřeží moří (*Excirolna chiltoni*, *Idotea baltica*, *Tylos latreille*) (Kendley 1974). Rytmy jsou ovlivněné lunární cykly 26-33 dnů, stejně tak jako teplotou. U suchozemských stejnonožců byla rytmická aktivita popsána také u pouštního rodu *Hemilepistus*. Z předchozích studií víme, že u *Oniscus asellus* rytmická aktivita nesouvisí s vlhkostními podmínkami (Cloudsley-Thomson 1952). Další studie by měly zjistit, zdali jde o jev obecnější a vyskytuje se i u jiných stejnonožců.

2 CÍL PRÁCE

Cílem této práce je:

- Zhodnotit vliv vlhkosti na míru agregace dvou druhů suchozemských stejnonožců
- Zhodnotit vliv světelné intenzity na míru agregace těchto druhů
- Zhodnotit vliv přítomnosti jedinců jiného druhu na míru agregace, tj. srovnat chování v jednodruhových a smíšených skupinách

V práci budou testovány hypotézy:

- Agregace suchozemských stejnonožců není ovlivněna druhovým složením skupiny, tj. není rozdíl mezi úrovní agregace druhu *Porcellio scaber*, druhu *Armadillidium versicolor* a smíšené skupiny.
- Agregace suchozemských stejnonožců není ovlivněna vlhkostí, tj. není rozdíl mezi úrovní agregace zmíněných druhů v suchých a vlhkých podmínkách.
- Agregace stínky *Porcellio scaber* není ovlivněna světelnými podmínkami ani vlhkostí, tj. není rozdíl mezi úrovní agregace daného druhu v suchých a vlhkých podmínkách v kombinaci s třemi úrovněmi nasvícení experimentální arény.

3 METODIKA

3.1 Sběr jedinců modelových druhů

Jako modelové druhy byli zvoleni suchozemští stejnonožci: stínka *Porcellio scaber* Latreille, 1804 a svinka *Armadillidium versicolor* Stein, 1859. Jedinci obou druhů byli sbíráni formou individuálního sběru ve městě Olomouci (Bezručovy sady a v blízkosti garáží poblíž zastávky Nádraží město). V laboratoři byli přemístěni do několika plastových boxů se substrátem. Boxy se zvířaty byly umístěny do termostatu, kde byla stálá teplota 18 °C. Boxy byly pravidelně vlhčeny a stejnonožcům byla předkládána potrava (brambor). Pozorování probíhalo v říjnu a listopadu 2011. K dispozici bylo zhruba 700 jedinců *P. scaber* a 400 jedinců *A. versicolor*.

3.2 Vliv vlhkosti na agregační chování suchozemských stejnonožců

Pokus byl metodicky inspirován pracemi Caubeta et al. (2008) a Waterse (1959). Byly použity plastové kelímky o průměru 6 cm, rozdělené na 9 polí. Pro udržení vlhkosti byly vylité na dně tenkou vrstvou sádry (obr. 1). Do jednoho boxu bylo dáno osm jedinců jednoho druhu. Ti byli sledováni po dobu dvou hodin, přičemž každých 10 min bylo jejich rozmístění zaznamenáno fotoaparátem. Tato pozorování probíhala pro skupiny z obou druhů i pro smíšené skupiny (čtyři jedinci *A. versicolor* a čtyři jedinci *P. scaber*). K pokusům byli vybíráni jedinci přibližně stejné velikosti a po pokusu byli umístěni zpět do boxů. Pokus měl třicet opakování pro každou variantu. Všechna pozorování probíhala dvakrát. Jednou na suchém podkladu, podruhé byla sádra silně navlhčená vodou z rozprašovače. Zaznamenávala jsem počet jedinců, kteří se vzájemně dotýkali.

3.3 Vliv intenzity světla a vlhkosti na agregační chování suchozemských stejnonožců

Metodika byla stejná jako v práci Devigne et al. (2011). Pozorovací zařízení se skládalo z homogenní plastové misky (průměr 15 cm) a menšího kulatého „poklopu“ (průměr 6 cm), pod který bylo před pokusem umístěno 40 jedinců (byli ponecháni 5 minut v klidu). Jednalo se o homogenní prostředí a tři různé intenzity světla (0 lx, 170 lx, 1070 lx) zajištěné pomocí 40 W a 60 W zářivky (jedinci nebyli ovlivněni teplem). Zářivky vydávaly kuželovitý sloupec

světla, hodnoty intenzity světla jsem měřila luxmetrem. Při hodnotě 0 lux nebyla úplná tma, světelná intenzita by se dala přirovnat ke světlu při úplňku měsíce. Pozorovací zařízení bylo kulaté z důvodu toho, aby se minimalizoval tzv. „rohový efekt“, tj. projev thigmotaxe, kdy se jedinci shlukují v rozích nádoby. Pokus probíhal 45 minut, přičemž každých 5 min byl pořízen snímek distribuce stejnonožců v aréně. Počítala jsem opět jedince, kteří se dotýkali. Pokus měl deset opakování pro každou světelnou variantu. Všechna pozorování probíhala dvakrát, jednou na suchém filtračním papíře, podruhé byl filtrační papír silně navlhčen vodou. Po pozorovacím dnu byla zvířata nechána dva dny v klidu a temnu. Pro tento experiment byly použity pouze stínky *P. scaber*.



