

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Suchozemští stejnonožci a jejich potravní nároky

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Eva Vlčková

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a ekologie

Forma studia: Prezenční

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

Olomouc 2020

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci zpracovala sama za pomoci vedoucího práce docenta Tufa a citovala veškerou použitou literaturu.

V Olomouci, dne

.....

Podpis

Poděkování

Na tomto místě chci poděkovat panu docentovi Tufovi za odborné vedení bakalářské práce, jeho rady, připomínky a poskytnutí odborných článků potřebných k vypracování této práce. Chci také poděkovat svojí rodině za podporu a toleranci po dobu celého studia.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Eva Vlčková

Název práce: Suchozemští stejnonožci a jejich potravní nároky

Typ práce: bakalářská

Pracoviště: Katedra zoologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci

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

Rok obhajoby práce: 2020

Abstrakt

Tato bakalářská práce je literárním přehledem dosavadních znalostí týkajících se potravního chování suchozemských stejnonožců. Kromě obecné charakteristiky této skupiny popisuje hlavní části trávicí soustavy, potravní preference stínek a svinek a toxicitu potravy. Práce také popisuje způsoby hodnocení vhodnosti potravy s konkrétními výzkumy. Suchozemští stejnonožci hrají v ekosystému důležitou roli, a to zejména kvůli schopnosti rozkládat odumřelý rostlinný materiál na menší fragmenty. Další důležitou vlastností těchto organismů je schopnost akumulovat těžké kovy ve speciálních buňkách hepatopankreatu, díky čemuž se využívají k testování toxicity suchozemského prostředí.

Klíčová slova: suchozemští stejnonožci, potrava, listový opad, hepatopankreat, těžké kovy

Počet stran: 26

Jazyk: český

Bibliographical identification

Autor's first name and surname: Eva Vlčková

Title: Terrestrial isopods and their food requirements

Type of thesis: Bachelor

Department: Department of Zoology, Faculty of Science, Palacky University Olomouc

Supervisor: doc. RNDr. Mgr. Ivan Hadrián Tuf, Ph.D.

The year of presentation: 2020

Abstract

This bachelor thesis is a review of recent findings about the feeding behavior of terrestrial isopods. In addition to the general characteristics of this group, it describes the main parts of the digestive system, food preferences of woodlice and food toxicity. The review also describes the specific research of ways to evaluate the suitability of food. Terrestrial isopods play an important role in the ecosystem, mainly due to their ability to break down dead plant material into smaller fragments. Another important property of these organisms is the ability to accumulate heavy metals in special cells of the hepatopancreas, which is applied in testing the toxicity of the terrestrial environment.

Keywords: terrestrial isopods, food, leaf litter, hepatopancreas, heavy metals

Number of pages: 26

Language: Czech

OBSAH

Seznam obrázků.....	viii
1 Obecná charakteristika suchozemských stejnonožců.....	1
2 Přechod na souš.....	2
3 Trávící soustava.....	3
3.1 Přední střevo	3
3.2 Střední střevo	5
3.3 Zadní střevo.....	5
3.4 Symbionti v hepatopankreatu.....	7
3.5 Průchod potravy trávící soustavou.....	7
4 Potravní preference.....	9
4.1 Listový opad.....	9
4.2 Granivorie	11
4.3 Koprofagie	11
5 Paraziti	13
6 Toxicita potravy	14
6.1 Pyrethriny.....	14
6.2 Fenolické sloučeniny.....	15
6.3 Třísloviny	15
6.4 Těžké kovy.....	15
7 Způsoby hodnocení vhodnosti potravy	17
7.1 Růst, přežívání, reprodukce	17
7.2 Úbytek předložené potravy	19
7.3 Množství exkrementů.....	20
8 Závěr	21
9 Seznam literatury	22

Seznam obrázků

Obrázek 1 Boční pohled na hlavu a vnější část ústního ústrojí stínky obecné	3
Obrázek 2 Schéma předního střeva u stínky zední	4
Obrázek 3 Uspořádání orgánů v trávící soustavě dospělého jedince stínky zední.	6

1 Obecná charakteristika suchozemských stejnoožců

Podřád suchozemští stejnoožci (Oniscidea) patří do řádu stejnoožci (Isopoda), podkmene korýši (Crustacea). Představují neúspěšnější skupinu korýšů, která se během evoluce přizpůsobila terestrickému prostředí (Hornung, 2011) a dnes je rozšířená po celém světě od podzemních jeskyní, přes pouště, lesy až do pohoří (Paoletti a Hassall, 1999). Suchozemští stejnoožci jsou stínomilní organismy, najdeme je proto hlavně pod kameny, dřevem nebo spadeným listím. Některé druhy jsou vázány na blízkost lidských obydlí, tj. jsou synantropní. Mezi české zástupce patří například *Porcelio scaber* (Latreille, 1804) (stínka obecná), *Oniscus asellus* (Linnaeus, 1758) (stínka zední) nebo *Porcellio dilatatus* (Brandt, 1833) (stínka široká) (Frankenberger, 1959). Suchozemští stejnoožci dosahují obecně malých rozměrů, od několika milimetrů po několik málo centimetrů. Jejich tělo je rozdělené na cephalothorax, pereon a pleon. Celkem se skládá z 21 článků a na břišní straně je zploštělé. Cephalothorax je tvořen šesti hlavovými a prvním hrudním článkem a nese antennuly, anteny, mandibuly, maxilluly, maxily a maxillipedy (Orsavová a Tuf, 2018). Pereon se skládá ze sedmi článků, kdy každý nese jeden pár kráčivých končetin (Frankenberger, 1959). Poslední oddíl, pleon, je opět tvořen sedmi články, poslední dva však splynuli v tzv. pleotelson (Frankenberger, 1959).

Stáří suchozemských stejnoožců se odhaduje na 300 milionů let, i přesto, že fosilní záznamy tohoto podřádu jsou poměrně vzácné (Broly a kol., 2013). Za jeden z nepřímých důkazů lze považovat výskyt hlavních čeledí na všech kontinentech, které museli osídlit v době svrchního karbonu, kdy došlo k vytvoření superkontinentu Pangea (Orsavová a Tuf, 2018). Fylogenetická pozice suchozemských stejnoožců v rámci stejnoožců byla dosud založena hlavně na morfologických znacích a molekulárních datech, díky kterým byli suchozemští stejnoožci dlouho považováni za monofyletickou skupinu, jejímž společným předkem měl být rod *Ligia* – přechodná forma mezi mořskými a striktně suchozemskými druhy (Broly a kol., 2013). Díky výzkumu Dimitriou a kol. (2019), jejichž cílem bylo prozkoumat fylogenetické vztahy suchozemských stejnoožců a vyhodnotit platnost současné taxonomie se toto tvrzení již ale považuje za neplatné. Podle výsledků by monofyletický původ neměl být podporován, protože obojživelný rod *Ligia* je blíže příbuzný taxonům mořských stejnoožců (Valvifera a Sphaeromatidea). Monofyletická je tedy skupina Oniscidea

bez rodu *Ligia*. S ohledem na diverzitu čeledi Ligiidae a infrařádu Ligiamorpha vyžaduje systematika v této velmi staré skupině rozsáhlé revize.

2 Přejchod na souš

Za úspěšnou kolonizací souše stojí celá řada morfologických i fyziologických změn (Sconka a kol., 2013). Nejdůležitější adaptace, které umožnily nezávislost na vodě, se týkají vylučování, dýchání a ochrany před vyschnutím (Schmidt a Wägele, 2002). Podstatným krokem byla transformace žaber na pleopodální pseudotracheje (Sconka a kol., 2013), které spolu s kožním dýcháním zajistily schopnost dýchat mimo vodní prostředí (Edney a Spencer, 1955). Tělo suchozemských stejnonožců chrání kutikula (Bursell, 1995), sloužící k udržení vodní rovnováhy a ochraně před vyschnutím (Sconka a kol., 2013). Sekreční funkci plní tegumentální žlázy vyúsťující na povrchu kutikuly (Hornung, 2011).

Mezi morfologické adaptace patří zmenšení velikosti (Hornung, 2011) a dorsoventrální zploštění těla, které snížilo těžiště, a tedy zlepšilo stabilitu (Sutton, 1972). Dorzoventrálně zploštělí jsou však všichni stejnonožci, a proto se jedná o preadaptaci. Zvířata se musela také adaptovat na pozemské potravní zdroje (Zimmer a Brune, 2005), a proto vyvinula žvýkací a kousací ústní ústrojí (Sutton, 1972). S rostlinným typem potravy souvisel problém degradace špatně stravitelné celulózy a dalších látek, s čím se suchozemští stejnonožci vypořádali pomocí tvorby vysoce diverzifikovaných CAZymů, neboli enzymů zapojených do metabolismu uhlovodíků (Bredon a kol., 2019) a endosymbiotických bakterií nacházejících se v hepatopankreatu trávicího traktu (Wang a kol., 2007).

