

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie a životního prostředí

**Vliv predátorů na chování suchozemských
stejnonožců**

Diplomová práce

Bc. Petra Hudcová

Ochrana a tvorba životního prostředí

Prezenční studium

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

Olomouc 2016

Hudcová, P. (2016): Vliv predátorů na chování suchozemských stejnonožců. Diplomová práce, Katedra ekologie a životního prostředí, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, 29 s., v češtině.

Abstrakt

Suchozemští stejnonožci čelí v přírodě mnoha druhům predátorů, z nichž pavouci a mravenci jsou nejvýznamnější. Tato diplomová práce se zabývá chováním svinky pestré (*Armadillidium versicolor*) a svinky obecné (*Armadillidium vulgare*) v přítomnosti predátora, přesněji, v uvedených experimentech byla měřena vzdálenost, jakou si od pavouka nebo kyseliny mravenčí svinky udržují. Dále byla testována kyselina octová, která není signálem nebezpečí, ale bylo otázkou, zda i přesto může svinky odpuzovat. Poslední látkou byl amoniak, který je suchozemskými stejnonožci vylučován na povrchu těla a mohl by tedy zvířata přitahovat. Výsledky ukazují, že jak pavouk, tak kyselina mravenčí svinky odpuzuje. Stejný efekt však má i kyselina octová a silnější koncentrace amoniaku.

Klíčová slova: suchozemští stejnonožci, predátor, vzdálenost, rozpoznávání

Hudcová, P. (2016): Effect of predators on behaviour of terrestrial isopods. Master Thesis, Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University Olomouc, 29 pp, in Czech.

Abstract

Terrestrial isopods find predators in many species in the nature from which spiders and ants are the most important. This master thesis is about the behaviour of *Armadillidium versicolor* and *Armadillidium vulgare* in the presence of a predator, specifically, distance of the animals from the spider or the formic acid was measured in the experiments. Then acetic acid was tested as a substance which is not signaling any danger but it was questionable if it will repel the woodlice anyway. The last substance was ammonium which is excreted on the surface of terrestrial isopod body and it could possibly attract them. Results show that both spider and formic acid do repel woodlice. The same effect has acetic acid and higher concentrations of ammonium.

Key words: terrestrial isopods, predator, distance, recognition

Poděkování

Chtěla bych poděkovat kolegům a spolužákům, kteří se podíleli na experimentu s pavouky v průběhu výuky předmětu Praktika z půdní biologie: Lukáš Blažek, Ondřej Horňák, Ondřej Machač, Aneta Pavelcová a Miroslav Vaverka. Dr. Milan Řezáč z VÚRV v Praze – Ruzyni laskavě nachytil šestiočky a poskytl nám je pro pokusy. Děkuji dr. Tufovi za jeho pomoc a vstřícnost při zpracovávání mé práce. Své rodině děkuji za podporu a porozumění.

Prohlášení

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

V Olomouci 1. srpna 2016

Obsah

Seznam obrázků	7
1. Úvod.....	1
2. Cíle práce	8
3. Metodika.....	9
3.1 Chov	9
3.2 Experiment 1.....	9
3.3 Experiment 2.....	10
3.4 Zpracování dat	11
4. Výsledky	12
4.1 Experiment 1.....	12
4.2 Experiment 2.....	13
5. Diskuze	19
5.1 Behaviorální odpověď na přítomnost pavoučího predátora	19
5.2 Behaviorální odpověď na přítomnost chemické látky	20
6. Závěr	24
7. Literatura	25

Seznam obrázků

Obrázek 1 Box se svinkami v průběhu experimentu	10
Obrázek 2 Srovnání průměrné vzdálenosti svinek obecných od klícky v průběhu času v experimentu s šestiočkou rudou a kontrolním experimentu s prázdnou klíckou, porovnány distribuce svinek naivních a svinek s bezprostřední zkušeností s šestiočkou a jejím chováním. 12	
Obrázek 3 Průměrná vzdálenost svinek obecných od klícky během celého experimentu s šestiočkou rudou a kontrolním experimentu s prázdnou klíckou, porovnány odstupy svinek naivních a svinek s bezprostřední zkušeností s šestiočkou a jejím chováním. Odlišná písmena v grafu znázorňují signifikantní rozdíly mezi průměry.....	13
Obrázek 4 Srovnání průměrné vzdálenosti svinek pestrých od kyseliny mravenčí s kontrolním experimentem se suchým filtračním papírem, porovnány distribuce svinek při jednotlivých koncentracích.....	14
Obrázek 5 Průměrná vzdálenost svinek pestrých od kyseliny mravenčí během celého experimentu u jednotlivých koncentrací a kontrolního experimentu se suchým filtračním papírem. Odlišná písmena v grafu znázorňují signifikantní rozdíly mezi průměry.	15
Obrázek 6 Srovnání průměrné vzdálenosti svinek pestrých od amoniaku s kontrolním experimentem se suchým filtračním papírem, porovnány distribuce svinek při jednotlivých koncentracích.....	16
Obrázek 7 Průměrná vzdálenost svinek pestrých od filtračního papíru s amoniakem během celého experimentu pro jednotlivé koncentrace a kontrolního experimentu se suchým filtračním papírem. Odlišná písmena v grafu znázorňují signifikantní rozdíly mezi průměry. ...	16
Obrázek 8 Srovnání průměrné vzdálenosti svinek pestrých od kyseliny octové s kontrolním experimentem se suchým filtračním papírem, porovnány distribuce svinek při jednotlivých koncentracích.....	17
Obrázek 9 Průměrná vzdálenost svinek pestrých od kyseliny octové v průběhu celého experimentu u jednotlivých koncentrací a kontrolního experimentu se suchým filtračním papírem. Odlišná písmena v grafu znázorňují signifikantní rozdíly mezi průměry.....	18

1. Úvod

Suchozemští stejnonožci patří do řádu Isopoda, který zahrnuje také druhy žijící ve vodním prostředí. Právě voda je evolučně původním prostředím tohoto řádu. Až díky adaptacím vybraných skupin se některým z nich podařilo přejít na souš. A jsou proto klíčovým taxonem, který nám pomáhá studovat přechod organismů na souš, protože odhadujeme, že první z nich se tam objevili již během jury (Broly 2013). Dosud však nejsou tak evolučně vyvinutí, aby se dokázali zcela volně pohybovat v terestrickém prostředí, a musí čelit mnoha omezením.

Ve vodním prostředí není dostupnost vody limitujícím faktorem, takže tělo obvykle není opatřeno neprostupnými povrchy. Suchozemští stejnonožci, kteří toto vodní prostředí již dávno opustili, musí své tělo chránit před suchem. Cloudsey – Thompson (1956b) uvádí, že existují dvě možnosti, jak se mohou drobní živočichové ochránit před vyschnutím. První z nich je život ve vlhkém prostředí a druhou je vznik neprostupných integumentů, které omezí ztráty vody evaporací. Žijí proto ve vlhčích místech, v půdě, nebo pod kameny a jinými předměty, které udržují potřebnou humiditu. Na povrchu těla mají sice kutikulu (silnou na hřbetní straně a tenkou na břišní straně a končetinách), ta však postrádá lipidovou vrstvu, která by zásadně omezila evaporaci (Edney 1951a). Takovou vrstvu mají pavoukovci i hmyz. Suchozemští stejnonožci však mají na těle soustavu kanálků (Hoese 1981), které zprostředkovávají zvlhčení kutikuly. Dýchání se u jednotlivých skupin liší. Některé mají pseudotracheje a jiné dýchají pouze povrchem těla, ale Edney a Spencer (1955) prokázali, že u testovaných skupin Oniscidea dochází k výměně plynů i přes povrch kutikuly. Vzhledem k spektru vybraných zástupců se dá předpokládat, že všichni suchozemští stejnonožci jsou schopni výměny plynů přes kutikulu. Stejnonožci žijící ve vodě mají žábry.

Dalším aspektem evolučních změn této skupiny je rozmnožování v terestrických podmínkách. Většina korýšů má volně plovoucí larvy, samice stejnonožců (i vodních zástupců) však nosí larvy v hrudním vaku, tzv. marsupiu. Tato preadaptace umožnila suchozemským stejnonožcům vylepšit vak tak, aby v něm byla udržována dostatečná vlhkost, která umožní vývoj vajíček i larev.

Pro suchozemské stejnonožce je charakteristické agregační chování, tedy sdružování se do skupinek, jejichž hlavní úlohou je zřejmě snížení odparu. Allee (1926) vyčlenil dva typy takového chování – seskupování pravé a volné. V případě pravého se jedinci hromadí na sebe. Pokud jsou v nízkých úkrytech, kde jejich vršení není možné, jedná se spíše o volné seskupení, kdy leží vedle sebe a pouze se navzájem dotýkají.

Další preadaptací suchozemských stejnonožců je i jejich anatomie – jejich tělo je dorzoventrálně zploštělé a nohy jsou vkloubeny po krajích břišní části. To jim umožňuje stabilní lokomoci, protože pro chůzi po souši je výhodnější mít nohy směřující spíše do stran, což představuje stabilnější postoj i při rychlém běhu. Podobnou výhodu nemají různonožci (Amphipoda), mezi kterými se několik suchozemských taxonů také vyskytuje (Friend a Richardson 1986). Mají totiž nohy vklíněny pod tělo, které je laterálně zploštělé, takže jejich pohyb po souši není příliš efektivní. Tito suchozemští blešivci také zdaleka nedosahují vysoké druhové diverzity v porovnání se suchozemskými stejnonožci.

