

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie a životního prostředí



# **Ukazuje agregační chování míru stresu suchozemských stejnonožců?**

Bc. Richard Hladký

Diplomová práce

předložená

na Katedře ekologie a životního prostředí

Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků

na získání titulu Mgr. v oboru

Ochrana a tvorba krajiny

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

Olomouc 2021



**Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracoval samostatně pod vedením doc. Ivana H. Tufa a jen s použitím citovaných literárních pramenů.

V Olomouci, dne 2. 8. 2021

.....

Podpis

## **Bibliografická identifikace**

Hladký R. (2021): Ukazuje agregáčn  chov n  m ru stresu suchozemsk ch  ivo ch ? Diplomov  pr ce, Katedra ekologie a  ivotn ho prost ed , P rodnov deck  fakulta, Univerzita Palack ho v Olomouci, 50 s., v  e tin 

## **Abstrakt**

Tato pr ce je zam řena na v zkum chov n  st nky obecn  (*Porcellio scaber*) a st nky oj n n  (*Porcellionides pruinosus*) za p soben  dvou stresuj c ch faktor  v podob  vy  i teploty a vibrac . Jako ukazatel, zda byly st nky stresov ny, bylo sledov no jejich chov n  v labyrintu (T-bludi ti) a p i agregov n . C lem bylo zjistit pomoc  m ry kli kov n  v labyrintu, zda je vy  i teplota, vibruj c  podklad, nebo jejich kombinace pro st nky stresuj c . Druh m c lem pak bylo zjistit, jak se agreguj  st nky p i uveden ch potencion ln ch stresorech a odvodit z toho, zda m že b t zm na agreg a n ho chov n  ukazatelem m ry stresu. Byly tak provedeny dva typy experiment . Prvn m bylo testov n  st nek v labyrintu, b hem kter ho byla stanovov na m ra kli kov n , rychlost prob hnut  labyrintem a opravy kli kov n . Druh m typem experimentu pak bylo nat a en  agregov n  st nek. Ke statistick mu vyhodnocen  dat byla pou ita jednocestn  ANOVA a Pearson v korela n  test. V sledky ukazuj , že pro st nku obecnou a st nku oj n nou nepředstavuj  vibrace stresuj c  faktor. Vy  i teplota a kombinace vy  i teploty a vibrac  představovaly stresuj c  faktor pouze pro st nku obecnou. Je i agreg a n  chov n  bylo ovlivn no hlavn  teplotou, co  potvrzuje, že agreg a n  chov n  st nky obecn  skute n  ukazuje m ru jejího stresu.

**Kl ov  slova:** agreg a n  chov n , labyrint, *Porcellio scaber*, *Porcellionides pruinosus*, stres, suchozem t  stejnono ci, teplota, vibrace

## **Bibliographical identification**

Hladký R. (2021): Does aggregation behaviour reflect a stress of terrestrial isopods? Master's thesis, Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University of Olomouc, 50 pp., in Czech

## **Abstract**

This thesis is focused on behavioural research of Common Rough Woodlouse (*Porcellio scaber*) and Plum Woodlouse (*Porcellionides pruinosus*) under the influence of two stressors in the form of higher temperature and vibrations. As an indicator if woodlice were stressed, their behaviour was observed within labyrinth (T-maze) and during aggregation. The aim was to find out, using the degree of turning alternation in the labyrinth, whether the higher temperature, the vibrating surface, or their combination is stressful for the woodlice. The second goal was to find out how woodlice aggregate in the mentioned potential stressors and to deduce whether the change in aggregation behaviour can be an indicator of the degree of stress. Two types of experiments were performed, the first was the testing of woodlice in the labyrinth, during which the degree of turn alternation, the speed of passing through the labyrinth and the turn alternation correction were determined. The second type of experiment was the recording of woodlice aggregation. One-way ANOVA and Pearson correlation test were used for statistical evaluation of the data. The results show that vibrations are not a stressful factor for Common Rough Woodlouse even Plum Woodlouse. Higher temperature and the combination of higher temperature and vibration were a stressor only for the Common Rough Woodlouse. Its aggregation behaviour was mainly influenced by temperature, which confirms that the aggregation behaviour of the common rough woodlice actually shows the degree of its stress.

**Keywords:** aggregation behavior, labyrinth, *Porcellio scaber*, *Porcellionides pruinosus*, terrestrial isopods, stress, temperature, vibrations

# Obsah

Seznam obrázků .....	vii
Poděkování .....	viii
1 Úvod .....	1
1.1 Biologie a ekologie stínky .....	1
1.2 Behaviorální ekologie .....	8
1.3 Agregace .....	12
1.4 Kličkování .....	14
1.5 Vibrace .....	17
2 Cíle práce .....	20
3 Metodika .....	21
3.1 Sběr a chov stínek .....	21
3.2 Experiment .....	21
3.3 Zpracování dat .....	26
4 Výsledky .....	27
4.1 Kličkování .....	27
4.2 Agregace .....	32
5 Diskuse .....	34
5.1 Kličkování .....	34
5.2 Agregace .....	37
5.3 Vliv míry stresu na agregační chování .....	40
6 Závěr .....	41
7 Literatura .....	42

## Seznam obrázků

Obrázek 1: Pohybové reakce stínek .....	10
Obrázek 2: Nákres T-labyrintu.....	22
Obrázek 3: Stínka ojíněná ( <i>P. pruinosus</i> ) v T-labyrintu .....	23
Obrázek 4: Testování stínek v T-labyrintu za působení vibrací .....	23
Obrázek 5: Testování stínek v T-labyrintu bez působení vibrací .....	24
Obrázek 6: Agregace stínky obecné ( <i>P. scaber</i> ) za vysoké teploty a vibrací po 50. minutách natáčení.....	25
Obrázek 7: Agregace stínky ojíněné ( <i>P. pruinosus</i> ) za nízké teploty a vibrací po 110. minutách natáčení.....	25
Obrázek 8: Pořizování videozáznamu dynamiky agregace stínek.....	26
Obrázek 9: Způsob průchodu labyrintu stínkou obecnou .....	28
Obrázek 10: Rychlost proběhnutí labyrintu stínkou obecnou.....	29
Obrázek 11: Míra změny odbočování v labyrintu stínkou obecnou .....	29
Obrázek 12: Způsob průchodu labyrintu stínkou ojíněnou.....	31
Obrázek 13: Rychlost proběhnutí labyrintu stínkou ojíněnou. ....	31
Obrázek 14: Míra změny odbočování v labyrintu stínkou ojíněnou.....	32
Obrázek 15: Dynamika agregací stínky obecné.....	33
Obrázek 16: Dynamika agregací stínky ojíněné. ....	33

## **Poděkování**

Na tomto místě bych rád poděkoval vedoucímu mé diplomové práce, doc. Ivanu H. Tufovi, za zapůjčení všech potřebných věcí k výzkumu a za jeho cenné rady, ochotu a čas, který mi věnoval při vypracovávání této práce. Dále bych rád poděkoval mé rodině, a to nejen za jejich podporu během vypracovávání této práce, ale i po celou dobu mého studia.



# 1 Úvod

Nejen lidé mohou čelit stresu. Ač se to z dnešního pohledu bude zdát nicotné, tak i půdní bezobratlí jako jsou stejnonožci, mohou trpět stresem (Elwood et al. 2009). Musí řešit existenční problémy v souvislosti s naplňováním jejich základních životních potřeb, jako je potřeba vody, respektive vlhkosti (Cloudsley-Thompson 1956), potravy (Tajovský 1989), úkrytu (Allee 1926) a páření (Sutton 1972). To vše se odehrává za neustálého rizika predace, ať už z vlastních řad (kanibalismus) (Sutton 1972), či jiných druhů, např. pavouků (Gorvett 1956). Budou-li stejnonožci trpět nedostatkem, či nadbytkem některého z těchto faktorů, či predací, tak se to může projevit na jejich chování (Sutton 1972).

## 1.1 Biologie a ekologie stínky

Modelovými druhy v této diplomové práci jsou stínka obecná (*Porcellio scaber* Latreille, 1804) a stínka ojíněná (*Porcellionides pruinosus* Brandt, 1833), patřící do čeledi Porcellionidae (Frankenberger 1959).

Stínka ojíněná je 9–12 mm velká a 4–5 mm široká. Zbarvená je do hněda až červena, s výraznou skulpturou připomínající ojínění, které po navlhčení mizí. Původem je to mediteránní druh, který je hojně rozšířený v jižní Evropě, až po Polsko a Dánsko, vyjma severního okraje. Díky lidské činnosti má kosmopolitní rozšíření. Na našem území se vyskytuje v oblasti lidských sídel, na zahradách, v kompostu, ve starých stozích, či sklepích. Můžeme tak o ní hovořit jako o synantropním druhu (Frankenberger 1959).

Stínka obecná je velká až 17 mm (Sutton 1972). Její zbarvení je velmi variabilní. Samci jsou tmavošedí až černí a samice můžou být hnědé či šedé, až téměř do zelenošeda. Je to kosmopolitní druh původem ze západní Evropy. Najdeme ji jak v blízkosti lidských sídel, ve sklenicích, pařeništích, sklepích a zahradách, tak také ve volné přírodě, kde je schovaná pod kameny, cihlami, dřevem a listím. V místech, která jsou dostatečně vlhká (Frankenberger 1959).

## Původ stejnonožců

Poprvé se pravděpodobně objevili před 300 miliony lety na konci Karbonu (Broly et al. 2013). Stejnonožci jsou jedni z nejúspěšnějších kolonizátorů mezi korýši (Hornung 2011). Jejich vodní předkové měli hrudní vak pro nakladená vajíčka a mineralizovanou kutikulu, což jim pravděpodobně pomohlo v přechodu na souš (Hornung 2011).

Jsou to stejnonožci (Isopoda), podle sedmi párů kráčivých noh, kteří se postupně z mořských živočichů žijících na mořském dně vyvinuli v suchozemské. Postupně jim zesílily nohy a vyvinulo se u nich ústní ústrojí přizpůsobené ke kousání a žvýkání opadu, které jim usnadnilo osídlení souše. Přežití na souši jim také umožnil vývoj marsupia čili hrudního vaku u samic, ve kterém se po oplození vyvíjejí noví jedinci, dostatečně chráněni před vyschnutím (Sutton 1972).

Po vylíhnutí mají pereion složený z 6 segmentů. Po prvním svlékání už má 7 segmentů. Po druhém svlékání se jim na tomto segmentu vytvoří poslední pár nohou. Období, která nastávají mezi jednotlivými svlékáními stejnonožců, se nazývají stádia. Během nich totiž nedochází k žádným morfologickým změnám. Marsupium opouštějí mláďata dostatečně zralá na to, aby přežila. Mortalita mláďat je tak díky marsupiu u stejnonožců malá (Sutton 1972).

## Struktura těla

Tělo stínek je složeno z jednotlivých segmentů a dělí se na hlavu, hrud' a zadeček. Správnější je označení hlavy jako hlavohruď, protože s hlavovými články splývá i první hrudní článek. Tvar jejího těla je podlouhle vejčitý, dorzoventrálně zploštělý, se sníženým těžištěm, které jim dává větší stabilitu (Frankenberger 1959; Sutton 1972).

Hlava stínek může být opatřena na každé straně složeným okem, skládajícím se z jednotlivých omatidií (např. *Ligidium*), nebo ze skupiny jednoho až tří jednoduchých oček, případně jsou zcela bez očí (Trichoniscidae). Na hlavě mají dva páry tykadel. První pár tykadel je těžké vidět, nachází se mezi druhým párem, který je větší a který se skládá z 5dílné stopky a vícečlánekového bičíku na jejím konci. Jsou jedním z hlavních senzorických orgánů. Počty článků bičíku se mohou u různých druhů lišit (Sutton 1972).

Exoskeleton je tvořen epidermis, produkující chitin. Na ní leží tenká vrstva endokutikuly a na ní dále velmi tenká vrstva epikutikuly. Chitin je tvrdý, ale zároveň

měkký a pružný materiál, který svou tvrdost získává postupným ukládáním uhličitanu vápenatého, za vzniku sklerotinu (Sutton 1972). Stínky postrádají lipidní vrstvu epikutikuly, jakou známe u hmyzu a pavoukovců, jen některé druhy stejnonožců ji mají. Ta je chrání před přílišnou evaporací (Edney 1951).

## **Dýchání**

Krevním barvivem je hemocyanin, který je podobný hemoglobinu s tím rozdílem, že hemocyanin tvoří měď, namísto železa (Sutton 1972). Oběhový systém je podobný jako u členovců. Dorzální srdce a aorta pumpují krev skrz a podél série cév (Sutton 1972).

Dýchají pomocí pseudotrachejí (Warburg 1993). Respirace se dvakrát zdvojnásobuje během pohybové aktivity a na jaře, během růstu a vývoje (Edney 1968). S respirací souvisí i velikost stínek. Malí jedinci (juvenilové) spolu s březími samicemi respirují více než ostatní (Philipson a Watson 1965).

## **Potrava**

Stínky se většinou živí mrtvým, nebo alespoň nepohyblivým materiálem. Vyhledávají ho pomocí chuťových a pachových vjemů. Krmí se většinou přes noc a s krmením končí, když začíná svítat (Sutton 1972).

Stínky jsou saprofágové (Tajovský 1989). Jejich potravou jsou tak zbytky rostlin, lišejníky, řasy a houby v určitém stupni rozkladu. Nepohrdnou ani masem z mrtvých živočichů (Gregory 2009). Jak se ukázalo, neláká je samotný rostlinný materiál, ale zaměřují se na porosty hub a bakterií, konkrétně na pach, který vydávají mikroorganismy během rozkladu celulózy (Flasarová 1997; Zimmer et al. 1996). Rostlinný opad apod. tvoří pouze podklad, na kterém tyto mikroorganismy rostou (Flasarová 1997). Po zkonsumování, kdy jsou houbové hyfy tráveny a vstřebávány, se ve střevech zvyšuje počet bakterií (Anderson a Ineson 1983; Ineson a Anderson 1985). Pokud je strava chudá na živiny, tak jim mohou některé symbiotické bakterie dodat potřebné aminokyseliny (Carefoot 1984).

Při nedostatku potravy se stejnonožci uchylují ke koprofáгии (Oliver a Meechan 1993). Stejnonožci tak získávají živiny, které jim byly před tím nedostupné (Sutton 1972). Dávají přednost 2–3 týdnům starým, houbami bohatě porostlým exkrementům (Hassall a Ruhston 1985). Pomocí koprofágie dochází také k přeočkování

trávicího systému. Během svlékání kutikuly totiž dochází k odstranění epitelu předního a zadního střeva. Koprofagie má vliv i na rychlost růstu juvenilů. Když je koprofagii zabráněno, tak dojde ke zpomalení růstu juvenilů (Hassal a Ruhston 1982).

Spousta živin, jako je např. železo, je vázána v organických komplexech, které nejsou v žaludku uvolněny. Teprve tehdy, až dojde k vyloučení těchto látek z těla stínek ve formě výkalů, tak pravděpodobně pomocí bakteriální aktivity dojde k jejich uvolnění. Stínky tak mohou z výkalů absorbovat potřebné látky (Sutton 1972).

Veškerá potrava, kterou stínky zkonzumují, prochází trávicím ústrojím, jež tvoří přední střevo, střední střevo a zadní střevo a jehož součástí je přední komora, papilární region a rektum. Ze středního střeva vychází čtyři, nebo i šest kanálků, které dohromady tvoří hepatopankreat (Hopkin 1989). Najdeme zde i typhlosolové kanálky propojující přední střevo s papilárním regionem (Holdich a Mayers 1975).

## **Příjem a výdej vody**

Hlavní problém, se kterým se musely potýkat stínky při přechodu na souš, bylo zachování správné vodní bilance tělních tekutin tak, aby nebyly příliš koncentrované, či naředěné (Sutton 1972).

Stínky přijímají vodu s potravou, pitím nebo prostřednictvím uropod, které dají těsně k sobě a vytvoří kapiláru (Sutton 1972). Přijímat vodu pomocí úst nebo anusu se jim vyplatí tehdy, když je substrát vlhčí než potrava. Je pravděpodobné, že stínky absorbují vodu skrz kutikulu, nejsou ale schopny se jí zbavit. V příliš vlhkém prostředí, zejména po dešti, vyhledají sušší místa, vylézají tak na vyvýšená místa, jako je vegetace nebo zeď. Velkou mírou se na tomto chování podílí i teplota prostředí. V chladném období stínky nevykazují takové chování (Boer 1961). Jsou-li stínky v příliš vlhkém prostředí, odkud není úniku, tak hynou. Pokud dojde k jejich úplnému ponoření, tak jejich přežití bude záviset na nasycenosti vody kyslíkem, kdy v dobře nasycené vodě přežijí delší čas. Stínky získávají většinu vody z potravy (Sutton 1972).

O vodu přicházejí převážně transpirací, přes kutikulu a výkaly, které mohou podle Kuenena (1959) obsahovat 40–50 % vody. Další možností, jak se zbavit vody, jsou uropody, čehož využívají převážně malí jedinci, kteří se dostanou do vody ulpěle na povrchu, nebo když na ně spadne kapka vody (Sutton 1972). Dělají to tak, že dají

uropody k sobě a přitisknou je k podkladu. Ten, pokud je dostatečně suchý, přijme přebytečnou vodu (Sutton 1972).

Na to, jak velké budou ztráty vody dýcháním a skrz povrch těla má vliv teplota těla, vítr a jeho schopnost vysušovat a v neposlední řadě velikost povrchu těla. Malí suchozemští stejnonožci mají poměrově větší povrch k objemu než větší stejnonožci. Důležitá je také jejich velikost. Není náhoda, že mnohem více umírají na dehydrataci malé stínky než velké (Sutton 1972).