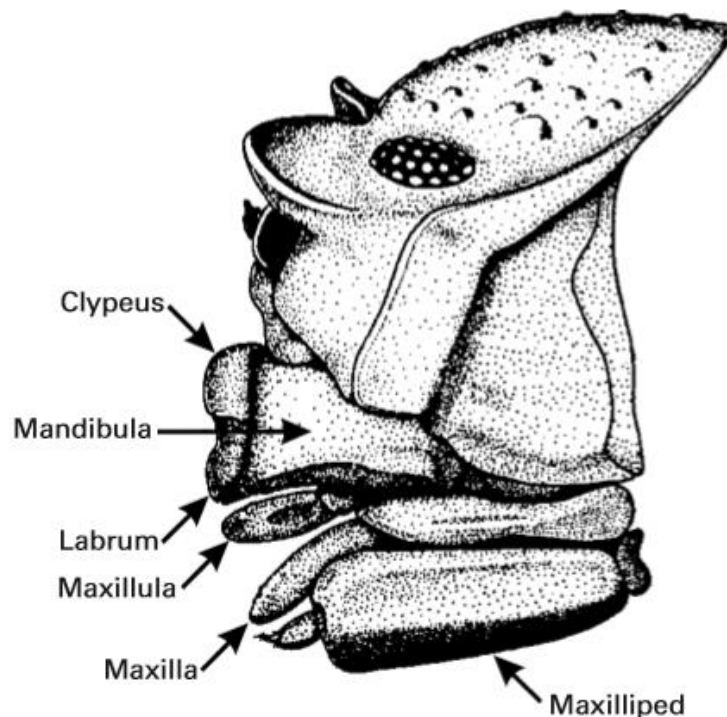
3 Trávící soustava

Trávící soustavu suchozemských stejnonožců lze popsat jako širokou, rovnou trubici vedoucí od ústního ústrojí až ke konečníku. Základem jsou tři oddíly: přední střevo a zadní střevo odvozené z ektodermu a prostřední střevo jako jediný oddíl odvozený z endodermu (Alikhan, 2020). Oblasti ektodermálního původu jsou na vnitřní straně kryty chitinovou kutikulou (Frankenberger, 1959).

V následujících podkapitolách tyto tři oddíly trávicí soustavy suchozemských stejnonožců na základě odborné literatury krátce popíši.

3.1 Přední střevo

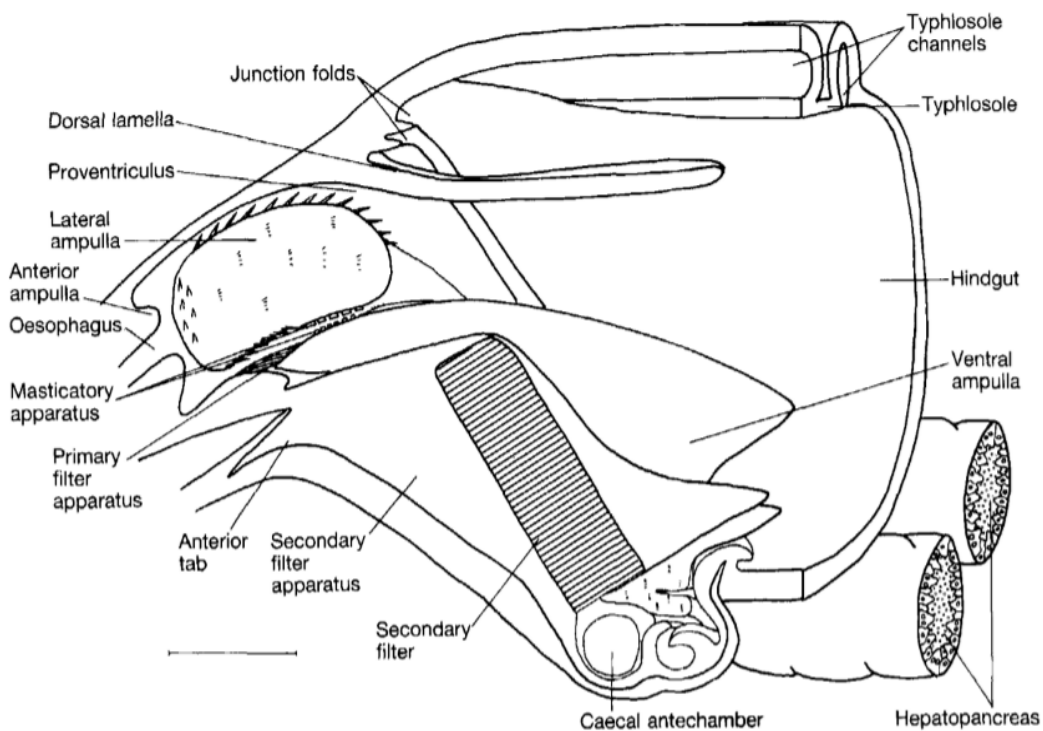
Skládá se z (1) ústní dutiny, vybavené dobře vyvinutým žvýkacím aparátem (Štrus a kol., 1995), (2) jícnu a (3) proventrikula (Hames a Hopkin, 1989). Ústní dutina je znázorněna na následujícím obrázku (Obr. 1), zepředu ji ohraničuje horní pysk, z boku kusadla a zezadu paragnaty, za nimiž se nachází párové maxiluly, maxily a čelistní nožky (Hassall, 1977).



Obrázek 1 Boční pohled na hlavu a vnější část ústního ústrojí stínky obecné (převzato ze Zimmer, 2002)

Potrava dále pokračuje do jícnu, tenké a krátké trubice s lumenem, který na příčném řezu vypadá jako „Y“ s dvojitým koncem (Hassall, 1977), a který slouží jako spojka mezi ústní částí a proventrikulem. Pro lepší představu je přední střevo vyobrazeno na obr. 2.

Stěny jícnu u stínky zední a stínky obecné lemují dozadu vyčnívajícími chlupy, uspořádané do čtyř podélných hřebenů, které sahají až do proventrikula. Konce těchto hřebenů vytváří čtyři rozšířené přední ampule fungující jako záklopkky, jejichž funkcí je zabránit potravě vracet se zpět do jícnu (Hames a Hopkin, 1989). Proventrikulus je komplexní a složitější orgán obklopený svaly, které zajišťují pohyb procházejících složek a také třídí a filtruje pozřený materiál (Hassall, 1977). Skládá se z pěti funkčních komponent: (1) boční ampule sloužící k nasměrování potravy, (2) ventrální ampule obsahující primární filtry, přes které tekutiny přechází na (3) sekundární filtrační zařízení, (4) dorsální lamely vedoucí tekutiny z tyflosolových kanálků do další části proventrikula a (5) předsíně hepatopankreatu (caecal antechamber) jehož funkcí je řídit průtok tekutin do a z hepatopankreatu (Hames a Hopkin, 1989).



Obrázek 2 Schéma předního střeva u stínky zední (Hames a Hopkin, 1989)

3.2 Střední střevo

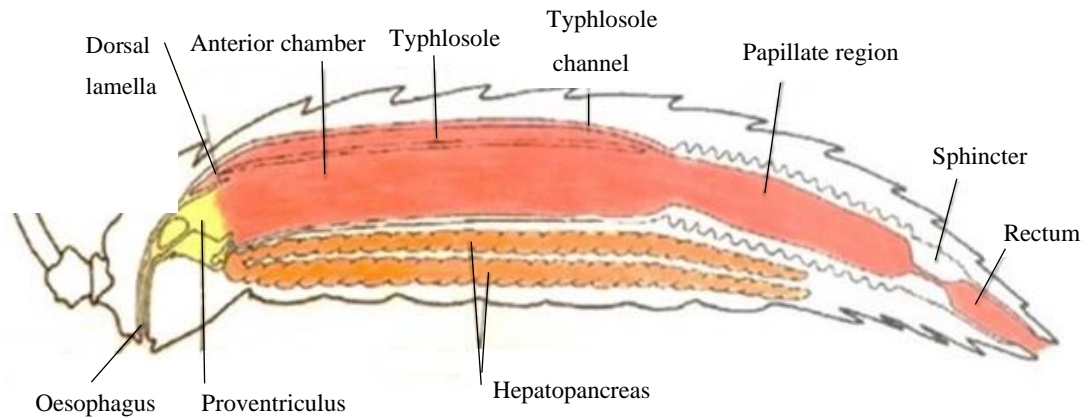
Střední střevo, situované mezi druhým pereionitem a čtvrtým pleonitem (Alikhan, 2020), je u suchozemských stejnonožců, na rozdíl od většiny členovců, redukováno na krátké spojení mezi předním a zadním střevem. Z tohoto spojení vybíhají dva páry slepých laloků nelemované kutikulou, které vedou do předního střeva a souhrnně se označují jako hepatopankreat, nebo žlázy středního střeva (midgut glands) (Holdich, 1973). Stěna hepatopankreatu sestává z jednovrstvého epitelu (Mazzei a kol., 2014), který tvoří dva typy diferencovaných buněk, S a B (Clifford a Witkus, 1971), o výšce přibližně 20 až 52 μ a šířce 9 až 85 μ (Alikhan, 2020). Větší B-buňky bohaté na lipidy vyčnívají do lumenu. S-buňky jsou v porovnání s B-buňkami menší a obsahují (Cu+S) bohaté granule (Morgan a kol., 1990). Oba typy buněk se v epitelu více méně pravidelně střídají (Mazzei a kol., 2014). Funkcí buněk je hlavně absorpce a sekrece. Prosi a kol. (1983) zkoumali tyto malé buňky hepatopankreatu u svinky obecné, stínky zední, stínky obecné a *Alloniscus oahuensis* (Budde-Lund, 1885) a zjistili, že buňky obsahují inkluze s velkým množstvím těžkých kovů a také, že různé části hepatopankreatu se lišily v kapacitě skladování. B-buňky vylučují granule obsahující kovy do tubulů hepatopankreatu, zatímco S-buňky, které v těle zůstávají nezměněny až do konce života jedince, kovy akumulují (Tourinho a kol., 2013; Witzel, 1998).