Obr. 1: Kelímek vylitý sádrou pro pozorování agregačního chování

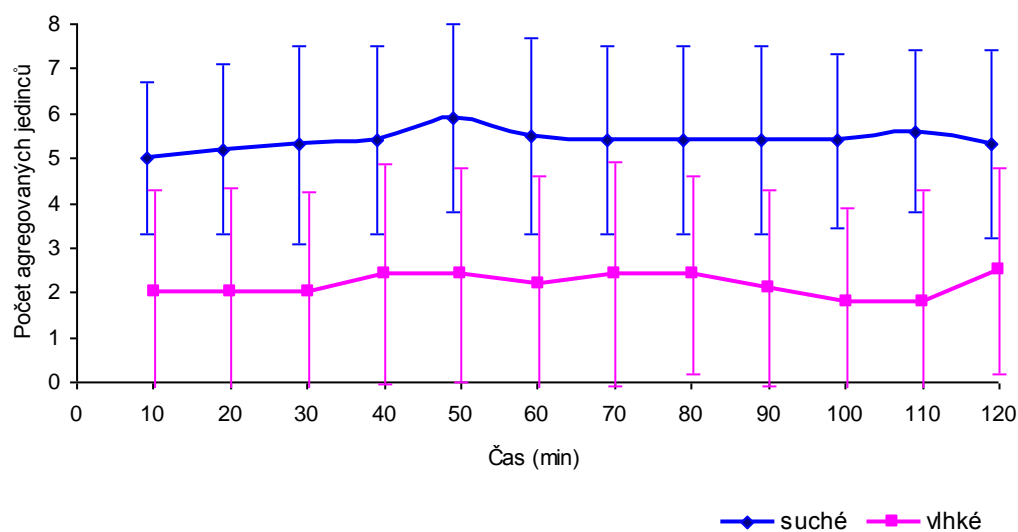
3.4 Statistické zpracování dat

Agregace jedinců byla měřena jako proporce agregovaných jedinců z celkového počtu 8 jedinců v prvním experimentu a 40 jedinců v experimentu druhém. Rozdíly mezi vlhkým a suchým prostředím byly analyzovány prostřednictvím generalizovaného lineárního smíšeného modelu s binomickou distribucí chyby v programu SAS 9.2 (SAS Institute Inc., 2007). Jako odpověď byla použita proporce agregovaných jedinců, transformována na logity. Model bral do úvahy opakovaná měření. Vlhkost (kategorická proměnná se 2 úrovněmi: suchý/vlhký), světlo (3 úrovně: 0, 170 a 1070 lx) a čas (kvantitativní proměnná od 10 do 120 minut pro první experiment a 5 až 45 minut pro experiment druhý) vystupovaly jako fixní proměnné. Číslo plastové misky bylo do modelu zařazeno jako náhodná proměnná pro opakovaná měření, tj. jako subjekt, na kterém byla opakovaně prováděna měření agregovaných jedinců. Model bral do úvahy overdispersi. Ke statistické inferenci byl použit F-test. Počty stupňů volnosti ve jmenovateli byly vypočítány metodou Kenwarda a Rogera.

4 VÝSLEDKY

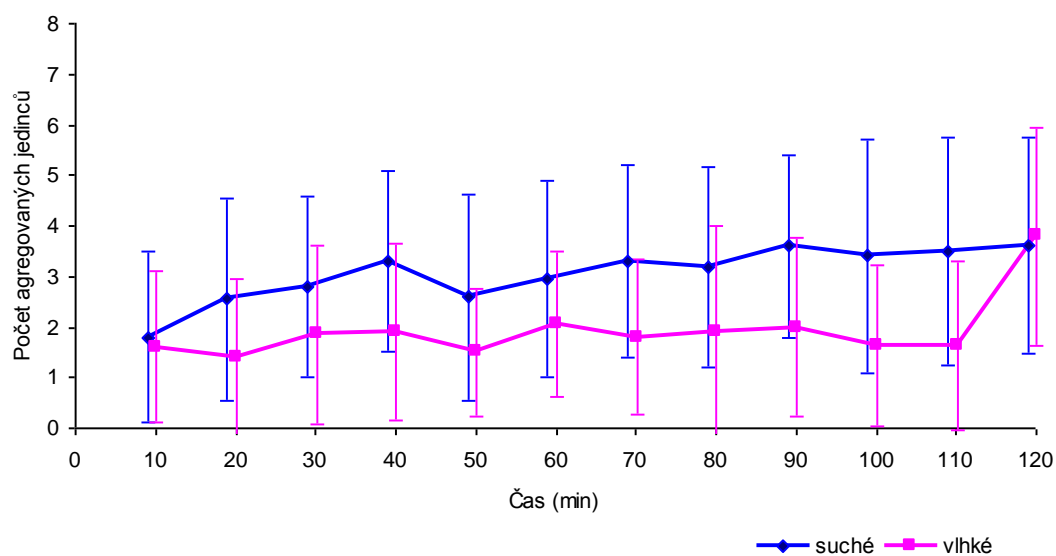
4.1 Agregace v závislosti na vlhkosti

Při zpracování výsledků u pokusů s kelímky, kdy plocha kelímku byla rozdělena na devět polí, jsem se rozhodla nezohledňovat umístění jednotlivých zvířat v mřížce (měřítko se ukázalo jako nevhodné). Pro lepší přehlednost jsem vyhodnocovala největší počet zvířat v agregaci, tj. počet zvířat, jež se dotýkají. Do grafů jsem zanesla průměr agregovaných jedinců v jednotlivých časech. Velikost agregace u *Porcellio scaber* kolísala mezi dvěma jedinci ve vlhkém prostředí a pěti až šesti jedinci v prostředí suchém. Už od počátku pokusu byla agregace ustálená a přibližně stejná po celou dobu pozorování. Ve všech případech byla vyšší vlhkost ukazatelem, který zpomaluje agregaci. Stínka *P. scaber* nejvíce agregovala v suchých podmínkách, po 50 minutách bylo v agregaci 75 % jedinců (obr. 2). Výsledky F-testu potvrzují významnost času ($F_{1,717} = 26,73$, $p < 0,001$) i vlhkosti ($F_{1,717} = 37,87$, $p < 0,001$).



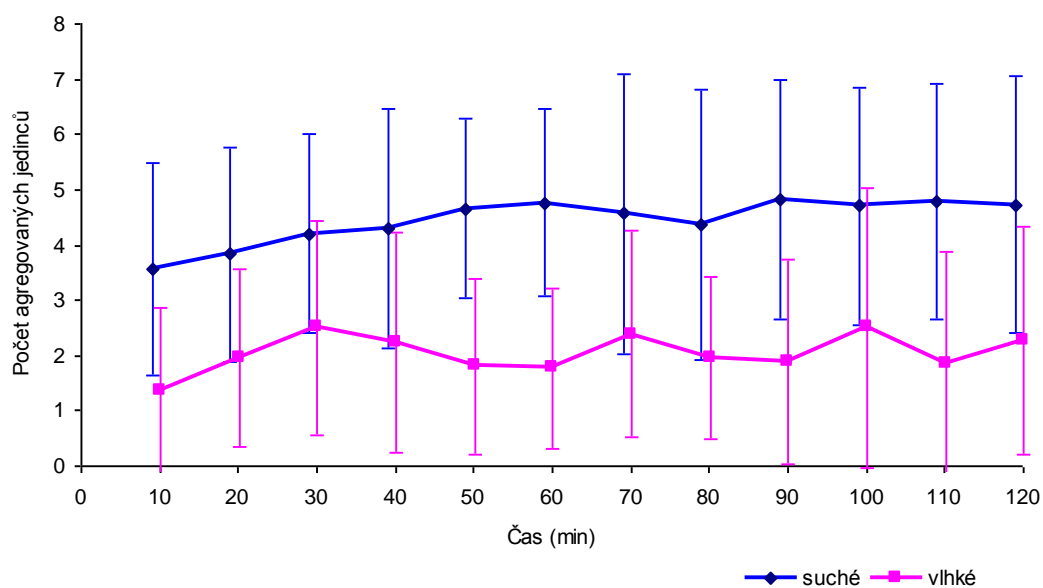
Obr. 2: Vliv vlhkosti na agregaci u *P. scaber* (průměr \pm SE).

Jedinci *Armadillidium versicolor* agregovali méně (obr. 3). Po hodině pozorování byla agregace tři a půl jedince v suchém prostředí, ve vlhkém prostředí kontinuálně dva jedinci (tj. neagregující), po dvou hodinách se agregace blížila ke čtyřem jedincům. Výsledky F-testu jsou následující, čas signifikantní ($F_{1,717} = 62,11$, $p < 0,001$), vlhkost také signifikantní ($F_{1,717} = 10,65$, $p = 0,00$).



Obr. 3: Vliv vlhkosti na agregaci u *A. versicolor* (průměr ± SE).