Podle Lindquista (1968) nemá kutikula jednoduchý propustný povrch, jak by se mohlo zdát, ale vykazuje periodicitu v množství ztracené vody transpirací, což by mohla mít na svědomí rozdílná propustnost kutikuly. Okolo 80 % ztrát vody probíhá přes kutikulu a 20 % ztrát připadá na žábry. U vyšších forem stejnonožců převažuje transpirace (dýchání) přes žábry. Svinky oproti stínkám ztrácejí mnohem méně vody, jsou tak mnohem efektivnější ve spojitosti se ztrátou vody dýcháním. Mají totiž pseudotracheje, vodu tak mohou ztrácet pouze jedním otvorem oproti žábřám, kde ji mohou ztrácet skrz celý povrch (Warburg 1993; Sutton 1972). Výhodou tohoto malého otvoru je, že může být zúžen, či uzavřen tak, aby se snížila ztráta vody, když je stínka v klidu a nemá takové nároky na množství kyslíku (Sutton 1972)..

Účinnost tracheálního systému je dána schopností uzavírat průduchy. U pseudotrachejí tuto možnost zatím nikdo neobjevil, předpokládá se, že proudění vzduchu přes pleopody jde ovlivnit přitisknutím těla k zemi. Ve výsledku je jedno, jaký typ dýchacího ústrojí stínky mají, ty s pseudotrachejemi ale přijímají lépe kyslík v suchém prostředí, tudíž je to cenná adaptace (Sutton 1972).

## **Nitrogenní exkrece**

Stejnonožci se musí zbavovat amoniakálních odpadních látek vznikajících metabolismem proteinů. Jsou pro ně toxické, snaží se je tak ze svého těla odstranit, nebo alespoň převést na méně nebezpečné látky. To ale neplatí úplně pro všechny, někteří bezobratlí jsou odolní proti takové toxicitě amoniaku a jejím vysokým koncentracím v krvi, které by obratlovce s jistotou zabily (Sutton 1972). Bezobratlí, kteří jsou méně tolerantní vůči amoniaku, jej vylučují ve zředěném roztoku moči, nebo jej mnohem častěji detoxifikují za vzniku močoviny, nebo méně nebezpečné kyseliny močové.

Jelikož jsou tyto sloučeniny méně toxické, tak mohou být vylučovány ve větší koncentraci, díky čemuž šetří vodu (Sutton 1972).

Stejnonožci produkují amoniak. Nemají moč, veškerý amoniak z nich odchází jako plyn. I přes to, že ušetří vodu, když netvoří moč, tak část vody stejně odchází současně s amoniakem během transpirace (Sutton 1972).

Harteinstein (1968) tvrdí, že hlavním důvodem, proč stínky vylučují amoniak přímo a nedetoxifikují jej na močovinu nebo kyselinu močovou, je úspora energie. Ke vzniku kyseliny močové a močoviny potřebují dostatek endotermní energie, což je cena za detoxifikaci. Podle Lindquista (1968) spolu souvisí výdej vody a plynného amoniaku. Největší výdej plynného amoniaku je, když jsou stínky v klidu ve svém úkrytu. Tehdy totiž ztrácí méně vody.

## **Svlékání**

Je to jen krátká, opakující se epizoda, proložená relativně dlouhou dobou mezi jednotlivými svlékáními. Stínky se neustále nachází v nějaké fázi svlékacího cyklu. Svlekají se všechny stínky mimo období zimy, kdy je růst zastaven, a vyjma starých stínek, které se svlekají příležitostně (Sutton 1972).

Svlékání je iniciováno hormony vyplavenými z mozku. Současně dochází k mobilizaci železa uloženého v hepatopankreatu a vápníku, který je odebrán ze staré kutikuly a umístěn v přední polovině těla kolem střední čáry do bílých plošek. Tyto plošky zmizí hned, jak dojde k svléknutí zadní a poté i přední poloviny těla, kdy budou použity na zesílení nové kutikuly. Zbytek cyklu už je spojen jen se zesílením a vytvrzením nové kutikuly (Sutton 1972).

Stínky se několik dní před začátkem svlékání přestávají krmit a jsou neaktivní. První se svleká zadní část a o pár dní později i přední část těla. Svlečka je pak často stínkami zkonsumována. V laboratorních podmínkách je pak častým jevem kanibalismus svlekajících se stínek pohyblivějšími jedinci. V přírodě k tomu ale údajně nedochází (Sutton 1972).

## **Páření**

Poté, co samec narazí na vnímavou samici, která ho detekuje pomocí vůně, tak u ní zastaví, otestuje vzduch pomocí rychlých pohybů tykadla a uvede do klidu tykadla a samici. Pokud se samice neotočí, tak jí vlezle na záda a dotýká se ústním ústrojím její hlavy a bubnuje jí předními nohama na záda. To trvá přibližně 5 minut. Páření začíná tím, že se samec posune do diagonální polohy na zádech samice tak, aby dosáhl svými levými stylety (endopodity) genitálií jejích pravostranně umístěných genitálií. Po pěti minutách, když je přenos spermatu ukončen, se samec přesune na druhou stranu samice a přenáší sperma do levých samiččiných genitálií z jeho vpravo ležících styletů (endopoditů) genitálií (Sutton 1972).

## **Predace**

Predátoři konzumují převážně juvenilní jedince. Konzumují je jak živé, tak mrtvé. (Sunderland a Sutton 1980). Jeden z nejdůležitějších predátorů stínek jsou pavouci. Pro pavouky jsou ale nechutné. Stínky produkují při útoku z lalokových žláz sekret, který je odpuzuje. Pokud mají sekretu nedostatek, pavouka to neodradí. Jejich obrana je tudíž limitovaná (Gorvett 1956; Deslippe 1996). Jen svinka má uropody méně vyvinuté než ostatní stejnonožci. Převažujícím způsobem obrany je u ní totiž stočení do kuličky (Gorvett a Taylor 1960).

Stejnonožci jsou také často predováni různými druhy ještěrek (Castilla et al. 2008). Když je svinka atakována (např. rejskem), tak je varována pomocí vibrací, následně se stočí do kuličky, aby ji nemohl predátor uchopit. Existují ale i jiné odpovědi. Stínky rodu *Porcellio*, nacházející se na stěnách či na kmenech, spadnou na zem, když jsou vyrušeny (Sutton 1972). Této obranné reakci stínek se říká tonická imobilita (Tuf et al. 2015). Ostatní druhy předstírají smrt, pokud útok pokračuje (Sutton 1972). Setrvávající útok vede k sekreci odpudivých látek. Tyto látky odpuzují zejména pavouky a mravence (Gorvett 1956).

Nejčastější obrannou strategií stínek před predátory je, že se zdržují přes den v úkrytu. To je obrana před predátory lovicími s pomocí zraku. Pokud jsou stínky napadeny, tak utíkají pryč, jak nejrychleji mohou, nebo se pevně uchytí k povrchu. Dále např. svinky se mohou stočit do kuličky (Sutton 1972).

Například taková stínka mechová (*Philoscia muscorum* Scopoli, 1763) má díky úzkému tělu a dlouhým nohám dobrou rychlost útěku. Stínka zední (*Oniscus asellus* Linnaeus, 1758) má naopak velmi plochý, nízko usazený, oválný tvar těla. Jejich nohy při útoku pevně sevrou povrch a tisknou se dolů, až se okraje hřbetních desek dotýkají povrchu. Predátor se tak velmi těžko dostane k měkkým ventrálním částem stínky. Svinky (např. *Armadillidium*) jsou zase dobře známé pro svou schopnost stočit se do kuličky, k čemuž je jejich tělo uzpůsobeno. Jejich tělo je klenuté s drážkami na tykadla (Sutton 1972). Každá z těchto reakcí je spojena s určitým typem těla neboli ekomorfologickými typy (Schmalfuss (1984). Často se o tomto chování uvažovalo v souvislosti s ochranou před ztrátami vody, je to ale také ochrana před predátory (Sutton 1972).

## 1.2 Behaviorální ekologie

### Receptory

Názory na přítomnost různých senzorů na povrchu stejnonožců nejsou konzistentní. Pomineme-li ocelli, C. J. Rees z univerzity v Yorku přišel s tím, že tykadla stínky obecné mají na svém vrcholu, konkrétně na bičíku, termoreceptory. Fungují pravděpodobně na principu změny teploty, způsobené chladivým účinkem odpařování vody během transpirace (Sutton 1972).

Receptory se naproti tomu podle Gunna (1937) nenachází na hlavě ani na zadečku. I podle Friedlandera (1964) nejsou mechanoreceptory umístěny na povrchu těla stínky, ani na tykadlech. Naopak Holdich a Lincoln (1974) uvádí, že se na povrchu stínky obecné nacházejí hmatové sensory patřící k mechanoreceptorům.

Schmalfuss (1998) ve své práci uvádí, že stejnonožci mají na svém prvním a druhém páru tykadel kromě čichových receptorů i hygromoreceptory. Stejnonožci občas využívají tykadla jako páku pro případ, že by se převrátili na záda. Pokud by bylo jedno tykadlo predátorem zničeno, tak by jeho funkci nahradilo druhé tykadlo. Shlukování stínek napomáhá k ochraně tykadel. Na přední noze mají speciální kartáčkovitá zařízení, kterými si tykadla čistí.



## **Stres**

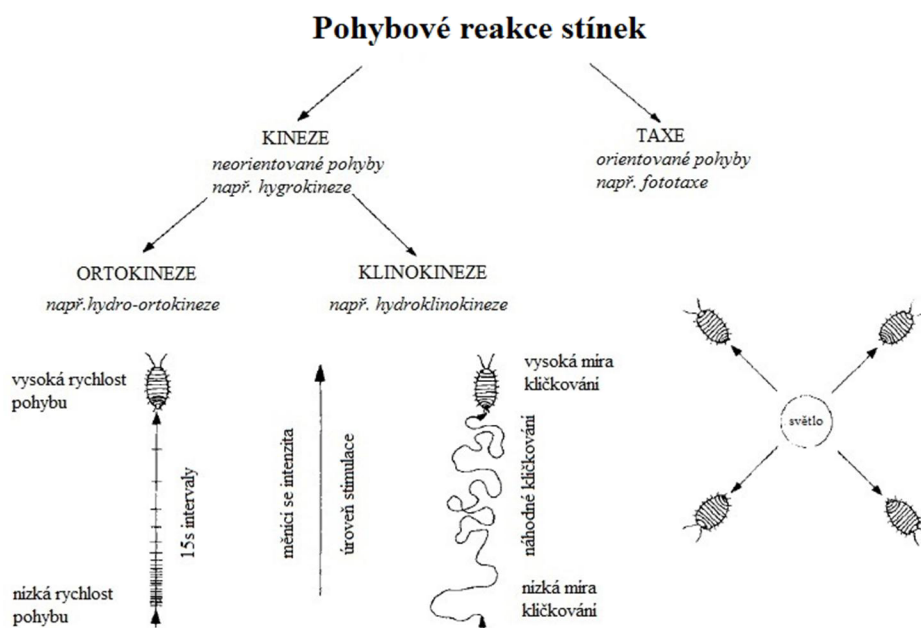
Bezobratlí reagují, stejně jako obratlovci, na stres způsobený změnami v životním prostředí, stresovou reakcí. Suchozemští stejnonožci vylučují do hemolymfy látky podobné glukokortikoidům známým u obratlovců (Elwood et al. 2009). Stres může mít vliv i na zkrácení doby mateřské péče o snůšku (Kight a Nevo 2004).

## **Reakce a chování stínek**

Stejnonožci mají spoustu strukturálních a fyziologických adaptací, které jim umožňují přežít na souši, ve vlhkých podmínkách. Na nepříznivé fyzikální podmínky reagují jednoduchými lokomočními pohyby, kterými obvykle reagují na vlhkost, teplotu, světlo, pevné předměty, chemické pachy, vítr a jiné stimuly. Chování stínek se může měnit i v souvislosti s krmením, reprodukcí, svlékáním, obranou aj. (Sutton 1972).

Odpověď stínky na podnět může být přímá, orientovaná na podnět. Např. když stínka utíká pryč ze světla. Nebo může jednoduše spočívat ve změně úrovně aktivity podle intenzity stimulu. Např. když teplota roste, tak jde stínka rychleji. Podle terminologie Frankela a Gunna se této změně úrovně aktivity říká kineze a orientované odpovědi taxie (Obr. 1). Kineze může být dále členěna na ortokinezi, neboli změnu v míře aktivity, a klinokinezi, změnu v míře kličkování (Carthy 1958).

To, jak budou stínky reagovat na konkrétní stimuly v přírodě, je ovlivněno tím, jak na sebe navzájem budou jednotlivé stimuly o různých intenzitách působit, a také na momentálním fyziologickém stavu živočicha. Stejnonožci těmito pohyby reagují na nedostatek vlhkosti, či příliš vysokou teplotu, které je mohou zabít, nebo na nedostatek úkrytů. Tyto reakce tak stejnonožce vedou do vhodných míst k jejich životu (Sutton 1972).



**Obrázek 1:** Pohybové reakce stínek (upraveno podle Sutton 1972)

## Reakce na teplotu

Stejnonožci musí na souši čelit extrémním teplotám. Na maximální a minimální teplotu, kterou jsou stejnonožci schopni snést, má vliv délka vystavení extrémní teplotě, účinky větru, druhu stejnonožce a zejména pak podmínky ve kterých jsou chováni, či ve kterých žili před vystavením extrémní teplotě (Sutton 1972; Cloudsley-Thompson 1969). Některé druhy osídlující pouště mohou podle Warburga (1965) po krátkou dobu tolerovat teploty do 42°C. Zatímco druhy obývající vlhčí místa nevydrží více než 35 °C s dolním limitem okolo 0 °C. Např. svinka obecná (*Armadillidium vulgare*, Latreille 1804) chovaná ve 30 °C snese teploty mezi půl stupněm pod nulou až 41 °C, zatímco u svinky chované při 10 °C se rozmezí teplot pohybovalo mezi -3 °C až 38,5 °C (Edney 1968). Tomuto posunu letálních teplot se říká aklimatizace (Sutton 1972).

Stejnonožci jsou schopni odolávat po krátkou dobu vyšším letálním teplotám, než by tomu bylo při dlouhé expozici a spolupůsobení nízké teploty. To se dá vysvětlit chladícím účinkem odpařující se vody, která snižuje teplotu těla stínek o několik stupňů, a vyšší rychlostí ztrát vody při vysokých teplotách. Když jsou vystaveny po delší čas vysokým teplotám, tak umírají. Stínky pobývající v prostředí s 50% relativní vlhkostí vzduchu přežijí jednu hodinu teplotu 36 °C ale celý den jen teplotu 15 °C. V prostředí

se 100% relativní vlhkostí, kdy není potřeba chladivého účinku evapotranspirace a také transpirace je menší, mohou stínky vydržet extrémní teploty po více než 24 hodin (Sutton 1972).

## **Reakce na vlhkost**

Stínky žijí v temném vlhkém prostředí, které opouští obvykle jen v noci, když venku poklesne teplota a zvýší se vlhkost vzduchu (Cloudsley-Thomson 1956). Vysušené stínky ve vlhkém prostředí zpomalují, až zastavují svůj pohyb a aktivitu. Naopak v extrémně vlhkém prostředí se stínky snaží najít méně vlhké prostředí. Např. stínka obecná je častěji vidět v noci venku, když je vlhko, než když je sucho. Stínky se totiž v tuto dobu snaží zbavit přebytečné vody (Boer 1961).

Naopak Gunn (1937) ve své laboratorní studii zjistil, že stínky se více pohybují, když jsou v suchém prostředí než ve vlhkém, kdy jejich aktivita ustává. Jsou-li stejnonožci chováni ve tmě, tak nevykazují téměř žádné reakce na vlhkost. To jim v přírodě umožňuje opustit úkryt po setmění, i když je venku nízká vlhkost (Cloudsley-Thomson 1952). Stejnonožci mohou za nízké vlhkosti vzduchu (50 %) po krátkou dobu vydržet pomocí rychlého výparu vody i poměrně vysoké teploty (Edney 1954).

## **Reakce na světlo**

Stínky jsou negativně fototaxní. Pohybují se směrem pryč od světelného zdroje. Světlo tak má významný vliv na chování stínek. Umožňuje jim to tak snáze přežívat v přírodě. Stinná místa jsou totiž většinou zároveň i vlhká. Mezi druhy jsou rozdíly v reakcích na světlo. Např. svinky, které ztrácejí vodu pomaleji než stínky, vykazují pozitivní fototaxi za vysokých teplot. Proto je můžeme často vidět i ráno za svitu slunce (Sutton 1972).

Cloudsley-Thompson (1952) zjistil, že stínky mají vrchol aktivity v noci a tento rytmus přetrvává, i když jsou chovány za konstantních světelných podmínek. Tento rytmus koreluje i s rytmem uvolňování amoniaku.

## **Reakce na chemické stimuly**

Stínky jsou citlivé na chemické výpary. Odpuzuje je pravděpodobně amoniak a oxid uhličitý a láká je pach jedinců stejného druhu (Kuenen a Nooteboom 1963). Veškeré

pachy stínek vycházejí z uropodových žláz, které zároveň slouží jako obranný prostředek proti predátorům (Sutton 1972).

Kromě uropodových žláz mají stínky ještě laterální žlázy, které leží po stranách těla, při okrajích hřbetních štítků a vylučují stejnou odpudivou látku jako uropody (Gorvett 1956). Stejnonožci si pomocí nich značkují dobré úkryty a paraziti vyhledají své oběti (Beding 1965; Sutton 1972).