Hepatopankreat, hlavní část zažívací trubice (Frankenberger, 1959), je centrálním metabolickým orgánem s absorpční, sekreční, úložnou a také exkreční funkcí (Kostanjšek a kol., 2010). Využívá se ke skladování lipidů, minerálů a těžkých kovů. Produkuje endogenní enzymy sloužící k trávení potravy (Zimmer, 2002) a obsahuje bakteriální symbionty (Wang a kol., 2007). Hepatopankreat tak zastupuje funkci jater, slinivky i slepého střeva obratlovců. Hepatopankreat představuje pouze 5 % tělesné hmotnosti jedince, i když obsahuje 75–95 % nashromážděných kovů (Khemaissia a kol., 2019).

3.3 Zadní střevo

Třetí část zažívací soustavy, zadní střevo, je přímo spojeno s předním střevem a je rozděleno do 4 částí, které se strukturně i funkčně liší (Štrus a kol., 1995): (1) přední, dlouhá a široká komora, ve které dochází ke vstřebávání živin a recyklaci trávicích tekutin, (2) papilární komora zajišťující zhutňování fekálií a odstraňování vody, (3) krátký konečník a (4) svalový svěrač umístěný mezi papilární oblastí

a konečníkem (Bogataj a kol., 2018). Po celé své délce je zadní střevo obklopeno kruhovými a podélnými svaly. Výjimkou je hřbetní stěna tvořená pouze svaly kruhovými (Holdich a Mayes, 1975), která je v přední části přehnutá tak, aby mohla vytvořit tyflosol a dva tyflosolové kanály (Hames a Hopkin, 1989), sloužící k přenosu endogenních enzymů do zadní části zadního střeva (Hassall a Jennings, 1975), ale i k vedení živin do hepatopankreatu (Zimmer, 2002).



Obrázek 3 Uspořádání orgánů v trávicí soustavě dospělého jedince stínky zední (vlastní úprava podle Hames a Hopkin, 1989)

Ve výše vloženém obrázku (Obr. 3) jsou již zobrazeny všechny oddíly trávicí soustavy suchozemských stejnonožců. Pro lepší orientaci žlutou barvou vyznačeno přední střevo, oranžovou barvou hepatopankreat a červenou barvou zadní střevo.

3.4 Symbionti v hepatopankreatu

U suchozemských stejnonožců se nachází dva známé fylogeneticky odlišné druhy mikrobiálních symbiontů (Horváthová a kol., 2016). Jedná se o kulovitou bakterii *Candidatus Hepatoplasma crinochetorum* (Mollicutes) a zakřivenou tyčinkovitou alfabroteobakterii *Candidatus Hepatincola porcellionum* (Rickettsiales) (Wang a kol., 2007). I přesto, že jsou tyto bakterie velmi dobře charakterizované, nepodařilo se je dosud kultivovat, a proto nesou prozatímní název „Candidatus“ (Wang a kol., 2004). Vyskytují se extracelulárně v lumenu hepatopankreatu, kde se přichycují k epiteliálnímu kartáčovému okraji z mikroklků. *Candidatus Hepatoplasma crinochetorum* byla pozorována u všech testovaných druhů suchozemských stejnonožců (až na *Ligidium hypnorum* (stínka mokřadní)), zatímco *Candidatus Hepatincola porcellionum* byla detekována pouze u druhů skupiny Crinocheta (Fraune a Zimmer, 2008). Přenos těchto bakterií je s největší pravděpodobností možný pouze pozřením mrtvých organismů stejného druhu. Nenachází se v půdě, listovém opadu ani ve stolici (Horváthová a kol., 2015). Zajímavostí je, že zatím nebyl nalezen žádný jedinec, který by oba druhy hostil současně ve stejnou dobu. Na tomto faktu se shodlo několik autorů (Wang a kol., 2007; Fraune a Zimmer, 2008) a mechanismus vzájemného vyloučení je doposud neznámý (Bouchon a kol., 2016).

Rolí symbiontů v zaživacím systému je přispívat k trávicím procesům, tj. hydrolyze celulózy, oxidaci fenolických sloučenin a ligninu (Wang a kol., 2007) nebo dodávat hostiteli živiny, které jsou v potravě omezené. Mohou sloužit jako zdroj vitamínů a mastných kyselin (Horváthová a kol., 2015).

3.5 Průchod potravy trávicí soustavou

Během krmení se potrava dostává nejprve do ústní dutiny, kde ji žvýkáci aparát rozmělní na menší částičky. Ty se následně přesouvají jícnem do proventrikula, ve kterém dochází ke krátkému žvýkání a poté přechodu do přední části zadního střeva. Před posunem potravy do zadního střeva je potřeba ještě přefiltrovat tekutiny do lumenu hepatopankreatu, v němž dochází k absorpci živin (Hames a Hopkin, 1989). Zadní střevo je hlavním místem trávení, na němž se podílí endogenní a mikrobiální enzymy. První skupina enzymů je produkována hepatopankreatem a zahrnuje různé karbohydrázy, lipázy, oxidázy, dehydrogenázy, esterázy a další, kdežto mikrobiální enzymy se do těla zvířat dostávají prostřednictvím mikrobiálně kolonizované potravy

nebo vylučováním mikrobiálními endosymbionty (Zimmer, 2002). Enzymy jsou vylučovány do proventrikulární komory a tyflosolových kanálů, kde se mísí s potravou a přesunují do zadního střeva (Hassall a Jennings, 1975). Když je tato část naplněna, mohou být tekutiny a malé částice potravy přenášeny zpět do proventrikula prostřednictvím tyflosolových kanálů. Tímto způsobem se vrácený materiál filtruje v předním střevě a vede do lumenu hepatopankreatu, kde dochází k dalšímu trávení a vstřebávání živin. Takto může hepatopankreat přijímat produkty trávení několikrát během trávicího cyklu (Hames a Hopkin, 1989). Zbytkový materiál je nakonec zhutněn a prochází přes svěrač do konečníku odkud je vyprázdněn z těla jedince v podobě fekálních pelet obalených zbytky střevního endotelu (Hames a Hopkin, 1989). Ty mají u suchozemských stejnonožců charakteristický destičkový tvar, díky kterému je snadné identifikovat zvíře na určitém místě i bez jeho přítomnosti.

Trávicí procesy silně závisí na tom, jak dlouho potravě trvá projít trávicí trubicí (Zimmer, 2002). U stínky zední to může být 13–17 hodin (Hartenstein, 1964), u stínky mechové (*Philoscia muscorum* (Scopoli, 1763) dokonce až 24 hodin (Hassall a Jennings, 1975). Na to, jak rychle potrava prochází trávicí trubicí má vliv množství potravy, které je k dispozici. V případě, že je potravy málo a zvířata hladoví, může uvnitř střev jedinců stínky zední a stínky obecné zůstat až 3 dny (Hames a Hopkin, 1989).

4 Potravní preference

Suchozemští stejnonožci obývají horní vrstvu půdy a povrch listového opadu a jsou proto řazeni k povrchově aktivním živočichům (Saska, 2008). Stejně jako mnohonožky, patří svou velikostí do kategorie makrodetrivorů a představují důležitý článek potravního řetězce (Hornung a kol., 1998). Jejich strava je velmi pestrá a preference zřejmě souvisí se senescencí listů, mikrobiální kolonizací, obsahem živin nebo přítomností špatně stravitelných sloučenin (Abd El-Wakeil, 2015).

Hlavní potravní složku tvoří rozkládající se organický materiál (Paoletti a Hassall, 1999), konkrétně odumřelé zbytky rostlinných těl (Sutton, 1972), které suchozemští stejnonožci fragmentují na menší složky a zpřístupňují mezofauně, například roztočům a chvostoskokům (Hornung a kol., 1998). Mimo to se živí trusem, živočišnými pozůstatky (Pezzi a kol., 2019) a semeny (Loureiro a kol., 2006). V citrusových sadech v Kalifornii bylo pozorováno také požívání larev hmyzu, konkrétně kukel octomilek svinkou obecnou (Paoletti a Hassall, 1999). Existují i pozorování krmení se živým rostlinným materiálem. Příkladem je již zmíněný druh, který v travních porostech Kalifornie funguje i jako spásáč (Sutton, 1972).