Suchozemští stejnonožci si na souši museli najít nový druh potravy, proto došlo ke změně ústního ústrojí, které ve vodním prostředí bylo uzpůsobeno k požívání odumřelých ryb a jiných živočichů, jejich parazitaci a predaci na sedentárních zvířatech jako jsou například sumýši a mořské houby. Vytvořilo se u nich ústrojí žvýkací a kousací na požívání detritu (Meechan, Oliver 1993). Jsou součástí edafonu a živí se především opadem, tlejícím dřevem, houbami a bakteriemi. Jsou velmi důležitým faktorem, který ovlivňuje dynamiku dekompozice v půdě díky stimulaci mikrobiální aktivity (Hassall et al. 1987).

Poslední zásadní změnou bylo ohrožení novými predátory. Mezi obratlovci nenajdeme žádné potravní specialisty na tuto skupinu, ačkoli se mohou stejnonožci stát součástí pestré stravy především ptáků, plazů, obojživelníků i drobných savců. Jsou však skupiny pavouků a mravenců, které se na ně specializují. Gorvett (1956) popisuje pavouky jako hlavní predátory suchozemských stejnonožců, kteří vytváří největší selekční tlak na jejich evoluční vývoj. Podle Řezáče a Pekára (2007) jsou nejvýznamnějšími predátory stejnonožců pavouci šestiočky z rodu *Dysdera*, kteří se živí

převážně jimi. Tito pavouci si nestaví sítě a loví na povrchu půdy především v noci. Jejich chelicery jsou tvořeny robustní bazální částí a trnem ve tvaru tesáku, u jehož hrotu ústí jedové žlázy s jedem, který účinně působí na drobné bezobratlé živočichy. Morfologie těchto chelicer se u jednotlivých druhů šestioček liší, často jsou dlouhé, mohutné a směřují dopředu, což dříve autoři některých publikací, například Bristowe (1958) a Pollard (1986), považovali za znak výhradní specializace na stejnonožce, ale dnes ji spíše zpochybňují, protože při laboratorních testech šestiočky chytí téměř jakéhokoli pomalého bezobratlého živočicha (Pollard et al. 1995).

Problematikou specializace šestioček se zabýval Řezáč a Pekár (2007) a v experimentech s šestiočkou uherskou (*Dysdera hungarica* Kulczyński, 1897) sledovali míru její potravní specializace na stejnonožce. Porovnávali, zda při lovu upřednostňují šestiočky stínky před octomilkami a také vliv jednotlivých typů diet na ontogenetický vývoj mláďat. Při lovu šestiočky překvapivě preferovaly octomilky, což však mohlo být způsobeno spíše umělými laboratorními podmínkami a tedy častější interakcí s poletující kořistí. Zjistili, že mláďata těchto pavouků výrazně rychleji rostou při krmení stínkami a jejich vývoj je rychlejší než při krmení octomilkami *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830. Potvrdili tedy teorii, že stínky jsou zřejmě esenciální složkou potravního spektra některých druhů šestioček. Pekár et al. (2016) vypracovali studii o aspektech lovu suchozemských stejnonožců pro pavouky, kteří jsou potravními generalisty a specialisty vzhledem k jejich strategii lovu. Použili tři druhy pavouků: šestiočku velkou *Dysdera crocata* C. L. Koch, 1838 – specialistu na suchozemské stejnonožce; třesavku velkou *Pholcus phalangoides* (Fuesslin, 1775) – generalistu, jehož potrava zahrnuje i stínky; a pokoutníka domácího *Tegenaria domestica* (Clerck, 1757) – generalistu, který se neživí stínkami. Potravu představovaly svinky obecné *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804), stínky obecné *Porcellio scaber* Latreille, 1804 nebo směs drobných bezobratlých. Výsledky ukazují, že u všech pavouků byl největší růst hmotnosti na smíšené stravě. Při lovu měla *Dysdera* mírně vyšší preferenci pro stejnonožce. *Pholcus* nevykazoval zvýšenou predaci ani u jedné nabízené potravy. *Tegenaria* lovila téměř výhradně smíšenou kořist. Z hlediska vývoje jedinců se u šestiočky neměnila doba trvání jednotlivých instarů ani přežití jedinců napříč spektrem testované kořisti, ale u zbývajících dvou pavouků byly výsledky výrazně příznivější u smíšené potravy. Hopkin a

Martin (1985) zjistili také, že šestiočka velká dokáže nějakým způsobem metabolicky odbourat obrovské množství těžkých kovů, které stínky ve svém těle akumulují. Při pokusech použili stínku obecnou z prostředí hutí, kde byla zvýšená koncentrace mědi, zinku, olova, železa a kadmia a také kontrolní jedince z přírody, kteří nebyli kontaminováni. Na konci experimentu nezjistili žádný rozdíl v koncentracích těžkých kovů v tělech testovaných pavouků.

Predační tlak zapříčinil vznik několika forem obranného chování. V případě, že jsou cílem útoku, suchozemští stejnonožci se buď přitisknou k podkladu (clingers, typické chování stínek), nebo rychle utečou (runners) a nebo se sbalí do kuličky (rollers, typické chování svinek) a spoléhají se na svůj pevný krunýř (Sutton 1972). Volvace, jak se toto sbalení do kuličky nazývá, je charakteristické pro v ČR žijící zástupce čeledi Armadillidiidae a Cylisticidae. Volvace může být evokována jakýmkoliv výraznějším mechanickým podnětem, což mohou způsobit predátoři, jako jsou rejsci či pavouci (Cloudsley-Thompson 1977). Edney (1951b) také zjistil, že volvace jedince chrání před vysokými teplotami. Vypozoroval, že při teplotách nad 40°C, které pro jiné živočichy mohou být fatální, se sbalí a díky tomu ztrácí méně vody. Volvace je jedním z typů strnulosti, neboli thanatózy, což je obecně pojem pro předstírání smrti jedince.

To zda tyto jejich behaviorální adaptace jsou efektivní obranou proti zmíněným šestiočkám ověřovali ve své práci Řezáč et al. (2008). Věnovali se těmto třem hypotézám: variabilita v morfologii chelicer závisí na tom, jestli se šestiočky živí primárně suchozemskými stejnonožci či nikoli; variabilita v morfologii chelicer souvisí s tím, kterým typem stejnonožců se živí a třetí, zda se morfologie chelicer mění s odlišným způsobem lovu kořisti a manipulace s ní. Výsledky ukázaly, že šestiočky, které nemají modifikované chelicery, odmítají svinky i stínky jako potravu. Dále se ukázalo, že šestiočky s modifikovanými prodlouženými a zploštělými chelicerami loví více svinky než stínky. Taktikou lovu v případě nemodifikovaných chelicer bylo standardní synchronní uchopení kořisti shora. Dále se u druhů specializovaných objevily tři způsoby lovu v závislosti na morfologii chelicer. Taktika zvaná kleště (pincers) spočívá v uchopení stínky chelicerami z dorzální i ventrální strany zároveň a probodnutí do měkké břišní části. Dále byla pozorována taktika vidlička (fork), při které pavouk zapíchne chelicery do břišní části těla oběti zespodu, jakoby ji nabíral na vidličku.

Poslední velmi propracovaný způsob lovu je klíč (key), kdy některé šestiočky se zploštělými chelicerami dokáží překonat ochranný štít suchozemských stejnonožců a k měkké tkáni se dostat mezi tergity, které je chrání a to dokonce i v případě, že použijí obranné chování (rollers, clingers). Došli tedy k závěru, že šestiočky, které se neživí stínkami, nemají modifikované chelicery. Šestiočky s částečně modifikovanými chelicerami jsou jejich fakultativními predátory a šestiočky, které mají zploštěné chelicery, se blíží obligátní specializaci.

Dalším způsobem, jak se bránit predátorům, je chemická obrana. Jedná se o vyloučení sekretu, který má odpudivý charakter. Přesněji je vytvářen buňkami žláz v uropodech a veden na povrch úzkými kanálky do pórů odkud se vylučuje ve formě kapiček (Gorvett 1951). Deslippe et al. (1996) při pokusech se stínkou zední, *Oniscus asellus* Linnaeus, 1758, a mravenci zjistil, že tato stínka vypouští na mravence lepidlý sekret, kterým se na krátkou chvíli mravenci přilepí k sobě nebo k substrátu a stínka má možnost úniku. Tento sekret je bílkovinné povahy a proto dosud neznáme přesněji jeho složení.

Predačním chováním mravenců rodu *Leptogenys*, kteří jsou obligátními či částečnými specialisty na suchozemské stejnonožce, se ve své práci zabýval Dejean a Evraerts (1997). V experimentech bylo použito 7 druhů tohoto rodu a byly popsány způsoby lovu v závislosti na morfologii jejich kusadel. Mravenci s krátkými kusadly kořist nejčastěji detekují dotekem a poté ji uchopí za okraj krunýře a obrátí, v tomto případě ale dochází k velkému procentu útěků kořisti. U mravenců s dlouhými kusadly byl útek kořisti takřka nulový, protože mravenec detekuje kořist na dálku tykadly a poté uchopí celé tělo stínky a bodne ji do ventrální strany. Tyto výsledky měl lov u suchozemských stejnonožců, kteří byli velikostně menší (délka 3 – 5 mm, šířka 1,3 – 2 mm). V případě velké kořisti se pak objevoval výhradně lov přes hranu krunýře a to pouze mravenci s dlouhými kusadly. Obecně tedy platí, že čím kratší kusadla, tím častěji je kořist lovena přes hranu krunýře.