## **Tigmokineze a tigmataxe**

Stejnonožci jsou nejvíce aktivní, když je jejich kontakt se substrátem minimální tj. když jsou pouze nohy v kontaktu se zemí. Jakmile se i další části těla začnou dostatečně dotýkat země, stínka zpomalí, až zastaví. Tigmokineze má na svědomí, že se stínky shromažďují ve štěrbinách mezi listy a stonky trávy nebo v opadu, kde jsou chráněny proti predátorům a vysušení. Stínky vyhodnocují ostatní stínky jako pevné předměty, což významně přispívá ke vzniku agregací (Sutton 1972).

Podle Friedlandera (1964) je pohyb stínek ovlivněn externím kontaktem. Stínky se liší svojí tigmokinetickou reakcí. Nejvíce je patrná u jedinců nejméně adaptovaných na život na souši za nízké vlhkosti. Míra tigmokineze závisí na tom, jak se jedinci dotýkají a také na hrubosti povrchu. Někdy se této reakci říká tigmataxe, ale jelikož tento pohyb není orientovaný, tak nemůže být nazýván jako taxe (Sutton 1972).

## **1.3 Agregace**

Agregace je jedním z nejvýznamnějších projevů chování stínek. Jedním z důvodů, proč k takovému chování dochází, je pravděpodobně to, že dochází k menší ztrátě vody u stínek (Sutton 1972).

Agregování je ovlivněno zejména tigmataxí, atrahováním jedinci stejného druhu, a negativní fototaxí (Devigne et al. 2011). Stejnonožci vychází z kompromisu mezi individuální preferencí a vzájemnou přitažlivostí. Stínky tak utvářejí agregace na základě silného sociálního citění (Devigne et al. (2011).

Podle Alleeho (1926) existují dva hlavní typy seskupování, a to pravé seskupování a volné seskupování. Pravé seskupování představuje stohování těl jedinců

na sebe a jejich silnou soudržnost. Zatímco volné seskupování závisí na počtu jedinců, frekvenci kontaktu a délce setkání. Vyznačuje se také určitou vzdáleností mezi jedinci a jejich krátkými interakcemi. Agregování probíhá za konstantních podmínek tak, že se jeden jedinec zastaví a další se k němu postupně přidávají. Během toho se jedinci můžou, ale nemusí dotýkat. Stínky pak střídají fáze klidu a fáze pohybu. Některé stínky, nebo dokonce všechny, se mohou v průběhu agregování pustit a pak začít znovu. Většinou na místě zůstává jádro složené z původního jedince a několika dalších. Stínky na okrajích agregací mají tendenci k mírnému pohybu směrem k jedincům uvnitř. U stínky obecné je dobře známý vliv Alleeho efektu na velikost skupiny a míru přežití (Brockett and Hassall 2005). Maximální možný efektivní počet jedinců v agregaci je 70 (Broly et al. 2012).

Agregování je z pohledu zamezení ztrát vody pro stínku výhodné. V malých skupinách dochází k velkému snížení vody na jednotlivce, zatímco ve velkých, přesahujících 50–60 jedinců, jen mírně (Broly et al. 2014).

Stejnonožci čeledí Armadillidae a Armadillidiidae relativně běžně využívají agregace jako běžnou obrannou strategii. *Armadillo officinalis*, (Duméril, 1816) může používat různé obranné strategie jako kličkování (Cividini a Montesanto 2018a), agregace (Cividini a Montesanto 2018c) a stridulace (Cividini et al. 2020a).

Stejnonožci jsou schopní podle pachu rozeznat jedince stejného druhu i jiných druhů. Pomáhá jim to v hledání úkrytu, když vysychají a mají nedostatek vody. Nebo je pach naopak nutí opustit úkryt, když mají nadbytek vody (Kuenen and Nooteboom 1963). Stejnonožce odpuzují tělní tekutiny a mrtvá těla obsahující mastné kyseliny, neboli „nekromony“. Přesněji řečeno je odpuzuje kyselina olejová a linolová a účinkuje na různé druhy stejnonožců (Yao et al. 2009).

## Ovlivnění agregování

Stínky se za sucha shlukují ve vlhkých místech, aby byly chráněny před vysycháním. Allee (1926) uvádí, že když se agregovaným stínkám skokově zvýší teplota z 10°C na 20 °C, tak se nejprve rozejdou, později se opět shlukují a těsně před smrtí se znovu rozejdou. Za pokojové teploty jsou shluklé 3 dny, než se rozejdou. Za vysoké teploty okolo 33–36 °C dochází mnohem častěji k zániku agregací. K zániku agregací může dojít i za nízkých teplot, když je podklad dostatečně vlhký. Stínky vystavené nízké

(3,5 °C) a pokojové (18 °C) teplotě utvářejí za podmínek nevhodných ke shlukování mnohem více agregací za nízkých teplot než za pokojové teploty. Zatímco když je podklad navlhčen jen místně, tak mnohem více stínek se shlukuje při pokojové teplotě, protože stínky se za nižší teploty hůře pohybují.

Účinky světla jsou závislé na vlhkosti podkladu. K agregacím dochází i za světla, pokud je ale zdroj světla odstraněn tak dochází k zániku agregací. Stínky jsou negativně fototaxní, k většímu shlukování dochází v temných podmínkách během sucha. Jedinci, co jsou na povrchu samotného shluku, jsou za působení světla nuceni se pohybovat. Ve tmě tak stejnonožci tvoří větší agregace (Allee 1926).

Stínky jsou tigmotaxní, vyhledávají vzájemný kontakt. Ve spojitosti s působením světla a vlhka tak vyhledávají vlhké podmínky. Pokud nejsou k dispozici vhodné úkryty, tak stínky vytváří agregace. Tvoří je většinou v rozích, či v různých zákoutích než ve volném prostoru. V přírodě se stínky nejčastěji agregují za horkého suchého léta a za chladné suché zimy (Allee 1926).

## **Důvody agregování**

Jedním z hlavních důvodů je, že stínky tvořící agregace ztrácejí méně vody a jsou tak mnohem méně ovlivněny vlhkostí samotného prostředí.

Dalším důvodem je snížení produkce CO<sub>2</sub>. Stínky během agregování začínají po pěti minutách v průběhu jedné hodiny snižovat míru transpirace. Po delší době opět respirují a produkují tak CO<sub>2</sub> mnohem rychleji.

Stínky tvořící agregace spotřebovávají také mnohem více kyslíku než neshlukující se jedinci. Je tomu tak pravděpodobně kvůli rozdílu ve spotřebě kyslíku v době aktivity. Shlukující se stínky průběžně odpočívají a průběžně se pohybují (Allee 1926).

## **1.4 Kličkování**

Tendenci ke kličkování vykazují různé organismy, jako jsou např. hlodavci (Deacon a Rawlins 2006), členovci (Grosslight a Harrion 1961), jednobuněčné organismy (Lepley and Rice 1952), lidské spermie, a dokonce i samotní lidé (Brugger et al. 2002; Nguyen et al. 2017).

Stejnonožci zatačí doleva či doprava v opačném směru než předtím, aniž by k tomu byli nuceni jinými vnějšími faktory (Dingle 1965). Jako hlavní důvod kličkování se jeví snaha efektivně se pohybovat ve složitém terénu, protože pravidelné střídání stran, do kterých organismy zahýbají, vede ke snižování odchylky od přímky, udržují tak jinými slovy víceméně přímý směr chůze (Hughes 1967, 1978). Pohybovat se v přírodě v přímém směru je nejlepší strategií, když organismu chybí detailnější informace o daném prostředí (Jander 1975). Tento způsob pohybu vede k větší pravděpodobnosti nalezení nevyužitého zdroje v heterogenním prostředí s nepravidelným rozmístěním kořisti (Ramey et al. 2009). Svinka obecná (*Armadillidium vulgare*, Latreile 1804) tak např. zvyšuje pravděpodobnost nalezení kvalitnější potravy (Tuck and Hassall 2004).

Nejlépe prozkoumanou skupinou, co se kličkování týče, jsou stejnonožci (Hughes 1967, 1978). Ti nejčastěji kličkují, když unikají z potencionálně nebezpečných podmínek. Podle Hughese (1967) více kličkují a také rychleji chodí jedinci drzeni v teplém prostředí než v prostředí chladném. Ke kličkování mohou vést i jiné příčiny, jako je např. dehydratace prostředí (Hughes 1967), hladovění (Hughes 1978), vibrace (Houghtaling a Kight 2006) či vystavení predátorům (Hegarty a Kight 2014). Značný vliv na kličkování má také vystavení stínek křižovatkám s možností obou směrů (Hughes 1967) a také překážkám v simulovaném prostředí (Hughes 1978). Kličkování se tak může stát indikátorem stresu. Do jaké míry stres ovlivní kličkování stejnonožců, bude záviset na tom, jak dlouho na ně bude stres působit, jestli krátkodobě, či chronicky, dlouhodobě. V návaznosti na to bude působení stresu ovlivňovat to, jak si na daný zdroj stresu zvyknou, nebo se na něj aklimatizují (Warburg 1964; Cloudsley-Thompson 1969).

Svinka obecná a stínka uhlažená (*Porcellio laevis*, Latreile 1804) se např. rychle aklimatizují na změny teploty (Refinetti 1984; Nair et al. 1989). Snižují i míru negativní chemotaxe na mravence při dlouhodobém působení, neboli se dlouhodobě přítomným mravencům přestávají vyhýbat (Castillo a Kight 2005). Velké množství predátorů mohlo vést k evoluci v morfologických znacích stejnonožců a jejich obranných strategiích. Svinka obecná stáčí své tělo do kuličky, stínka uhlažená naopak utíká a vyhledává úkryt, nebo se tiskne k podkladu (Sutton 1972). Míru kličkování ovlivňuje také nervový systém. Pokud jsou stínky zvyklé po útoku predátora utíkat, tak udělají více kliček (obratů), než svinka, alespoň tedy ze začátku, když jsou vystaveny novému

podnětu. Jakmile si oba druhy zvyknou na predátora, tak sníží míru kličkování (Castillo a Kight 2005).

Kličkování je charakterizováno dvěma typy reakcí. Může být spontánní (Richman et al. 1986), na základě environmentálních podnětů, např. u hlodavců reakce na nové bludiště (Montgomery 1952), nebo reakce švábů na změnu ve světelnosti v bludišti (Wilson and Fowler 1976). Dalším typem kličkování je kličkování způsobené vnitřní fyziologickou reakcí organismu (Hughes 1989). Kličkování vede k úniku z míst s nepříznivými podmínkami, jako je nedostatek potravy (Hughes 1978), vibrace (Houghtaling a Kight 2006), přítomnost predátorů (Carbines et al. 1992).

Kličkování je pravděpodobně způsobené vnitřními reakcemi na pohyby nohou (Beal a Webster 1971). Tomuto tématu se věnovalo hodně výzkumníků, např. Kupferman (1966), Hughes (1967, 1978, 1985, 1987, 1989, 2008), Moriyama (1999) aj.

Předpokládá se, že hlavní mechanismus střídání stran (kličkování) spočívá v informacích o předchozím odbočení, které vychází z bilaterálně asymetrických nohou při pohybu. V průběhu zatačení se nohy na vnější straně dostanou dále než nohy na vnitřní straně. Dosavadní studie nasvědčují tomu, že po dokončení zatočení mají nohy, na vnitřní straně, které byly v klidu, větší vliv na následné pohyby, než ty na vnější straně, což vede stejnonožce při další příležitosti k otočení na opačnou stranu (Hughes 1985).

Střídání stran u svinky obecné nevychází vždy z proprioceptivních (vnitřních) informací (Moriyama 1999). V bludišti mohou stínky udržovat přímý směr střídáním stran. Občas se ale po zahnutí zastaví a vrátí na křižovatku v bludišti a jdou do druhého ramene bludiště, což je přímá změna směru. Během střídání směrů, když stínky odbočují ve stejném směru, jako odbočovaly na poslední křižovatce, se může zastavit jejich dosavadní chování a mohou opět střídát směry. Stínka tak může např. poté, co dvakrát za sebou odbočí jedním směrem vlevo, couvnout a odbočit vpravo. Stínka tak dokončí střídání směrů (Watanabe a Iwata 1956).

Hughes (1985) ve své studii pozoroval, že stínky samovolně zatačely poté, co byly nuceny odbočit doleva nebo doprava. Odstranění jednoho, nebo obou tykadel podle něj nemělo vliv na kličkování stínek. Zjistil také, že když jsou v labyrintu tři po sobě jdoucí pravé či levé vynucené zatačky, které jsou pak následované zatačkou opačného směru, tak stínka poté v případě volby zopakovala poslední vynucené otočení.



Tyto výsledky tak podporují vysvětlení střídání odbočení stínek na základě asymetrického pohybu nohou, tedy nuceným zatačením.

Hegarty a Kight (2014) se ve své studii zaměřili na to, jestli může setkání s predátorem ovlivnit kličkování u stínky obecné a stínky zední. Zjistili, že když jsou vystaveny krátkodobému působení dravých mravenců, zvyšuje se u nich míra kličkování. Mnohem více se ale u obou druhů zvýšila míra kličkování, když byly vystaveny dlouhodobému nepřímému působení mravenců.

Moriyama et al. (2015) ve své studii zkoumal chování 36 stínek vystavených 130 pokusům v bludišti. Chtěli zjistit, zda jsou změny ve směru chůze náhodné, nebo je používají k opravě otáčení. Zjistili, že následné změny ve směru chůze (tj. opravy „špatného“ odbočení) byly častější, když stínky zahýbaly stejným směrem, než když pravidelně střídaly strany. Stínky tak skutečně podle všeho mají vnitřní mechanismus řídicí systematické kličkování.

Anselme (2013) ve své práci zaměřené na citlivost stínek vůči struktuře povrchu zjistil, že stínky vystavené novému, neznámému povrchu toho více ušly, déle se pohybovaly a vykazovaly větší rychlost chůze v porovnání s chováním v prostředí, které už znaly.

## 1.5 Vibrace

Podle Verhoeffa (1908) je svinka *Armadillo officinalis* schopná produkovat vibrace neboli stridulovat. Zachytil je u jedinců chycených na Sicílii a chovaných v umělých podmínkách (Cividini a Montesanto 2020b). Stridulují obě pohlaví (Taiti et al. 1998). Vibrace vytvářejí všechny druhy patřící do rodu *Armadillo* (Schmalfuss 1996).

Stridulační aparát *A. officinalis* se skládá z hřebenu umístěného na čtvrtém a pátém páru nohou. Ten je tvořen 60 polokruhovými deskami umístěnými kolmo ke středové ose propodu. Hřeben překrývá střední linie tergální části a zvyšuje jeho vysunutí a dohromady utváří tzv. trsátko. Povrch, o který by mělo trsátko drhnout, by měla tvořit vnitřní strana epimery, pátého a šestého, možná i sedmého pereonitu (Caruso a Costa 1976).

Cividini a Montesanto (2018a) ve své práci zjistili, že *A. officinalis* je oproti svince obecné velmi citlivá na vibrace. Takové vibrace mohou vznikat právě při stridulaci, která by tak umožňovala těmto hluchým svinkám komunikovat.

Komunikace mezi živočichy je vždy dynamický systém mezi jedincem, který vysílá (transmituje) signál, a mezi jedincem, který signál přijímá (interpretuje) a na základě něho upravuje chování (Markl 1983). Vysílaný signál může být vizuálního, chemického, dotykového, akustického či vibračního charakteru. Efektivní komunikace je důležitá pro specifické procesy, jako jsou námluvy, rodičovská péče, kompetice, skupinová koordinace, a pro obranu a přežití (Hill 2009). Například všekazi *Cryptotermes secundus* (Hill, 1925) dokáží rozlišit vibrace vydávané jedinci z vlastního termitiště od kompetitujících silnějších a početnějších termitů *Coptotermes acinaciformis* (Froggatt, 1898), kteří s nimi žijí na jednom stromě. Vyhnou se tak potencionálně smrtelnému střetu (Evans et al. 2009).

Povrch, kterým se mohou šířit vibrace, může být různý. Vibrace můžou procházet např. skrz zemi, povrch vody, pavučinu, přes list, či plášte (Hill 2009). To jak budou např. členovci vnímat vibrace, závisí na druhu substrátu, přes který vibrace procházejí a na hluku v pozadí (Mortimer 2017). Nejednotnost substrátu, či mezery mezi jednotlivými substráty nelimitují zcela přenášené vibrace ani nemusejí omezovat jejich rozsah (Eriksson et al. 2011). S tím, jak vibrace procházejí skrz podklad, tak dochází na základě vlastností substrátu a typu vln k tření, tlumení, zkreslení a filtrování (Mortimer 2017). Z tohoto důvodu nejsou vibrace přenášené substrátem čisté tóny (tóny se sinusoidní vlnovou délkou a jedinečnou frekvencí), ale obsahují složité oscilační vzorce s mnoha frekvencemi tj. úzkopásmové a širokopásmové frekvence (Mortimer 2017).

Predátoři jsou schopní vnímat svou kořist skrze substrát pomocí vibrací, což stálo za vývojem morfologických a behaviorálních adaptací zvyšujících efektivitu a úspěšnost zachycení takovýchto vibrací. Podobně se vyvíjela schopnost kořisti detekovat vibrace produkované predátory (Hill 2019).