Potrava asimilovaná ve střevě dodává tělu energii pro budování tělesné tkáně a udržení životních procesů podle rovnice $A = P + R$, kde A je energie asimilovaná z potravy, P je energie spotřebovaná k dýchání a R je energie vázaná v tělních tkáních nebo reprodukčních produktech (Sutton, 1972).

4.1 Listový opad

Suchozemští stejnonožci, stejně jako žížaly, termiti, stonožky a další (Abd El-Wakeil, 2015), představují důležitou skupinu podílející se na cyklování živin v ekosystému (Wood a kol., 2012), zejména rozkladem listového opadu (David, 2014). Přímé účinky suchozemských stejnonožců na procesy rozkladu zahrnují asimilaci s mineralizací zkonsumované stravy a také biochemické, fyzikální a mikrobiologické přeměny neasimilované potravy vyskytující se ve výkalech. Jelikož je ale asimilace rozkladačů poměrně nízká (Wood a kol., 2012), neobejdou se bez interakce s mikrobiálními saprofyty, kteří se nacházejí jak ve výkalech, tak i na povrchu opadu (David, 2014; Zimmer a kol., 2003). Účinnost asimilace závisí především na velikosti těla a kvalitě potravy a například u stínky zední představuje asi 16 % (Hornung a kol., 1998).

Listy rostlin se vyznačují druhově specifickými rozdíly v nutričním složení, které bývá ovlivněno stádiem rozkladu a věkem. V důsledku změn prostředí se mění chemické složení listů a listového opadu. Příkladem může být depozice dusíku díky hnojení, které zvyšuje obsah dusíku v rostlinách (Lavy a kol., 2001) nebo rostoucí hladina CO₂ v atmosféře, která zvyšuje poměr C/N listů a opadu (Lincoln, 1993).

Hlavní složkou listového opadu je lignocelulóza, dále pak taniny a mnoho nestrukturních organických sloučenin jako škrob, proteiny, mastné kyseliny a sekundární sloučeniny (David, 2014). Lignocelulóza, vyskytující se ve všech rostlinách, se skládá z celulózy, hemicelulózy a ligninu a pro suchozemské stejnonožce představuje největší překážku, protože ji nejsou schopni sami trávit. Předpokládá se, že tato zvířata jsou schopna trávit lignocelulózu pomocí hepatopankreatických a/nebo enviromentálních bakterií lokalizovaných v zadním střevě (Bredon a kol., 2018). Bredon a kol. (2019) popsali, že k degradaci lignocelulózy zvířata potřebují vysoce specializované CAZymy, které jsou produkovány buď organismem, nebo je poskytují různorodá a bohatá mikrobiální společenství v zažívacím traktu. O rok později objevili několik řádů bakterií poskytující tyto důležité enzymy, jednalo se zejména o řády Cytophagales nebo Flavobacteriales z kmene Bacteroidetes a Enterobacteriales, Vibrionales, Rhizobiales a Xanthomonadales z kmene Proteobacteria (Bredon a kol., 2020). Podmínkou úspěšného trávení lignocelulózy jsou také oxidační podmínky, které poskytuje přední část zadního střeva (Zimmer a Brune, 2005), což se shoduje se studií Bredona a kol. (2020), kterým se podařilo v zadním střevě identifikovat většinu CAZymů.

K degradaci opadu dochází kromě působení rozkladačů ze skupiny bezobratlých, také mikroorganismy, kteří tento materiál obývají (Abd El-Wakeil, 2015). Mikrobiální zpracování opadu zvyšuje chutnost i její kvalitu, a pravděpodobně proto suchozemští stejnonožci silně preferují mikrobiálně kolonizovaný listový opad (Zimmer a kol., 2003). S tímto názorem se ztotožňuje například i Horváthová a kol. (2016), protože zaznamenala zvýšený nárůst počtu jedinců živících se právě stravou s velkým množstvím biofilmu. Společenstvo mikroorganismů tedy pravděpodobně zvyšuje nutriční hodnotu primárních zdrojů potravy. S tím souvisí i preference rozkládajícího se opadu před čerstvě spadlým listím (Zimmer, 2002), a to také kvůli: a) sníženému poměru C/N, b) menšímu obsahu fenolických sloučenin (Zimmer a kol., 2003) a c) menšímu obsahu taninů, které jsou vyplavovány deštěm.

Gerlach a kol. (2014) uvádí, že čerstvě spadlé listí například z dubových či bukových dřevin vykazující vyšší obsah C/N, polyfenolů a ligninu se pro většinu suchozemských stejnonožců jeví méně chutné, což se shoduje i s několika dalšími autory. Zimmer a Topp (2000) zaznamenali u druhů stínky obecné a stínky zední vyšší spotřebu podestýlky právě s nižším poměrem C/N, Gerlach a kol. (2014) zase pozorovali rychlejší růst, lepší přežívání a zvýšenou plodnost u stínky lesní (*Trachelipus ratzeburgii* (Brandt, 1833) a stínky zední, krmených potravou s nižším C/N. Z tohoto tvrzení vyplývá, že upřednostňují spíše organickou hmotu s nízkým poměrem C/N, který zvyšuje účinnost asimilace (De Smedt a kol., 2016).

Autoři Rushton a Hassall (1983) zkoumali potravní preference druhu svinky obecné a došli k závěrům, že: 1) nejvíce byla preferována listové podestýlka z dvouděložných rostlin a 2) míra rozkladu listového odpadu má značný vliv na potravní chování.

4.2 Granivorie

Granivorie je typ potravní specializace známý u mnoha skupin živočichů. Mezi bezobratlé predátory semen patří například hmyz, měkkýši a mnohonožky. Z obratlovců jsou to pak zrnožraví ptáci nebo hlodavci (Saska a kol., 2014).

Saska (2008) poprvé doložil granivorii také u suchozemských stejnonožců. Během průzkumu, zaměřeného na post-disperzní predaci semen plevelů povrchově aktivními zvířaty, byli opakovaně pozorováni jedinci svinky obecné, kteří se živili semeny kokošky pastuší tobolky. Na základě terénního sledování se provedly laboratorní experimenty, které potvrdily, že i suchozemští stejnonožci opravdu patří mezi post-disperzní predátory semen.

4.3 Koprofagie

Pojídání trusu je u suchozemských stejnonožců běžným jevem (Ullrich a kol., 1992) a bylo pozorováno jak ve volné přírodě, tak i v laboratorních podmínkách. Dle výzkumu Hopkinsa a Martina (1984) se ale koprofagie v přírodě vyskytuje pouze zřídka, zejména kvůli obtíži detekovat výkaly pod listovou vrstvou. Výkaly se vyznačují vysokým obsahem dusíku, a proto poskytují příznivý substrát pro kolonizaci mikrobiotou. Jedním z důvodů tohoto chování je tedy pravděpodobně přítomnost početných mikrobiálních populací na fekálním materiálu (Zimmer, 2002), které zvyšují výživovou hodnotu, kvalitu a chuť trusu (Zimmer a kol., 2003)

prostřednictvím mikrobiálních enzymů nebo živin (Kautz a kol., 2002). Další příčinou může být potřeba mědi, která je nezbytnou součástí hemocyaninu, a kterou tato zvířata neumí extrahovat z rostlinných pletiv (Zimmer, 2002). Trus by měl nicméně stárnout dva až tři týdny, než se stane přijatelným, protože v případě příliš čerstvých výkalů není koprofagie pro stejnonožce atraktivní (Lavy a kol., 2001).

Je známo, že trus, nejen stejnonožců, obsahuje nápadně více bakterií než běžná strava, a že jedinci s možností požírat vlastní trus rostou rychleji v porovnání s těmi, kteří přístup k výkalům nemají (Carefoot, 1993). Toto tvrzení je v souladu s výzkumem Ullricha a kol. (1992), kteří zkoumali vliv koprofagie na růst druhu stínky zední. U juvenilních jedinců chovaných bez přístupu k vlastním výkalům došlo k podstatně nižšímu nárůstu tělesné hmotnosti než u kontrolních skupin. Kautz a kol. (2002) ve své studii uvedli, že koprofágní chování u stínky obecné ovlivnilo rychlost spotřeby, růst a stravitelnost, ale pouze po konzumaci naočkovaných zdrojů potravy. Na tuto strategii je možné se dívat jako na vícefaktorovou, vyvinutou za účelem optimalizace využívání živin suchozemskými stejnonožci (Ullrich a kol., 1992).

