

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie a životního prostředí



Suchozemští stejnonožci jako modelová skupina pro behaviorální studie

Zuzana Jurtíková

Bakalářská práce
předložená
na Katedře ekologie a životního prostředí
Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků
na získání titulu Bc. v oboru
Ekologie a ochrana životního prostředí

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

Olomouc 2015

Jurtíková, Z.: Suchozemští stejnonožci jako modelová skupina pro behaviorální studie. Bakalářská práce, Katedra ekologie a životního prostředí, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, 28 s., česky.

Abstrakt

Tato práce je literárním přehledem vybraných aspektů chování suchozemských stejnonožců se zaměřením na obranné, potravní, reprodukční chování a diurnální aktivitu. Suchozemští stejnonožci se jako jediní zástupci korýšů dokázali plně adaptovat k životu v terestrickém prostředí, aby zde dokázali přežít, museli se přizpůsobit různým faktorům a tím pádem i podstatně změnit své chování. Ke svému životu potřebují vlhké prostředí. Vyhýbají se tedy osluněným místům a přes den zůstávají v úkrytu, kde dochází k agregacím. Za potravou se vydávají v noci, kdy je nižší teplota a vyšší relativní vlhkost vzduchu. V boji proti predátorům si stejnonožci vyvinuli specifické morfologické, behaviorální a chemické obranné mechanismy.

Klíčová slova: suchozemští stejnonožci, obranné chování, potravní chování, reprodukční chování, diurnální aktivita

Jurtíková, Z.: Woodlice as model group for behavioral studies. Bachelor's thesis, Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University in Olomouc, 28 pp., in Czech.

Abstract

This work is a literature review of selected aspects of the behavior of terrestrial isopods, focusing on defense, food, reproductive behavior and diurnal activity. Terrestrial isopods are the only representatives of crustaceans that were able to fully adapt to life in the terrestrial environment. They had to adapt to a variety of factors and significantly change their behavior. Isopods need a moist environment to survival. They avoid insolation and during the day remain in shelters where aggregation occurs. They search for food at night when the temperature is lower and relative humidity higher. In the fight against predators isopods have developed specific morphological, behavioral and chemical defense mechanisms.

Key words: terrestrial isopods, woodlice, defensive behavior, feeding behavior, reproductive behavior, diurnal activity

Prohlášení

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

V Olomouci 27. července 2015

.....

podpis

Věnování

Tuto práci věnuji *in memoriam* svému milovanému psovi Artušovi Polabský Bull.

Obsah

Poděkování.....	viii
Charakteristika suchozemských stejnonožců.....	1
Přechod na souš.....	3
Jak uměle chovat suchozemské stejnonožce.....	4
Obranné mechanismy.....	5
Morfologická obrana.....	5
Behaviorální obrana.....	6
Chemická obrana.....	8
Diurnální aktivita.....	9
Agregační chování.....	10
Potravní chování.....	12
Reprodukční chování.....	15
Vliv <i>Wolbachie</i> na reprodukční chování stejnonožců.....	16
Literatura.....	17

Poděkování

Ráda bych poděkovala především vedoucímu své bakalářské práce dr. Tufovi za vedení práce, cenné rady, poskytnuté materiály, jeho čas a hlavně bezmeznou trpělivost. Poděkování patří také mému příteli za neocenitelnou podporu během celého studia a psychickou oporu během psaní práce.

Charakteristika suchozemských stejnonožců

Podřád suchozemští stejnonožci (Oniscidea) náleží do řádu stejnonožci (Isopoda), třídy rakovci (Malacostraca), podkmene korýši (Crustacea), kmene členovci (Arthropoda). Vyvinuli se zřejmě před 300 milióny let v prvohorách, období karbonu (Broly a kol. 2013). Fosilní nálezy v jantaru pocházející z období křídy známe jen ze tří zemí světa: Barmy (nejstarší nález), Španělska a Francie (Broly a kol. 2015). Starší jantarové fosilie nejsou známy, protože rostliny začaly produkovat dostatek pryskyřice k uvěznění makroskopických bezobratlých až v období svrchní jury, která předcházela období spodní křídy (Broly a kol. 2013).

Vyskytují se po celém světě. Do roku 2004 bylo popsáno 3637 druhů stejnonožců (Schmalfuss 2003). V České republice je dosud zaznamenáno 43 druhů (Flasarová 2000; Saska 2007). V Evropě je z hlediska diverzity druhů suchozemských stejnonožců velmi patrný gradient rostoucího počtu druhů směrem od severu k jihu. Největší diverzita se nachází v oblasti Středomoří, zejména v Itálii (asi 350 druhů, z nichž více než 60 % je endemických) a na Balkánském poloostrově, zatímco v severní části Evropy se vyskytuje pouze relativně omezený počet druhů (Jeffery a kol. 2010), kupříkladu ve Finsku jen 24 druhů (Palmén 1951).

Mezi korýši jsou suchozemští stejnonožci výjimeční tím, že se jako jediní dokázali zcela přizpůsobit terestrickému způsobu života. Stále však potřebují vlhké prostředí. Jejich kutikula postrádá lipidovou vrstvu běžnou u hmyzu a pavoukoců, která brání odpařování vody z těla a následné dehydrataci organismu (Hadley a Warburg 1986). Dehydrataci snižuje vysoká relativní vlhkost vzduchu (Sutton 1972). Vyhýbají se přímému slunečnímu záření.

Můžeme je najít jako součást půdní makrofauny např. ve svrchní vrstvě půdy, pod kameny, spadáním listím, tlejícím dřevem, apod. (Eisenbeis 2005). Jsou významnými půdotvornými činiteli. Mechanicky rozkládají mrtvou organickou hmotu a podílejí se na šíření bakterií a mikroskopických hub v půdě i opadu. Tím zpřístupňují živiny půdním mikroorganismům (Hassall a Dangerfield 1989; Grassberger a Frank 2004).