Cividini a Montesanto (2018a) ve své práci zkoumali vliv vibrací na kličkování stejnonožců. Vystavili dospělé jedince *A. officinalis* a svinky obecné uměle vytvořeným vibracím, které vzájemně porovnali a zjistili, že *A. officinalis* jsou citlivější k působení vibrací. Ve spojitosti s tím se zvyšuje i míra kličkování, v porovnání se svinkou obecnou. Schopnost vnímat a reagovat na substrátem přenášené vibrace, ve spojitosti s kličkováním, se s věkem zvyšuje (Cividini a Montesanto 2018b). Živočichové pravděpodobně interpretují druhově specifické a nespecifické stridulace nesené substrátem jako zdroj potencionálního nebezpečí (Cividini et al. 2020a)

*Armadillo officinalis* je pravděpodobně díky své schopnosti stridulovat schopná oproti jiným nestridulujícím druhům lépe vnímat a využívat vibrace přenášené substrátem. Využívají toho pravděpodobně k obranným účelům (odposlechu) a vnitrodruhové a mezidruhové komunikaci. Produkce zvuků během volvace může být brána jako sekundární forma obrany založená na akustickém varování a používaná *A. officinalis* k tomu, aby se vyhnula kontaktu s predátorem. Nespecifické vibrace přenášené substrátem tak mohou dávat *A. officinalis* větší schopnost předvídat nebezpečí a nepříznivé podmínky a dávat jim tak větší šanci na přežití (Cividini et al. 2020a).

Cividini a Montesanto (2018c) zkoumali také vliv vibrací na míru agregování u *A. officinalis* a svinky obecné. Vymezili tři zóny s rozdílnou intenzitou vibrací a po 120 minutách zaznamenali výsledek. V souladu s jejich předchozí prací (Cividini a Montesanto 2018a) zjistili, že *A. officinalis* významně reagovala na vibrace a vyhýbala se zónám s vyšší vibrační intenzitou. Schopnost tvořit velké agregace u nich byla snížena, pravděpodobně vlivem snížené schopnosti najít ostatní jedince. Oproti vzorku jedinců nevystaveným vibracím tvořili velké množství malých agregací.

*Armadillo officinalis* jsou možná schopné rozlišit kvalitativně a kvantitativně mezi vibracemi pocházejícími od agregujících jedinců stejného druhu a mezi vibracemi z prostředí. Nespecifické, substrátem přenášené vibrace by tak mohly mít dvojí roli. Mohly by sloužit jako poplach a jako volání k agregacím (Cividini et al. 2020a).

Jako hlavní příčina agregování se jeví reakce na sucho a s ním vzpjatou ztrátu vody vysycháním, neboli reakce na environmentální stres (Allee 1926). O agregačním chování toho dosud není moc známo. Cividiny a Montesanto (2018c) ve své práci zjistili, že jeden z dalších vlivů na agregační chování *A. officinalis* představují, na rozdíl od situace u svinky obecné, vibrace. Není však známo nic o vztahu vibrací a agregačního chování jiných druhů suchozemských stejnonožců.

## 2 Cíle práce

Tato práce je zaměřena na výzkum chování stínky obecné (*Porcellio scaber*) a stínky ojiněné (*Porcellionides pruinosus*), konkrétně na behaviorální odpověď stínek, na stresující faktor v podobě vyšší teploty a vibrací. Jako ukazatel, zda jsou stínky stresovány vyšší teplotou, vibrujícím podkladem a jejich kombinací, je sledováno jejich chování v labyrintu a také jejich agregační chování.

Prvním cílem této práce je ověřit pomocí míry kličkování v labyrintu (T-bludišti), zda je vyšší teplota, vibrující podklad a jejich kombinace pro stínky stresující.

Druhým cílem této práce je zjistit, jak agreguje stínka obecná a stínka ojiněná při uvedených potenciálních stresorech a odvodit z toho, zda může být změna agregačního chování ukazatelem míry stresu stínek.

## **3 Metodika**

### **3.1 Sběr a chov stínek**

Stínky obecné jsem nasbíral na soukromé zahradě v Bučovicích a přechovával je v několika plastových boxech. Stínky ojiněné mi byly pro účely tohoto experimentu poskytnuty vedoucím mé diplomové práce, doc. RNDr. Mgr. Ivanem H. Tufem, Ph.D., z jeho vlastních zdrojů, které jsem přechovával v jednom plastovém boxu.

Každý plastový box měl rozměr zhruba (17 cm × 17 cm × 8 cm), byl vylitý tenkou vrstvou šedé sádry (1–2 cm) a byl opatřen papírovým platem od vajíček. Plastový box se stínkami byl naopak o něco vyšší a byla v něm vrstva zeminy, na které byl kompost. Každý den byla pohmatem kontrolována dostatečná vlhkost uvnitř krabiček a podle potřeby byly stínky přikrmovány spadaným listím ze zahrady, převážně z jableň. Stínky byly chovány v temnu za dostatečné vlhkosti. Všechny plastové krabičky byly přikryté kartonem.

### **3.2 Experiment**

Výzkum byl koncipován tak, že obě stínky, jak stínka obecná, tak stínka ojiněná, byly vystaveny dvěma stresujícím faktorům. Prvním faktorem byla vyšší teplota (27–31 °C) a nižší teplota (18–24 °C) jako kontrola. Druhým faktorem byly vibrace a jako kontrola stínky nevystavené vibracím. Výzkum probíhal od začátku srpna do října roku 2020, v různou denní dobu podle požadovaného rozpětí teplot.

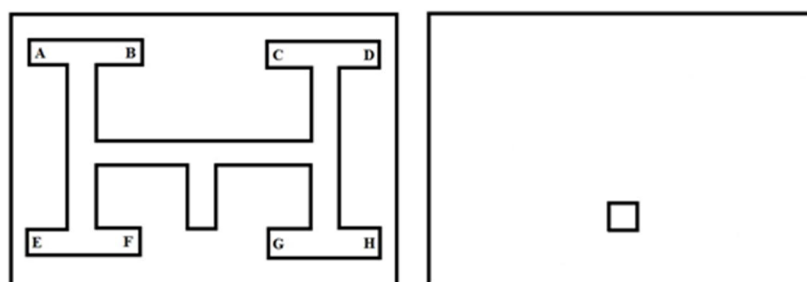
Před každým provedeným experimentem byly stínky vystaveny minimálně na dvě hodiny stresujícímu faktoru nebo jejich kombinaci. Pro experimenty, kdy byly stínky vystaveny nižší a vyšší teplotě, bylo hledáno vhodné prostředí s ideální teplotou, a to jak ve venkovním, tak ve vnitřním prostoru. Velká část experimentů s nižší teplotou se odehrála ve venkovním prostoru. Ve vnitřních prostorech byly experimenty prováděny za umělého světla ze zářivek. Ve venkovním prostoru probíhaly experimenty za přirozeného světla.

K testování reakcí stínek na nesespecifické vibrace byly použity dva reproduktory o výkonu 5 W, které byly z každé strany zapřeny železnými kvádry. Na reproduktorech byla pro účely natáčení agregování stínek položená velká deska z dřevotřísky tak, aby se

na ni vešly zároveň 4 plastové boxy. Pro účely testování kličkování byla naopak použita menší deska z překližky. Na reproduktorech byla vyznačena ideální poloha malé překližkové desky s největším přenosem vibrací. Pod reproduktory byla umístěna dřevěná deska tak, aby se s celým aparátem dalo lépe manipulovat. Vibrace byly simulovány uměle vytvořenou nahrávkou o různých tónech a frekvencích tak, aby co nejvíce stresovaly stínky. Použitá nahrávka byla stejná jako nahrávka nespécifických vibrací, kterou ve svých experimentech použili Cividini a Montesanto (2018a,b,c). Ta byla nahrána na MP3 přehrávač připojený k reproduktorům. Při přehrávání nahrávky byla hlasitost MP3 přehrávače i reproduktorů nastavena na maximální hodnotu. Vibrace byly měřeny mobilním telefonem s osciloskopem, pomocí aplikace VibSensor a jemu podobných aplikací. Efektivní hodnota (RMS) vibrací během minutového měření byla u velké dřevotřískové desky X: (0,01); Y: (0,018); Z: (0,013)  $\text{m/s}^2$  a u malé desky z překližky X: (0,03); Y: (0,04); Z: (0,055)  $\text{m/s}^2$ .

## Kličkování

K testování kličkování stínek byl použit plastový T-labyrint (dále labyrint) o rozměrech  $15 \times 11$  cm, skládající se ze dvou částí. Ze spodní části se samostatným labyrintem a vrchní, krycí části, uvnitř které byl malý otvor, jímž se dovnitř vpouštěly testované stínky (obr. 2 a 3).



Obrázek 2: Nákres T-labyrintu (© R. Hladký 2021)

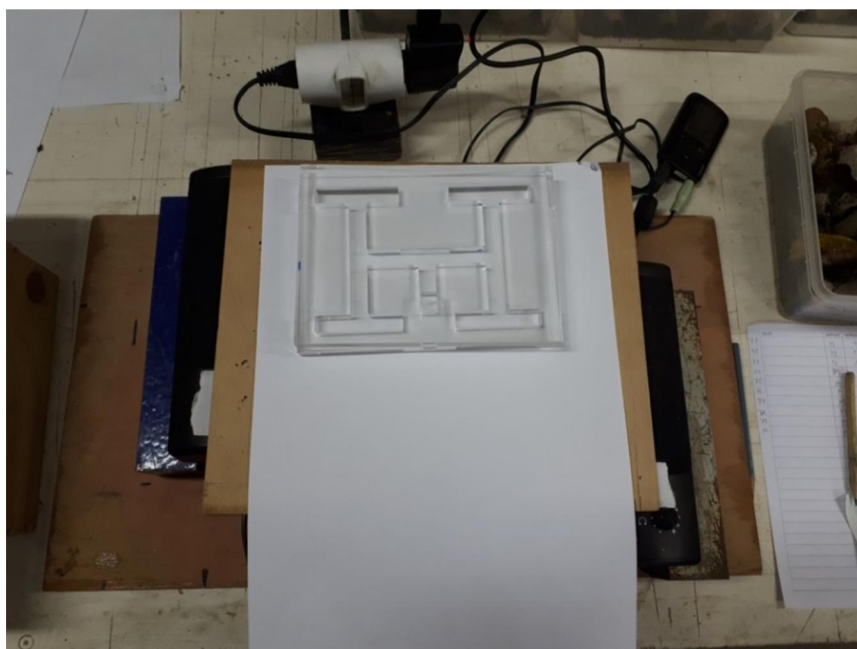
Stínky byly postupně vpouštěny pomocí entomologické pinzety do labyrintu a bylo zaznamenáváno, kam odbočují, a veškeré jejich korekce odbočení, které provedly, např. doleva – L, doprava – P, otočka – O ( $90^\circ$  a  $180^\circ$ ). Zaznamenával se také čas dosažení jednoho ze čtyř konců labyrintu (A, B, C, D, E, F, G, H). K tomuto účelu byly použity stopky v mobilním telefonu. Pokud stínka do 3 min nevystartovala, měření bylo ukončeno. Každá stínka byla také pomocí kousku milimetrového papíru měřena. Velikost těla stínek obecných byla 9–14 mm a stínek ojněných 3–8 mm. Plastový

labyrint byl vždy podložen bílým papírem o velikosti A4 tak, aby bylo zamezeno tomu, že by stínky sledovaly stopu po předchozí stínce. Jedna strana papíru stačila na 3 měření. Stínky byly po proběhnutí labyrintu dávány zvlášť, aby bylo zamezeno tomu, že jedna stínka bude procházet labyrintem dvakrát.

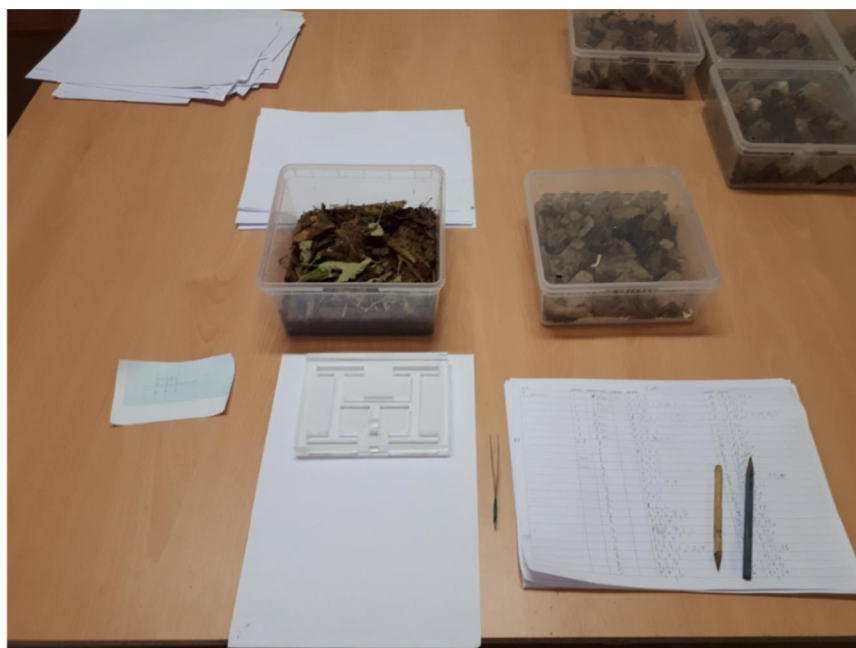
Během probíhání labyrintem byly stínky vystaveny jak vyšší, tak nižší teplotě za působení, či absence vibrací (obr. 4 a 5). Vždy bylo otestováno 60 a více stínek na zásah. Po ukončení každé části experimentu, kdy byly stínky vystaveny konkrétnímu zásahu, byly stínky navraceny zpět do chovných plastových boxů.



**Obrázek 3:** Stínka ojíněná (*P. prunosus*) v T-labyrintu (© R. Hladký 2021)



**Obrázek 4:** Testování stínek v T-labyrintu za působení vibrací (© R. Hladký 2021)

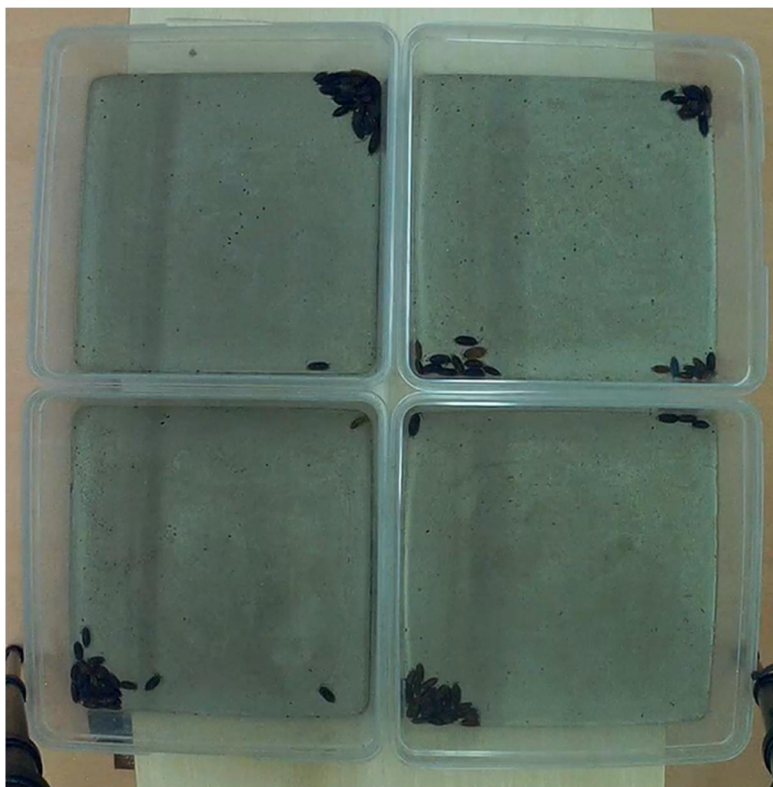


**Obrázek 5:** Testování stínek v T-labyrintu bez působení vibrací (© R. Hladký 2021)

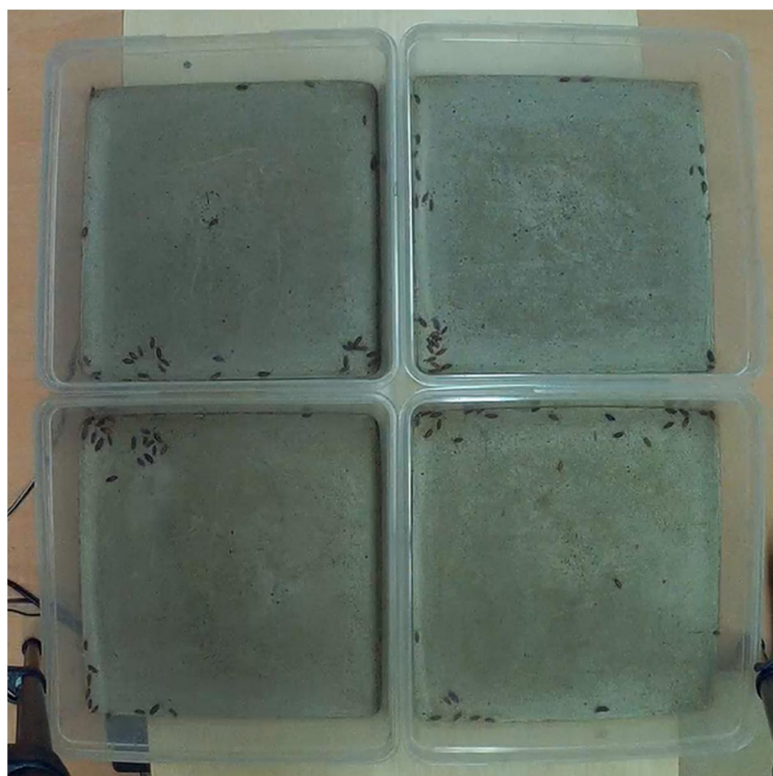
## **Agregace**

Stínky byly natáčeny po dobu dvou hodin. Před každým natáčením byla sádra uvnitř každého boxu důkladně navlhčena, aby stínkám po celou dobu natáčení poskytovala dostatek vlhkosti. Pomocí kelímků od jogurtů s uřezanými dny byly umístěním do plastových boxů vytvořeny takové jakoby „ohrádky“, do kterých byly nasypány stínky tak, aby pak mohly být vypuštěny současně. Z tohoto důvodu bylo vždy 120 stínek předem roztríděno po 30 jedincích do kelímků od jogurtů, aby mohly být jednoduše a rychle nasypány do již zmíněných „ohrádek“ a mohlo začít natáčení. Na jeden zásah byla provedena tři opakování. Po natáčení byly stínky navraceny zpět do chovných boxů. K natáčení byla použita malá outdoorová kamera značky Niceboy umístěná na stativu (obr. 8). Po celou dobu natáčení byla připojena do el. sítě. Natáčeny byly současně 4 boxy. Kameru se stativem bylo potřeba před každým natáčením nastavit tak, aby byl na výsledném záznamu dobře vidět veškerý prostor uvnitř plastových boxů, včetně koutů.