Smysly, kterými stejnonožci dokáží vyhodnocovat okolní podmínky, jsou předmětem studia půdních zoologů již mnoho let. Díky nim si můžeme udělat jistou představu o tom, co mohou tato zvířata zvládnout. Na první pohled patrné jsou oči,

kteře jsou složené a umístěné po stranách hlavy. Nejlepší zrak má rod *Ligidium*, protože jeho oko je složeno z asi 120 oček, ale jsou naopak i druhy zcela slepé, žijící například v jeskyních (Frankenberger 1959).

Velkou část podnětů ze svého okolí vnímají pomocí chemoreceptorů, ty popsali Abraham a Wolsky (1930b in Warburg 1993) na posledním článku tykadel. Hallberg a Hansson (1999) uvádí, že čichová sensila, která se nachází na prvním páru tykadel je tvořena až 200 sensorickými buňkami. Pomocí čichových receptorů dokáží rozpoznat své vlastní pachy (Keunen a Nootboom 1963) a pachy vlastního druhu (Fischbach 1954). Chemické a chuťové podněty mohou vnímat díky apikálnímu orgánu druhých tykadel (Hoese 1989; Fischbach 1954). Novější zdroje (Schneider a Glass 1993) uvádí, že v okolí ústního otvoru se nachází větší množství čichových receptorů. Suchozemští stejnonožci si zachovávají strukturu chemoreceptorů stejnou jako druhy vodní, ale jejich sensily mají tendenci být kratší s mocnou kutikulou – jsou podobnější strukturám, které má hmyz. To je pravděpodobně způsobeno tím, že komunikačním mediem je vzduch a nikoli voda (Ghiradella et al. 1968a). Obecně předpokládáme, že mají na těle větší množství chemoreceptorů, kdy každý z nich je specializovaný na jeden či několik málo podnětů. Jejich čich je vysoce specializovaný pro vyhledání podnětů pro uspokojení základních potřeb, což je potrava či kořist a partner. Zimmer et al. (1996) na základě výzkumu naznačuje, že suchozemští stejnonožci vyhledávají potravu podle vůně, kterou produkují mikroorganismy při interakci s opadem, protože sterilizovaný opad zvířata nelákal. Vzhledem k tomu, že se jedná o relativně primitivní skupinu s jednoduchou nervovou soustavou, nepředpokládáme, že by uměli rozpoznat závratně velké spektrum stimulů.

V této práci budou experimenty týkající se problematiky rozpoznávání pachů zkoumány na svince pestré *Armadillidium versicolor* Stein, 1859. Tato svinka žije podle Schmalfusse (2003) ve východní Evropě – jihovýchodní Německo, Rakousko, bývalé Československo, Maďarsko, bývalá Jugoslávie, Albánie, Rumunsko a Bulharsko. Vyskytují se na skalnatých a kamenitých stanovištích, nebo na místech s velkým množstvím detritu či na loukách Tomescu et al. (2011). Nacházejí se také v jeskyních Tuf et al. (2008). Jedná se o synantropní druh, tedy druh žijící v blízkosti lidských sídel (Riedel et al. 2009). Rozpoznání pachů predátora bude dokumentováno u svinky

obecné *A. vulgare*. Schmalzfuss (2003) uvádí, že původním místem výskytu je oblast Středozemního moře, odkud byla lidskou činností zavlečena do všech částí světa. V dnešní době je druhem synantropním a najdeme ji na celém území Evropy. V některých částech světa se dokonce stává druhem invazivním (Frouz et al. 2008). Živí se především opadem a odumřelými zbytky rostlin.

2. Cíle práce

Práce je zaměřena na ověření, zda suchozemští stejnonožci dokáží rozpoznat různé pachy, hlavně pach predátora a zda podle toho pozměňují své chování. Prvním cílem bylo ověřit, zda svinky rozpoznají pach šestiočky a budou si od ní udržovat větší odstup. Druhým cílem bylo otestovat, zda záleží na konkrétní předchozí zkušenosti s šestiočkou, tj. zda se svinky zkušené budou chovat jinak, než svinky bez předchozí zkušenosti s tímto predátorem. Třetím cílem bylo ověřit, zda se svinky vyhýbají pachu kyseliny mravenčí. Jako kontrolu jsem v této části použila více chemikálií, tj. jestli dokáží rozlišit látku pro ně potencionálně nebezpečnou od látky, která pouze zapáchá a jestli je i biologicky neutrální zápach odpuzuje.

3. Metodika

3.1 Chov

Jedinci svinky pestré (*Armadillidium versicolor*) a svinky obecné (*Armadillidium vulgare*) byli původně nasbíráni v prostředí města Olomouce. Mnou použítí jedinci pocházejí z chovu v teráriu dr. I. H. Tufa, tento chov byl založen v roce 2006. Celkem jsem odebrala přes 80 jedinců a ty jsem umístila do chovného boxu z průhledného plastu. Na dně byla vrstva sádry pro udržení vlhkosti a kousek kartonu, aby měli stejnonožci nějaký úkryt. Krmila jsem je strouhanou mrkví 1× za týden, při krmení jsem i vlhčila karton a sádro. Pavouci šestiočky rudé, *Dysdera erythrina* (Walckenaer, 1802), byli čerstvě uloveni dr. Milanem Řezáčem, který nám je zaslal poštou.

3.2 Experiment 1

Tento experiment probíhal v rámci výuky předmětu Praktika z půdní biologie na Katedře ekologie a životního prostředí Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci v letním semestru roku 2015. Pokusy byly prováděny studenty v dubnu a v květnu 2015. Do čtvercových plastových boxů o rozměrech 17,4 × 17,4 × 7,4 cm s vrstvou sádry na dně a se třemi dřevěnými překážkami byla v jednom rohu umístěna klíčka na šestiočku. Ta byla vyrobena z plastové trubice (průměr 1 cm, délka 3 cm) a na každém konci byl uzávěr z gázy, aby pavouk neutekl, ale bylo možné ucítit jeho případný pach. Kontrolní skupina měla v boxu prázdnou klíčku.

Do středu boxu bylo vsypáno deset svinek z kádinky a bylo sledováno jejich rozmístění. V případě naivních svinek obecných bylo odebráno z chovného boxu do kádinky vždy deset zvířat a po přibližně dvou minutách vypuštěno do středu experimentálního boxu. Abychom získali svinky zkušené, bylo odebráno větší množství zvířat a umístěno do kádinky společně s šestiočkou, která byla předchozí týden bez potravy a obvykle okamžitě nějakou svinku napadla a začala konzumovat. Po přibližně dvou minutách bylo ze zbývajících jedinců odebráno deset a umístěno do středu experimentálního boxu. V průběhu experimentu nebyly boxy uzavírány víkem. Rozmístění svinek v průběhu pokusu bylo zaznamenáváno na digitální fotoaparát ve

formě videa po dobu 11 minut. Tento experiment proběhl pouze jednou z důvodu úhynu pavouků, které je obtížné znovu nalovit.

3.3 Experiment 2

Experimenty probíhaly v průběhu dubna a května 2016 ve stejných čtvercových plastových boxech (obr. 1) o rozměrech s vrstvou sádry na dně a se třemi dřevěnými překážkami, které měly simulovat přirozenější prostředí. Do jednoho rohu boxu jsem vždy umístila podložku s filtračním papírem, na něj jsem pak aplikovala chemikálii, která byla předmětem zkoumání. Před experimentem jsem si připravila kádinku, do které jsem dala 10 svinek pestrých a ty jsem po té umístila do středu boxu a zapnula video. Pohyb v boxech jsem natáčela digitálním fotoaparátem po dobu 15 minut, za jeden den jsem natočila 4 varianty, tak, aby každá svinka byla použita v experimentu jen jednou. Natáčení probíhalo jednou za týden, aby u zvířat, která byla navracena zpět do chovného boxu, nedošlo k ovlivnění chování na základě předchozí zkušenosti. Každý experiment měl šest opakování. V průběhu experimentu nebyly boxy uzavírány víkem.



Obrázek 1 Box se svinkami v průběhu experimentu

Zvířata byla v experimentech konfrontována s kyselinou mravenčí, octovou a amoniakem. Kapaliny byly pro jednotlivé experimenty ředěny. Kyselina octová a amoniak byly vybrány jako látky potencionálně indiferentní pro tyto stejnonožce. U kyseliny mravenčí bylo měření v koncentraci 85 % a 43 %. Tato kyselina měla indikovat nebezpečí predace mravenci, a tedy vzdálenost od této látky by měla být největší. Kontrolní vzorky měly formu pouze suchého filtračního papíru, v tomto případě by měla být tedy distribuce zvířat v boxu zcela náhodná.