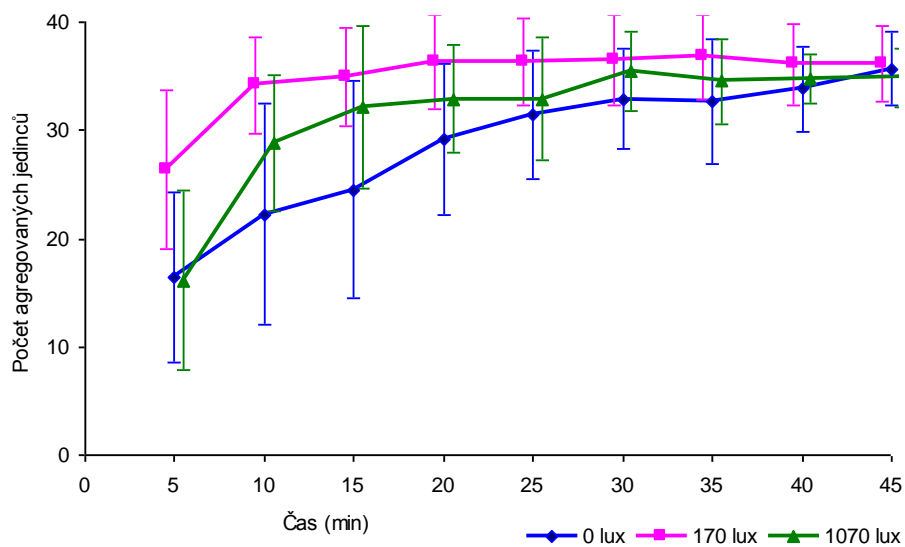
Smíšená skupina (4 jedinci *P. scaber* a 4 jedinci *A. versicolor*) agregovala více než jednodruhá skupina svinek *A. versicolor*. Počet jedinců v agregaci v suchém prostředí byl přibližně čtyři až pět jedinců, ve vlhkém se počet jedinců v agregaci pohyboval kolem 2,5 jedince (obr. 4). Výsledky F-testu potvrzují, že pro agregační chování je signifikantní čas ($F_{1,717} = 42,76$, $p < 0,001$) i vlhkost ($F_{1,717} = 22,35$, $p < 0,001$).



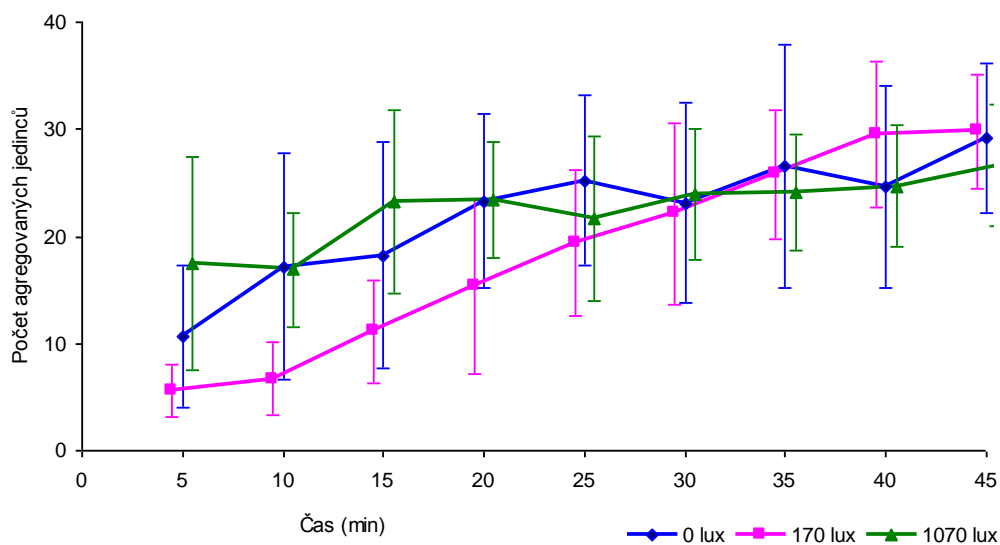
Obr. 4: Vliv vlhkosti na agregaci ve smíšené skupině stínek a svinek (průměr ± SE).

4.2 Agregace v závislosti na světelné intenzitě

Výsledky pokusu zkoumajícího intenzitu agregace stínek *P. scaber* v závislosti na intenzitě osvětlení (obr. 5) naznačují, že jedinci agregací nejvíce reagovali na střední intenzitu světla. Při nízké intenzitě světla suchozemští stejnonožci reagovali pomalu. Při vysoké intenzitě osvětlení nastal prudký nárůst agregace, který po 10 minutách odezněl, a k finální agregaci docházelo pomalu. Konečný agregát na konci pokusu ve všech třech různých světelných podmínkách činil 35 jedinců ze 40.

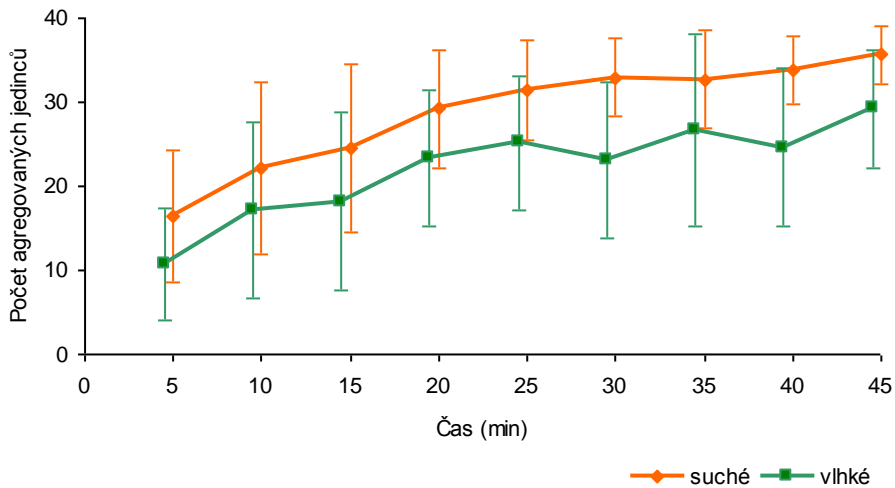


Obr. 5: Agregace v závislosti na světelné intenzitě v suchém prostředí (průměr \pm SE).

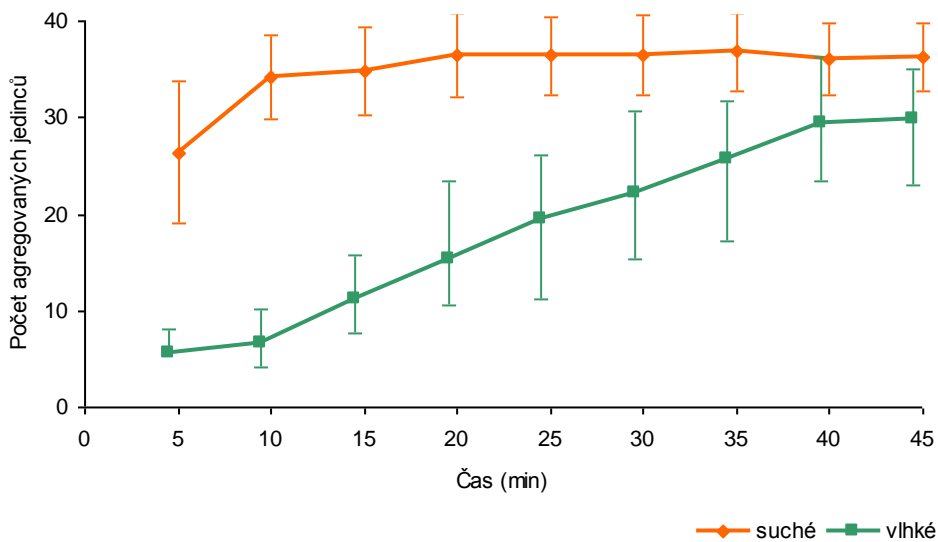


Obr. 6: Agregace v závislosti na světelné intenzitě ve vlhkém prostředí (průměr \pm SE).