5 Paraziti

Suchozemští stejnonožci mají pozoruhodně málo parazitů a parazitoidů (Sutton, 1972). V roce 2018 bylo známo 18 druhů stejnonožců, kteří byli parazitováni, z nichž pouze pět mělo více než jednoho parazitoida (Wood a kol., 2018). Jediná skupina hmyzu, která na nich parazituje je čeleď Rhinophoridae z řádu Diptera, a to ve stádiu larvy.

Než larva začne v těle hostitele parazitovat, musí dojít k následujícím krokům:

- 1) Dospělá samice naklade svá vajíčka na substrát kontaminovaný sekrety suchozemského stejnonožce.
- 2) Tato vajíčka a larvy v prvním instaru mají poté šanci se pomocí kývavého pohybu přichytit na tělo „kolem jdoucího“ hostitele (v tomto případě suchozemského stejnonožce). Tento způsob je však ovlivněný velikostí hostitele, protože na větší jedince larva nemůže dosáhnout.
- 3) Po přichycení proniká larva v prvním instaru přes sternální intersegmentální membránu do těla čerstvě svlečeného jedince.
- 4) V hostiteli se larva přemění do druhého instaru a začne parazitovat na hemolymfě a orgánech.
- 5) V třetím instaru už larva vyplňuje většinu tělní dutiny hostitele, který následkem toho umírá. K vylíhnutí tak dochází uvnitř prázdného exoskeletu hostitele (Wood a kol., 2018).

Podle Papeho (1986) bylo pouze sedm rodů této čeledi skutečně zaznamenáno jako parazité suchozemských stejnonožců. Jedná se o rody *Stevenia*, *Tricogena*, *Rhinophora*, *Melanophora*, *Paykullia*, *Phyto* a *Cirillia*. Je zajímavé, že stínka obecná je parazitována o dost více v porovnání se stejně běžnými druhy (například stínkou zední), zatímco stínka mechová nebývá napadána vůbec (Sutton, 1972).

6 Toxicita potravy

Suchozemští stejnonožci bývají při obývání listového opadu často negativně ovlivňováni různými nebezpečnými a znečišťujícími látkami jako jsou přípravky na ochranu rostlin nebo těžké kovy. Mimo to se rostliny samy chrání pomocí sekundárních metabolitů, mezi které patří třísloviny, lignin, fenolické látky, flavonoidy a další, jejichž obsah má tendenci během stárnutí listů v důsledku vyluhování klesat (Wood a kol., 2012).

6.1 Pyrethriny

Pyrethriny se používají jako insekticidy zejména v ekologickém zemědělství (Zidar a kol., 2012), ale také v šamponech pro domácí mazlíčky nebo ve sprejích sloužících k usmrcení hmyzu (Cox, 2002). Na plodiny se aplikují nejčastěji postřikem, a tak dochází k částečnému kontaktu nejen s půdou, ale i organismy, které ji obývají (Zidar a kol., 2012), a ačkoliv se jedná o přírodní insekticidy, pro lidské zdraví a životní prostředí představují velké nebezpečí (Cox, 2002). Suchozemští stejnonožci se mohou vystavit zbytkům pyrethrinu během krmení kontaminovanými listy, ale také přes kutikulu při pouhém styku s povrchy kontaminovaných rostlinných částí (Zidar a kol., 2012).

Účinky pyrethrinu na suchozemské stejnonožce se zabývali Zidar a kol. (2012), jejichž studie spočívala v testování vlivu insekticidu s 0,075 % pyrethrinu na jedince stínky obecné. Zvířata byla vystavena kontaminované i nekontaminované půdě a potravě o různé koncentraci insekticidů. Z výsledků například vyplývá, že nejvíce zvířat bylo postiženo při vystavení koncentrace 20 a 30 $\mu\text{l/g}$ suché půdy. Míra regenerace byla velmi nízká, pouze 4 % jedinců se po dvou dnech dokázala zregenerovat. Potrava obsahující 670 μl insekticidu v gramu potravy během 28 dní usmrtila 40 % všech zvířat, zatímco dvojnásobná a trojnásobná koncentrace zabila 60 % zvířat. Se zvýšenou koncentrací insekticidů došlo k výraznému snížení spotřeby potravy a produkce výkalů, zřejmě v důsledku otravy, anebo odmítání kontaminované stravy. Autoři pozorovali také vliv pyrethrinu na chování jedinců, kteří se podle očekávání shromažďovali na nekontaminované části substrátu.

6.2 Fenolické sloučeniny

Skupina sekundárních metabolitů rostlin hrající důležitou roli v chemické obraně rostlin proti patogenům a býložravcům. Vysoký obsah fenolů zpomaluje rozkladné procesy a negativně ovlivňuje kvalitu rostlinné potravy (Hornung, 2011). Během stárnutí listového opadu však dochází vlivem působení mikroorganismů a vyluhování ke snížení obsahu fenolických látek, a tudíž i ke změnám v chemickém složení opadu, která se stává pro detritivory chutnější a méně toxická (Wood a kol., 2012). Cameron a LaPoint (1978) toto potvrdili ve své studii, kde popsali u svinky obecné nižší úmrtnost právě po vyluhování fenolů.

6.3 Třísloviny

Další skupina látek, která negativně ovlivňuje kvalitu listové hrabanky, jsou třísloviny. Jedná se o polyfenolické látky rozpustné ve vodě. Nachází se u kvetoucích i nekvetoucích rostlin, v jejich listech, plodech, kůře i kořenech (Hassanpour a kol., 2011). Pro suchozemské stejnonožce, stejně jako další rozkladače, býložravce, hmyz a ptáky je rostlinný materiál s vysokou koncentrací tříslovin konzumovatelný až po vyplavení těchto nebezpečných látek deštěm (Sutton, 1972). Mezi rostliny s vysokým obsahem tříslovin patří například rod akácie, kopyšník věncový (Hassanpour a kol., 2011) nebo štírovník růžkatý (Waghorn, 2008). Naopak některé listy, například jasanové, obsahují nízké koncentrace tříslovin a mohou být konzumovány brzy po opadu (Sutton, 1972).

6.4 Těžké kovy

Těžké kovy se do životního prostředí, a tedy i potravního řetězce dostávají přírodní a antropogenní cestou (Abdu a kol., 2017). Pronikají hlavně do půdy a podzemní vody, skrze něž negativně ovlivňují biotu. Existuje však několik rostlin a živočichů, kteří se umí s toxickými účinky těžkých kovů vypořádat, protože je dokáží vyloučit, tolerovat nebo akumulovat ve svém těle. Z rostlinné říše sem patří metalofyty (Gall a kol., 2015), z živočišné například žížaly nebo právě suchozemští stejnonožci (Drobne, 1997). Suchozemští stejnonožci jsou s těmito látkami neúmyslně v kontaktu díky půdě a rostlinám (Gall a kol., 2015), které pro ně představují hlavní zdroj potravy. Jedním ze způsobů akumulace těžkých kovů u suchozemských stejnonožců je kompartmentalizace kovových prvků do speciálních buněk (B a S buňky) hepatopankreatu, který je považován za hlavní místo jejich akumulace (Loureiro

a kol., 2006). Kovy jako například nikl nebo měď mohou být vyloučeny během svlékání kutikuly, protože bývají ukládány do exoskeletu neboli vnější kostry jedince (Raessler a kol., 2005). Suchozemští stejnonožci se díky schopni akumulovat těžké kovy, vhodné velikosti těla, nápadnosti a snadnému sběru (Paoletti a Hassall, 1999) začali používat k testování toxicity v suchozemském prostředí.

Účinky těžkých kovů na hepatopankreat suchozemských stejnonožců se zabývala řada studií. Heikens a kol. (2001) při své studii, která byla zaměřena na akumulaci těžkých kovů v bezobratlých, došli k závěru, že právě suchozemští stejnonožci v sobě často měli vyšší hladiny těžkých kovů než jiné sledované taxony. Způsobeno to bylo pravděpodobně tím, že tato zvířata žijí převážně v listové hrabance kontaminované kovy.

Köhler a kol. (1996) sledovali změny hepatopankreatu u jedinců stínky obecné, které během tří týdnů krmili listovým opadem kontaminovaným Cd, Zn a Pb. Z výsledků zjistili, že ultrastrukturní změny způsobené těžkými kovy jsou závislé na dávce. Při nízkých dávkách došlo ke změnám organel, vyšší vedly k patologickým změnám v epitelu hepatopankreatu.

Khemaissia a kol. (2019) pozorovali po dobu tří týdnů, kromě vlivu zinku a kadmia, ještě účinky mědi, rtuti a niklu na funkci hepatopankreatu u *Armadillidium granulatum* (Brandt, 1833). Ukázalo se, stejně jako v případě studie Köhlera a kol. (1996), že pozorované změny (deformace jádra nebo kondenzace cytoplazmy) závisely na konkrétním kovu a jeho dávce, které byly jedinci vystaveni.