3.4 Zpracování dat

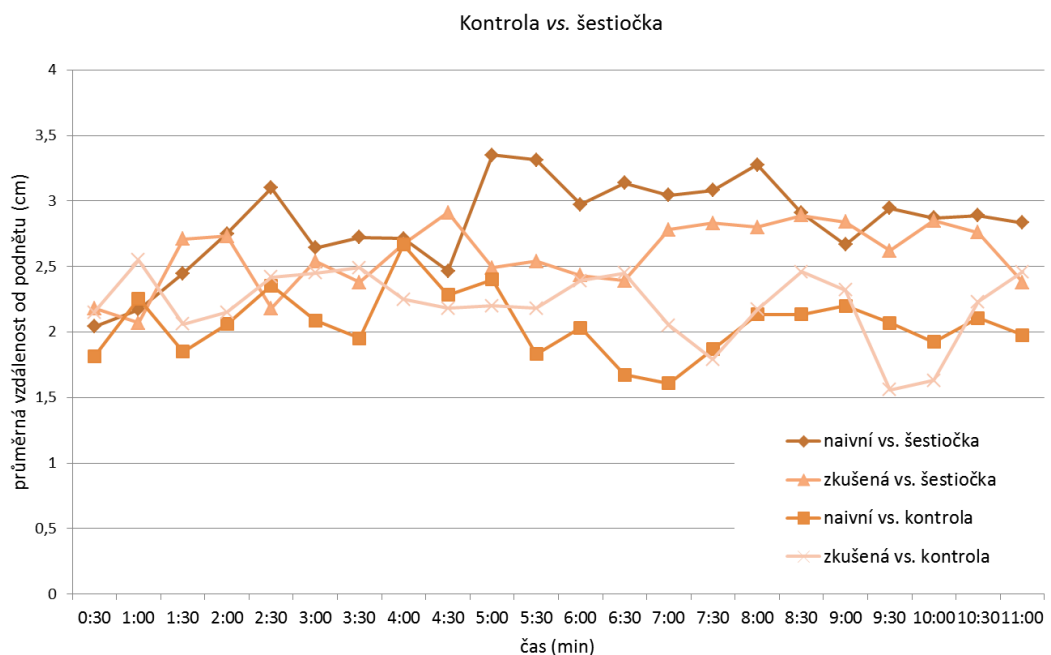
Z nahraných videí jsem vyexportovala snímky zachycující distribuci stejnonožců v boxech v 30tivteřinových intervalech, tzn. 22 snímků z každého sledování svinek obecných, respektive 30 snímků z každého sledování svinek pestrých. Na těchto snímcích jsem měřila vzdálenosti jednotlivých zvířat od zdroje zápachu nebo klícky s pavoukem a vkládala je do tabulky v MS Excel. Získaná data jsem následně použila pro vytvoření grafů znázorňujících průměrnou vzdálenost zvířat od zdroje zápachu. Grafy a analýzy jsem vytvořila s použitím tzv. hrubých dat, to znamená vzdáleností měřených na snímcích. Ty nebyly přepočítány na reálné vzdálenosti, tyto reálné vzdálenosti však zmiňuji v textu.

Dále jsem použila analýzu rozptylu (ANOVA), což je statistická metoda, která umožňuje odhalit, zda se některá varianta v souboru statisticky významně odlišuje nebo jsou všechny obdobné. V podstatě se jedná o testování nulové hypotézy, kdy střední hodnoty všech výsledků jsou rovny nule. Následně Tukeyho test pomocí mnohonásobného porovnání ukázal, která měření mají mezi sebou signifikantní odlišnosti. Z Tukeyho testu jsem vygenerovala grafy, které zobrazují průměrné vzdálenosti a 95% konfidenční intervaly.

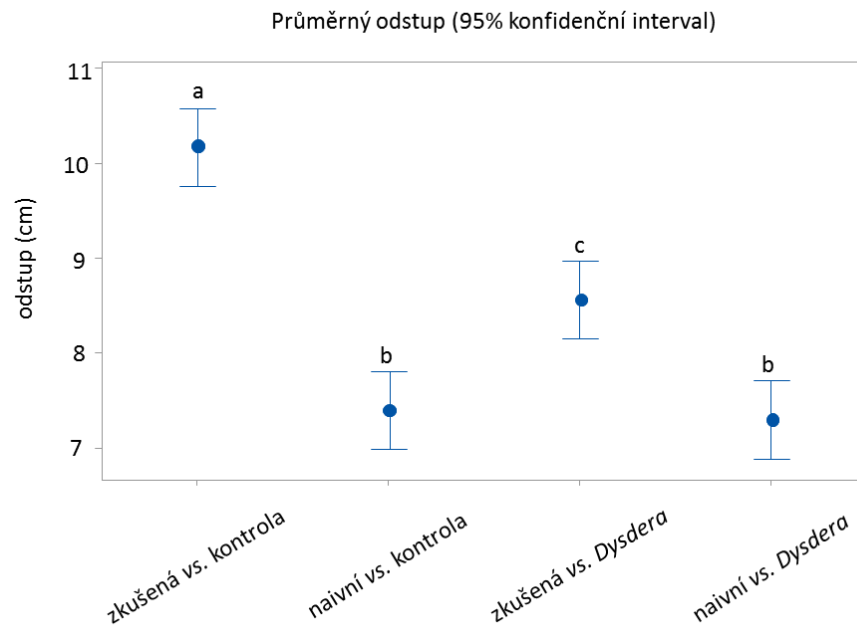
4. Výsledky

4.1 Experiment 1

Svinky obecné v krabicích s šestiočkou rudou (uzavřenou v klícce) si v následujících jedenácti minutách udržovaly vyšší průměrnou vzdálenost od této klíčky, než svinky v kontrolním uspořádání s prázdnou klíčkou ($F = 42,19$, $p < 0,001$, obr. 2). (V grafu se jedná o vzdálenosti naměřené na snímcích, reálné vzdálenosti jsou větší.) Tento odstup byl nezávislý na skutečnosti, zda svinky byly těsně před experimentem v kontaktu s pavoukem, či nebyly. Vyšší signifikantní odstup od klíčky s šestiočkou byl u obou skupin sviněk (obr. 3), tj. jak zkušených (13,7 cm ve skutečnosti, respektive 2,6 cm na snímcích), tak naivních (14,9 cm ve skutečnosti, respektive 2,8 cm). Naproti tomu svinky v kontrolním uspořádání se zdržovaly v obdobné vzdálenosti od prázdné klíčky bez ohledu na jejich předchozí zkušenost (naivní průměrně 10,9 cm ve skutečnosti, zkušené průměrně 11,6 cm).



Obrázek 2 Srovnání průměrné vzdálenosti sviněk obecných od klíčky v průběhu času v experimentu s šestiočkou rudou a kontrolním experimentu s prázdnou klíčkou, porovnány distribuce sviněk naivních a sviněk s bezprostřední zkušeností s šestiočkou a jejím chováním.

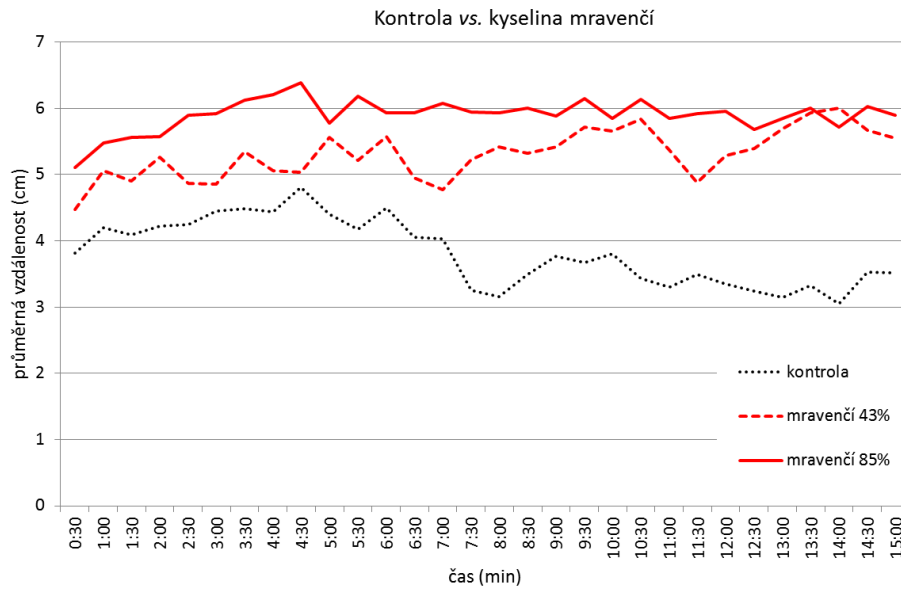


Obrázek 3 Průměrná vzdálenost sviněk obecných od klícky během celého experimentu s šestičkou rudou a kontrolním experimentu s prázdnou klíckou, porovnány odstupy sviněk naivních a sviněk s bezprostřední zkušeností s šestičkou a jejím chováním. Odlišná písmena v grafu znázorňují signifikantní rozdíly mezi průměry.