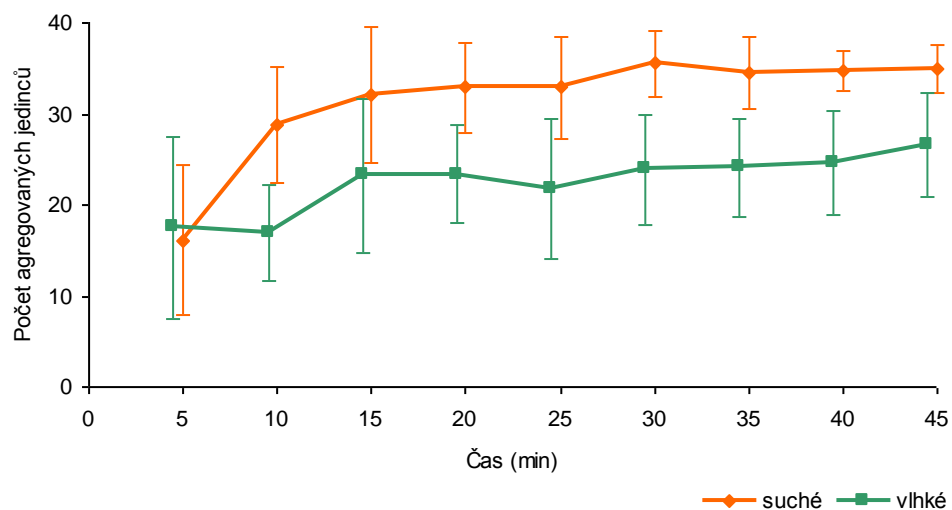
Při změně vlhkosti homogenního prostředí se změnila i agregace zvířat (obr. 6). Zatímco v suchém prostředí během prvních pěti minut bylo v agregaci 15 až 25 jedinců (obr. 5) ve vlhkém prostředí to bylo pouze 5 až 18 jedinců. Křivky grafu se více prolínají, přibližně kolem třicáté minuty byla agregace u všech světelných podmínek stejná, 23 jedinců.



Obr. 7: Individuální závislost agregace za temna a rozdílné vlhkosti (průměr \pm SE).



Obr. 8: Individuální závislost agregace za střední světelné intenzity a rozdílné vlhkosti (průměr \pm SE).



Obr. 9: Individuální závislost agregace za vysoké světelné intenzity a rozdílné vlhkosti (průměr ± SE).

Stínka *P. scaber* ve třech různých intenzitách světla nejvíce agregovala při 170 luxech, zhruba od 15 minuty až do konce pokusu bylo v agregaci přes 90% všech jedinců v suchém prostředí (obr. 8). Výsledky F-testu v pokusu se stínkou *P. scaber* potvrzují, že významnými prediktory je čas ($F_{1,536} = 212,28$, $p < 0,001$) i vlhkost ($F_{1,536} = 269,88$, $p < 0,001$). Intenzita světla ($F_{1,536} = 2,67$, $p = 0,10$) neměla po zahrnutí těchto dvou prediktorů signifikantní význam pro vysvětlení pozorovaných agregací.

5 DISKUZE

Ve své práci jsem zkoumala jak vlhkost a světlo ovlivňuje chování suchozemských stejnonožců. Modelovými druhy byly stínka *Porcellio scaber* a svinka *Armadillidium versicolor*. Z výsledků mé práce vyplývá, že agregace *P. scaber* nastává vcelku rychle, experimentálně bylo zjištěno, že do 10 minut bylo v agregaci přes 50 % jedinců. Na konci pokusu agregovalo téměř 90 % jedinců stínek.

Agregační chování pomáhá suchozemským stejnonožcům snížit ztráty vody odparem. Vodní bilance u suchozemských stejnonožců byly zkoumány Edneym (1968, 1977), Cloudsley-Thomsonem (1977) a Warburgem (1989). Tělo stejnonožců obsahuje 60–70 % vody, v závislosti na fyziologickém stavu a ročním obdobím (Gere 1962). Netřeba tedy připomínat, že voda je pro korýše žijící na souši nezbytná pro život. Vodu dokáží efektivně získávat z potravy (Kuenen 1959). Studie ukázaly, že jsou dokonce schopni vodu aktivně nasávat ústy i konečníkem (Edney and Spencer 1955). Zvláštností je, že *Ligia oceanica* není schopna přijímat pitnou vodu. Příjem vody je ovlivněn fyzikálními procesy a osmotickým tlakem hemolymfy. Struktura zadní části trávicího traktu se podílí na transportu iontů (Na, K) i ATP (Warburg and Rosenberg 1989). Vylučované exkrementy mohou obsahovat 43–63 % vody (Kuenen 1959), tím se stávají pro mnohé druhy, které si vytvářejí „doupě“ pod zemí, důležitým zdrojem vlhkosti. Byla provedena studie obsahu vody v pokožce, hemolymfě a také ve střevech a gonádách. Nejvíce vody obsahovala pokožka. U *Porcellio scaber* to bylo 54 % vody (Salminen and Lindqvist 1972). U samic rodu *Hemilepistus* byl obsah vody v hemolymfě větší než u samců.

Adaptací proti vysychání je u suchozemských stejnonožců mnoho. Morfologicky to jsou chloupky a šupinky po celém těle, které zadržují vodu. Ztrátám vody se suchozemští stejnonožci chrání také vytvořením agregace. Jak bylo potvrzeno i z mého pozorování, agregace se logicky tvoří v suchém prostředí častěji. Záleží také na druhu suchozemského stejnonožce. V přírodě se vyskytují některé druhy společně a tvoří pak agregaci smíšenou. I mnou pozorované druhy *P. scaber* a *A. versicolor* při studiu agregace v kelímcích se mezi sebou mísily. Myslím si, že při dalším pozorování by bylo vhodné použít větší počet zvířat v aréně.

5.1 Agregace v závislosti na vlhkosti

Stínka *P. scaber* je velmi rozšířený a dobře agregující druh, při vědecké práci často používaný. Již ve 20. letech minulého století se agregací suchozemských stejnonožců zabýval Allee (1923, 1926a, 1926b, 1927, 1929). Při mém pozorování v kelímcích se nejlépe shlukovala stínka *P. scaber* a to až šest jedinců z osmi. Allee (1926a) prokázal, že při agregaci šesti a více jedinců se snižuje ztráta vody v těle živočicha. Jelikož suchozemští stejnonožci nemají, na rozdíl od hmyzu či pavouků, ochranné lipidové vrstvy na kutikule (Hadley and Warburg 1986), behaviorální adaptace chránící je proti vyschnutí jsou pro ně významnější.