Nezastupitelnou roli mají v potravním řetězci. Svým predátorům poskytují kromě jiného i významný zdroj vápníku (Tuf a Tufová 2005). Nejvýznamnějšími predátory z řad bezobratlých jsou pavouci, sekáči, štíři, stonožky, střevlíci a drabčící. Z obratlovců pak zejména ocaseční obojživelníci, žáby, ještěrky, hmyzožraví ptáci i savci – např. ježci a rejsci (Warburg a kol. 1984; Bureš a Weidinger 2003).

Přechod na souš

Suchozemští stejnonožci se vyvinuli ze svých mořských předků ve 3 kolonizačních vlnách (Frankenberger 1959). S přechodem na souš se museli vypořádat s několika zásadními problémy. Voda už jejich tělu nebyla oporou a nenadnášela je, proto došlo k rozvoji tvrdého exoskeletu a silných končetin, což mimo pohybu po souši umožnilo také přechod z vnějšího na vnitřní oplození samic. Navíc se samicím po oplození na břišní straně vytvoří marsupium (váček naplněný tekutinou), v němž se vyvíjejí vajíčka. V důsledku toho se zástupci suchozemských stejnonožců nemusí vracet do vody ani kvůli rozmnožování. Reprodukčnímu chování se více věnuji v samostatné kapitole.

Ústní ústrojí k filtrování mořské vody se změnilo na vhodnější ústrojí kousací, mohli tedy začít přijímat větší a tvrdší části potravy (Oliver a Meehan 1993). Dýchat vzduch jim umožnila přeměna žaber na pseudotracheje a kožní dýchání (Edney and Spencer 1955). Také došlo k vytvoření kožních žláz s funkcí sekreční, ty se u vodních forem stejnonožců nevyskytují, proto se vědci domnívají, že při počátečním osídlování souše hrály důležitou roli (Gorvett 1956). Využití těchto žláz v obraně proti predátorům rozeberu v podkapitole zabývající se chemickou obranou.

Museli také vyřešit způsob termoregulace, exkrece a osmoregulace v terestrických podmínkách. V důsledku toho se u nich vyvinul speciální vodní vodivý systém, složený ze soustavy kanálků, rozvádějící po těle vodu. Pomocí tohoto vodivého systému se mimo jiné zbavují i dusíkatých odpadních produktů ve formě plynného čpavku (Hornung 2011).

S morfologickými a fyziologickými adaptacemi samozřejmě souvisí i adaptace behaviorální. Jejich chování je odpovědí na různé faktory prostředí (např. na: světlo, vlhkost, teplotu a chemické podněty), dostupnost potravy, predaci, konkurenci, apod. (Hornung 2011). Ve své práci jsem se právě na chování suchozemských stejnonožců zaměřila podrobněji.

Jak uměle chovat suchozemské stejnonožce

Výhodou suchozemských stejnonožců je, že můžou být relativně snadno a úspěšně chováni v laboratorních podmínkách. Chovají se většinou ve velkém plastovém boxu s listovou hrabankou z javoru a nějakým dodatečným zdrojem potravy (např. brambora, mrkev, krmivo pro králíky apod.). V poměru světlo:tma 16:8 hod, při teplotě 20 ± 1 °C. Intenzita osvětlení může být nízká (okolo 500 lx).

Březí samice se chovají individuálně v menších boxech, ve kterých se plastové dno nahradí sádrou kvůli udržení vysoké vlhkosti. V průběhu březosti samice nepřijímá potravu. Po porodu se samice přemístí zpět do velkého boxu, mláďata zůstanou zvlášť, spočítají se, zaznamená se datum narození a využívají se při experimentech. Stará potrava se mění za čerstvou 2× týdně, aby se zabránilo nežádoucí vysoké mikrobiální aktivitě (Hornung a kol. 1998).

Počet vajíček se u různých druhů liší (12–260) a závisí hlavně na velikosti samice. Vejce se líhnou 3-9 týdnů a larvy po vylíhnutí zůstávají v marsupiu ještě dalších 3–9 dnů. Obecně se stejnonožci dožívají 1–5 let. Např. *Porcellio scaber* se dožívá maximálně 30 měsíců, délka těla dospělého jedince se pohybuje okolo 17 mm. Počet vajec se pohybuje v rozmezí 5–100 (Sutton a kol. 1984) a samice jsou březí asi 35 dní.

Tyto podmínky pro chov stejnonožců jsou univerzální, musíme však brát v potaz specifické nároky některých druhů.

Obranné mechanismy

Pokud živočich potká svého predátora, má možnost zvolit některou z následujících strategií: utéci, zaútočit na predátora v sebeobraně, nebo se tvářit neviditelně, nejedle či nebezpečně. Obecně u živočichů rozlišujeme tři skupiny obranných adaptací, jež je mají chránit proti predátorům: morfologické, behaviorální a chemické (Sutton 1972).

Morfologická obrana

Morfologická obrana vychází ze stavby těla suchozemských stejnoonožců, s tím souvisí i chování specifické pro každou taxonomickou skupinu. Schmalfuss (1984) vytvořil 6 ekomorfologických skupin: „runners“, „clingers“, „rollers“, „spiny forms“, „creepers“ a „non-conformists“ na základě rozdílné morfologie těla a behaviorální strategie.

Skupinu „runners“ poznáme podle úzkých, silných, relativně dlouhých pereopod (kráčivých končetin) a konvexního okraje prvního epimeru (rozšíření dorzálního štítu), který způsobuje poměrně vysoce klenutý příčný profil těla. V případě ohrožení co nejrychleji přechází do úkrytu. Tato skupina zahrnuje zástupce z čeledi Philosciidae a rody *Ligidium*, *Porcellionides* a *Protracheoniscus*.