4.2 Experiment 2

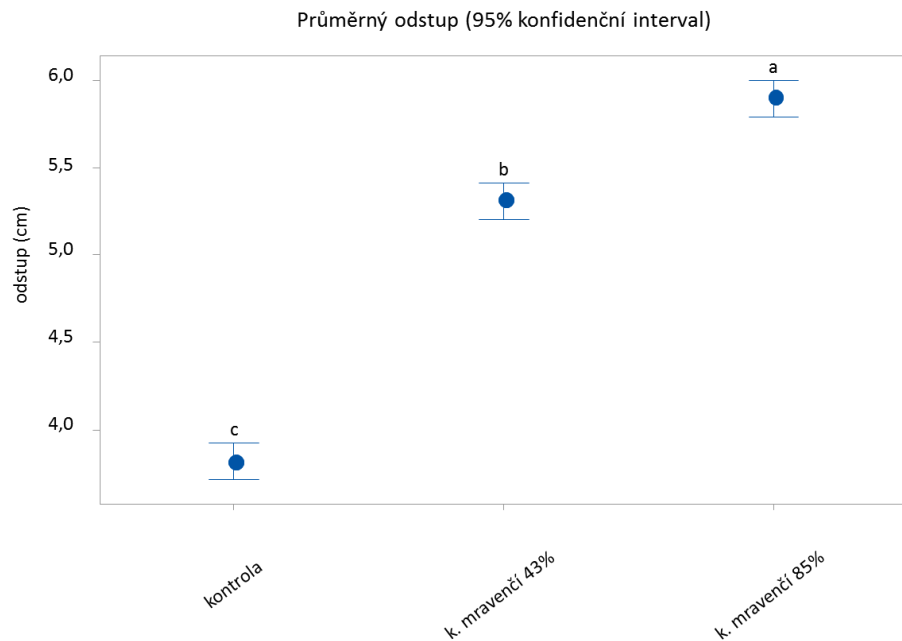
Reakce na kyselinu mravenčí

První z pokusů byl zaměřen na chování stejnonožců v boxu při použití kyseliny mravenčí. V grafu (obr. 4) jsou vyneseny průměrné vzdálenosti od zdroje zápachu kyseliny mravenčí. Při srovnání s kontrolním měřením je jednoznačné, že se svinky pohybují ve větší vzdálenosti a čím je kyselina koncentrovanější, tím větší průměrný odstup si od ní udržují. V kontrolním vzorku je průměrná vzdálenost sviněk 10,2 cm (na snímku 3,8 cm). V případě kyseliny mravenčí je to u 43 % roztoku 14,2 cm (respektive 5,3 cm na snímku a v grafu) a při 85 % koncentraci 15,8 cm (resp. 5,9 cm).



Obrázek 4 Srovnání průměrné vzdálenosti sviněk pestrých od kyseliny mravenčí s kontrolním experimentem se suchým filtračním papírem, porovnány distribuce sviněk při jednotlivých koncentracích.

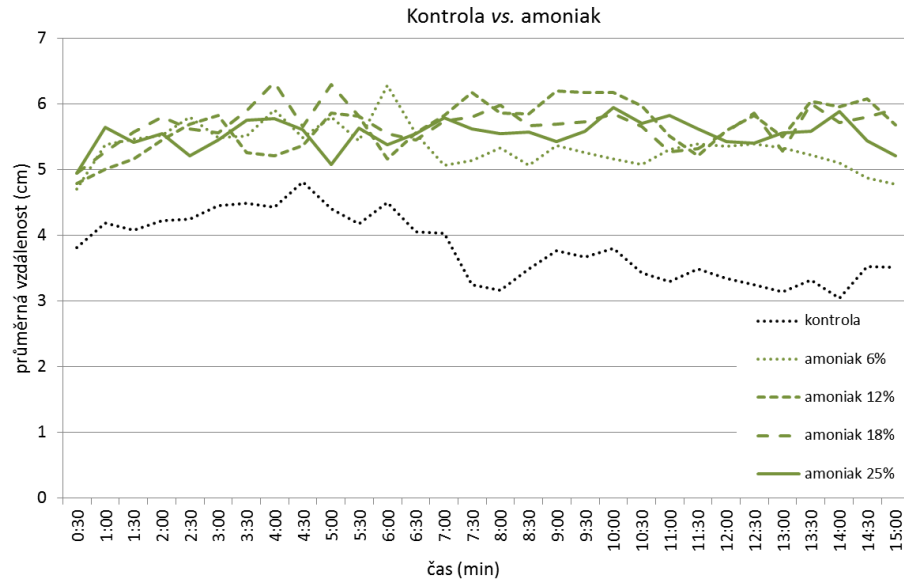
Průměrné vzdálenosti mezi kontrolní skupinou a svinčkami v jednotlivých pokusech s kyselinou mravenčí se významně lišily ($F = 409,55$, $p < 0,001$). Tukeyho test ukázal, že se významně lišil nejen odstup sviněk od zdroje kyseliny mravenčí a kontroly, ale také od kyseliny mravenčí v různých koncentracích. Čím koncentrovanější kyselina, tím větší odstup si svinčky od zdroje udržovaly (obr. 5).



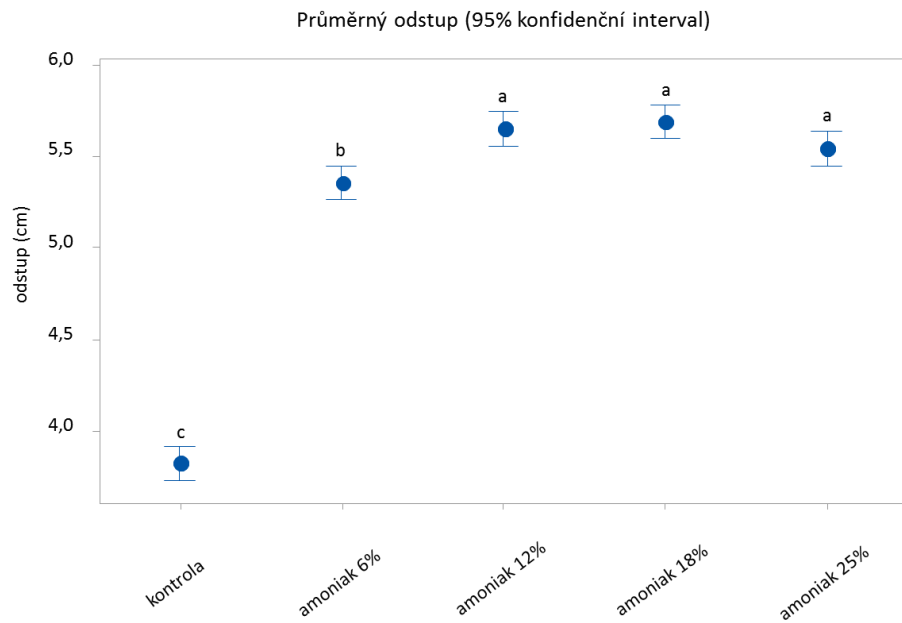
Obrázek 5 Průměrná vzdálenost sviněk pestrých od kyseliny mravenčí během celého experimentu u jednotlivých koncentrací a kontrolního experimentu se suchým filtračním papírem. Odlišná písmena v grafu znázorňují signifikantní rozdíly mezi průměry.

Reakce na amoniak

V testování vlivu amoniaku na chování sviněk se ukázalo, že se svinky vyhýbají zdroji zápachu ve srovnání s kontrolou. V grafu jsou vyneseny vzdálenosti od zdroje zápachu v průběhu patnácti minut (obr. 6). Toto vyhýbání se zdroji amoniaku bylo signifikantní ($F = 274,67$, $p < 0,001$), přičemž 6% koncentrace amoniaku odpuzovala svinky signifikantně méně, než silnější koncentrace (obr. 7). V případě 6% roztoku byla průměrná vzdálenost 14,2 cm (na snímcích a v grafu 5,3 cm) na rozdíl od zbylých koncentrací, kdy se svinky zdržovaly 15 cm (resp. 5,6 cm) daleko. Ke konci měření s amoniakem v koncentraci 6 % jsem si všimla, že stejnonožci dokonce lezli do nádoby, ve které byl filtrační papír se zmíněnou látkou, což se v jiných měřeních stalo pouze u kontroly.



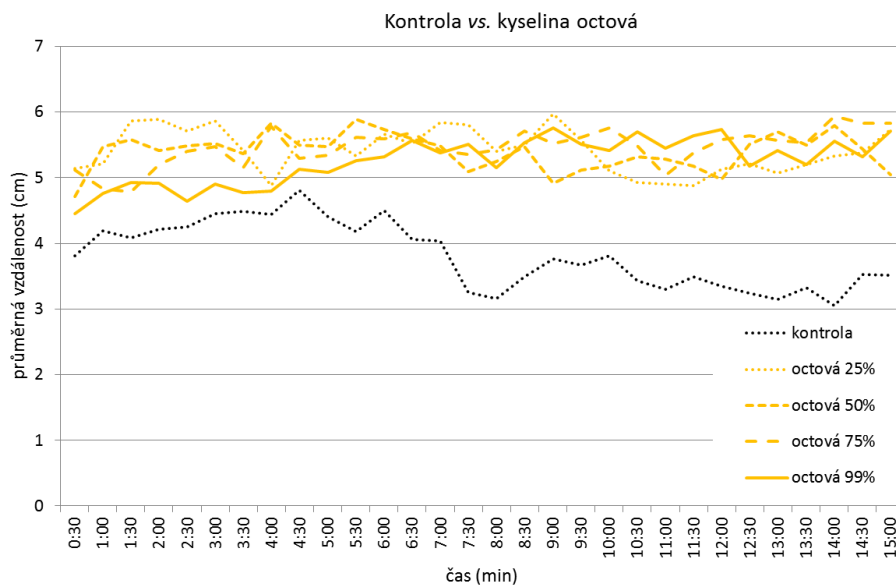
Obrázek 6 Srovnání průměrné vzdálenosti sviněk pestrých od amoniaku s kontrolním experimentem se suchým filtračním papírem, porovnání distribuce sviněk při jednotlivých koncentracích.