Agregaci a thigmotaxí u *Oniscus asellus* se zabýval Friedlander (1964, 1965). Ebisuno et al. (1982) zkoumali význam feromonů při tvorbě agregací. Nověji Hassall et al. (2010) poukazují na adaptaci suchozemských stejnonožců a jejich specifické chování při změně podmínek prostředí. Nejnovější práce na změnu agregace v případě změny klimatu uvádí Hassall and Moss (2011). Ačkoliv je relativně hodně prací zabývajících se agregací, málo prací se zabývá interakcemi mezi zvířaty, jejich dynamikou a stabilitou agregovaných jedinců.

Chování suchozemských stejnonožců je podmíněno thigmotaxí (Friedlander 1964), vytvořené agregáty byly pozorovány vždy při okraji arény a to jak v mém pozorování, tak i u Devigne et al. (2011). Mé pozorovací arény byly homogenní, to znamená, že stejnonožci neměli k dispozici v aréně úkryt. Devigne et al. (2011) v modifikacích pokusů nabízel stejnonožcům jeden či dva úkryty, stínky *P. scaber* volily systematicky tmavý úkryt pro tvorbu agregace. Tudiž lze říci, že světlo ovlivňuje umístění agregací a že jsou fotonegativní (Warburg 1964; Cloudsley-Thompson 1977).

K vysvětlení agregace nemůžeme brát v úvahu pouze světlo a thigmotaxi. Suchozemští stejnonožci se v přírodě nacházejí pohromadě ve větším počtu, proto jsou důležité i interakce mezi jednotlivými zvířaty, které pak tvoří jakýsi celek. Sekundární agregáty, tj. vedlejší skupinky s menším počtem zvířat, jsou méně výhodné, protože suchozemští stejnonožci v nich ztrácejí více vody. Menší, vedlejší skupinky zvířat v agregaci v méně příznivých podmínkách ukazují na individuální preference suchozemských stejnonožců. Sekundární agregáty, které se vytvářejí v horších podmínkách, mohou vyplývat z kompromisu mezi náklady a zisky většího agregátu (Devigne et al. 2011). Tato skutečnost byla prokázána i u řádu Orthoptera (Yoder et al. 2002). Nevýhoda velkého agregátu naproti tomu je, že se zvyšuje konkurence mezi jednotlivci (Ganter 1984). Brockett and Hassall (2005) uvádějí, že při nízkých populačních hustotách suchozemských stejnonožců je čas strávený hledáním vhodného agregátu lineárně vyšší. Růst jedinců ovlivňuje populační

hustota, grafické vyjádření se pak podobá účinku Alleeho efektu, který popisuje Courchamp et al. (1999). Alleeho efekt se zabývá mechanismy, které mají měřitelný vliv na fitness jedince. Obecně platí, že čím je populační hustota menší, tím se snižuje reprodukce a schopnost přežít. Suchozemští stejnoonožci disponují i obrannými mechanismy, plynňý čpavek a sekrety ze stolice přispívají ke vzniku a stabilitě agregace (Wieser et al. 1969; Takeda 1984). Mé výsledky tento fakt potvrzují, agregace byla rychlá a stabilita finálního agregátu velká.

A. versicolor je odolnější ke ztrátám vody, než *P. scaber*. Proto usuzuji, že ochota ke shlukování *A. versicolor* byla menší z tohoto důvodu. Navíc před pokusem byli jedinci vystaveni vhodným vlhkostním a teplotním podmínkám. Měli dobrou kondici a dostatek vody v těle, proto je vystavení 2 hodinového experimentu neovlivnilo natolik, aby tvořili agregaci. Bursell (1955) uvádí, že rod *Armadillidium* je obecně více odolný ke ztrátám vody než rod *Porcellio*. Společně s *P. scaber* byla agregace větší, ale obecně nejlépe agregovala samotná stínka *P. scaber*. Při pozorování ve smíšené skupině zaujímaly oba druhy společně místo po obvodu arény, což souvisí s jejich thigmotaxí.

5.2 Agregace v závislosti na světelné intenzitě

Moje pozorování, které bylo zaměřeno na rozdílnou intenzitu světla, obsahovalo více jedinců *P. scaber* a agregace byla tím pádem pospolitější a ovlivněná nejen vlhkostí, ale především světelnou intenzitou při samotném pokusu. Při světelné intenzitě 1070 luxů nastal prudký nárůst agregace už v prvních deseti minutách, na suchém filtračním papíru bylo v agregaci 30 jedinců, na vlhkém filtračním papíru 20 jedinců. Po 45 minutách bylo v agregaci v suchu 35 jedinců, ve vlhku pak 28 a to vždy ze 40 jedinců. Ve srovnávané obdobné studii (Devigne et al. 2011) pozorovali na konci pokusu zhruba 26 jedinců v agregaci.

Metodika nové práce Devigne et al. (2011) založená na různé světelné intenzitě světla, která byla předlohou mé práce, dospěla k jiným výsledkům. Především při střední světelné intenzitě (170 lx) byla agregace v mém pokusu v polovičním čase (kolem 20 minut) 36 jedinců ze 40, u pokusu práce Devigne et al. (2011) zagregovalo během 20 minut pouze 25 jedinců. Ve všech třech světelných intenzitách nebyla překonána hodnota 30 jedinců ze 40. V první polovině pozorování za nejvyšší světelné intenzity (1070 lx) byla agregace největší, v druhé polovině nejvíce jedinců zagregovalo při střední a nízké intenzitě světla. Při 1070 luxů

po 10–15 min bylo v agregaci 27 jedinců, zatímco na konci pokusu (45 min) už jen 20 jedinců (Devigne et al. 2011).

Tento trend snížení počtu stínek v průběhu času jsem nezaznamenala. V mém pozorování bylo v agregaci během 10–15 min 30 jedinců a na konci pokusu 34 jedinců. Agregace se vytvořila ve 100 % pokusů, zatímco u Devigne et al. (2011) jen u 90 % experimentů. Nutno však znovu upozornit, že Francouzi v pokusech nabídli stínkám úkryt.

Jelikož se většina druhů suchozemských stejnonožců skrývá před světlem a sluncem, očekávala jsem, že největší agregace nastane při nejvyšším osvětlení (1070 lx), což se potvrdilo pouze v začátcích pokusu. Vysoká světelná intenzita je pro suchozemské stejnonožce rušivá a vede ke zvýšení aktivity zvířat. Tvoří se menší skupinky a stabilita agregátu je horší než ve větších skupinách. Stínky nejsou v agregaci spokojeny a snaží se aktivně vyhledat lepší úkryt (Sutton 1972, Warburg 1964).