**Obrázek 6:** Agregace stínky obecné (*P. scaber*) za vyšší teploty a vibrací po 50. minutách natáčení (© R. Hladký 2021)



**Obrázek 7:** Agregace stínky ojíněné (*P. pruinus*) za nižší teploty a vibrací po 110. minutách natáčení (© R. Hladký 2021)



**Obrázek 8:** Pořizování videozáznamu dynamiky agregace stínek (© R. Hladký 2021)

### 3.3 Zpracování dat

Z videí s agregováním stínek byly vyexportovány snímky po deseti minutách (celkem 12 snímků) a postupně byl z každého snímku určen počet stínek, které se dotýkají (min. 2 stínky), čili je u nich patrná tigmataxe.

Pro zjednodušení statistického vyhodnocení dat byla pro výpočet míry kličkování přidělena jednotlivým dosaženým cílům určitá hodnota podle toho, jak moc kličkovaly. Dosažení cíle A a D znamenalo systematické kličkování a mělo hodnotu 1. Když stínka dosáhla cíle F a G, tak to bylo považováno za nekličkování a byla takovému měření přiřazena hodnota 3. Když stínky začaly kličkovat, ale kličkování už nedokončily, tak byla takovému měření přidělena hodnota 1,6 (konec B a C) a hodnota 2,3 byla přiřazena cílům E a H, což znamenalo, že stínky začaly kličkovat až později. Přítomnost vibrací a vysoké teploty byla kódována číslem 1 a absence vibrací a vysoké teploty číslem 0.

Veškeré výsledky byly přepsány v MS Excel do tabulek a byly vyhodnoceny pomocí jednocestné ANOVY s hladinou významnosti  $\alpha = 0,05$ . K vyhodnocení závislosti míry kličkování a rychlosti proběhnutí byl použit Pearsonův korelační test.

## 4 Výsledky

### 4.1 Kličkování

Při tomto experimentu byly vyhodnocovány tři behaviorální charakteristiky pohybu v labyrintu. První z nich byla míra bloumání, což je převrácená hodnota míry kličkování. To znamená, že jedinec, který systematicky kličkoval, měl nejnižší hodnotu míry bloumání, naproti tomu bloumající jedinec kličkoval nejméně (konce labyrintu F a G). Druhou hodnocenou veličinou byl čas strávený proběhnutím labyrintu, který se měřil od vpuštění jedince do dosáhnutí některého konce. Třetí veličinou byla míra korekce kličkování, tzn. počet návratů v labyrintu a změny odbočky. Labyrintem dohromady proběhlo 280 stínek obecných a 301 stínek ojiněných.

#### Stínka obecná

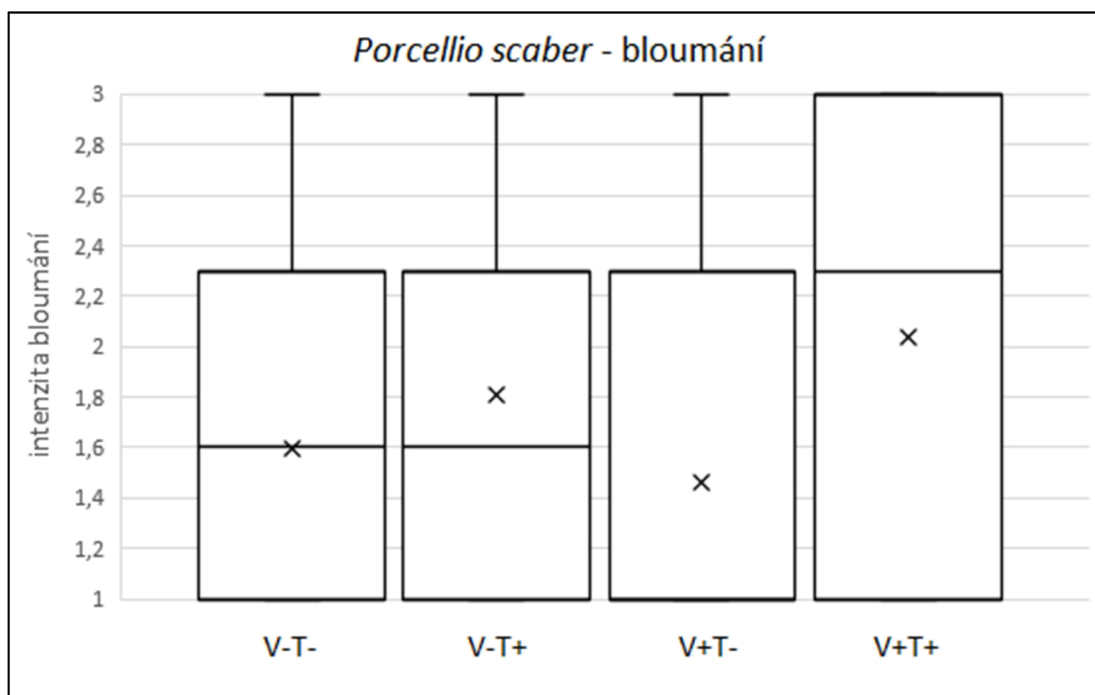
Vliv vibrací jako stresoru na míru bloumání nebyl signifikantní ( $F = 0,09$ ;  $p = 0,761$ ), průměrná míra bloumání při vibracích byla 1,74 a bez vibrací 1,71. Na čas proběhnutí labyrintu neměly vibrace signifikantní vliv ( $F = 1,45$ ;  $p = 0,229$ ), i když na vibrující podložce proběhly stínky labyrint za 38 s a v kontrolní skupině nevystavené vibracím za 45 s. Vliv vibrací jako stresoru na korekci zahýbání byl neprůkazný ( $F = 0,20$ ;  $p = 0,657$ ), průměrný počet oprav při vibracích byl 0,87 a bez vibrací 0,77.

Vliv vyšší teploty na míru bloumání byl průkazný ( $F = 21,84$ ;  $p < 0,001$ ), průměrná míra bloumání za vyšší teploty byla 1,92 a za nižší teploty 1,52. Stínky za vyšší teploty méně systematicky kličkovaly. Na čas proběhnutí labyrintu měla vyšší teplota také průkazný vliv ( $F = 30,65$ ;  $p < 0,001$ ), za vyšší teploty proběhly stínky labyrint průměrně za 58 s a za nižší teploty za 25 s. Za vyšší teploty tak probíhaly stínky labyrintem déle. Vliv teploty na korekci zahýbání byl průkazný ( $F = 25,56$ ;  $p < 0,001$ ), průměrný počet oprav za vysoké teploty byl 1,33 a za nízké teploty 0,30. Stínky se tak za vyšší teploty více opravovaly.

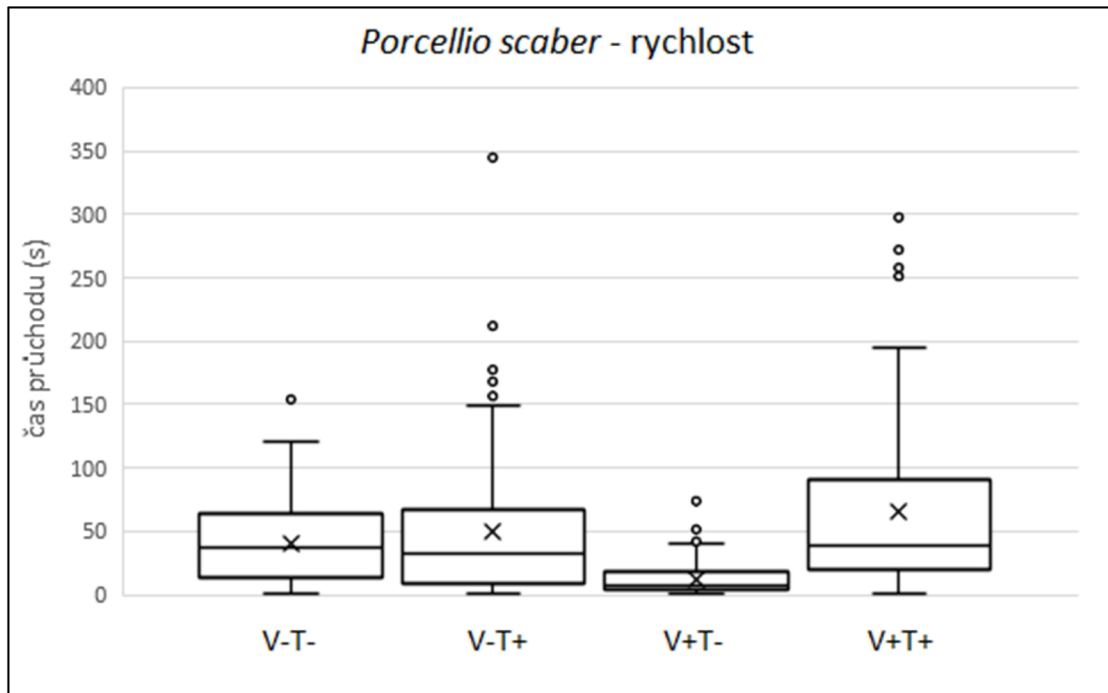
Mezi intenzitou kličkování (tj. pravděpodobností doběhnutí do jednoho z konců značících systematické kličkování, jako A a D) a rychlostí proběhnutí labyrintu byla středně silná závislost ( $R = 0,32$ ). Když stínka běžela pomalu, tak byla větší

pravděpodobnost, že doběhla do jednoho z nesprávných konců, značících nesystematické kličkování.

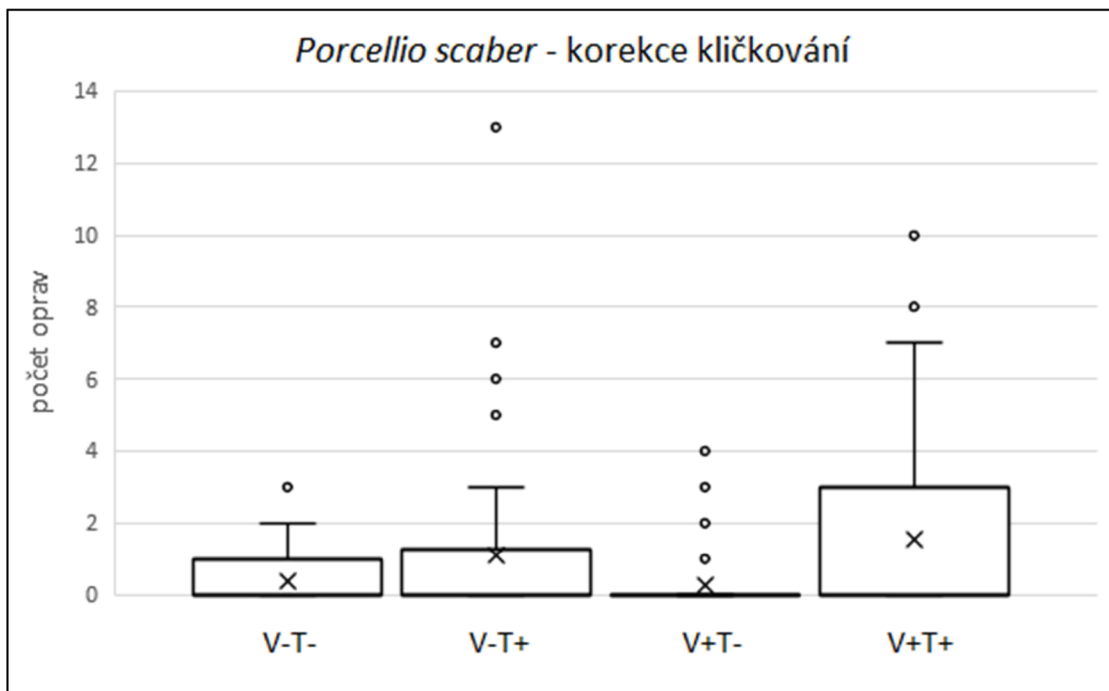
Vliv kombinace vyšší teploty a vibrací na míru bloumání byl průkazný ( $F = 8,99$ ;  $p < 0,001$ ; obr. 9). Nejvyšší průměrná míra bloumání byla za vyšší teploty a vibrací (2,04) a nejmenší za nižší teploty a vibrací (1,47). Vliv kombinace vyšší teploty a vibrací na čas proběhnutí labyrintu byl průkazný ( $F = 15,80$ ;  $p < 0,001$ ; obr. 10). Nejrychleji labyrintem procházely za nižší teploty a působení vibrací a nejpomaleji za vyšší teploty a působení vibrací (66 s). Vibrace tak stínky zrychlovaly a vyšší teplota je naopak zpomalovala. Vliv kombinace vyšší teploty a vibrací na korekci zahýbání byl průkazný ( $F = 9,38$ ;  $p < 0,001$ ; obr. 11). Průměrně nejvíce se stínky opravovaly za vyšší teploty a působení vibrací (1,55 oprav) a nejméně za nižší teploty a působení vibrací (0,24 oprav). Vibrace tak snižovaly opravy zahýbání a vyšší teplota je naopak zvyšovala.



**Obrázek 9: Způsob průchodu labyrintu stínkou obecnou.** Pozn.: (V-) bez vibrací; (V+) s vibracemi; (T-) nižší teplota; (T+) vyšší teplota. Krabicový graf znázorňující horní a dolní kvartil, průměr (křížek), medián (horizontální čára uvnitř „krabice“), směrodatnou odchylku („vousy“)



**Obrázek 10: Rychlost proběhnutí labyrintu stínkou obecnou.** Pozn.: (V-) bez vibrací; (V+) s vibracemi; (T-) nižší teplota; (T+) vyšší teplota. Krabicový graf znázorňující horní a dolní kvartil, průměr (křížek), medián (horizontální čára uvnitř „krabice“), směrodatnou odchylku („vousy“) a odlehlé hodnoty (tečky).



**Obrázek 11: Míra změny odbočování v labyrintu stínkou obecnou.** Pozn.: (V-) bez vibrací; (V+) s vibracemi; (T-) nižší teplota; (T+) vyšší teplota. Krabicový graf znázorňující horní a dolní kvartil, průměr (křížek), medián (horizontální čára uvnitř „krabice“), směrodatnou odchylku („vousy“) a odlehlé hodnoty (tečky).

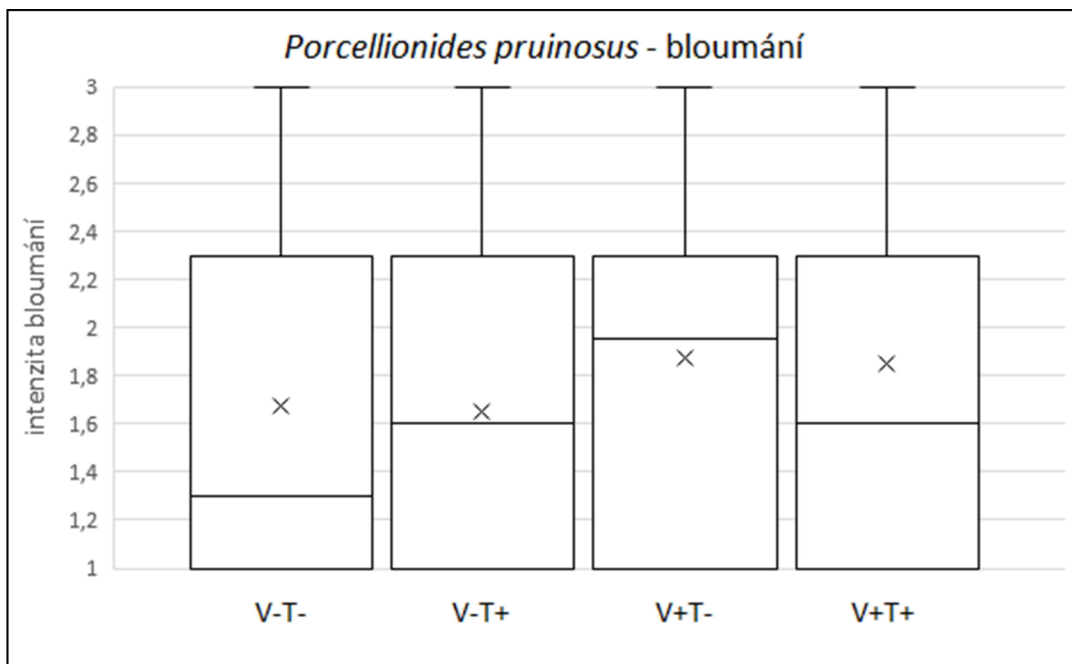
## **Stínka ojíněná**

Vliv vibrací na míru bloumání byl průkazný ( $F = 5,01$ ;  $p = 0,026$ ), průměrná míra bloumání byla při vibracích 1,86 a bez vibrací 1,67. Stínky tak systematictěji kličkovaly, když substrát nevíbroval. Vliv vibrací na čas potřebný k proběhnutí labyrintu byl neprůkazný ( $F = 0,03$ ;  $p = 0,862$ ). Průměrný čas potřebný k proběhnutí labyrintu byl při vibracích 37 s a bez vibrací 38 s. Vliv vibrací na korekci kličkování byl také neprůkazný ( $F = 2,67$ ;  $p = 0,103$ ), průměrný počet oprav při vibracích byl 1,13 a bez vibrací 0,74.