Těžké kovy nezpůsobují jen změny hepatopankreatu, ale vliv mají také na reprodukci. Touto problematikou se zabýval například Mazzei a kol. (2013), kteří testovali účinky hromadění těžkých kovů u *Armadillidium granulatum* (Brandt, 1833) vystavených po dobu tří týdnů potravě kontaminované různými subletálními koncentracemi kadmia, olova a zinku. Bylo zjištěno, že nástup a délka reprodukční období byly negativně ovlivněny těžkými kovy, zejména kadmiem. Nejvyšší koncentrace kadmia měly negativní vliv také na graviditu samic, zatímco ve skupinách vystavených nejvyšším koncentracím olova všechny samice produkovaly alespoň jednoho potomka. Počet narozených juvenilů pozitivně koreloval se zvýšením koncentrace každého kovu, s výjimkou nejvyšší koncentrace olova. Vysvětlení tohoto neobvyklého výsledku by tak mohlo být předmětem dalšího výzkumu.

7 Způsoby hodnocení vhodnosti potravy

Kvalitu potravy lze hodnotit několika způsoby. Všechny níže uvedené lze považovat za důležité životní parametry u téměř všech živočichů. Mezi nejpoužívanější patří hodnocení na základě množství exkrementů, plodnosti, přežívání, změně hmotnosti jedinců a úbytku předložené potravy. Tímto tématem se zabývalo a zabývá mnoho studií a já jsem pro tuto práci zpracovala a porovnala některé z nich.

7.1 Růst, přežívání, reprodukce

Například autoři Rushton a Hassall (1983) hodnotili konkrétně vliv kvality potravy na základě růstu, reprodukce a přežívání u suchozemského stejnonožce svinky obecné.

Vlivy kvality potravy na plodnost u padesáti negravidních samic svinky obecné byl testován pomocí opadu svízele syřišťovitého a rozpadající se kostřavy ovčí. Pokus probíhal v kultivačních nádobách, které obsahovaly příslušnou potravu, vybrané samice a dospělé samce. Zvířata byla kontrolována a počítána v týdenních intervalech a samice, u kterých se prokázala gravidita, byly izolovány ve speciálních rozmnožovacích komorách určených k porodu. Juvenilové se ihned odebrali, spočítali a zvážili. U samic si autoři poznačili trvání gravidity a hmotnost po vrhu.

Z výsledků vyplývá, že samic, které konzumovaly opad z dvouděložné rostliny svízele syřišťového, bylo více a staly se gravidními rychleji než ty, které požíraly opad jednoděložné rostliny kostřavy ovčí. U dvouděložné potravy autoři také zaznamenali větší průměrný počet a hmotnost narozených mláďat.

Pro experiment s růstem si autoři zvolili celkem čtyři druhy rostlin (mech károvku hrotitou, svízel syřišťový, kostřavu ovčí a smělek štíhlý) a provedli celkem tři série pokusů: 1) s dospělými jedinci svinky obecné, 2) s juvenilními jedinci krmnými jednodruhovou potravou a 3) s juvenilními jedinci krmnými směsí rostlin. Autoři zjistili, že z dospělých významně vyrostli pouze jedinci krmení rostlinným materiálem ze svízele, zatímco u juvenilních jedinců pozorovali největší tělní nárůst po konzumaci směsi tvořené károvkou a svízlem.

Pomocí úmrtnosti vědci hodnotili také míru přežívání, přičemž nejlépe se vedlo svinkám krmným svízlem syřišťovým. Lze tedy říct, že strava z dvouděložných rostlin vede k většímu reprodukčnímu úspěchu, lepšímu přežití i růstu. Na druhou stranu, ale Rushton a Hassall (1983) zjistili, že svinky krmné vícedruhovou stravou

(károvka a svízele) rostli rychleji, než když byly krmené pouze svízelem, z čehož vyplývá, že ani ten nejvhodnější druh dvouděložné rostliny, nedokáže poskytnout dostatek všech živin, potřebných k maximálnímu růstu, pokud je konzumován samostatně.

Faberi a kol. (2011) se rozhodli hodnotit kvalitu čtyř druhů potravy pomocí stejných parametrů jako Rushton a Hassall (1983) – růstu, přežívání a reprodukce. Pro experiment byl vybrán druh svinka obecná a čtyři typy stravy s odlišným obsahem dusíku v biomase: listový opad sóji s 0,91 % dusíku, slunečnice s 0,56 % dusíku, pšenice s 0,61 % dusíku a trvalých pastvin s 1,32 % dusíku.

Pro testování vlivu plodin na růst a přežívání dospělých jedinců použili pouze samce, protože u samic se hmotnost výrazně mění v závislosti na graviditě. Celkem 160 samců náhodně rozdělili do čtyř skupinek, ke kterým opět náhodně přiřadili jednu z diet. Mrtvé jedince i zde průběžně počítali, dokud nebyla úmrtnost 100 % a živé vážili každé dva týdny.

Hmotnost jedinců u všech čtyř typů diet byla na začátku experimentu téměř stejná, rychlost růstu se však postupně u konkrétních typů lišila. Výsledky ukazují, že nejvyšší rychlost růstu vykazovala skupina jedinců krmených sójou, zatímco nejnižší rychlost byla zaznamenána u skupiny s pšenicí. Stoprocentní úmrtnost skupiny krmené sójou a směsí z pastvin nastala po 760 dnech, zatímco skupina krmená pšenicí vyhynula již po 414 dnech a slunečnicí po 596 dnech. Nejlepší podmínky pro rychlost růstu a přežívání svinky obecné tedy poskytla sójový opad, pravděpodobně proto, že luštěniny obsahují více dusíku než zbylé potraviny (Faberi a kol., 2011).

Vliv dusíku na tělesnou hmotnost studovali také Lavy a kol. (2001), kteří testovali stínky zední a stínky obecné krmené stravou s odlišným obsahem dusíku. Po osmitýdenním experimentu stínky zední přibrali nejvíce na stravě s nejvyšším obsahem dusíku (3,1 % N). Samci stínky obecné krmení stravou s totožným množstvím přibrali výrazně méně než samice krmené potravou na dusík chudší (1,8 a 2,5 % N). Důvodem tohoto rozdílu může být například odlišné životní stádium, ve kterém se druhy nacházely, protože stínky zední byly dospělé už na začátku experimentu, kdežto stínky obecné dospěly až během něj. Pravděpodobně proto, že samice stejnonožců přibírají více a jsou obecně větší než samci.

7.2 Úbytek předložené potravy

Quadros a kol. (2014) testovali kvalitu potravy pomocí úbytku předložené potravy. Ve své práci se zabývali reprodukcí a potravní preferencí rozkladačů ze dvou biogeografických oblastí, neotropické a palearktické. Studii se rozhodli provést na celkem čtyřech druhích suchozemských stejnonožců a devíti druhích dřevin pomocí vícevýběrového experimentu. Z neotropické oblasti vybrali ze suchozemských stejnonožců druhy *Atlantoscia floridana* (Philosciidae) a *Balloniscus glaber* (Balloniscidae), ze stromů potom *Myrsine umbellata* (prvosenkovité), *Lithraea brasiliensis* (ledvinovnickovité), *Machaerium stipitatum* (bobovité) a *Roupala brasiliensis* (proteovité). Z druhé, palearktické, oblasti zvolili stínku obecnou a stínku mechovou spolu se stromy javor klen, olše lepkavá, bříza bělokorá, dub letní a buk lesní. Zvířata měla na výběr buď mezi čtyřmi neotropickými druhy opadu, nebo mezi pěti palearktickými druhy a k ukončení pokusu došlo v momentě, kdy byla snědena zhruba polovina nejvíce konzumované potravy. Pro vyhodnocení chutnosti opadu použili několik znaků, např. tloušťku listu, pevnost kutikuly, obsah ligninu a celulózy, obsah N, P, Ca, poměr C/N a obsah celkového fenolu. Po skončení vypočítali nejen zkonsumované množství u každého typu opadu, ale i celkové množství zkonsumované potravy. Spotřebu vyjádřili jako procento z celkového konzumovaného množství.

Výsledky ukazují, že se suchozemští stejnonožci při výběru potravy vyhnuli druhu *Roupala brasiliensis*, pravděpodobně kvůli tuhosti listů (pevnost kutikuly měřená penetrem) a jejich obsahu ligninu. Naopak ochotně konzumovali opad olše lepkavé, který je bohatý na živiny a zároveň má nízký obsah ligninu a poměr C/N.

Autoři došli k závěrům, že testovaná zvířata mají schopnost rozlišovat různé druhy listového opadu, a že jeho chutnost závisí na kombinaci důležitých živin. Suchozemští stejnonožci z různých geografických oblastí vykazují v zásadě stejnou potravní preferenci, a to bez ohledu na předchozí kontakt s testovanou potravou. Ukázalo se také, že preference roste s přibývajícím obsahem dusíku a vápníku, zatímco klesá se zvyšující se pevností kutikuly, tloušťkou listu a poměrem C/N.