Vliv světla na agregaci nebyl statistickým modelem prokázán. Světlo je velice komplikovaný prediktor, případný pozdější výzkum či opakování pokusu by mělo pracovat s více různými intenzitami světla. Cloudsley-Thompson (1952) zjistil, že při studiu denních rytmů u *Oniscus asellus* je aktivita jedinců spojena především se střídajícím se světlem a tmou a ne s kolísáním teploty a vlhkosti. Samotná intenzita světla v našem experimentu však neměla vliv na rychlost a velikost agregace.

Suchozemští stejnonožci rozlišují mezi úkrytem z červeného filtru (56 lx) a úkrytem bez filtru (166 lx), ale už nejsou schopní rozlišit mezi dvěma tmavými úkryty (41 a 56 lx) (Devigne et al. 2011). Toto tvrzení je ale v rozporu s výsledky Hartlineho (1923), který uvádí, že suchozemští stejnonožci jsou velice citliví i na nízký jas světla a dokáží ho rozlišit.

Další výzkumy v budoucnu by se mohly zabývat faktem, proč se jedinci do skupin shlukují. Zdá se, že jde o sociální fakt nebo jde čistě o to, že mají v agregaci vhodnější fyzikální podmínky. Zákonitosti agregačního chování a tím spojená thigmotaxe je zatím stále málo objasněné chování suchozemských stejnonožců. Zajímavé bude také porovnat odlišné chování různých druhů suchozemských stejnonožců i mnohonožek. Zjistit, zda pravděpodobnost agregace ovlivňuje přítomnost jiného jedince stejného či jiného druhu ve srovnání s neživým objektem. Dále by bylo vhodné suchozemské stejnonožce pozorovat při vytváření agregací za různých teplot a během celého dne. V první řadě je nutné se zaměřit na výzkumy, které byly provedené, držet se jejich metodiky, popřípadě ji vylepšit. Má metodika by se mohla rozšířit o větší škálu světla a vliv vlhkosti pozorovat v uzavřeném akváriu, kde by se snáze pracovalo

s vlhkoměrem. Dále by se mohl navýšit počet druhů pozorovaných v agregaci. Nemyslím tím jen zástupce skupiny suchozemských stejnonožců, ale stejně dobře by se agregace dala pozorovat na mnohonožkách svinulích (*Glomeris* spp.), které také agregují (např. *Glomeris pustulata* vytváří velké kolonie pod kůrou padlých stromů, Tuf *pers. comm.*) a mají podobný vzhled a způsob života.

6 ZÁVĚR

Cílem práce bylo zhodnotit vliv vlhkosti a světelné intenzity na míru agregace druhů *Porcellio scaber* a *Armadilidium versicolor*. Dále zhodnotit vliv přítomnosti jedinců druhého druhu na míru agregace, tj. srovnat chování v jednotlivých a smíšených skupinách. Jednalo se o dva různé pokusy, z čehož jedna metodika vycházela z práce Devigne et al. (2011). Druhá se opírala o poznatky Caubeta et al. (2008) a Waterse (1959). Pokusy byly prováděny v laboratorním prostředí na podzim roku 2011.

Bylo zjištěno:

1. Vliv vlhkosti byl průkazný u všech provedených pokusů. Vlhkost je ukazatel, který agregaci zpomaluje.
2. V pokusu se stínkou *P. scaber* byl významným prediktorem agregace jak čas, tak i vlhkost.
3. Na agregování svinek *A. versicolor* měl vliv jak čas, tak i vlhkost, svinky však tvořily menší agregace než stínky.
4. Smíšená skupina (4 jedinci *P. scaber* a 4 jedinci *A. versicolor*) agregovala více než jednodruhová skupina svinek *A. versicolor*, v modelu byl opět významným prediktorem čas i vlhkost.
5. Pokus zaměřený na různou světelnou intenzitu ukázal, že *P. scaber* se shlukuje ve všech měřených světelných intenzitách. Nejvíce tato stínka agregovala při 170 luxech, zhruba od 15 minuty až do konce pokusu bylo v agregaci přes 90 % všech jedinců.
6. Na konci pozorování ve všech světelných intenzitách u *P. scaber* bylo v suchém prostředí 35 jedinců ze 40. Na vlhkém filtračním papíru to bylo 23 jedinců ze 40.
7. Přestože rozdíly v rychlosti a míře agregace v různých světelných podmínkách byly patrné, pouze čas a vlhkost byly významnými prediktory agregace, význam intenzity světla pro agregaci byl nesignifikantní.
8. Velké finální agregáty se tvořily skoro vždy při okraji pozorovací arény.

7 LITERATURA

- Ábrahám, A., Wolsky, A. (1930): Über ein neues Sinnesorgan der Landisopoden. *Zoologischer Anzeiger*, 87: 88–93.
- Al-Dabbagh, K.Y., Block, W. (1981): Population ecology of a terrestrial isopod in two Breckland grass heaths. *Journal of Animal Ecology*. 50: 61–77.
- Alexander, C.G., (1969): Structure and properties of mechanoreceptors in the pereopods of *Ligia oceanica* linn. (Crustacea, Isopoda). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 29: 1197–1205.
- Alexander, C. G., (1977): Antennal sense organs in the isopod *Ligia oceanica*. *Marine Behaviour and Physiology*, 5: 61-77.
- Allee, W.C. (1923): Animal aggregations: A request for information. *The Condor*, 25: 129–131.
- Allee, W.C. (1926a): Studies in animal aggregations: causes and effects of bunching in land isopods. *Journal of Experimental Zoology*, 45: 255–277.
- Allee, W.C. (1926b): Distribution of animals in a tropical rain-forest with relation to environmental factors. *Ecology*, 7: 445–468.
- Allee, W.C. (1927): Animal aggregations. *The Quarterly Review of Biology*, 2: 367–398.
- Allee, W.C. (1929): Studies in animal aggregations: natural aggregations of the isopod, *Asellus communis*. *Ecology*, 10: 14–36.
- Brockett, B.F.T., Hassall, M. (2005): The existence of an allee effect in populations of *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscoidea). *European Journal of Soil Biology*, 41: 123–127.
- Bureš, S., Weidinger, K. (2003): Sources and timing of calcium intake during reproduction in flycatchers. *Oecologia*, 137: 634–647.
- Bursell, E. (1955): The transpiration of terrestrial isopods. *Journal of Experimental Biology*, 32: 238–255.
- Caubet, Y., O'Farrell, G., Lefebvre, F. (2008): Geographical variability of aggregation in terrestrial isopods: What is the actual significance of such behaviour? In: Zimmer, M., Charfi-Cheikhrouha, F., Taiti, S. (eds.): *Proceedings of the International Symposium on Terrestrial Isopod Biology: ISTIB-07*. Aachen, Germany: Shaker: 137–148.