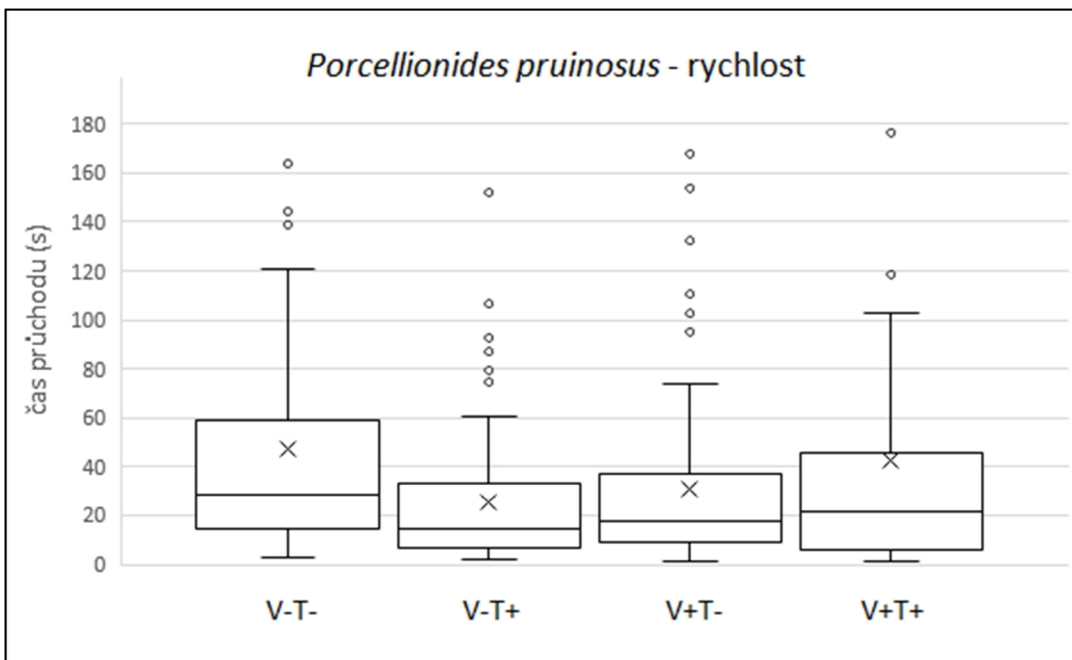
Vliv vyšší teploty na míru bloumání byl neprůkazný ( $F = 0,02$ ;  $p = 0,891$ ). Průměrná míra bloumání byla za vyšší teploty 1,76 a při nižší teplotě 1,77. Na čas potřebný k proběhnutí labyrintu neměla vysoká teplota také žádný průkazný vliv ( $F = 0,79$ ;  $p = 0,375$ ), průměrný čas potřebný k proběhnutí labyrintu byl za vyšší teploty 35 s a za nízké teploty 40 s. Vliv vyšší teploty na míru korekce kličkování byl průkazný ( $F = 4,44$ ;  $p = 0,036$ ). Průměrný počet oprav za vyšší teploty byl 1,2 a za nižší teploty 0,7. Stínky tak při vyšší teplotě prokazatelně opravovaly svou cestu.

Mezi intenzitou kličkování (tj. pravděpodobností doběhnutí do jednoho z konců značících systematické kličkování, jako A a D) a rychlostí proběhnutí labyrintu byla minimální závislost ( $R = 0,06$ ).

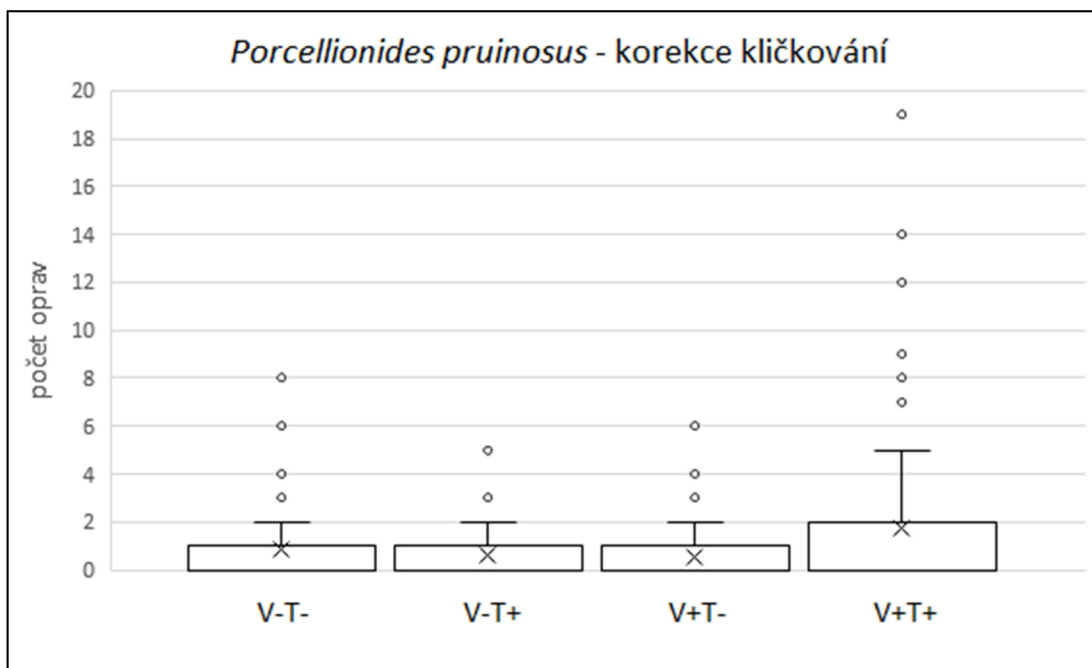
Vliv kombinace vyšší teploty a vibrací na míru bloumání stínky ojíněné nebyl průkazný ( $F = 1,69$ ;  $p = 0,170$ ; obr. 12). Nejvíce stínky bloumaly za nižší teploty a působení vibrací (1,87) a nejméně za vyšší teploty a bez působení vibrací (1,65). Vliv kombinace vyšší teploty a vibrací na čas potřebný k proběhnutí labyrintu byl průkazný ( $F = 3,34$ ;  $p = 0,020$ ; obr. 13). Nejrychleji stínky probíhaly labyrintem za nižší teploty a bez působení vibrací (47 s) a nejpomaleji za vyšší teploty a bez působení vibrací (25 s). Stínky tak běhaly za působení vibrací a vyšší teploty rychleji. Na korekci kličkování měla kombinace vibrací a vyšší teploty průkazný vliv ( $F = 5,38$ ;  $p = 0,001$ ; obr. 14). Nejvíce se stínky opravovaly za vyšší teploty a vibrací (1,71) a nejméně za nižší teploty a působení vibrací (0,54).



**Obrázek 12: Způsob průchodu labyrintu stínkou ojíněnou.** Pozn.: (V-) bez vibrací; (V+) s vibracemi; (T-) nižší teplota; (T+) vyšší teplota. Krabicový graf znázorňující horní a dolní kvartil, průměr (křížek), medián (horizontální čára uvnitř „krabice“), směrodatnou odchylku („vousy“).



**Obrázek 13: Rychlost proběhnutí labyrintu stínkou ojíněnou.** Pozn.: (V-) bez vibrací; (V+) s vibracemi; (T-) nižší teplota; (T+) vyšší teplota. Krabicový graf znázorňující horní a dolní kvartil, průměr (křížek), medián (horizontální čára uvnitř „krabice“), směrodatnou odchylku („vousy“) a odlehle hodnoty (tečky).



Obrázek 14: Míra změny odbočování v labyrintu stínkou ojíněnou. Pozn.: (V-) bez vibrací; (V+) s vibracemi; (T-) nižší teplota; (T+) vyšší teplota. Krabicový graf znázorňující horní a dolní kvartil, průměr (křížek), medián (horizontální čára uvnitř „krabice“), směrodatnou odchylku („vousy“) a odlehlé hodnoty (tečky).

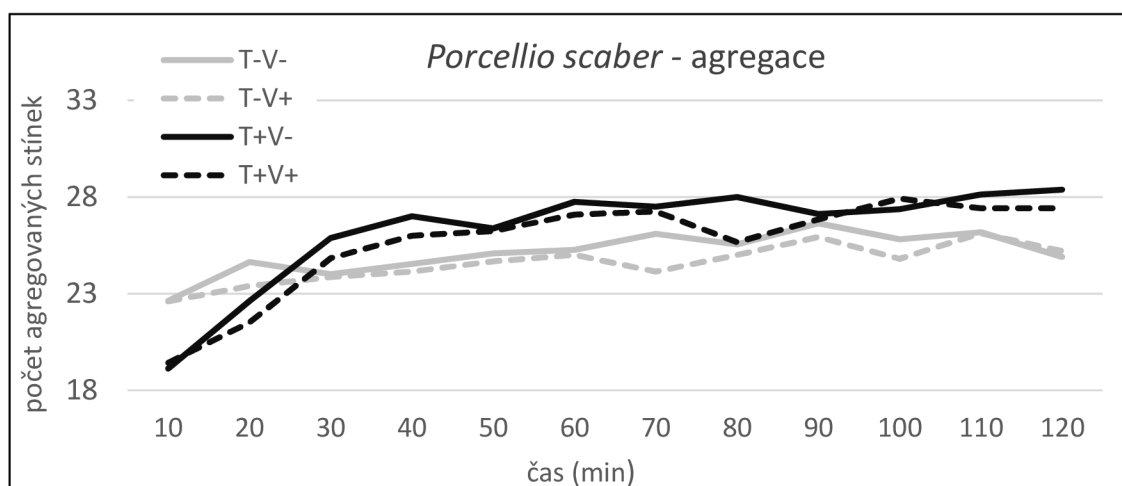
## 4.2 Agregace

Agregace byly vyhodnocovány v průběhu dvou hodin pozorování v desetiminutových intervalech. Prezentovány jsou průměrné dynamiky agregací u všech čtyř variant pozorování. Celkem bylo analyzováno 46 dynamik agregací (tj. boxů) stínky obecné a 49 dynamik agregací stínky ojíněné.

### Stínka obecná

U stínky obecné byl prokázán významný rozdíl v dynamice agregací při působení vibrací ( $F = 5,71$ ;  $p = 0,003$ ). Na grafu můžeme vidět, že stínky vykazovaly, s ohledem na teplotu, rozdílnou dynamiku agregace. Při nižší teplotě bylo agregováno cca 23 až 26 jedinců (z celkových 30) po celé dvě hodiny pozorování, ale při vyšší teplotě byly zpočátku agregace menší (20 jedinců) a během půlhodiny narostly a ustálily se na počtu cca 25 až 28 jedinců (obr. 15). Agregace na vibrujícím podkladu tak byly obvykle o trochu menší než agregace na stabilním podkladu.

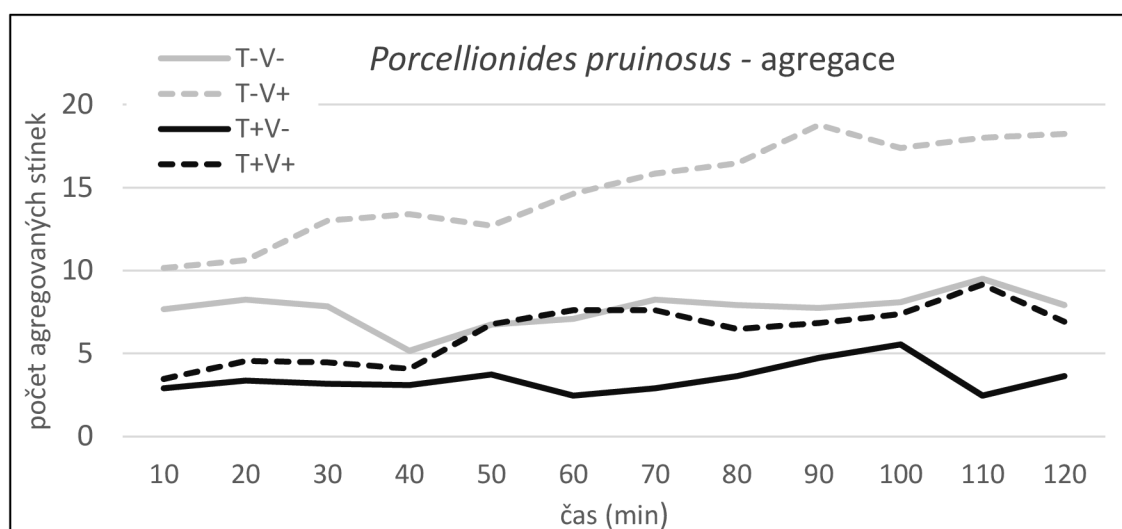




**Obrázek 15: Dynamika agregací stínky obecné.** Pozn.: (V-) bez vibrací; (V+) s vibracemi; (T-) nižší teplota; (T+) vyšší teplota.

## Stínka ojíněná

U stínky ojíněné byla velikost i dynamika agregace signifikantně ovlivněna vibracemi a vyšší teplotou ( $F = 83,52$ ;  $p < 0,001$ ). Nejvíce se agregovaly stínky za nižší teploty a působení vibrací (po hodině byla v agregaci polovina z celkových 30 jedinců a ostatní se postupně přidávali) a nejméně při vyšší teplotě a bez působení vibrací. U všech variant lze vidět mírný nárůst počtu agregovaných stínek v čase (obr. 16), i když obvykle nereagovala ani třetina celkového počtu jedinců. Na grafu můžeme vidět, že stínky se agregovaly a zase rozcházely při delších časových intervalech.



**Obrázek 16: Dynamika agregací stínky ojíněné.** Pozn.: (V-) bez vibrací; (V+) s vibracemi; (T-) nižší teplota; (T+) vyšší teplota.

## 5 Diskuse

Tato práce je zaměřena na výzkum chování stínky obecné a stínky ojiněné, konkrétně na behaviorální odpověď stínek na stresující faktor v podobě vyšší teploty a vibrací. Uspořádal jsem pro to dva druhy experimentů, ve kterých jsem jako ukazatel stresu sledoval chování stínek v labyrintu a jejich agregační chování, za působení vyšší teploty, vibrací a jejich kombinace. Cílem této práce bylo pomocí míry kličkování v labyrintu zjistit, zda je vyšší teplota, vibrující podklad a jejich kombinace pro stínky stresující. Druhým cílem této práce bylo zjistit, jak se za uvedených, potencionálně stresujících faktorů agregují stínky a zda může být změna agregačního chování ukazatelem míry stresu stínek.

### 5.1 Kličkování

#### Vibrace

Z výsledků experimentů vyplynulo, že vliv vibrací na míru kličkování stínky obecné byl neprůkazný, zatímco u stínky ojiněné měly vibrace na míru kličkování významný vliv, ale opačný. Stínky ojiněné kličkovaly systematictěji, když substrát nevibroval. Hughes (1967, 1978) ve svých pracích uvádí, že jedním důvodem proč stínky kličkují, je snaha udržovat přímý směr v heterogenním prostředí a pomáhá jim tak hledat potravu či partnery aj. Stínky tak pravděpodobně reagovaly systematickým kličkováním na nové nepoznané prostředí labyrintu, tak jako hlodavci ve studii Montgomeryho (1952).

Na čas proběhnutí labyrintu stínkou obecnou a stínkou ojiněnou neměly vibrace také žádný vliv. To je pravděpodobně způsobeno tím, že stínka ojiněná ani stínka obecná nemají žádný stridulační a sluchový orgán, kterým by vibrace zachycovaly, tak jako je tomu u druhu *Armadillo officinalis*, který je pravděpodobně schopný vibrace vytvářet a přijímat (Cividini a Montesanto 2018a). Na druhou stranu, přítomnost mechanoreceptorů, které umožňují stínkám vnímat vibrace substrátu, je dobře doložena (Zimmerman a Kight 2016), ale monotónní vibrace zřejmě nepřipomínají blížícího predátora.

Na korekci kličkování stínky obecné a stínky ojiněné neměly vibrace také žádný vliv. Stínky tak neměly tendenci opravovat směr zahýbání za působení vibrací. Moriyama et al. (2016), kteří testovali stínky za pokojové teploty, ve své studii uvádějí,

že přibližně čtvrtina z testovaných stínek opravovala svůj pohyb. Vibrace tak podle všeho nepředstavují pro stínky stresující faktor. Houghtaling a Kight. (2006) uvádí, že stínky nevystavené vibracím, pocházející z přírodní krajiny, oproti stínkám vystavovaným vibracím z městského prostředí, vykazují větší reaktivitu při vystavení vibracím než stínky z městského prostředí. To znamená, že stínky zvyšují míru kličkování, když jsou náhle vystaveny vibracím, ale zároveň je i snižují, když jsou vibracím vystaveny po delší dobu. Na neprůkazný vliv vibrací by tak mohlo mít vliv to, že stínky byly před každým experimentem po dobu dvou hodin vystaveny vibracím. Stínky si tak mohly na vibrace přivyknout a v průběhu experimentu již nevykazovat významnou reakci. Samostatné působení vibrací tak nemělo na stínky žádný vliv.