Druhá skupina, „clingers“, je specifická širokými tergity a konkávním okrajem prvního epimeru, takže jejich tvar těla je dosti zploštělý. Ve srovnání s první skupinou jsou pereopody krátké, aby mohly být rychle schovány pod tělo. V ohrožení se totiž těsně přitisknou k substrátu a znehybní. Predátoři spoléhající se hlavně na zrak je tak snadno přehlédnou. Navíc je poměrně těžké odtrhnout takto se bránící jedince od podkladu. Chrání si tak zranitelnou ventrální stranu, která na rozdíl od dorzální strany není pokryta tvrdými, silně sklerotizovanými štítky (tergity). V této skupině najdeme rody *Trachelipus*, *Nagurus* a mnoho druhů rodu *Porcellio*. Dokonce sem patří i určité druhy rodu *Armadillidium* a *Cylisticus* se schopností volvace, které nemají půlkruhový příčný průřez.

Skupina „rollers“ zahrnuje jedince s půlkruhovým profilem na příčném průřezu a s hladkými tergity. V případě nutnosti tělo okamžitě stočí do kuličky (tzv. volvace), čímž zamezí bezobratlým predátorům v přístupu ke své zranitelné ventrální straně. Navíc je tato strategie účinná i proti obratlovcům, jelikož nemůžou jedince stočeného

do hladké kuličky pořádně uchopit a často se stává, že jim upadne a odkutálí se do nepřístupné štěrbině. Řadíme sem zástupce čeledí Armadillidiidae, Eubelidae, Sphaeroniscidae a Tylidae.

Pro zástupce skupiny „spiny forms“ jsou charakteristické tergální trny a schopnost volvace. Při stočení mají trny rovnoměrně rozložené kolem sebe, což je alespoň do určité míry chrání před pozřením predátory z řad obratlovců. Spadají sem druhy tropických lesů z čeledí Armadillidiidae a Eubelidae.

Další skupina, „creepers“, je stavbou těla přizpůsobena k životu v nižších vrstvách opadu, kamenitých škvírách a jeskyních. Jedinci jsou velcí maximálně 5 mm, periopody jsou krátké a slabé, na tergitech najdeme podélné žebrování, které minimalizuje kontakt s mokrým substrátem. Zástupci se vyvinuli konvergentně v mnoha čeledích. Některé druhy mají zachovanou schopnost volvace.

Ke „zbytkové“ skupině „non-conformists“ se řadí druhy, na něž nesedí charakteristiky předchozích pěti skupin (Schmalfuss 1984).

Behaviorální obrana

Behaviorální obrana suchozemských stejnonožců je charakterizována jejich specifickým chováním. Mezi hlavní znaky patří skrývání se během dne, pro predátory využívající k lovu především zrak je tak velmi obtížné kořist odhalit. Dále sem můžeme zařadit pasivní obranný mechanismus spočívající v předstírání smrti (thanatóza). V případě ohrožení dojde u jedince ke stavu svalové ztuhlosti či strnulosti, navenek se jeví jako mrtvý a predátor o něj ztratí zájem. Nemusí však docházet k přesnému napodobování mrtvolné polohy (Quadros a kol. 2012). Tento stav strnulosti byl pozorován i u mnoha dalších druhů živočichů, např. u: plazů, ryb, ptáků, savců a členovců (Miyatake a kol. 2004).

Bylo provedeno několik experimentů, zabývajících se studiem thanatózy suchozemských stejnonožců v laboratorních podmínkách. Saxena (1957) při pokusech na svince obecné (*Armadillidium vulgare*) zjistil, že délku trvání thanatózy ovlivňuje intenzita světla. Pokud byly svinky vystaveny světlu delší dobu, byl prokázán podstatný pokles doby trvání strnulosti. Jiný výzkum Quadros a kol. (2012) se zabýval stavem thanatózy při mechanických podnětech u druhů *Balloniscus glaber*, *Balloniscus sellowii* a *Porcellio dilatatus*. Zaměřili se na vliv vnitřních (pohlaví, velikost, druh) a vnějších

(různé podněty využité v experimentu) faktorů na vyvolání strnulosti. Zjistili, že strnulostí na podněty nejvíce reagoval druh *P. dilatatus*, a to ve všech velikostech. Na druhou stranu u druhu *B. sellowii* se prokázalo, že stav strnulosti větší jedinci (tedy starší) moc často nevyužívají, na rozdíl od jedinců menších (mladších). Na základě tohoto pozorování Quadros a kol. (2012) usuzují, že *B. sellowii* může svou obrannou strategii v průběhu života změnit z thanatózy (u mladých jedinců) na rychlý útěk do úkrytu (u starších jedinců). Různorodost v projevech thanatózy u každého jedince napříč všemi studovanými druhy, však žádný z faktorů nevysvětlil.

Tuf a kol. (in press) se soustředili na reaktivitu, citlivost a délku trvání thanatózy u skupin druhu *P. scaber* rozdělených podle velikosti (stáří). Reaktivita obecně byla relativně nízká – pouze 23 % jedinců přešlo do fáze strnulosti. *P. scaber* totiž patří do výše zmíněné skupiny „clingers“ (Schmalfuss 1984), thanatóza u něj není primární obrannou reakcí proti predátorům. Každá ze studovaných vlastností se lišila podle provedeného podnětu, tím byl dotek, zmáčknutí nebo zvednutí jedince a puštění z 10 cm výšky. Nejnižší citlivost a reaktivita byla dosažena dotekem, jelikož tento druh má silnou potřebu thigmotaxe i agregace a je tak na doteky poměrně zvyklý. Nejvyšší naopak zvednutím a puštěním jedince z výšky. Nejdelší dobu trvání strnulosti vykazovali napříč všemi podněty středně velcí jedinci (7–12 mm), nejkratší malí jedinci (< 7 mm). Velcí jedinci (> 12 mm) se v obraně proti menším predátorům spoléhají na svou velikost a dobře vyvinuté žlázy (Gorvett 1956). Juvenilové žlázy ještě nemají pořádně vyvinuté a vzhledem k jejich malé velikosti je pro ně využívání thanatózy většinou zbytečné, protože jsou snadnou kořistí. Kromě vlivu velikosti pozorovali také významný vliv stabilních individuálních vzorců chování jednotlivých jedinců na délku trvání thanatózy. *P. scaber* je jedním z prvních druhů suchozemských stejnonožců s doloženými osobnostními rysy.