- Cloudsley -Thompson, J. (1952): Diurnal rhythms in woodlice. *Journal of Experimental Biology*, 29: 295–303.
- Cloudsley-Thompson, J. (1977): *The Water and Temperature Relations of Woodlice*. Durham, England: Meadowfield Press Ltd., 84 p.
- Cooke, J.A.L. (1965): A contribution to biology of the British spiders belonging to the genus *Dysdera*. *Oikos*, 16: 20–25.
- Courchamp, F., Clutton-Brock, T., Grenfell, B. (1999): Inverse density dependence and the Allee Effect, *Trends in Ecology and Evolution*, 14:405–410.
- Danielson, S.J. (1976): *Adaptations of Terrestrial Isopods to Varying Wavelengths of Light*. Autoreferát diplomové práce, The School of Graduate Studies, Drake University, 36 pp.
- David, J.F., Handa, I.T. (2010): The ecology of saprophagous macroarthropods (millipedes, woodlice) in the context of global change. *Biological Reviews*, 85: 881–895.
- Davis, R. C. (1989): Rates of water loss and survival of some Kenyan woodlice in relation to the habitat in which they live. *Monitore Zoologico Italiano Monografia*, 4: 227–247.
- Devigne C., Broly P., Deneubourg J-L. (2011): Individual Preferences and Social Interactions Determine the Aggregation of Woodlice. *PLoS ONE*, 6: e17389. doi: 10.1371/journal.pone.0017389.
- Ebisuno T., Takimoto M., Takeda N. (1982): Preliminary characterization of the aggregation pheromone in the sow bug, *Porcellionides pruinosus* (Brandt) (Isopoda: Oniscoidea). *Applied Entomology and Zoology*, 17: 584–586.
- Edney, E.B. (1951): The evaporation of water from woodlice and millipede *Glomeris*. *Journal of Experimental Biology*, 28: 91–115.
- Edney, E.B. (1964): Acclimation to temperature in terrestrial isopods: I. Lethal temperatures. *Physiological Zoology*, 37: 364–377.
- Edney, E.B. (1968): Transition from water to land in isopod crustaceans. *American Zoologist*, 8: 309–326.
- Edney, E.B. (1977): *Water balance in land arthropods*. Berlin: Springer Verlag, 282 pp.
- Edney, R.B., Spencer, J.O. (1955): Cutaneous respiration in woodlice. *Journal of Experimental Biology*, 32: 256–269.
- Flasarová, M. (1976): O našich svinkách (Isopoda, Oniscoidea). *Živa*, 24: 23–24.
- Flasarová, M. (2000): Übersicht über die faunistische Erforschung der Landasseln (Isopoda, Oniscoidea) in der Tschechische Republik. *Crustaceana*, 73: 585–608.

- Frankenberger, Z. (1959): Stejnonožci suchozemští – Oniscoidea. Fauna ČSR, svazek 14. NČSAV, Praha.
- Friedlander, C. P. (1964): Thigmokinesis in woodlice. *Animal Behaviour*, 12: 164–174.
- Friedlander, C.P. (1965): Aggregation in *Oniscus asellus* Linn. *Animal Behaviour*, 13: 342–346.
- Ganter, P. (1984): The Effects of Crowding on Terrestrial Isopods. *Ecology* 65: 438–445.
- Gere, G. (1962): Nahrungsverbrauch der Diplopoden und Isopoden in Freilandsuntersuchungen. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 7: 385–416.
- Gorvett, H. (1956): Tegumental glands and terrestrial life in woodlice. *Proceedings of the Royal Society of London*, 126: 291–314.
- Grassberger, M., Frank, C. (2004): Initial study of arthropod succession on pig carrion in a Central European urban habitat. *Journal of Medical Entomology*, 41: 511–523.
- Graveland J., Vangijzen T. (1994): Arthropods and seeds are not sufficient as calcium sources for shell formation and skeletal growth in passerines. *Ardea*, 82, p. 299–314.
- Greenaway, P., Warburg, M.R. (1998): Water fluxes in terrestrial isopods. *Israel Journal of Zoology*, 44: 473–486.
- Gunn, D.L. (1937): The humidity reactions of the woodlouse *Porcellio scaber* (Latreille). *Journal of Experimental Biology*, 14: 178–186.
- Haacker, U. (1968): Deskriptive, experimentelle und vergleichende Untersuchungen zur Autökologie rhein-mainischer Diplopoden. *Oecologia (Berlin)*1: 87–129.
- Hadley, N.F., Warburg, M.R. (1986): Water loss in three species of xeric -adapted isopods: correlations with cuticular lipids. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 85 A: 669–672.
- Hanaka, T. (1989): Response of dorsal tricorn-type sensilla on *Ligia exotica*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 92A: 513–519.
- Hartline, H. (1923): Influence of light of very low intensity on phototropic reactions of animals. *The Journal of General Physiology*, 6: 137–152.
- Hassall, M., Rushton, S.P. (1982): The role of coprophagy in the feeding strategies of terrestrial isopods. *Oecologia*, 53: 374–381.
- Hassall, M., Dangerfield, J.M. (1989): Inter-specific competition and the relative abundance of grassland isopods. *Monitore Zoologico Italiano Monografia*, (N.S.), 4: 379–397.

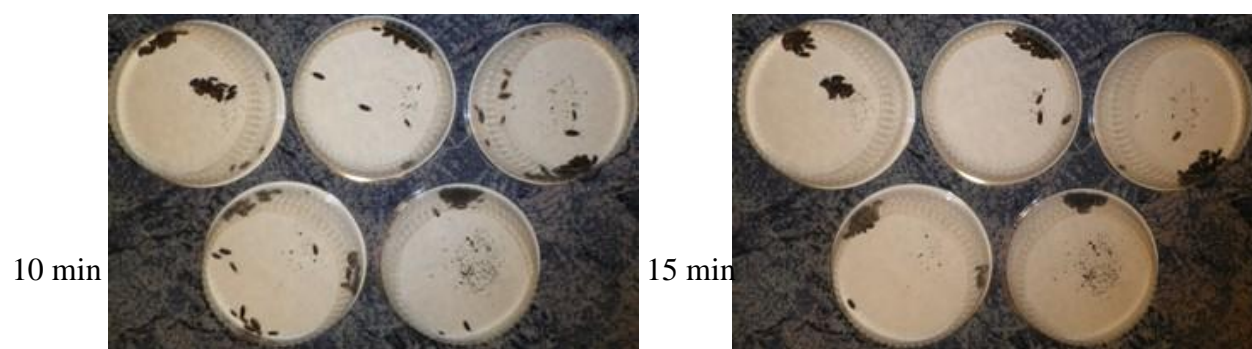
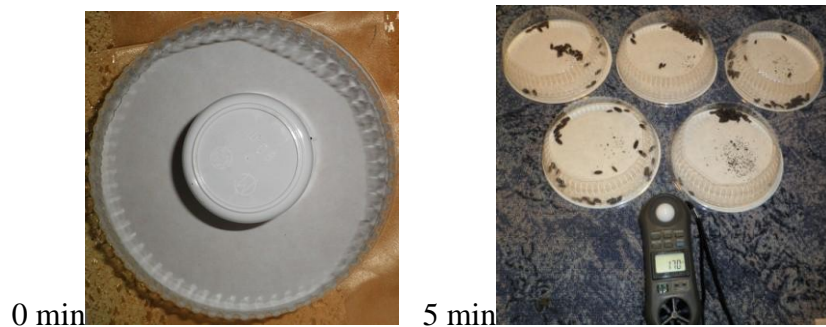
- Hassall, M., Goldston, A., Grant, A. Helden, A., (2005): Ecotypic differentiation and phenotypic plasticity in reproductive traits of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscidea). *Oecologia*, 143: 51–60.
- Hassall, M., Tuck, J.M. (2007): Sheltering behaviour of terrestrial isopods in grasslands. *Invertebrate Biology*, 126: 46–56.
- Hassall, M., Edwards, D., Carmenta, R., Derhe, M., Moss, A. (2010): Predicting the effect of climate change on aggregation behaviour in four species of terrestrial isopods. *Behaviour*, 147: 151–164.
- Hassall, M., Moss, A. (2011): Effects of simulated climate change on ecology and behaviour of terrestrial isopods. In: Zidar, P., Štrus, J. (eds.): Proceedings of the 8th International Symposium of Terrestrial Isopod Biology – ISTIB 2011, June 19–23, 2011, Hotel Ribno, Bled, Slovenia. University of Ljubljana, Biotechnical faculty, Department of Biology, Ljubljana: 85–86.
- Hulme, M., Jenkins, G.J., Lu, X., Turnpenny, J.R., Mitchell, T.D., Jones, R.G., Lowe, J., Murphy, J.M., Hassell, D., Boorman, P., McDonald, R. & Hill, S. (2002): Climate Change Scenarios for the United Kingdom. The UKCIP02 Scientific Report, Tyndall Centre for Climate Change Research, School of Environmental Sciences, University of East Anglia, Norwich.
- Kensley, B. (1974): Aspects of the biology and ecology of the genus *Tylos* Latreille. *Annals of the South African Museum*, 65: 401–471.
- Klok, C.J., Chown, S.L. (1999): Assessing the benefits of aggregation: thermal biology and water relations of anomalous Emperor Moth caterpillars. *Functional Ecology*, 13: 417–427.
- Kuenen, D.J. (1959): Excretion and water balance in some land-isopods. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2: 287–294.
- Kuenen, D.J., Nooteboom, H.P. (1963): Olfactory orientation in some land isopods (Oniscidea, Crustacea). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 6: 133–142.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D.A. (2001): Ecology biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294: 804–808.
- Meyer, E., Eisenbeis, G. (1985): Water relations in millipedes from some alpine habitat types (Central Alps, Tyrol) (Diplopoda). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 55: 131–142.