Stejnonožci jsou, co se týče produkce a příjmu vibrací dosud, málo prozkoumanou skupinou, zvláště oproti některým druhům hmyzu (Michelsen et al. 1982), např. termitům (Evans et al. 2009), švábům (Wilson a Fowler 1976) či pavoukům (Baurecht a Barth 1993).

## **Teplota**

Vliv vyšší teploty jako stresujícího faktoru se významně projevil na míře kličkování stínky obecné, která za vyšší teploty méně systematicky kličkovala, jinými slovy více bloumala. Naproti tomu u stínky ojiněné byl vliv vyšší teploty na míru bloumání neprůkazný. V souvislosti s tím uvádí Cloudsley-Thompson (1956), že vyšší teplota představuje pro stínky stresující faktor, který má vliv zejména na ztrátu vody jejich postupným vysycháním a tím i na jejich zvýšený pohyb. Vliv vyšší teploty prokázal ve své studii i Warburg (1964), který zjistil, že stínka zední a svinka obecná kličkovaly více za působení vyšších teplot. Stínky ojiněné naopak žijí v kompostu a stozích slámy (Frankenberger 1959) a jsou tak zvyklé na vyšší teploty, kterými kompost prochází během intenzivní mikrobiální dekompozice (Hejátková et al. 2007).

Alikhan (1968) ve své studii uvádí, že teplotní optimum stínky ojiněné se pohybuje mezi 24,2 °C až 28,5 °C. Naproti tomu teplotní optimum stínky obecné je 21 °C (Antol et al. 2019), vyšší teplota by tak měla být pro stínky obecné stresující.

U stínky obecné byl vliv teploty na čas proběhnutí průkazný. Za vyšší teploty procházely déle labyrintem, což neodpovídá výsledkům Warburga (1964) a Schulera et al. (2011), kteří uvádí, že za zvýšené teploty běhá stínka obecná rychleji. U stínky ojiněné se nepodařilo prokázat významný vliv teploty na čas proběhnutí labyrintem, což

také odpovídá výsledkům Warburga (1964), který zjistil, že *Venezillo* vykazuje za vyšší teploty nižší rychlost, což by měla být adaptace na xerické prostředí.

Na korekci kličkování stínky obecné a stínky ojiněné měla vyšší teplota průkazný vliv. Za vyšší teploty se obě stínky více opravovaly. Cloudsley-Thomson (1956) ve své studii uvádí, že stínky za vysoké teploty ztrácejí více vody, a tak rychleji běhají, aby našly vhodný úkryt. Hughes (1967) uvádí, že kličkování může být způsobeno i snahou utéct pryč od nepříznivých podmínek. Moryiama et al. (2016) ve své studii zjistili, že se za pokojové teploty opravovala zhruba čtvrtina z celkového počtu testovaných stínek.

Stínky obecné při vyšší teplotě běhaly pomaleji a méně systematicky kličkovaly. To mohlo být způsobeno i únavou, jelikož byly vyšší teplotě vystaveny dvě hodiny před vlastními experimenty. Tomu odpovídá i signifikantně vyšší míra korekce zahýbání, která by měla být dokladem snahy o systematictější kličkování. Podobně Rafinetti (1984) a Nair et al. (1989) uvádějí, že svinka obecná a stínka uhlazená, *Porcellio laevis* (Latreille, 1804), se rychle aklimatizují na zvýšenou teplotu, to ale nemusí být případ stínky obecné.

Naproti tomu vyšší teplota, podle všeho, nepředstavuje pro stínky ojiněné stresující faktor. Na jejich nereagování na vyšší teplotu mohlo mít vliv to, že stínky ojiněné žijí, jak uvádí Frankenberger (1959), v kompostech a ve stozích slámy, které bývají hrubozrnné, s velkým množstvím dutin. Je tak pravděpodobné, že stínky v něm mohou být vystavované větším výkyvům teplot než stínky obecné, žijící pod kameny a dřevem (Frankenberger 1959). S tím souvisí zjištění Ferreira et al. (2016), kteří uvádějí, že stínky ojiněné jsou stresovány až za teploty 30 °C, zatímco za teploty nižší než 20 °C nevykazují žádnou reaktivitu. Na druhou stranu, Cloudsley-Thompson (1969) ve své studii uvádí, že stínky ojiněné jsou schopny se na vyšší teploty rychleji aklimatizovat.

## **Vliv kombinace vibrací a teploty**

Vibrace spolu s vyšší teplotou mají významný vliv na míru bloumání stínky obecné. Vibrace zvyšovaly míru kličkování, zatímco vyšší teplota ji zhoršovala, což neodpovídá výsledkům experimentu Cividini et al. (2020a), jejichž svinky obecné bez stridulačního aparátu méně kličkovaly na vibrujícím podkladu. Také se to liší od tvrzení Warburga (1968), který říká, že stínka zední a svinka obecná kličkují více za vyšší teploty než za nižší. Na stínku ojiněnou ale neměla kombinace teploty a vibrací žádný vliv. To

pravděpodobně opět souvisí s tím, že stínky ojíněné žijí převážně v kompostu a stozích slámy (Frankenberger 1959) a jsou tak pravděpodobně zvyklé na vyšší teploty (Hejátková et al. 2007). Stínky by pak nemusely vykazovat takovou reaktivitu na teplotu jako stínky obecné. Nereagování na vibrace by pak mohlo naopak souviset se zjištěním Cividini a Montesanta (2020a), podle kterých jedinci, kteří nejsou schopni stridulovat, nevykazují takovou reaktivitu na vibrace jako *A. officinalis*, která tuto schopnost má.

Na rychlost proběhnutí labyrintu stínkou obecnou měla kombinace vyšší teploty a vibrační vliv. Když na stínku působily vibrace, tak rychleji procházela labyrintem. To neodpovídá výsledkům Houthling a Kighta (2006), kteří zjistili, že stínky pocházející z městské krajiny vystavené vibračním nekličkují tolik, co stínky z přírodní krajiny. Navíc to neodpovídá ani výsledkům Cividini a Montesanta (2020a), dle nichž druhy nemající stridulační aparát, jako je svinka obecná, vykazují menší reakci na vibraci. Na druhou stranu působení vyšší teploty ji ale zpomalovalo, což odpovídá zjištěním Warburga (1964), u xerického druhu *Venezillio*, jež je za vyšších teplot pomalejší, na rozdíl od stínky zední a svinky obecné. Na stínku ojíněnou měla teplota a vibrace také signifikantní vliv. Stínka ojíněná probíhala labyrintem rychleji, což opět souvisí se zjištěním Warburga (1964). To má pravděpodobně spojitost s možnou ztrátou vody a jejím zvýšeným pohybem v souvislosti s hygoreakcí, jak uvádí Cloudsley-Thomson (1956).

Vliv teploty a vibrací na korekci zahýbání stínky obecné a stínky ojíněné byl průkazný. Vibrace snižovaly korekci zahýbání a vyšší teplota ji naopak zvyšovala. Dle toho je pravděpodobné, že jako stresový faktor v těchto kombinacích působila spíše vyšší teplota, protože funkcí korekce zahýbání je zvýšení míry kličkování (Moriyama et al. 2016).

## **5.2 Agregace**

### **Stínka obecná**

Stínka obecná vykazovala významný rozdíl v dynamice agregování za působení vibrací. Za nižší teploty se agregovalo zhruba 23 až 26 jedinců, jejichž počet se po dobu dvou hodin již moc neměnil, zatímco za vyšší teploty, během půl hodiny, výrazně vzrostl počet agregovaných stínek na přibližnou hodnotu 28 jedinců a pak se ustálil. To

pravděpodobně souvisí s tím, že optimální preferovaná teplota pro stínky je 21 °C (Antal et al. 2019) a za nízké teploty nedochází tak rychle ke ztrátám vody jako za vysoké teploty (Cloudsley-Thomson 1956). Allee (1926) zjistil, že stínky za vysoké teploty rychleji ztrácejí vodu a snaží se tak vytvořit agregace, aby ztrátám zabránily. Stínky se také v pravidelných intervalech shlukovaly a zase rozcházely. Vliv na to mělo zřejmě světlo, které na ně působilo během agregování. Allee (1926) ve své studii také zjistil, že stínky, které byly během agregování ve svrchní vrstvě nahlučených jedinců, se častěji z důvodu rychlejší ztráty vody odpojovaly od skupiny a hledaly vhodnější místo. Dynamika agregování za nízké teploty a působení vibrací a nepůsobení vibrací byla více méně shodná. Stínky za nízké teploty a působení vibrací méně agregovaly, než když na ně vibrace nepůsobily.

Největší rozdíl v počtu agregovaných jedinců nastal v 70. a 100. minutě, za nižší a vyšší teploty a současného působení vibrací, a dále v 60. 70. a 80. minutě za nižší a vyšší teploty při nepůsobení vibrací. Za vyšší teploty docházelo v těchto bodech k většímu agregování a za nižší teploty k rozcházení. To odpovídá výsledkům Alleho (1926), který říká, že stínky utvářejí agregace za vysoké teploty.

Za působení vyšší teploty byla dynamika agregování naopak větší. Jednotlivé křivky se od sebe lišily. Stínky se mnohem častěji a ve větším počtu shlukovaly, když na ně vibrace nepůsobily, než když vibracím byly vystaveny, tedy stejně tak jako za nižší teploty. Ke stejnému výsledku přišli i Cividini a Montesanto (2018c), kteří testovali za pokojové teploty (20 °C) vliv vibrací na *A. officinalis*. Stínky nevystavené vibracím začaly po hodině agregovat a po dvou hodinách utvářely až na pár jedinců jednu stabilní agregaci, zatímco *A. officinalis* vystavené vibracím vykazovaly ještě 30 min po začátku velkou disperzi a po dvou hodinách utvářely několik malých agregací.

Cividini a Montesanto (2018c) ve své studii vyslovili myšlenku, že by stínky mohly vytvářet při agregování třením různých částí těla o sebe zvuk, který by mohl lákat další jedince k agregování, tedy za předpokladu, že by stínky měly nějaký sluchový orgán, tak jako např. včela medonosná kraňská (*Apis mellifera carnica*, Pollman 1879) na nohou (Sandeman et al. 2006). Za tohoto předpokladu by působení uměle vytvořených vibrací o různých frekvencích mohlo narušit či nějakým způsobem zabránit přenosu takovýchto informací a mohlo by vést k menšímu agregování než za nepůsobení vibrací. Nic takového však dosud nebylo nikým prokázáno.

## Stínka ojíněná

Agregování stínky ojíněné bylo významně ovlivněno vibracemi a vyšší teplotou. Nejvíce se stínky agregovaly za nižší teploty a působení vibrací, kdy byla po hodině agregována asi polovina jedinců, což odpovídá výsledkům Cividini a Montesanta (2018c), u *A. officinalis* vystaveného vibracím, který se teprve po hodině začal shlukovat a po dvou hodinách vytvořil několik menších shluků. U všech variant bylo možné spatřit jen mírný nárůst v počtu agregujících se jedinců. Což pravděpodobně souvisí se zjištěním Alleeho (1926), který ve své studii uvádí, že stínky utváří dva typy agregací, a to pravé seskupování, které je patrné u stínky obecné (Obr. 6), a volné seskupování, které je patrné u stínky ojíněné (viz. Obr. 7) a které je závislé na jejich vzájemném kontaktu a interakcích. Stínky tak pravděpodobně se vzrůstajícím časem měly větší pravděpodobnost, že se setkají a vytvoří tak agregaci.

Stínky za vyšší teploty méně agregovaly, oproti nižší teplotě, což odpovídá zjištění Alleeho (1926), jenž zjistil, že stínky se více shlukují za nízké teploty. Vysoká teplota tak pro ně nepředstavovala stresující faktor. To je pravděpodobně způsobeno tím, že stínka ojíněná je středozevní druh (Gregory 2009) žijící v severnějších oblastech ve stozích slámy a kompostech (Frankenberger 1959), ve kterých je vlivem procesů zrání vyšší teplota (Hejátková et al. 2007). Agregování stínek ojíněných bylo opět za působení vibrací o něco větší. Dynamika agregování byla přibližně u všech stejná, až na 110. minutu natáčení, kdy byla dynamika nejrozdílnější. Stínky se za vyšší teploty a bez působení vibrací shlukovaly nejméně, v porovnání s působením vysoké teploty a vibrací a působením nízké teploty bez vibrací. Je to odlišné od agregování stínky obecné, která se agregovala za vyšší teploty. Souviset to bude pravděpodobně s tím, že stínka ojíněná je díky svému původu zvyklá na vyšší teploty, proto netvoří v tomto bodu agregace. U stínky obecné je tomu přesně naopak. Allee (1926) zjistil, že když jsou stínky chované při 10 °C vystaveny 20 °C, tak se první rozejdou, pak shluknou a nakonec se rozejdou a vzápětí umírají. Na průběžné shlukování a rozcházení tak má pravděpodobně vliv vnitřní obsah vody v těle stínek (Allee 1926).

## 5.3 Vliv míry stresu na agregační chování

Snahou tohoto výzkumu bylo zjistit, jestli vibrace podkladu, vyšší teplota a jejich kombinace představují pro stínku obecnou a stínku ojíněnou stresující faktor, a ověřit pomocí změny intenzity kličkování, zda uvedený faktor ovlivňuje agregační chování stínek.

### Stínka obecná

Stínka obecná nebyla stresována vibracemi, jelikož na ně signifikantně nereagovala změnou míry bloumání, rychlostí probíhání labyrintu, ani změnou korekce odbočování. To mohlo souviset s tím, že stínky obecné byly nasbírány v městském prostředí, ve kterém představuje silniční a železniční doprava trvalý zdroj mikrovibrací substrátu, na něž jsou stínky zvyklé (Houtlingh a Kight 2006).

Vyšší teplota pro stínky stres představovala, ale pravděpodobně vlivem předchozí aklimatizace (Cloudsley-Thompson 1969) stínek došlo k jejich únavě. Stínky labyrintem procházely při vyšší teplotě pomaleji, a i když se více opravovaly, tak méně intenzivně kličkovaly. Jednalo se tak spíše o bloudění. Odpovídá tomu i jejich agregační chování při vyšší teplotě. Oproti kontrole se zpočátku agregovaly méně, respektive vytvářely nestabilní agregace. Po půl hodině už ale byly agregace stabilní a trochu větší než u kontrolních stínek. Agregační chování tak může do jisté míry ukazovat míru stresu stínek obecných.

### Stínka ojíněná

Pro stínku ojíněnou nebyly vibrace a vyšší teplota pravděpodobně příliš stresující. Na vibrujícím podkladu kličkovaly méně systematicky a při vysoké teplotě se pouze více opravovaly. Jedním z důvodů mohlo opět být, že stínky pocházely z města a byly tak odolné vůči mikrovibracím. Největší vliv ale asi mělo to, že se stínky běžně vyskytují v kompostech (Frankenberger 1959), ve kterých jsou vystavovány vyšším teplotám během intenzivního mikrobiálního rozkladu (Hejátková et al. 2007). Stínka ojíněná nevytváří pravé stabilní agregace (Allee 1926), vyskytuje se zřejmě v místech, která jsou pro ni příhodnější. Souvislost mezi mírou stresu a agregačním chováním se tak u stínky ojíněné nepodařila prokázat.



## 6 Závěr

Provedl jsem dva typy experimentů, při kterých jsem sledoval chování stínky obecné (*Porcellio scaber*) a stínky ojíněné (*Porcellionides pruinosus*) v labyrintu, jako ukazateli míry stresu vibrací podkladu a zvýšené teploty pro stínky. Sledoval jsem také jejich agregační chování, taktéž za působení vyšší teploty a vibrací. Prvním cílem této práce bylo zjistit pomocí míry kličkování v labyrintu, jestli vyšší teplota, vibrující podklad a jejich kombinace představují pro stínky stresující faktor. Druhým cílem této práce bylo zjistit, jak se agregují uvedené stínky za působení vyšší teploty, vibrací a zda může být změna agregačního chování ukazatelem míry stresu stínek.

Podářilo se mi zjistit, že pro stínku obecnou a stínku ojíněnou nepředstavují vibrace stresující faktor. Vyšší teplota a kombinace vyšší teploty a vibrací představovaly stresující faktor pouze pro stínku obecnou. Stínku ojíněnou vyšší teplota nestresovala, což pravděpodobně souvisí s tím, že se vyskytují v kompostech, ve kterých je teplota často vlivem intenzivní mikrobiální dekompozice zvýšená.

Dynamika agregování stínky obecné byla ovlivněna vyšší teplotou. Stínky obecné za vysoké teploty zpočátku agregovaly méně než kontrolní skupina, ale po určité době agregovaly naopak více. Agregační chování stínky obecné tak ukazuje míru stresu, ale jeho interpretace je poměrně složitá. U stínky ojíněné se nepodařilo potvrdit, že by je vibrace či teplota stresovaly, není tak možné porovnat agregační chování s jejich mírou stresu.

Tyto výsledky naznačují, že faktory, které byly v některých studiích použity jako stresory pro konkrétní druhy, nelze automaticky využívat pro jiné druhy suchozemských stejnonožců. Bylo by proto vhodné se v dalším výzkumu zaměřit na to, jak moc stresující jsou různé druhy teplot pro různé druhy stejnonožců. Vzhledem ke schopnosti stínek aklimatizovat se na vibrace substrátu, je budoucí využití vibrací v experimentálních studiích velmi problematické.