K behaviorální obraně patří i schopnost shlukování stejnonožců (agregace) na vhodných místech. Agregáčnickému chování bude věnována samostatná kapitola.

Chemická obrana

Chemická obrana je charakteristická pouze pro stejnonožce suchozemské (Gorvett 1956), na rozdíl od jejich mořských příbuzných. Spočívá ve vylučování nepříjemně páchnoucí tekutiny v reakci na podráždění. Následkem toho se stanou pro některé ze svých bezobratlých predátorů nechutnými. Vyprazdňování žláz není spojeno s nervovou ani hormonální soustavou, patrně je zapříčiňováno kontrakcemi sousedních svalů (Gorvett 1956). Sekret má bílkovinnou povahu, jeho produkce musí být pro jedince dost náročná. Po vypuštění tekutiny trvá několik dní, než si zásoby opět doplní. Samice mají této látky méně než samci, což může souviset s potřebou samic investovat především do produkce potomstva (Deslippe a kol. 1996).

Gorvett (1956) ve svém experimentu prokázal, že *P. scaber* dokáže po vypuštění žláz odpuzovat pavouky. Tento sekret vylučuje poměrně neochotně, pouze jako odpověď na velmi důrazný podnět, který napodobí kousnutí pavouka (v Gorvettově případě to bylo píchnutí špendlíkem). Usuzuje z toho, že tato náročná obrana je použita až při skutečném napadení. Jedno kousnutí stejnonožec přežije a zároveň neplýtvá drahocným sekretem. Vyjádřil také domněnku, že thanatóza slouží i k tomu, aby mohl predátor přijít se svou kořistí do bližšího kontaktu a nechutný sekret okusit.

Podle Deslippeho a jeho kolegů (1996) vylučuje *Oniscus asellus* z uropod lepkavou tekutinu na obranu proti mravencům, ti v ní zůstanou uvězněni. Pokud se jim podaří z lepkavé pasti dostat, musí si sekret z těla očistit, čímž dostane jejich zamýšlená kořist dost času k útěku do bezpečí.

O chemické obraně se toho ze všech obranných strategií ví stále nejméně. Bude zapotřebí dalších studií, které by nám mohly pomoci tuto oblast více objasnit. Přestože obranné chemické látky různých skupin bezobratlých jsou nyní intenzivně zkoumány, proteinové sekrety patří k obtížně analyzovatelným a proto opomíjeným.

Diurnální aktivita

Pro suchozemské stejnonožce je typická silná negativní fototaxe (pohyb směrem od světla). Během dne a také v reakci na podráždění okamžitě vyhledávají tmavý úkryt. Světlo má vliv i na faktor vlhkosti, protože mikroklima většiny stinných, tmavých míst má obvykle větší vlhkost než míst osvětlených. Reakce na světlo je tak zároveň i reakcí na vlhkost (Tajovský 1989). Aktivní jsou proto převážně v noci, kdy opouštějí své úkryty a vydávají se za potravou. V tuto dobu je nižší teplota a vyšší relativní vlhkost vzduchu než ve dne (Cloudsley-Thompson 1956).

Na aktivitu organismů mají však také vliv populační charakteristiky jako přežívání, mortalita, rozmnožovací cyklus apod. (Sutton 1968). Důležitou roli hraje i roční doba, typ habitatu a samozřejmě také druh stejnonožce, protože aktivita v průběhu dne se u některých druhů velmi různí.

Den Boer (1961) pozoroval největší aktivitu *P. scaber* po setmění a před svítáním, tj. v době s nejvyšší relativní vlhkostí vzduchu. Dále také prokázal, že pro druh *P. scaber* je typická délka trvání aktivity asi 1 hodina. V průběhu hodiny, totiž ztratí kritické množství vody (Waloff 1941; Edney 1951) a musí se odebrat do úkrytu, kde je vyšší relativní vlhkost vzduchu, kterou dokážou přes kutikulu absorbovat. Teprve až si doplní zásoby vody, můžou úkryt opět opustit.

U druhů s pomalejší ztrátou vody transpirací není negativní fototaxe tak silná. Kupříkladu zástupci čeledi Armadillidiidae, kteří ztrácejí vodu pomaleji než ostatní stejnonožci, mohou být pozorováni i na otevřených osvětlených stanovištích (Sutton 1972).

Tuf s Jeřábkovou (2008) ve svém výzkumu epigeické aktivity stejnonožců např. zjistili, že *Porcellium conspersum* vykazuje v jarním období výhradně denní aktivitu, což vede k závěru, že tento druh disponuje nejvyšším stupněm odolnosti proti vysychání ze všech prozkoumaných druhů lužního lesa.

Agregační chování

Další z velmi charakteristických znaků suchozemských stejnonožců během dne je agregace na místech s nevhodnějšími podmínkami. Pojmem agregace rozumíme jakékoli seskupení zvířat trvalejšího charakteru vznikající náhodně nebo jako odpověď na různé faktory prostředí.