- Møller, A.P., Rubolini, D., Lehikoinen, E. (2008): Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 16195–16200.
- Nieminen, J.K. (2008): Soil animals and ecosystem processes: How much does nutrient cycling explain? *Pedobiologia*, 51: 367–373.
- Niida, A., Sadakane, K., Yamaguchi, T. (1990): Stretch receptor organs in the thorax of a terrestrial isopod (*Armadillidium vulgare*). *Journal of Experimental Biology*, 149: 515–519.
- Quadros, A.F., Bugs, P.S., Araujo, P.B. (2012): Tonic immobility in terrestrial isopods: intraspecific and interspecific variability. *ZooKeys*, 176: 155–170.
- Risler, H., (1976): Die Ultrastruktur eines Chordotonalorgans in der Geißel der Antennä von *Armadillidium nasutum* Budde-Lund (Isopoda, Crustacea). *Zoologische Jahrbücher Abteilung fuer Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 95: 94–104.
- Risler, H., (1977): Die Sinnesorgane der Antennula von *Porcellio scaber* (Crustacea, Isopoda). *Zoologische Jahrbücher Abteilung fuer Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 98: 29–52.
- Řezáč, M., Pekár, S. (2007): Evidence for woodlice-specialization in *Dysdera* spiders: behavioural versus developmental approaches. *Physiological Entomology*, 32: 367–371.
- Salminen, I., Lindqvist, O.V. (1972): Cuticular water content and the rate of evaporation in the terrestrial isopod *Porcellio scaber*. *Journal of Experimental Biology*, 57: 569–574.
- SAS Institute Inc. (2007): *SAS/ STAT User's Guide*. Cary (NC): SAS Institute Inc.
- Saska, P. (2007): *Philoscia muscorum* (Crustacea: Oniscidea: Philosciidae), new species of terrestrial isopod for the Czech Republic. *Bohemia centralis*, Praha, 28: 437–440.
- Schliebe, U. (1988): Aggregation bei terrestrischen Isopoden. *Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie*, 6: 70–75.
- Schmalfuss, H. (2003): *World catalog of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea)*. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A*, 654: 341 pp.
- Schwartzopff, J. (1955): Vergleichende Untersuchungen der Hertzfrequenz bei Krebsen. *Biologisches Zentralblatt*, 74: 480–97.
- Sutton, S. L. (1972): *Invertebrate types – Woodlice*. London, Ginn and company limited.

- Tajovský, K. (1989): Mnohonožky (Diplopoda) a suchozemští stejnonožci (Oniscidea) v sekundární sukcesní řadě hnědých půd (kandidátská disertační práce). České Budějovice: Ústav půdní biologie ČSAV.
- Takeda, N. (1980): The aggregation pheromone of some terrestrial isopod crustaceans. *Experimentia*, 36: 1296–1297 .
- Takeda, N. (1984): The aggregation phenomenon in terrestrial isopods. Symposium of the Zoology Society of London, Oxford, 53: 381–404.
- Tuf, I.H., Tufová, J. (2005): Communities of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) in epigeon of oak-hornbeam forests of SW Slovakia. *Ekológia (Bratislava)*, 24: 113–123.
- Warburg, M.R. (1964): The response of isopods towards temperature, humidity and light. *Animal Behavior*, 12: 175–186.
- Warburg, M.R. (1965): Water relation and internal body temperature of isopods from mesic and xeric habitats. *Physiological Zoology*, 38: 99–109.
- Warburg, M.R. (1989): The role of water in the life of terrestrial isopods. *Monitore Zoologico Italiano Monografia, (N.S.)*, 4: 285–304.
- Warburg, M.R. (1993): *Evolutionary biology of land isopods*. Berlin, Springer-Verlag. 151 s.
- Warburg, M.R., Linsenmair, K.E., Bercovitz, K. (1984): The effect of climate on the distribution and abundance of isopods. *Symposia Zoological Society of London*, 53: 339–367.
- Warburg, M. R., Rosenberg, M. (1989): Ultracytochemical identification of Na⁺, K⁺- ATPase activity in the isopodan hindgut epithelium. *Journal of Crustacean Biology*. 9: 525–528.
- Waters, W.E. (1959): A quantitative measure of aggregation in insects. *Journal of Economic Entomology*, 52: 1180–1184.
- Wieser, W., Schweizer, G., Hartenstein, R. (1969): Patterns in the release of gaseous ammonia by terrestrial isopods. *Oecologia*, 3: 390–400.
- Yoder, J., Hobbs, H., Hazelton, M. (2002): Aggregate protection against dehydration in adult females of the cave cricket, *Hadenoeus cumberlandicus* (Orthoptera, Rhaphidophoridae). *Journal of Cave and Karst*, 64: 140–144.

8 PŘÍLOHY

Průběh agregace po dobu 45 min u 40 jedinců *Porcellio scaber*, světelná intenzita 170 lux.



Po 15 minutách se agregované skupinky výrazněji neměnily do konce pokusu.

Ukázka agregace v kelímcích.