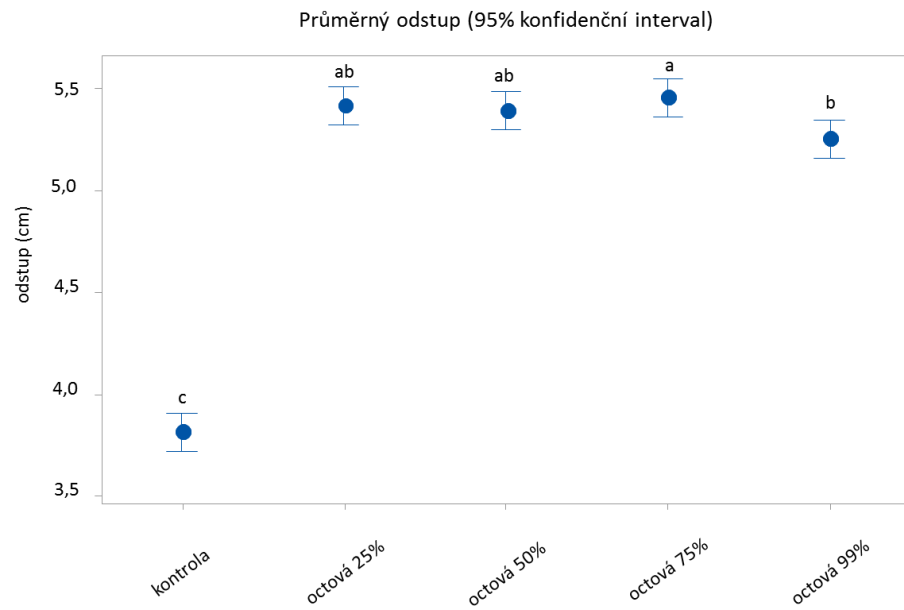
Obrázek 7 Průměrná vzdálenost sviněk pestrých od filtračního papíru s amoniakem během celého experimentu pro jednotlivé koncentrace a kontrolního experimentu se suchým filtračním papírem. Odlišná písmena v grafu znázorňují signifikantní rozdíly mezi průměry.

Reakce na kyselinu octovou

Výsledky měření u pokusu s kyselinou octovou ukazují, že se svinky snažily udržovat od této chemikálie větší odstup, než od kontrolního podnětu a že tento rozdíl je signifikantní ($F = 223,4$, $p < 0,001$, obr. 8). Zatímco v kontrolním měření se zdržovaly svinky průměrně 10,2 cm (v grafu 3,8 cm) od podnětu, od kyseliny octové si udržovaly odstup okolo 14,5 cm (resp. 5,4 cm v grafu). Tukeyho test ukázal (obr. 9), že koncentrace neměla signifikantní vliv na velikost odstupu, pouze 99% kyselina octová odpuzovala signifikantně méně než 75% kyselina.



Obrázek 8 Srovnání průměrné vzdálenosti sviněk pestrých od kyseliny octové s kontrolním experimentem se suchým filtračním papírem, porovnány distribuce sviněk při jednotlivých koncentracích.



Obrázek 9 Průměrná vzdálenost sviněk pestrých od kyseliny octové v průběhu celého experimentu u jednotlivých koncentrací a kontrolního experimentu se suchým filtračním papírem. Odlišná písmena v grafu znázorňují signifikantní rozdíly mezi průměry.

5. Diskuze

Předmětem mé práce byl vliv predátorů na chování suchozemských stejnooáčů (Oniscidea). Při pokusech s šestiočkou rudou jsem použila svinky obecné a při testech s chemikáliemi svinky pestré. Během pokusů jsem měřila, jakou průměrnou vzdálenost si svinky udržují od jednotlivých testovaných stimulů. Behaviorální odpověď se objevila v reakci na všechny zkoumané podněty, kdy si při pokusech jedinci udržovali vyšší odstup od experimentálního podnětu než od kontrolního podnětu.

5.1 Behaviorální odpověď na přítomnost pavoučího predátora

Experiment s pavouky jsem prováděla na šestiočce rudé, která je potravním specialistou na suchozemské stejnooáčce (Řezáč 2008). Výsledky Experimentu 1 ukazují, že svinky si vždy udržují větší odstup od klícky s pavoukem ve srovnání s kontrolní prázdnou klíckou bez ohledu na předchozí zkušenost s tímto predátorem. Je tedy zjevné, že dokáží rozpoznat signály predátora, ať se jedná o pach či vibrace, které pavouk vytváří při pohybu.

Na vibrace reagují suchozemští stejnooáčci útekem, aniž by věděli, jaký podnět je vyvolává. Tato skutečnost vyplývá z pokusu (Houghtaling a Kight 2006) při kterém byl srovnáván vliv vibrací na populace *A. vulgare* a *Porcellio laevis* Latreille, 1804 v městském a přírodním prostředí. Autoři měřili míru stresu stejnooáčů pomocí labyrintů. V labyrintu stejnooáčec buď „bezciálně bloumá“, nebo „systematicky kličkuje“. Kličkování přitom zvyšuje pravděpodobnost, že se vzdálí od původního bodu, kudy se do labyrintu dostal, proto se kličkování považuje za projev cílené snahy uniknout z nějaké stresující situace. Městské populace ve zmíněném experimentu byly stresovány méně, což je pravděpodobně díky jejich adaptaci na vibrace způsobené projíždějícími dopravními prostředky.

Naivní svinky si udržují větší odstup od pavouka než ty zkušené. Podobné výsledky získali Castillo a Kight (2005) při testech s mravenci a dospěli k závěru, že si zkušené *A. vulgare* a *P. laevis* pravděpodobně zvykly na signály predátora a proto je již tolik neděsil. V jejich pokusech byli mravenci podobně umístěni v klícce v pokusném boxu se stejnooáčci. V článku autoři uvádí, že vysvětlením by mohl být tzv. novelty effect neboli

efekt novinky. To je označení pro situaci, kdy expozice libovolnému efektu vyvolá silnější reakci, která časem slábne, jak se modelové organismy habituují, neboli situaci uvyknou. Dalším možným vysvětlením by mohlo být to, že svinky viděly, respektive zaregistrovaly, že šestiočka si již ulovila potravu a tedy nebyl předpoklad, že by ihned lovila další. Podobné vysvětlení však je dost nepravděpodobné, protože předpokládá poměrně vysoké kognitivní schopnosti svinek zahrnující i teorii vědomí (theory of mind).

Hoefler (2012) testoval vliv chování cvrčků *Acheta domesticus* (Linnaeus, 1758) na základě chemických signálů predátora – stonožky *Scolopocryptops sexspinosus* (Say, 1821). Srovnával setrvání cvrčků na čistém filtračním papíře, filtračním papíře, na kterém byla po určitou dobu stonožka, která byla krmena cvrčky a filtračním papíře se zápachem ze stonožky, která byla krmena jinou potravou. Zjistil, že cvrčci jsou citliví na chemické signály predátora, ale pouze toho, který byl krmem cvrčky – z takového papíru se snažili mnohem rychleji odejít. Podobně možná i zkušené svinky ve stresu více pobíhaly po boxu, třeba ve snaze najít úkryt či nějakou skulinu. Tato skutečnost pak mohla snížit výslednou průměrnou vzdálenost od klícky se šestiočkou. Kdybychom nehodnotili jen vzdálenost od klícky, ale i pohybovou aktivitu, možná by tento předpoklad byl potvrzen.

Naproti tomu Hegarty a Kight (2014) při pokusech s *A. vulgare* a *P. laevis* nepozorovali rozdílnou reakci u stejnonožců dříve dlouhodoběji exponovaných mravencům *Tetramorium caespitum* (Linnaeus, 1758) a stejnonožců naivních. Pokusy byly založeny na měření kličkování v labyrintu. Z chování suchozemských stejnonožců v jejich pokusu vyplývá, že systematictěji odbočují, neboli více se bojí, při chronické expozici chemickým signálům predátora než když jsou jim jen krátce vystaveni před vypuštěním do labyrintu. Podobně však nutno konstatovat, že v mém experimentu jsem měřila jen vzdálenost od predátora, nikoliv pohybovou aktivitu svinek.

5.2 Behaviorální odpověď na přítomnost chemické látky

Kontrolní vzorek Experimentu 2 se suchým filtračním papírem měl vzdálenost od tohoto chemicky irelevantního podnětu nejkratší. Pro stejnonožce bylo víčko

s filtračním papírem bez zápachu zajímavé, protože se stalo součástí jakési pestrosti v prostředí boxu s experimentem. Jednalo se o jedinou překážku umístěnou v rohu, barva víčka byla v rámci celkového prostředí boxu nejtmaší (tmavě modrá). Zvířata také lezla na filtrační papír ve víčku a snažila se pod něj schovat. Pravděpodobně se jednalo o projev negativní fototaxe (Hughes 1967), protože v laboratoři byly sice zatažené žaluzie, ale i přes to tam byl dostatek denního světla. Suchozemští stejnonožci jsou fotofóbní, v průběhu dne se obvykle ukrývají na tmavých vlhkých místech, kde setrvávají až do setmění, poté se vydávají ven (Keunen a Nooteboom 1963). Přesto svinky vykazují částečně i denní aktivitu (Drahokoupilová a Tuf 2012). Proto lze předpokládat, že kontrolní objekt svinky přitahoval.