Podle Alleeho (1926) můžeme rozlišit agregační chování dvojího typu, tzv. „bunching“ (pravé seskupování) a „grouping“ (volné seskupování). Při „bunching“ se jedinci kupí na sebe, v této poloze zůstávají až několik hodin. Dokonce i jedinci, kteří jsou na vrcholu nebo při okrajích tohoto uskupení a mají možnost volně se pohybovat, nevykazují tendence toto seskupení opouštět. Prokázal také, že nižší teploty „bunching“ navozují, zatímco vysoké teploty tohle chování naopak omezují. Ještě větší vliv na výskyt než teplota má však vlhkost substrátu. U nahromaděných jedinců dochází ke ztrátám vody mnohem pomaleji než u izolovaných. Tímto se dále zabýval i Warburg se svými kolegy (1984), kteří potvrdili, že vlhkost půdy je důležitým faktorem ovlivňujícím distribuci a početnost suchozemských stejnonožců. Druhý typ „grouping“ je specifický tím, že jedinci leží těsně vedle sebe, vzájemné dotýkání tykadly není podmínkou, někdy se např. dotýkají pouze uropody. Tento typ se často vyskytuje v prostorově omezených nízkých úkrytech, kde je fyzicky nemožné kupit se na sebe. Běžný je i v umělých podmínkách ve velkých chovných nádobách, k „bunching“ dochází hlavně kolem překážky nebo v rohu nádoby, kdežto „grouping“ může nastat kdekoli, zejména pak po stranách (Friedlander 1965). Agregace, a s tím spojená snížená ztráta vody odpařováním, hraje důležitou roli pro přežití podmínek s nízkou relativní vlhkostí vzduchu, ale není primární reakcí na vzdušnou vlhkost sama o sobě. Friedlander (1965) ve svém experimentu dokázal, že v podmínkách, kdy byl vzduch nasycený vodními parami, agregovalo 88 % jedinců, zatímco v podmínkách se suchým vzduchem zaznamenal vzestup pouze o 4 %.

Agregační chování je tedy ovlivněno větším množstvím faktorů, které je obtížné specifikovat. Jedním z dalších důvodů shlukování může být thigmotaxe (snaha jedince o fyzický kontakt). Těla stínek jsou pravděpodobně pokryta mechanoreceptory, které informace o skutečném kontaktu zprostředkovávají. Tato potřeba kontaktu může souviset s prostorově omezeným prostředím, v němž se stejnonožci vyskytují (Friedlander 1964).

Předpokládá se, že vliv na shlukování stejnonožců mají i zatím málo známé sociální interakce mezi jedinci. Broly a Devigne (2011) provedli experiment, ve kterém dali různě velkým skupinám jedinců *P. scaber* v homogenním laboratorním prostředí na výběr mezi dvěma identickými úkryty. Po uplynutí doby pozorování (45 minut) bylo téměř 90 % jedinců v agregaci pod jedním z úkrytů bez ohledu na velikost zkoumané skupiny. Počet stejnonožců ve vybraném úkrytu se rychle zvyšoval a za méně než 10 minut vždy agregovala více než polovina sledované populace. U více než 76 % provedených experimentů se celá skupina jednoznačně rozhodla pouze pro jeden přístřešek. Tento výsledek je jasným důkazem sociálního chování a individuální preference. Ukazuje, že si jedinci nevybírají úkryt jen podle kvality, ale preferují skupinu jiných stejnonožců (Devigne a kol. 2011).

Potravní chování

Suchozemští stejnonožci jsou všežravci s preferencí rostlinné složky stravy. Patří mezi dekompozitory. Potravu si vybírají podle její stravitelnosti, protože nesyntetizují celulózu, enzym potřebný pro rozklad celulózy. Stravitelnost ovlivňují mikroorganismy, ty v opadu snižují poměr uhlík:dusík a zvyšují obsah fenolických látek, neboli zlepšují kvalitu potravy (Flasarová 1997; Zimmer a Topp 1997). Mikrobiální společenstvo je však silně ovlivněno druhem opadu (Hassall a Rushton 1984). Stejnonožci tedy upřednostňují více mikrobiálně osídlenou hrabanku, která jim zaručuje lépe stravitelnou a nutričně hodnotnější potravu. Navíc tím získají i živiny z mikroorganismů. Schopnost vstřebávat do těla živiny z natrávené potravy se u stejnonožců pohybuje v rozmezí 10–70 % v nepřímé závislosti na množství a v přímé závislosti na kvalitě potravy (Soma a Saitô 1983; Szlavecz a Maiorana 1998).

Pokud mají vhodné stravy dostatečné množství, jsou schopni denně zpracovat množství odpovídající asi 3 % jejich váhy (Sutton 1972; Oliver a Meechan 1993). Při nedostatku potravy s pozřeným materiálem lépe hospodaří než v období hojnosti (kdy prochází trávicím traktem rychle a málo strávený) – zadrží ho ve střevě na delší dobu, může tak dojít k maximálnímu strávení a využití (Hubbell a kol. 1965 v Tajovský 1989). Trvají-li nepříznivé podmínky delší dobu, dochází u nich ke zvýšení podílu koprofágie, což jim krátkodobě pomůže toto období přečkat (Hassall a Rushton 1982; Hassall a Tuck 2007). Začnou konzumovat vlastní exkrementy, ze kterých ještě dokážou vstřebat dostatek živin (Szlavecz a Maiorana 1998; Kautz a kol. 2002; Zimmer a kol. 2003).

Vodu získávají vstřebáváním vzdušné vlhkosti, z přijaté potravy, dokonce jsou schopni vodu i aktivně nasávat ústy, análním otvorem a pomocí uropodů (Edney and Spencer 1955).

Vědci také zjistili, že odlišná kvalita potravy má na suchozemské stejnonožce velký vliv. Např.: Kautz a kol. (2000) provedli pokus se samicemi *Trichoniscus pusillus*, ty se rozmnožují partenogeneticky (nepotřebují oplodnit samčí pohlavní buňkou). Bylo jim podáváno 6 typů různě kvalitní potravy ve formě listové hrabanky z různých stromů (olše, bříza, dub) s pH sníženým na 2,0 nebo 5,0, čímž došlo ke změně fyzikálně-chemických vlastností hrabanky a osídlení různými mikroorganismy. Vypozorovali, že úspěšnost reprodukce a mortalita juvenilů

vykazovala v závislosti na kvalitě potravy podstatné rozdíly. Nejvyšší úspěšnost v reprodukci byla zaznamenána u populací krmených listovou hrabankou z olše s pH 2,0 a z břízy s pH 5,0. Úmrtnost mláďat byla nejvyšší při krmení listovou hrabankou z dubu s pH 2,0. Mláďata se dožívala 1–8 týdnů, což je opravdu markantní rozdíl oproti mláďatům krmeným olší s pH 5,0, která se dožívala více než 113 týdnů.