7.3 Množství exkrementů

Pokarzhevskii a van Straalen (2001) zkoumali vliv dusíku a fosforu na akumulaci kadmia u stínky obecné. Pro experiment, který probíhal čtyři týdny, autoři vybrali design se třemi úrovněmi pro každý faktor a použili samce i ne gravidní samice. Spotřebu potravy sledovali prostřednictvím množství exkrementů. Testovaná zvířata byla umístěna po dvaceti jedincích do nádoby a každý den docházelo k jejich kontrole a následnému odstranění a spočítání exkrementů.

Produkce exkrementů jednotlivými zvířaty se každým dnem i týdnem značně měnila. Výsledky poukazovaly na každotýdenní nárůst produkce, i když v prvních dvou týdnech mělo kadmium výrazně negativní vliv na jejich produkci. Autoři zjistili, že dusík akumulaci kadmia v těle stejnonožců snižoval, zatímco fosfor ji stimuloval. Se zvyšováním obsahu kadmia v potravě ale vliv dusíku a fosforu na koncentraci kadmia klesal.

8 Závěr

Tato práce se věnuje popisu trávicí soustavy a problematice potravní biologie suchozemských stejnonožců.

Suchozemští stejnonožci jsou významní makrodekompozitoři, kteří rozkládají listový opad. Díky této jejich vlastnosti je jim věnována velká pozornost – intenzivně se studují jejich potravní preference i anatomie a fyziologie jejich trávicí soustavy. Za pomoci preferenčních testů lze zkoumat nejen oblíbenou potravu, ale také odmítavé chování. To nám může napovědět, které látky jsou pro ně škodlivé, a hlavně, které jsou suchozemští stejnonožci sami schopni v potravě rozeznat a na základě toho ji odmítat. Kromě preferencí lze na jemnější škále tuto skupinu živočichů použít pro testování uživnosti potravy pomocí takových parametrů, jako jsou přežívání, růst, či fekundita samic. Za důležitou vlastnost je určitě nutné považovat i schopnost akumulace některých těžkých kovů v těle, konkrétně ve speciálních buňkách hepatopankreatu, díky čemuž se suchozemští stejnonožci stali významnou skupinou pro testování toxických látek v prostředí.

Informace shromážděné v této práci mohou posloužit jako základ pro teoretickou část diplomové práce, jejíž součástí by byl i vlastní výzkum v některé z uvedených oblastí. Například by bylo možné zaměřit se na možnost chovu a reprodukce těchto živočichů, a to konkrétně pro potřeby kompostování organického odpadu nebo jako potrava pro terarijní zvířata.

9 Seznam literatury

- Abd El-Wakeil K. F. (2015): Effects of terrestrial isopods (Crustacea: Oniscidea) on leaf litter decomposition processes. *The Journal of Basic & Applied Zoology*. 69: 10–16.
- Abdu N., Abdullahi A. A., Abdulkadir A. (2017): Heavy metals and soil microbes. *Environmental Chemistry Letters*. 15: 65–84.
- Bogataj U., Praznik M., Mrak P., Štrus J., Tušek-Žnidarič M., Žnidaršič N. (2018): Comparative ultrastructure of cells and cuticle in the anterior chamber and papillate region of *Porcellio scaber* (Crustacea, Isopoda) hindgut. *ZooKeys*. 801: 427–458.
- Bouchon D., Zimmer M., Dittmer J. (2016): The Terrestrial Isopod Microbiome: An All-in-One Toolbox for Animal–Microbe Interactions of Ecological Relevance. *Front. Microbiol.* 7(1): 1472. Dostupné z: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01472>
- Bredon M., Dittmer J., Noël C., Moumen B., Bouchon D. (2018): Lignocellulose degradation at the holobiont level: teamwork in a keystone soil invertebrate. *Microbiome*. 6(1): 162. Dostupné z: <https://doi.org/10.1186/s40168-018-0536-y>
- Bredon M., Herran B., Bertaux J., Grève P., Moumen B., Bouchon D. (2020): Isopod holobionts as promising models for lignocellulose degradation. *Biotechnology for Biofuels*. 13(49): 1–14.
- Bredon M., Herran B., Lheraud B., Grève P., Moumen B., Bouchon D. (2019): Lignocellulose degradation in isopods: new insights into the adaptation to terrestrial life. *BMC Genomics*. 20: 462. Dostupné z: [10.1186/s12864-019-5825-8](https://doi.org/10.1186/s12864-019-5825-8)
- Broly P., Deville P., Maillet S. (2013): The origin of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). *Evolutionary Ecology*. 27: 461–476.
- Bursell E. (1995): The transpiration of terrestrial isopods. *Journal of Experimental Biology*. 32: 238–255.
- Cameron G. N., LaPoint T. W. (1978): Effects of tannins on the decomposition of Chinese tallow leaves by terrestrial and aquatic invertebrates. *Oecologie*. 32: 349–366.
- Carefoot T. H. (1993): Physiology of terrestrial isopods. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 106: 413–429.
- Clifford B., Witkus E. R. (1971): The fine structure of the hepatopancreas of the woodlouse, *Oniscus ascellus*. *Journal of morphology*. 135: 335–349.
- Cox C. (2002): Pyrethrins/Pyrethrum. *Journal of pesticide reform*. 22(1): 14–20.
- David J. F. (2014): The role of litter-feeding macroarthropods in decomposition processes: A reappraisal of common views. *Soil Biology and Biochemistry*. 76: 109–118.
- De Smedt P., Wuyts K., Baeten L., De Schrijver A., Proesmans W., De Frenne P., Ampoorter E., Remy E., Gijbels M., Hermy M., Bonte D., Verheyen K. (2016): Complementary distribution patterns of arthropod detritivores (woodlice and millipedes) along forest edge-to-interior gradients. *Insect Conservation and Diversity*. 9: 456–469.
- Dimitriou A. C., Taiti S., Sfenthourakis S. (2019): Genetic evidence against monophyly of oniscidea implies a need to revise scenarios for the origin of terrestrial isopods. *Scientific Reports*. 9:18508. Dostupné z: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55071-4>

- Drobne D. (1997): Terrestrial isopods – a good choice for toxicity testing of pollutants in the terrestrial environment. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 16, 1159–1164.
- Edney E. B., Spencer J. O. (1955): Cutaneous respiration in woodlice. *Journal of Experimental Biology*. 32: 256–269.
- Faberi A. J., López A. N., Clemente N. L., Manetti P. L. (2011): Importance of diet in the growth, survivorship and reproduction of the no-tillage pest *Armadillidium vulgare* (Crustacea: Isopoda). *Revista Chilena de Historia Natural*. 84: 407–417.
- Frankenberger Z. (1959): Stejnonožci suchozemští – Oniscoidea. Fauna ČSR. NČSAV, Praha. 14: 14–37.
- Fraune S., Zimmer M. (2008): Host-specificity of environmentally transmitted *Mycoplasma*-like isopod symbionts. *Environmental microbiology*. 10: 2497–2504.
- Gall J. E., Boyd R. S., Rajakaruna N. (2015): Transfer of heavy metals through terrestrial food webs: a review. *Environmental Monitoring and Assessment*. 187: 201. Dostupné z: 10.1007/s10661-015-4436-3
- Gerlach A., Russell D. J., Jaeschke B., Römbke J. (2014): Feeding preferences of native terrestrial isopod species (Oniscoidea, Isopoda) for native and introduced leaf litter. *Applied Soil Ecology*. 83: 95–100.
- Hames C. A. C., Hopkin S. P. (1989): The structure and function of the digestive system of terrestrial isopods. *Journal of Zoology*. 217: 599–627.
- Hartenstein R. (1964): Feeding, digestion, glycogen and the environmental conditions of the digestive system of *Oniscus asellus*. *Journal of Insect Physiology*. 10: 611–621.
- Hassall M. (1977): The Functional Morphology of the Mouthparts and Foregut in the Terrestrial Isopod *Philoscia muscorum* (Scopoli, 1763). *Crustaceana*. 33: 225–236.
- Hassall M., Jennings J. B. (1975): Adaptive features of gut structure and digestive physiology in the terrestrial isopod *Philoscia muscorum* (Scopoli) 1763. *The Biological Bulletin*. 149: 348–364.
- Hassanpour S., Maheri-Sis N., Eshratkhah B., Mehmandar F. B. (2011): Plants and secondary metabolites (Tannins): A Review. *International Journal of Forest, Soil and Erosion*. 1: 47–53.
- Heikens A., Peijnenburg W. J. G. M., Hendriks A. J. (2001): Bioaccumulation of heavy metals in terrestrial invertebrates. *Environmental Pollution*. 113: 385–393.
- Holdich D. M. (1973): The Midgut/Hindgut Controversy in Isopods. *Crustaceana*. 24: 211–214.
- Holdich D. M., Mayes K. R. (1975): A fine-structural re-examination of the so-called midgut of the isopod *Porcellio*. *Crustaceana*. 29: 186–192.
- Hopkin S. P., Martin N. H. (1984): Heavy metals in woodlice. *Symposia of the Zoological Society of London*. 53: 143–166.
- Hornung E. (2011): Evolutionary adaptation of oniscidean isopods to terrestrial life: Structure, physiology and behavior. *Terrestrial Arthropod Reviews*. 4: 95–130.