Podnět zcela irelevantní, tj. takový, který by svinky nepřitahoval, ale ani neodpuzoval, by způsobil náhodný pohyb zvířat v boxu a jejich náhodnou distribuci. Ve výsledcích by se měl projevit průměrnou vzdáleností od takového zdroje umístěného v rohu 12,3 cm (polovina délky úhlopříčky boxu). Přesto považuji takto zvolenou kontrolu (víčko se suchým papírem) za vhodnou, protože expozice chemického podnětu (kyselina mravenčí a octová, amoniak) obsahovala stejné potenciální atraktanty (tmavé víčko, filtrační papír) jako kontrola. Srovnání s náhodnou distribucí, resp. vzdáleností od prázdného rohu by proto bylo metodologicky nevhodné.

Behaviorální odpověď na přítomnost amoniaku

V případě 85% kyseliny mravenčí si svinky udržovaly nejvyšší průměrnou vzdálenost od zdroje ze všech testovaných látek. Tato kyselina se zdá být pro zvířata známkou nebezpečí, a proto se od ní drží dál. V tomto měření se také objevila závislost na koncentraci, kdy při polovičním ředění (43 %) byla průměrná vzdálenost od zdroje západu nižší než u expozice 85% kyselině mravenčí. Předpokladem tedy je, že se s touto kyselinou suchozemští stejnonožci v nižších koncentracích setkávají relativně běžně v přírodě, ale její zvýšená koncentrace může naznačovat větší počet mravenců, případně blízkou přítomnost mravenišť. Podobně Hegarty a Kight (2014) při pokusech s *A. vulgare* a *P. laevis* zjistili, že v labyrintech systematictěji kličkují stejnonožci dříve dlouhodobě exponovaní mravencům. Taková chronická expozice jistě obsahuje také

silnější chemické signály predátora, než když jsou jim jen krátce vystaveni před vypuštěním do labyrintu.

Působení stresu v přítomnosti predátora má také významný vliv na reprodukci. Ukázalo se, že samice *P. laevis* (Kight a Nevo 2004) a *A. vulgare* (Castillo a Kight 2005) v přítomnosti predátora vypouštěly mláďata z marsupia v průměru o 48 hodin dříve než v jejich nepřítomnosti, což má negativní vliv na fitness potomstva. Zároveň to však zlepšuje kondici samice, protože to zvyšuje pravděpodobnost její vlastní další reprodukce. Samice s marsupiem plným larev je totiž méně pohyblivá, svinky se navíc nedokáží plně svinout, což je jejich obranná reakce proti predátorům (Castillo a Kight 2005).

Behaviorální odpověď na přítomnost amoniaku

Amoniak je látka, která se běžně vyskytuje v prostředí, kde se suchozemští stejnonožci vyskytují. Vylučují ho na povrch kutikuly, jakožto odpadní produkt metabolismu proteinů (Sloan 1967; Wieser et al. 1969). K jeho zvýšené produkci dochází především v poledne a během odpoledne, tedy v době, kdy je obecně nižší vlhkost vzduchu a tudíž vyšší evaporace (Wieser et al. 1969; Wright a Peña-Peralta 2005). Amoniak tedy může být signálem pro agregační chování, neboť může indikovat přítomnost dalších stejnonožců. U této látky se v nejnižší koncentraci objevila snaha lézt na filtrační papír s testovanou látkou, což je zjevně dokladem toho, že se koncentrace amoniaku natolik snížila, že se stala pro svinky podnětem neutrálním, či možná i atraktivním. To mohlo být způsobeno i postupným odpařováním amoniaku a tedy snížením intenzity zápachu po určitém čase.

Na druhou stranu Takeda (1980) zkoušel, zda extrakt získaný z povrchu těl *A. vulgare* bude způsobovat agregaci, ale filtrační papír s tímto roztokem, který mohl amoniak také obsahovat, funkci agregačního stimulu neplnil. Těžko však hodnotit, jaké podněty z takového extraktu byly svinkám dostupné, zda neobsahovaly například i nějaké signály stresu extrahovaných svinek. Od zdroje amoniaku v koncentraci 12 % a

vyšší si zvířata držela srovnatelně velký odstup. Takovéto nepřírozeně vysoké koncentrace amoniaku zjevně svinky odpuzují.

Behaviorální odpověď na přítomnost kyseliny octové

Kyselina octová jakožto potencionálně biologicky neutrální látka byla vybrána, protože by neměla pro svinky být signálem nebezpečí, ani je přitahovat. V přírodě se sice vyskytuje v hniječím ovoci, ale jen ve velmi malých koncentracích. U kyseliny octové se při všech testovaných koncentracích držela zvířata v relativně velké vzdálenosti od zdroje pachu. Důvodem toho chování pravděpodobně byl příliš silný roztok této kyseliny, který je obtěžující i pro člověka. Fischbach (1954) při svých experimentech použil také kyselinu octovou, dále chloroform, hřebíčkový olej a sirouhlík a sledoval, jak se v blízkosti těchto látek chovají suchozemští stejnonožci. Jeho cílem bylo určit, která část těla těchto zvířat má hlavní roli při registraci pachů. U všech těchto látek stejnonožci reagovali vibrací tykadlových bičků a pohybem tykadel a bezprostředně se vydali pryč od centra zdroje zápachu. Po amputaci jednoho tykadla nedošlo k žádné změně, ale při amputaci obou tykadel byla reakční doba výrazně delší. Zjevně se tedy vyhýbají zápachu, ačkoli nutně nemusí danou látku znát, neboli s ní mít předchozí zkušenost.

Tento jev se nazývá rozlišování bez rozpoznávání (discrimination without recognition). Popsal ho například Grim (2006) u rákosníka obecného, který, když má ve svém hnízdě mládě kukačky, krmí všechny mladé po dobu maximálně 13 dní. To je doba, kterou jeho mláďata potřebují, aby mohla z hnízda vylézt. Mládě kukačky je však větší a potřebovalo by péči delší, avšak rodiče rákosníka hnízdo opustí a dochází tak k diskriminaci kukačky, ačkoli ji hostitel nemusel poznat. V práci Templeton (2005) ve své práci sledoval vokální signály, kterými upozorňují na predátory sýkory černohlavé. Sýkory při pozorování označovaly plazího i savčího predátora stejně. Upozorňovaly tedy na příchod predátora (rozlišily jej od irelevantního podnětu), ale nerozpoznaly jaký je to druh. A stejně tak pravděpodobně suchozemští stejnonožci prchají před nepříjemným zápachem, aniž by znali jeho přesný původ či význam.

6. Závěr

Suchozemští stejnonožci se stávají kořistí širokého spektra predátorů, avšak mezi nejčastější z nich bezpochyby patří pavouci a mravenci. Ve své práci jsem testovala chování a především prostorové rozmístění suchozemských stejnonožců v přítomnosti predátora, či jeho pachu. Zjistila jsem, že v přítomnosti pavoučího predátora šestiočky se svinky drží ve větší vzdálenosti od jeho klícky na rozdíl od svinek v kontrolní skupině s prázdnou klíckou. Stejně se chovají jak svinky naivní, tak i svinky s bezprostřední předchozí zkušeností s loveckým chováním šestiočky. Tyto naivní svinky si dokonce udržovaly větší vzdálenost než svinky zkušené.

Mravenci byli při experimentu zastoupeni kyselinou mravenčí, která jednoznačně svinky odpuzovala, a čím větší byla její koncentrace, tím větší byla průměrná vzdálenost od zdroje zápachu, ve které se zdržovaly. Amoniak jakožto látka, která by mohla vyvolávat agregaci vzhledem k tomu, že ji svinky na povrchu těla vylučují, byl zřejmě použit v příliš vysokých koncentracích. Usuzuji z toho, že při nejnižší koncentraci (8 %) se několik zvířat odvážilo lézt na filtrační papír s amoniakem. Poslední testovaná kyselina octová byla pro svinky zcela odpuzivá, což pravděpodobně opět způsobila příliš velká koncentrace této kyseliny. Předpokládám, že se v tomto případě jedná o diskriminaci bez rozpoznání. Budoucí vědecké práce by mohly otestovat rozdíl mezi reakcí na kyselinu mravenčí a klícku s živými mravenci. Případně i porovnání měření s různým počtem mravenců by mohlo přinést zajímavé výsledky. Určitě by bylo žádoucí test opakovat s nižšími koncentracemi amoniaku pro ověření, zda je opravdu pro svinky atraktantem.