Vlivem kvality potravy (a s tím spojeným přenosem symbiotických mikroorganismů) na růst a přežívání juvenilů v umělých podmínkách se zabývala i Horváthová a kol. (2015). Rozdělili čerstvě narozené jedince *P. scaber* do 5 skupin a každé předkládali odlišnou potravu – minimální dietu (skupina A), doplněnou o: nepatrné množství mastných kyselin a vitamínů (sk. B), kousíček olšového listu (sk. C), jednu fekální peletu dospělého jedince (sk. D1) a střevo (včetně hepatopankreasu) z čerstvě zabitého dospělého jedince (sk. D2). Průměrná počáteční hmotnost juvenilů byla ve všech skupinách stejná. Po dvou měsících se však jejich hmotnost významně lišila. Jedinci ze skupin B, C, D1 a D2 rostli přibližně třikrát rychleji než ze sk. A. U všech skupin (vyjma sk. A) byly zaznamenány výrazné hmotnostní rozdíly při porovnání čtvrtého a osmého týdne experimentu. Vysoké tempo růstu skupiny B krmené doplňkově mastnými kyselinami a vitamíny – tedy bez dodatečného zdroje symbiotických mikroorganismů – dokazuje, že skupinám C, D1 a D2 tyto základní živiny obstarávali přijatí symbionti jako produkt své metabolické činnosti nebo jedincům posloužili přímo jako lehce stravitelný zdroj potravy. U skupin C, D1 a D2 krmených potravou s potenciálním zdrojem symbiontů byla po osmi týdnech pozorována větší úspěšnost v přežívání mladých jedinců než u sk. A a B, jejichž potrava tyto mikroorganismy přímo neobsahovala. Míra přežití mladých jedinců tak pravděpodobně souvisí spíše s vlivem přijatých symbiontů na fyziologii hostitele (jako je např. lepší odolnost hostitele proti patogenům) než jen s kvalitou potravy. Výsledky naznačují, že k přenosu symbiotických organismů u stejnonožců tedy dochází prostřednictvím horizontálního (z exkrementů nebo kontaktem s jedincem stejného druhu) a environmentálního (skrzej listů) přenosu a zpochybňují existenci vertikálního přenosu (z matky na potomstvo).

Hassall a kol. (2001) pozorovali změnu potravního chování v případě zvýšení ploškovitosti distribuce kvalitní potravy a abundance *P. scaber*. V případě homogenní distribuce (1:1) méně a více kvalitní potravy strávili jedinci bez ohledu na hustotu sledované populace více času krmením na kvalitnějším zdroji a nevykazovali žádný podstatný rozdíl v čase stráveném při hledání potravy. Při menším počtu sledovaných

jedinců (20) a tudíž i nižší hustotě výskytu se čas strávený hledáním a krmením na vysoce kvalitních zdrojích potravy výrazně snížil, když došlo ke zvýšení ploškovitosti (heterogenity) výskytu kvalitních zdrojů. Tito jedinci tedy dali přednost jistotě ve formě dostatku méně kvalitní potravy dostačující pro jejich přežití, než aby riskovali příliš velkou ztrátu energie vynaloženou na hledání kvalitnější potravy. Jedinci z početnější skupiny (100) strávili při hledání kvalitnější potravy v heterogenním prostředí podstatně více času než ti z malé skupiny. To by mohlo být způsobeno vzájemným vyrušováním jedinců při krmení, v důsledku čehož stejnonožci vynakládali větší energii na hledání „klidnějšího“ místa pro krmení. Vynaloženou energii si však museli vykompenzovat kvalitnější stravou.

Reprodukční chování

Najde-li pohlavně dospělý samec pomocí chemoreceptorů samici připravenou k rozmnožování, začne ji vybízet k páření poklepáváním tykadly na hlavu. Následně se jí přichytí na zádech a proběhne kopulace (Johnson 1985). Pohlavní orgány suchozemských stejnonožců jsou párové, proto u nich dochází k dvojitému spojení (Frankenberger 1959). Samice se páří s více samci a přijaté spermie v sobě dokážou uchovávat i několik měsíců. Oplozeným samicím se po svlečení vytvoří na břišní straně marsupium vyplněné živným roztokem, do nějž přemístí oplozená vajíčka. Z nich se postupem času vylíhnou larvy, které plavou v marsupiální tekutině. Po vstřebání tekutiny dojde k porodu mladých stejnonožců ve stádiu zvaném manca – – toto stádium je podobné dospělcům, ale chybí jim poslední pár kráčivých končetin (Sutton 1972).

Dospělí samci mají delší tykadla než samice, u některých druhů je samci mezi sebou používají k soubojům. Lefebvre a kol. (2000) testovali hypotézu o vzájemném vztahu mezi délkou tykadel a využitím tykadel při soubojích u sedmi druhů s různou agresivitou a morfologií tykadel. Jejich hypotéza se však nepotvrdila. Došli k závěru, že delší tykadla patrně zaručují samci lepší čich a tudíž i výhodu ve vyhledávání samic připravených k rozmnožování.

Reprodukční chování jednotlivých druhů suchozemských stejnonožců se od sebe může mírně odlišovat. Rozdíly pozorujeme také v závislosti na jejich geografickém rozšíření, ročním období a velikosti samic. Plodnost samic totiž pozitivně koreluje s jejich velikostí, protože větší samice vytvoří větší marsupia (Castillo a Kight 2005). U některých druhů se samci vyskytují jen vzácně a samice se rozmnožují partenogeneticky bez oplodnění vajíček samčími pohlavními buňkami (Warburg 1994).

Mezi stejnonožci najdeme druhy semelparní (rozmnožují se 1× za život) i iteroparní (rozmnožují se za život vícekrát). Většina zástupců čeledi Porcellionidae je iteroparní a mívá 2–6 generací ročně, ale např. v čeledi Armadillidiidae je výskyt semelparie a iteroparie přibližně stejně častý (Warburg 1993).