- Hornung E. a kol. (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., Babik W., Bauchinger U. (2016): Biofilm feeding: Microbial colonization of food promotes the growth of a detritivorous arthropod. *ZooKeys*. 577: 25–41.
- 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.
- Kautz G., Zimmer M., Topp W. (2002): Does *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscidea) gain from coprophagy? *Soil Biology & Biochemistry*. 34: 1253–1259.
- Khemaissia H., Jelassi R., Ghemari Ch., Raimond M., Souty-Grosset C., Nasri-Ammar K. (2019): Effects of trace metal elements on ultrastructural features of hepatopancreas of *Armadillidium granulatum* Brandt, 1833 (Crustacea, Isopoda). *Microscopy research & technique*. 82: 1819–1831.
- Köhler H.-R., Hüttenrauch K., Berkus M., Gräff S., Alberti G. (1996): Cellular hepatopancreatic reactions in *Porcellio scaber* (Isopoda) as biomarkers for the evaluation of heavy metal toxicity in soils. *Applied Soil Ecology*. 3: 1–15.
- Kostanjšek R., Milatovič M., Štrus J. (2010): Endogenous origin of endo- β -1,4-glucanase in common woodlouse *Porcellio scaber* (Crustacea, Isopoda). *Journal of Comparative Physiology B*. 180: 1143–1153.
- Lavy D., Van Rijn M. J., Zoomer H. R., Verhoef H. A. (2001): Dietary effects on growth, reproduction, body composition and stress resistance in the terrestrial isopods *Oniscus asellus* and *Porcellio scaber*. *Physiological Entomology*. 26: 18–25.
- Lincoln D. E. (1993): The influence of plant carbon dioxide and nutrient supply on susceptibility to insect herbivores. *Vegetatio*. 104: 273–280.
- Loureiro S., Sampaio A., Brandão A., Nogueira A. J. A., Soares A. M. V. M. (2006): Feeding behaviour of the terrestrial isopod *Porcellionides pruinosus* Brandt, 1833 (Crustacea, Isopoda) in response to changes in food quality and contamination. *Science of The Total Environment*. 369: 119–128.
- Mazzei V., Longo G., Brundo M. V., Copat C., Olivero Conti G., Ferrante M. (2013): Effects of heavy metal accumulation on some reproductive characters in *Armadillidium granulatum* Brandt (Crustacea, Isopoda, Oniscidae). *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 98: 66–73.
- Mazzei V., Longo G., Brundo M. V., Sinatra F., Copat C., Olivero Conti G., Ferrante M. (2014): Bioaccumulation of cadmium and lead and its effects on hepatopancreas morphology in three terrestrial isopod crustacean species. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 110: 269–279.
- Morgan A. J., Gregory Z. D. E., Winters C. (1990): Responses of the hepatopancreatic B cells of a terrestrial isopod, *Oniscus asellus*, to metals accumulated from a contaminated habitat: A morphometric analysis. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. 44(3): 363–368.
- Orsavová J., Tuf I. H. (2018): Suchozemští stejnonožci: atlas rozšíření v České republice a bibliografie 1840–2018. *Acta Carpathica Occidentalis*. Supplementum 1/2018. 5–7.

- Paoletti M. G., Hassall M. (1999): Woodlice (Isopoda: Oniscidea): their potential for assessing sustainability and use as bioindicators. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 74: 157–165.
- Pape T. (1986): A phylogenetic analysis of the Woodlouse-flies (Diptera, Rhinophoridae). *Tijdschrift Voor Entomologie*. 129: 15–34.
- Pezzi P. H., Araujo P. B., Wood C. T. (2019): Coprophagy in detritivores: methodological design for feeding studies in terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Nauplius*. 27. Dostupné z: <https://doi.org/10.1590/2358-2936e2019010>
- Pokarzhevskii A. D., van Straalen N. M. (2001): The influence of dietary nitrogen and phosphorus on Cd accumulation in the woodlouse *Porcellio scaber* Latr. *Applied Soil Ecology*. 16: 97–107.
- Prosi P., Storch V., Janssen H. H. (1983): Small cells in the midgut glands of terrestrial isopoda: Sites of heavy metal accumulation. *Zoomorphology*. 102: 53–64.
- Quadros A. F., Zimmer M., Araujo P. B., Kray J. G. (2014): Litter traits and palatability to detritivores: a case study across bio-geographical boundaries. *Nauplius*. 22(2): 103–111.
- Raessler M., Rothe J., Hilke I. (2005): Accurate determination of Cd, Cr, Cu and Ni in woodlice and their skins – is moulting a means of detoxification? *Science of the Total Environment*. 337(1-3): 83–90.
- Rushton S. P., Hassall M. (1983): Food and feeding rates of the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* (Latreille). *Oecologia*. 57: 415–419.
- Saska P. (2008): Granivory in terrestrial isopods. *Ecological Entomology*. 33: 742–747.
- Saska P., Honěk A., Martinková Z. (2014): Predace semen střevlíky v agrocenózách. *Živa*. 62(5): 214–215.
- Sconka D., Halasy K., Szabó P., Mrak P., Štrus J., Hornung E. (2013): Eco-morphological studies on pleopodal lungs and cuticle in *Armadillidium* species (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Arthropod Structure & Development*. 42: 229–235.
- Schmidt Ch., Wägele J. W. (2002): Morphology and evolution of respiratory structures in the pleopod exopodites of terrestrial Isopoda (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Acta Zoologica*. 82: 315–330.
- Sutton S. L. (1972): Invertebrate types – Woodlice. London, *Ginn & company limited*.
- Štrus J., Drobne D., Ličar P. (1995): Comparative anatomy and functional aspects of the digestive system in amphibious and terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea). In: Alikhan, A.M. (ed.): *Terrestrial Isopod Biology*. Crustacean Issues 9. A.A. Balkema, Rotterdam, Netherlands: 15–23.
- Tourinho P. S., van Gestel C. A. M., Lofts S., Soares A. M. V. M., Loureiro S. (2013): Influence of soil pH on the toxicity of zinc oxide nanoparticles to the terrestrial isopods *Porcellionides pruinosus*. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 32: 2808–2815.
- Ullrich B., Vollmer M., Stöcker W., Storch V. (1992): Hemolymph protein patterns and coprophagous behaviour in *Oniscus asellus* L. (Crustacea, Isopoda). *Invertebrate Reproduction & Development*. 21: 193–200.

- Waghorn G. (2008): Beneficial and detrimental effects of dietary condensed tannins for sustainable sheep and goat production—Progress and challenges. *Animal Feed Science and Technology*. 147: 116–139.
- Wang Y., Brune A., Zimmer M. (2007): Bacterial symbionts in the hepatopancreas of isopods: diversity and environmental transmission. *FEMS Microbiology Ecology*. 61: 141–152.
- Wang Y., Stingl U., Anton-Erxleben F., Zimmer M., Brune A. (2004): ‘Candidatus Hepatincola porcellionum’ gen. nov., sp. nov., a new, stalk-forming lineage of Rickettsiales colonizing the midgut glands of a terrestrial isopod. *Archives of Microbiology*. 181: 299–304.
- Witzel B. (1998): Uptake, storage, and loss of cadmium and lead in the woodlouse *Porcellio scaber* (Crustacea, Isopoda). *Water, Air & Soil Pollution*. 108(1-2): 51–68.
- Wood C. T., Nihej S. S., Araujo B. P. (2018): Woodlice and their parasitoid flies: revision of Isopoda (Crustacea, Oniscidea) – Rhinophoridae (Insecta, Diptera) interaction and first record of a parasitized Neotropical woodlouse species. *ZooKeys*. 801: 401–414
- Wood C. T., Schlindwein C. C. D., Soares G. L. G., Araujo . B. P. (2012): Feeding rates of *Balloniscus sellowii* (Crustacea, Isopoda, Oniscidea): the effect of leaf litter decomposition and its relation to the phenolic and flavonoid content. *ZooKeys*. 176: 231–245.
- Zidar P., Hribar M., Žižek S., Štrus J. (2012): Behavioural response of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda) to pyrethrins in soil or food. *European Journal of Soil Biology*. 51: 51–55.
- Zimmer M. (2002): Nutrition in terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea): an evolutionary-ecological approach. *Biological Reviews*. 77: 455–493
- Zimmer M., Brune A. (2005): Physiological properties of the gut lumen of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea): adaptive to digesting lignocellulose? *Journal of Comparative Physiology B*. 175: 275–283.
- Zimmer M., Kautz G., Topp W. (2003): Leaf litter-colonizing microbiota: supplementary food source or indicator of food quality for *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscidea)? *European Journal of Soil Biology*. 39: 209–216.
- Zimmer M., Topp W. (2000): Species-specific utilization of food sources by sympatric woodlice (Isopoda: Oniscidea). *Journal of Animal Ecology*. 69: 1071–1082.