7. Literatura

- ÁBRAHÁM, A., WOLSKY, A. (1930): Über ein neues Sinnesorgan der Landisopoden. Zoologischer Anzeiger, 87: 88–93 in Warburg 1993.
- ALLEE, W. (1926): Studies in animal aggregations: Causes and effects of bunching in land isopods. Journal of experimental Zoology 45: 255-277.
- BRISTOWE, W.S. (1958). The world of spiders. London, 304 pp.; Collins.
- BROLY, P., DEVILLE, P., MAILLET, S. (2013): The origin of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). Evolutionary Ecology 27: 461–476.
- CASTILLO, M.E., KIGHT, S.L. (2005): Response of terrestrial isopods, *Armadillidium vulgare* and *Porcellio laevis* (Isopoda: Oniscidea) to the ant *Tetramorium caespitum*: Morphology, behavior and reproductive success. Invertebrate Reproduction and Development 47: 183-190.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. (1956b): Studies in diurnal rhythms. VII. Humidity responses and nocturnal activity in woodlice (Isopoda). Journal of experimental Biology 33: 576-582.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. (1977): The Water and Temperature Relations of Woodlice (Patterns of Progress), 84 pp.; Shildon Co Durham, Meadowfield Press Ltd.
- DEJEAN, A. (1997): Distribution of colonies and prey specialization in the ponerine ant genus *Leptogenys* (Hymenoptera: Formicidae). Sociobiology 29: 293-299.
- DESLIPPE, R., JELINSKI, L. & EISNER, T. (1996): Defense by use of a proteinaceous glue: woodlice vs. ants. Zoology (Jena) 99: 205-210.
- DRAHOKOUPILOVÁ, T., TUF, I.H. (2012): The effect of external marking on the behaviour of the common pill woodhouse *Armadillidium vulgare*. Zookeys. 176: 145-154.
- EDNEY, E. & SPENCER, J. (1955): Cutaneous respiration in woodlice. Journal of experimental Biology 32: 256-269.

- EDNEY, E. (1951a): The evaporation of water from woodlice and the millipede *Glomeris*. *Journal of experimental Biology* 28: 91-115.
- EDNEY, E. (1951b): The body temperature of woodlice. *Journal of experimental Biology* 28: 271-280.
- FISCHBACH, E. (1955): Licht-, Schwere- und Geruchssinn bei Isopoden. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere*, 65: 141-170.
- FRANKENBERGER, Z. (1959): Fauna ČSR, Svazek 14. Stejnonožci Suchozemští – Oniscoidea, 212 pp.; Prague.
- FRIEND, J.A., RICHARDSON, A.M.M. (1986). Biology of terrestrial amphipods. *Annual Review of Entomology*. 31: 25-48.
- FROUZ, J., LOBINSKE, R., KALCIK, J., ALI, A. (2008). Effects of the exotic crustacean, *Armadillidium vulgare* (Isopoda), and other macrofauna on organic matter dynamics in soil microcosms in a hardwood forest in central Florida. *Florida Entomological Society* 91: 328-331.
- GHIRADELLA, H., CASE, J., CRONSHAW, J. (1968a). Fine structure of aesthetasc hairs of *Pagurus hisutiusculus* Dana. *Protoplasma* 66: 1-20.
- GORVETT, H. (1951): The tegumental glands in the land Isopoda. B. The lobed glands: Structure and distribution. *Quarterly Journal of microscopical Science* 92: 275-296.
- GORVETT, H. (1956): Tegumental glands and terrestrial life in woodlice. *Proceedings of the zoological Society of London* 126: 291-314.
- GRIM, T. (2006). Experimental evidence for chick discrimination without recognition in a brood parasite host. *Proceedings of The Royal Society B* 274, 373–381.
- HALLBERG, E., HANSSON, B.S. (1999). Arthropod sensilla: Morphology and phylogenetic considerations. *Microscopy Research and Technique* 6: 428-439.
- HASSALL, M., TURNER, J. & RANDS, M. (1987): Effects of terrestrial isopods on the decomposition of woodland leaf litter. *Oecologia (Berlin)* 72: 597-604.

HEGARTY, K.G., KIGHT, S.L. (2014). Do predator cues influence turn alternation behavior in terrestrial isopods *Porcellio laevis* Latreille and *Armadillidium vulgare* Latreille? Behavioural Processes 106: 168–171.

HOEFLER, C.D., DURSO, L.C., MCINTYRE, K.D. (2012) Chemical-Mediated Predator Avoidance in the European House Cricket (*Acheta domesticus*) is Modulated by Predator Diet. Ethology 118 (2012) 431–437.

HOESE, B. (1981): Morphologie und Funktion des Wasserleitungssystems der terrestrischen Isopoden (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). Zoomorphology 98: 135-167.

HOESE, B. (1989): Morphological and comparative studies on the second antennae of terrestrial isopods. Monitore zoologico italiano, Nuova Serie, Monografia 4: 127-152.

HOPKIN, S. & MARTIN, M. (1985): Assimilation of zinc, cadmium, lead, copper, and iron by the spider *Dysdera crocata*, a predator of woodlice. Bulletin of environmental Contamination and Toxicology 34: 183-187.

HOUGHTALING, K., KIGHT, S.L., (2006). Turn alternation in response to substrate vibration by terrestrial isopods, *Porcellio laevis* (Isopoda: Oniscidea) from rural and urban habitats in New Jersey, USA. Entomology News 117: 149–154.

HUGHES, R. (1967): Turn alternation in woodlice (*Porcellio scaber*). Animal Behaviour 15: 282-286.

KEUNEN, D.J., NOOTEBOOM, H.P. (1963). Olfactory orientation in some land-isopods (Oniscidea, Crustacea). Entomologia Experimentalis et Applicata 6: 133-142.

KIGHT, S.L., NEVO, M. (2004): Female terrestrial isopods, *Porcellio laevis* Latreille (Isopoda: Oniscidea) reduce brooding duration and fecundity in response to physical stress. Journal of the Kansas Entomological Society 77:285-287.

OLIVER, P. & MEECHAN, C. (1993): Woodlice. Synopses of the British Fauna (New Series) 49. 136 pp.; London, Field Studies Council.

- PEKÁR, S., LÍZNAROVÁ, E., ŘEZÁČ, M. (2016). Suitability of woodlice prey for generalist and specialist spider predators: a comparative study. *Ecological Entomology* (2016) 41: 123–130.
- POLLARD, S.D. (1986). Prey capture in *Dysdera crocata* (Araneae: Dysderidae), a long fanged spider. *New Zealand Journal of Zoology* 13: 149–150.
- POLLARD, S.D., JACKSON, R.R., van OLPHEN, A. a ROBERTSON, M.V. (1995). Does *Dysdera crocata* (Araneae, Dysderidae) prefer woodlice as prey? *Ethology Ecology and Evolution* 7: 271–275.
- RIEDEL, P., NAVRÁTIL, M., TUF, I.H., TUFOVÁ, J. (2009): Terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea) and millipedes (Diplopoda) of the City of Olomouc. *Contributions to Soil Zoology in Central Europe III*: 125-132.
- ŘEZÁČ, M., PEKÁR, S. (2007): Evidence for woodlice-specialization in *Dysdera* spiders: behavioural versus developmental approaches. *Physiological Entomology*, 32: 367–371.
- ŘEZÁČ, M., PEKÁR, S., LUBIN, Y. (2008): How oniscophagous spiders overcome woodhouse armour. *Journal of Zoology* 275: 64-71.
- SCHMALFUSS, H. (2003): World catalog of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea). 341 pp.; *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie A* 654.
- SUTTON, S. (1972): *Woodlice*, 144 pp.; London, Ginn & company limited.
- TAKEDA, N. (1980): The aggregation pheromone of some terrestrial isopod crustaceans. *Experientia (Basel)* 36: 1296-1297.
- TEMPLETON, C.N., GREENE, E., DAVIS, K. (2005) Allometry of alarm calls: black-capped chickadees encode information about predator size. *Science* 308: 1934–1937.
- TOMESCU, N., FERENȚI, S., TEODOR, L.A., COVACIU-MARCOV, S.D., CICORT-LUCACIU, A.Ș., SUCEA, F.-N. (2011). Terrestrial Isopods (Isopoda: Oniscoidea) from Jiului Gorge National Park, Romania. *North-Western Journal of Zoology* 7 (2): 277-285.

TUF, I.H., TAJOVSKÝ, K., MIKULA, J., LAŠKA, V., MLEJNEK, R. (2008): Terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea) in and near the Zbrašov Aragonit Caves (Czech Republic). In: Zimmer, M., Charfi-Cheikhrouha, F., Taiti, S. (eds.): Proceedings of the international symposium on terrestrial isopod biology: ISTIB-07. Shaker, Aachen: 33-36.

WARBURG, M. (1993): Evolutionary Biology of Land Isopods. 159 pp.; Berlin, Springer-Verlag.

WIESER, W., SCHWEIZER, G. & HARTENSTEIN, R. (1969): Patterns in the release of gaseous ammonia by terrestrial isopods. *Oecologia (Berlin)* 3: 390-400.

WRIGHT, J.C., Peña-Peralt, M. (2005). Diel variation in ammonia excretion, glutamine levels, and hydration status in two species of terrestrial isopods. *Journal of Comparative Physiology B* 175: 67–75.

ZIMMER, M., KAUTZ, G. & TOPP, W. (1996): Olfaction in terrestrial isopods (Crustacea: Oniscidea): responses of *Porcellio scaber* to the odour of litter. *European Journal of Soil Biology* 32: 141-147.