Vliv *Wolbachie* na reprodukční chování stejnonožců

Wolbachia je obligátní intracelulární parazitická bakterie, která u suchozemských stejnonožců přeměňuje genotypové samce na fenotypové samice. Je přenášena z matky na potomstvo ve vaječné cytoplazmě (Kight 2008). Moreau a kol. (2001) zkoumali u druhu *A. vulgare* chování samců při výběru samic k rozmnožování a zjistili, že samci preferují nenakažené samice více než neo-samice. Samci patrně vnímají feromony, které se u neo-samic liší od feromonů vypouštěných zdravou samicí.

Pozorovali také rozdíl v počtu spermií předávaných samicím. U neo-samic byl počet přijatých spermií podstatně nižší než u nenakažených samic. Tento rozdíl dosud nebyl pořádně prozkoumán. Vědci se domnívají, že samice samce při páření nějakým způsobem stimulují k většímu přenosu spermatu. Neo-samice, jakožto bývalí samci, patrně toto chování nevykazují, což může ovlivnit i jejich plodnost. Pro potvrzení tohoto tvrzení však bude potřeba dalších studií (Moreau a kol. 2001).

Literatura

- Allee, W.C. (1926):** Studies in animal aggregations: causes and effects of bunching in land isopods. *J. Exptl. Zool.*, 45: 255-277.
- Broly, P., Devigne, C. (2011):** Aggregation in woodlice: analysis of social component of the process. 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: 89-90.
- Broly, P., Deville, P., Maillet, S. (2013):** The origin of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). *Evol Ecol*, 27: 461–476.
- Broly, P., Maillet, S., Ross, A.J. (2015):** The first terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) from Cretaceous Burmese amber of Myanmar. *Cretaceous Research*, 55: 220–228
- Bureš, S., Weidinger, K. (2003):** Sources and timing of calcium intake during reproduction in flycatchers. *Oecologia*, 137: 634–647.
- 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.L. (1956):** Studies in diurnal rhythms. VII. Humidity responses and nocturnal activity in woodlice (Isopoda). *Journal of Experimental Biology*, 33: 576-582.
- den Boer, P.J. (1961):** The ecological significance of activity patterns in the woodlouse *Porcellio scaber* Latr. (Isopoda). *Archives Néerlandaises de Zoologie*, 14: 283-409.
- Deslippe, R.J., Jelinski, L., Eisner, T. (1996):** Defense by use of a proteinaceous glue: woodlice vs. ants. *Zoology: Analysis of Complex Systems*, 99: 205-210.
- Devigne, C., Broly, P., Deneubourg, J.-L. (2011):** Individual preferences and social interactions determine the aggregation of woodlice. *PLoS ONE* 6(2): e17389. doi:10.1371/journal.pone.0017389
- Edney, E.B. (1951):** The evaporation of water from woodlice and the millipede *Glomeris*. *Journal of Experimental Biology*, 28: 91-115.
- Edney, E.B., Spencer, J.O. (1955):** Cutaneous respiration in woodlice. *J. Exp. Biol.*, 32: 256-269.
- Eisenbeis, G. (2005):** Biology of soil invertebrates. In: König, H., Varma, A. (Eds.): *Intestinal microorganisms of termites and other invertebrates*. Springer, Berlin – Heidelberg – New York: 3-53.

- Flasarová, M. (1997):** Suchozemští stejnonožci v lidských obydlích v České republice. Zpravodaj sdružení DDD, 6: 118-124.
- Flasarová, M. (2000):** Übersicht über die faunistische Erforschung der Landasseln (Isopoda, Oniscidea) 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.
- 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. J. Med. Entomol., 41: 511-523.
- Hadley, N.F., Warburg, M.R. (1986):** Water loss in three species of xeric -adapted isopods: correlations with cuticular lipids. Comp. Biochem. Physiol., 85 A: 669-672.
- Hassall, M., Allerton, S., Tuck, J.M. (2001):** Sheltering and coprophagous behaviour in *Armadillidium vulgare* and *Philoscia muscorum* (Isopoda: Oniscoidea). In: Sfenthourakis, S. (ed.): 5th International Symposium on the Biology of Terrestrial Isopods. Book of abstracts: 7-8.
- Hassall, M., Dangerfield, J.M. (1989):** Inter-specific competition and the relative abundance of grassland isopods. Monitore zool. ital. (N.S.), Monogr. 4: 379-397. (in Proceedings of the second symposium)
- Hassall, M., Rushton, S.P. (1982):** The role of coprophagy in the feeding strategies of terrestrial isopods. Oecologia, 53: 374-381.
- Hassall, M., Rushton, S.P. (1984):** Feeding behaviour of terrestrial isopods in relation to plant defences and microbial activity. Symp. Zool. Soc. Lond, No 53: 487-505.
- Hassall, M., Tuck, J.M. (2007):** Sheltering behavior of terrestrial isopods in grasslands. Invertebrate Biology, 126: 46–56.
- Hornung, E. (2011):** Evolutionary adaptation of oniscidean isopods to terrestrial life: Structure, physiology and behavior. Terrestrial Arthropoda Review, 4: 95–130.
- Hornung, E., Farkas, S., Fischer, E. (1998):** Tests on the Isopod *Porcellio scaber*. In: Løkke, H., van Gestel, C.A.M. (eds.): Handbook of Soil Toxicity Tests. John Wiley & Sons Ltd. Chichester: 207-226.
- Horváthová, T., Kozłowski, J., Bauchinger, U. (2015):** Growth rate and survival of terrestrial isopods is related to possibility to acquire symbionts. European Journal of Soil Biology, 69: 52-56.

- Jeffery, S., Gardi, C., Jones, A., Montanarella, L., Marmo, L., Miko, L., Ritz, K., Peres, G., Römbke, J., van der Putten, W.H. (eds.) (2010):** European Atlas of Soil Biodiversity. European Commission, Publications Office of the European Union, Luxembourg.
- Johnson, C. (1985):** Mating behavior of the terrestrial isopod, *Venezillo evergladensis* (Oniscoidea, Armadillidiidae). *Am. Mid. Nat.*, 114: 216-224.
- Kautz, G., Zimmer, M., Topp, W. (2000):** Responses of the parthenogenetic isopod, *Trichoniscus pusillus* (Isopoda: Oniscoidea), to changes in food quality. *Pedobiologia*, 44: 75-85.
- Kauz, G., Zimmer, M., Topp, W. (2002):** Does *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscoidea) gain from coprophagy? *Soil Biology & Biochemistry*, 34: 1253–1259.
- Kight, S.L. (2008):** Reproductive ecology of terrestrial isopods (Crustacea: Oniscoidea). *Terrestrial Arthropod Reviews*, 1: 95–110.
- Lefebvre, F., Limousin, M., Caubet, Y. (2000):** Sexual dimorphism in the antennae of terrestrial isopods: a result of male contests or scramble competition? *Canadian Journal of Zoology*, 78: 1987-1993.
- Miyatake, T., Katayama, K., Takeda, Y., Nakashima, A., Mizumoto, M., Mizumoto, M. (2004):** Is death-feigning adaptive? Heritable variation in fitness difference of death-feigning behaviour. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271: 2293–2296.
- Moreau, J., Bertin, A., Caubet, Y., Rigaud, T. (2001):** Sexual selection in an isopod with *Woolbachia*-induced sex reversal: males prefer real females. *J. Evol. Biol.*, 14: 388-394.
- Oliver, P.G., Meechan, C.J. (1993):** Woodlice. Synopses of the British Fauna No. 49. London, The Linnean Society of London and The Estuarine and Coastal Sciences Association.
- Palmén, E. (1951):** Supplementary records of terrestrial Isopoda (Oniscoidea) from Finland. *Archivum Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae 'Vanamo'*, 5 (2): 101-105.
- Quadros, A.F., Bugs, P.S., Araujo, P.B. (2012):** Tonic immobility in terrestrial isopods: intraspecific and interspecific variability. *ZooKeys*, 176: 155–170.
- Saska, P. (2007):** *Philoscia muscorum* (Crustacea: Oniscoidea: Philosciidae), new species of terrestrial isopod for the Czech Republic. *Bohemia centralis, Praha*, 28: 437–440.
- Saxena, S.C. (1957):** An experimental study of thanatosis in *Armadillidium vulgare* (Latreille). *Journal of the Zoological Society of India*, 9: 192-199.
- Schmalfuss, H. (1984):** Eco-morphological strategies in terrestrial isopods. *Symp. Zool. Soc. Lond*, No 53: 49-63.
- Schmalfuss, H. (2003):** World catalog of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscoidea). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A*, 654: 341 pp.

- Soma, K., Saitô, T. (1983):** Ecological studies of soil organisms with references to the decomposition of pine needles, II. Litter feeding and breakdown by the woodlouse, *Porcellio scaber*. *Plant and Soil*, 75: 139-151.
- Sutton, S.L. (1968):** The population dynamics of *Trichoniscus pusillus* and *Philoscia muscorum* (Crustacea, Oniscoidea) in limestone grassland. *Journal of Animal Ecology*, 37: 425-444.
- Sutton, S.L. (1972):** Invertebrate types - Woodlice. London, Ginn & company limited.
- Sutton, S.L., Hassall, M., Willows, R., Davis, R.C., Grundy, A., Sunderland, K.D. (1984):** Life histories of terrestrial isopods: a study of intra- and interspecific variation. *Symp. Zool. Soc. Lond*, No 53: 269-294.
- Szlavec, K., Maiorana, V.C. (1998):** Supplementary food in the diet of the terrestrial isopod *Porcellio scaber* Latr. (Isopoda: Oniscoidea). *Isr. J. Zool.*, 44: 413-421.
- Tajovský, K. (1989):** Mnohonožky (Diplopoda) a suchozemští stejnonožci (Oniscoidea) v sekundární sukcesní řadě hnědých půd. Kandidátská disertační práce, ÚPB ČSAV, České Budějovice. Ms. 172 pp.
- Tuf, I.H., Drábková, L., Šipoš, J. (in press):** Personality affects defensive behaviour of *Porcellio scaber*. *ZooKeys*, 13 pp.
- Tuf, I.H., Jeřábková, E. (2008):** Diurnal epigeic activity of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscoidea). In: Zimmer, M., Charfi-Cheikhrouha, F., Taiti, S. (eds.): *Proceedings of the international symposium on terrestrial isopod biology: ISTIB-07*. Shaker, Aachen: 167-172.
- Tuf, I.H., Tufová, J. (2005):** Communities of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscoidea) in epigeon of oak-hornbeam forests of SW Slovakia. *Ekológia (Bratislava)*, 24, Supplement 2/2005: 113-123.
- Waloff, N. (1941):** The mechanisms of humidity reactions of terrestrial isopods. *Journal of Experimental Biology*, 18: 115-135.
- Warburg, M.R. (1993):** Evolutionary biology of land isopods. Berlin, Springer-Verlag.
- Warburg, M.R. (1994):** Review of recent studies on reproduction in terrestrial isopods. *Invert. Repr. Develop.*, 26: 45-62.
- Warburg, M.R., Linsenmair, K.E., Bercovitz, K. (1984):** The effect of climate on the distribution and abundance of isopods. *Symp. Zool. Soc. Lond*, No 53: 339-367.
- Zimmer, M., Kautz, G., Topp, W. (2003):** Leaf litter-colonizing microbiota: supplementary food source or indicator of food quality for *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscoidea)? *Eur. J. Soil Biol.*, 39: 209-216.
- Zimmer, M., Topp, W. (1997):** Does leaf litter quality influence population parameters of the common woodlouse, *Porcellio scaber* (Crustacea: Isopoda)? *Biol Fertil Soils*, 24: 435-441.