## 7 Literatura

- Allee W. C. (1926): Studies in animal aggregations: Causes and effects of bunching in land isopods. *J. Exp. Zool.* 45: 255–277.
- Alikhan M. A. (1968): The behaviour of *Metoponorthus pruinus* (Brandt) (Porcellionide, Peracarida) in relation to humidity. *Current Science.* 37(3): 78–79.
- Andreson J. M., Ineson P. (1983): Interactions between soil arthropods and microbial populations in carbon, nitrogen and mineral nutrient fluxes from decomposing leaf litter. In: *Nitrogen as an Ecological Factor* (J. Lee, S. McNeill, Eds.). Oxford, Blackwell. pp. 413–432.
- Anselme P. (2013): Sensitivity to tactile novelty in the terrestrial isopod, *Porcellio scaber*. *Behavioural Processes.* 92: 52–59.
- Antol A., Rojek W., Singh S., Piekarski D. Czarnoleski M. (2019): Hypoxia causes woodlice (*Porcellio scaber*) to select temperatures and impairs their thermal performance and heat tolerance. *PLoS ONE.* 14 (8): e0220647.
- Baurecht D., Barth F. G. (1993): Vibratory communication in spiders. II. Representation of parameters contained in synthetic male courtship signal by female vibration receptor. *Journal of Comparative physiology A.* 309–319.
- Beal I. L., Webster, D. M. (1971): The relevance of leg-movement cues to turn alternation in woodlice (*Porcellio scaber*). *Anim. Behav.* 19: 353–356.
- Bedding R. A. (1965): Parasitism of British terrestrial Isopod by Diptera. Ph. D. Thesis, Imperial College of London. London. 233 pp.
- Boer P. J. D. (1961): The ecological significance of activity patterns in woodlouse *Porcellio scaber* Latr. (Isopoda). *Arch. Neerl. Zool.* 14(3): 283–409.
- Brockett B., Hassall M., (2005): The existence of an Allee effect in populations of *Porcellio scaber* (Isopoda: oniscidea). *Eur. J. Soil. Biol.* 41. 123–127.
- Broly P., Mullier R., Deneubourg J. L., Devigne C. (2012): Aggregation in woodlice: Social interaction and density effects. *ZooKeys*, 176: 133–144.
- Broly P., Deville P. and Maillet S. (2013): The origin of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). *Evol. Ecol.* 27: 461–476.

- Broly P., Devigne L., Deneubourg J. L., Devigne C. (2014). Effects of group size on aggregation against desiccation in woodlice (Isopoda: Oniscidea). *Physiological Entomology*. 39: 165–171.
- Brugger P., Macas E., Ihlemann J. (2002): Do sperm cells remember? *Behav. Brain Res.* 136: 325–328.
- Carbines G. D., Dennis R. M., Jackson R. R. (1992): Increased turn alternation by woodlice (*Porcellio scaber*) in response to a predatory spider, *Dysdera crocata*. *Inter. Journ. Compa. Psychol.* 5: 138–144.
- Carefoot T. H. (1984): Studies on the nutrition of the supralittoral isopod *Ligia pallasii* using chemically defined artificial diets: assessment of vitamin, carbohydrate, fatty acid, cholesterol and mineral requirements. *Comp. Biochem. Physiol.* 79A: 655–665.
- Carthy J. D. (1958): An introduction to the behavior of invertebrates. Allen & Unwin. London. XI. 380 pp.
- Caruso D., Costa G., (1976): L' apparato stridulatore e l' emissione di suoni in *Armadillo officinalis* Duméril (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). *Animalia* 3. 17–27. In: Cividini S., Montesanto G. (2020): Biotremology in arthropods. *Learning & Behavior* 48(3): 281-300.
- Castilla A. M., Vanhooydonck B., Catenazzi A. (2008): Feeding behaviour of the Columbrete lizard *Podarcis atrata* in relation to Isopoda (Crustaceae) species: *Ligia italica* and *Armadillo officinalis*. *Belgian Journal of Zoology*. 138 (2): 146-148.
- 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. *Inv. Reprod. Dev.* 47: 183–190.
- Cividini S., Montesanto G. (2018a). Changes in turn alternation pattern in response to substrate-borne vibrations in terrestrial isopods. *Behavioral Processes*, 146: 27–33.

- Cividini S., Montesanto G. (2018b). Differences in the pattern of turn alternation between juveniles and adults of *Armadillo officinalis* Dumèril, 1816 (Isopoda, Oniscidea) in response to substrate-borne vibrations. *Acta Ethologica*. 21(2): 59–68.
- Cividini S., Montesanto G. (2018c). Aggregative behavior and intraspecific communication mediated by substrate-borne vibrations in terrestrial arthropods: An exploratory study in two species of woodlice. *Behavioural Processes*. 157: 422–430.
- Cividini S., Sfenthourakis S., Montesanto G. (2020a). Are terrestrial isopods able to use stridulation and vibrational communication as forms of intra and interspecific signaling and defense strategies as insects do? A preliminary study in *Armadillo officinalis*. *The Science of Nature*. (2020). 107: 4.
- Cividini S., Montesanto G. (2020b): Biotremology in arthropods. *Learning & Behavior* 48(3): 281-300.
- Cloudsley-Thompson J. L. (1952): Diurnal rhythms in woodlice. *J. Exp. Biol.* 29: 295–303.
- Cloudsley-Thompson J. L. (1956): Studies in diurnal Rhythms: VII. Humidity Responses and Nocturnal Activity in Woodlice (Isopoda). *J. Exp. Biol.* 33 (3): 576–582.
- Cloudsley-Thompson J. L. (1969): Acclimation, water and temperature relations of the woodlice *Metoponorthus pruinus* and *Periscyphis jannonei* in the Sudan. *J. Zool. Lond.* 158: 267-276.
- Deacon R., Rawlins J. (2006): T-maze alternation in the rodent. *Nat Protoc.* 1: 7–12.
- 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.
- Dingle H. (1965): Turn alternation by bugs on causeways as delayed comensatory response and the effects of varying visual inputs and length of straight path. *Animal Behaviour*. 13 (1): 171-177.
- Edney E. B. (1954): Woodlice and the land habitat. *Biol. Rev.* 29: 185–219.

- Edney E. B. (1951): The evaporation of water from woodlice and millipede *Glomeris*.  
J. Exp. Biol. 28: 210–225.
- Edney E. B. (1968): Transition from water to land in Isopod Crustaceans. Am. Zool. 8:  
309–326.
- Elwood, R. W., Barr, S., & Patterson, L. (2009). Pain and stress in crustaceans? Applied  
Animal Behaviour Science, 118, 128–136.
- Evans T. A., Inta R., Lai J. C. S., Prueger S., Foo N. W., Fu E. W., Lenz M. (2009):  
Termites eavesdrop to avoid competitors. Proceedings of the Royal Society B,  
Biological Sciences, 276: 4035–4041.
- Ferreira N. G. C., Morgado R. G., Amaro A., Muchado A. L. (2016): The effects of  
temperature, soil moisture and UV radiation on biomarkers and energy reserves of  
the isopod *Porcellionides pruinosus*. Applied Soil Ecology. 107: 224–236.
- Flasarová M. (1997): Suchozemští stejnonožci v lidských obydlích v České republice.  
Zpravodaj sdružení DDD. Praha. 6(4): 118–124.
- Frankenberger Z. (1959): Stejnonožci suchozemští – Oniscoidea. Fauna ČSR. NČSAV,  
Praha. 14. 212 pp.
- Friedlander C. P. (1965): Aggregation in *Oniscus asellus*. Linn. Anim. Behav. 13: 342-  
346.
- Gorvett H. (1956): Tegumental glands and terrestrial life in woodlice. P. Zool. Soc.  
Lond. 126: 291–314.
- Gorvett H., Tylor J. C. (1960): A further note on tegumental glands in woodlice. Proc.  
Zool. Soc. Lond. 133: 653–655.
- Gregory S. (2009): Woodlice and waterlice (Isopoda-Oniscidea & Asellota) in Britain  
and Ireland. Centre for Ecology & Hydrology. 164 pp.
- Grosslight J. H., Harrison P. C. (1961): Variability of response in a determined turning  
sequence in the meal worm (*Tenebrio molitor*): an experimental test of alternative  
hypotheses. Anim. Behav. 9: 100–103.
- Gunn D. (1937): The humidity reactions of the woodlouse, *Porcellio scaber* (Latreille).  
J. Exp. Biol. 14: 178–186.

- Hartenstein R. (1968): Nitrogen metabolism in the terrestrial isopod. *Oniscus asellus*. *Am. Zool.* 8: 507–5019.
- 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. (1985): Adaptive significance of coprophagous behaviour in the terrestrial isopod *Porcellio scaber*. *Pedobiologia.* 28: 169–175.
- Hegarty G. K., Kight S. L. (2014): Do predator cues influence turn alternation behavior in terrestrial isopods *Porcellio laevis* Latreille and *Armadillidium vulgare* Latreille. Montclair State University. Elsevier. *Behavioural Processes.* 106: 168–171.
- Hejátková K., Dvorská I., Jalovecký J., Kohoutek A, Kollárová M., Mičánková K., Plíva P., Valentová L., Vorlíček Z. (2007): Kompostování přebytečné trávy. Metodická pomůcka. Ministerstvo zemědělství. REZO. Náměšť nad Oslavou. 76 pp. [online].[cit. 22. 7. 2021]. Dostupné z: [http://eagri.cz/public/web/file/26930/Kompostovani\\_prebytecne\\_travni\\_biomasy.pdf](http://eagri.cz/public/web/file/26930/Kompostovani_prebytecne_travni_biomasy.pdf)
- Hill P. S. M. (2009): How do animals use substrate-borne vibrations as an information source? *Naturwissenschaften.* 96: 1355–1371.
- Hill P. S. M. (2019): Biotremology: We fight for food. *Current Biology.* 29: R209–R212.
- Holdich D. M., Lincoln R. J. (1974): An investigation of the surface of the cuticle and associated sensory structures of the terrestrial isopod, *Porcellio scaber*. *Journal of Zoology.* 172: 469–482.
- 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.
- Hornung E. (2011): Evolutionary adaptation of oniscidean isopods to terrestrial life: structure, physiology and behavior. *Terr. Arthropod. Rev.* 4: 95–130.
- Houghtaling K., Kight S. L. (2006): Turn alternation in response to substrate vibration by terrestrial isopods, *Porcellio laevis* (Isopoda: Oniscidea) from rural and urban habitats in New Jersey, U.S.A. *Entomological News,* 117(2): 149–154.
- Hughes R. N. (1967): Turn alternation in woodlice. *Anim. Behav.* 15: 282–286.

- Hughes R. N. (1978): Effects of blinding, antennectomy, food deprivation, and simulated natural conditions on alternation in woodlice (*Porcellio scaber*). *J. Biol. Psychol.* 20: 35–40.
- Hughes R. N. (1985): Mechanisms for turn alternation in woodlice. *Anim. Learn. Behav.* 13: 253–260.
- Hughes R. N. (1987): Mechanisms for turn alternation in four invertebrate species. *Behav. Process.* 14: 89–103.
- Hughes R. N. (1989): Tactile cues, bilaterally asymmetrical leg movements, and body distortion in isopod turn alternation. *Int. J. Comp. Psychol.* 2: 231–244.
- Hughes R. N. (2008): An intra-species demonstration of the independence of distance and time in turn alternation of the terrestrial isopod, *Porcellio scaber*. *Behav. Process.* 78: 38–43.
- Ineson P., Anderson J. M. (1985): Aerobically isolated bacteria associated with the gut and faeces of the litter feeding macroarthropods *Oniscus asellus* and *Glomeris marginata*. *Soil Biol. Biochem.* 17: 843–849.
- Jander R. (1975): Ecological aspects of spatial orientation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 6: 171–188.
- Kight S. L., Nevo M. (2004): Female terrestrial isopods, *Porcellio laevis* Latreille (Isopoda: Oniscidea) reduce brooding duration and fecundity in response to physical stress. *J. Kansas Entomol. Soc.* 77: 285–287.
- Kuenen D. J. (1959): Excretion and waterbalance in some land – isopods. *The Netherlands Entomological Society.* 2 (4): 287–294.
- Kuenen D., Nooteboom H. (1963): Olfactory orientation in some land-isopods (Oniscoidea, Crustacea). *Entomol. Exp. Et. Appl.* 6: 133–142.
- Kupfermann I. (1966): Turn alternation in the pill bug (*Armadillidium vulgare*). *Anim. Behav.* 14: 68–72.
- Lepley W. M., Rice G. E. (1952): Behavior variability in paramecia as a function of guided act sequences. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 45: 283–286.
- Lindquist O. V. (1968): Water regulation in terrestrial isopods, with comments on their behaviour in a stimulus gradient. *Ann. Zool. Fenn.* 5: 279–311.

- Markl H. (1983): Vibrational communication. In: Huber F., Markl H. (Eds.), *Neuroethology and Behavioral Physiology*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 332–353.
- Michelsen A., Flemming F., Gogola M., Traue D. (1982): Plants as transmission channels for insect vibrational songs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 11: 269-281.
- Montgomery K. C. (1952): A test of two explanations of spontaneous alternation. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 45: 287–293.
- Moriyama T. (1999): Decision-making and turn alternation in pill bugs (*Armadillidium vulgare*). *Int. J. Comp. Psychol.* 12: 153–170.
- Moriyama T., Migita M., Mitsuishi M. (2016): Self-corrective behavior for turn alternation in pill bugs (*Armadillidium vulgare*). *SU. Japan. Behavioural Processes*. Elsevier. 122: 98–103.
- Mortimer B. (2017). Biotremology: Do physical constraints limit the propagation of vibrational information? *Animal Behaviour*. 130: 165–174.
- Nair G. A., Mohamed A. I., Fadiel M. M., (1989): On the transpiration rates and temperature and humidity acclimation of the woodlice in Benghazi, Libya. *Trop. Ecol.* 30: 226–232.
- Nguyen A., Kunz A., Rothacher Y., Brugger P., Langgenhager B. (2017): Spontaneous alternation behavior in humans. *Symp. on Virtu. Real. Softw. and Tech.* 21: 1–4
- 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. 6. 136 pp.
- Phillipson J., Watson J. (1965): Respiratory metabolism of the terrestrial isopod *Oniscus asellus* L. *Oikos*. 16: 78–87.
- Ramey P. A., Teichman E., Oleksiak J., Balci F. (2009): Spontaneous alternation in marine crabs: invasive versus native species. *Behav. Process.* 82: 51–55.
- Refinetti R. (1984): Behavioral temperature regulation in the pill bug, *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscidea) in heterogeneous environments. *Behaviour*. 141: 233–244.



- Richman C. L., Dember W. N., Kim P. (1986): Spontaneous alternation behavior in animals: A review. *Curr. Psychol. Res. Rev.* 5: 358–391.
- Sandeman D. C., Tautz J., Lindauer M. (1996). Transmission of vibration across honeycombs and its detection by bee legs receptors. *J. Exp. Biol.* 199: 2585–2594.
- Schmalfuss H. (1984): Eco-morphological strategies in terrestrial isopods. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 53: 49–63.
- Schmalfuss H. (1996). The terrestrial isopod genus *Armadillo* in western Asia (Oniscidea: armadillidae) with descriptions of five new species. *Stutt. Beit. Natur. A.* 544: 1–43. In: Cividini S., Montesanto G. (2020): *Biotremology in arthropods. Learning & Behavior* 48(3): 281–300.
- Schmalfuss, H. (1998): Evolutionary strategies of the antennae in terrestrial isopods. *Journal of Crustacean Biology.* 18: 10–24.
- Schuler M. S., Cooper B. S., Storm J. J., Sears M. W., Angilleta M. J. Jr. (2011): Isopods failed to acclimate their thermal sensitivity of locomotor performance during predictable or stochastic cooling. *PLoS ONE* 6(6): e20905.
- Sunderland K. D., Sutton S. L. (1980): A serological study of arthropod predation on woodlice in a dune grassland ecosystem. *J. Anim. Ecol.* 49: 987–1004.
- Sutton S. L. (1972): *Woodlice. Invertebrate Types.* London. Gin & Co. 144 pp.
- Taiti S., Paoli P., Ferrara F., (1998): Morphology, biogeography, and ecology of the family Armadillidae (Crustacea. Oniscidea). *Israel J. Zool.* 44: 291–301.
- Tajovský K. (1989): Mnohonožky (Diplopoda) a suchozemští stejnonožci (Oniscidea) v sekundární sukcesní řadě hnědých půd (kandidátská disertační práce). České Budějovice, Ústav půdní biologie ČSAV. 141 pp.
- Tuck J. M., Hassall M. (2004): Foraging behaviour of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscidea) in heterogeneous environments. *Behaviour* 141: 233–244.
- Tuf I. H., Drábková L., Šipoš J. (2015): Personality affects defensive behaviour of *Porcellio scaber* (Isopoda, Oniscidea). *ZooKeys.* 515: 159–171.
- Verhoeff K. W. (1908): Über isopoden: 15. Aufsatz. *Archiv. Biontol.* 2: 335–387.
- Warburg M. R. (1964): The response of isopods towards temperature, humidity and light. *Animal Behaviour.* 12(1): 175–176, IN7, 177–186.

- Warburg M. R. (1965): Water relations and internal body temperature of isopods from mesic and xeric habitats. *Physiol. Zool.* 38: 99–109.
- Warburg M. (1968): Simultaneous Measurement of Body Temperature and Water Loss in Isopods. *Crustaceana.* 14(1): 39–44.
- Warburg M. R. (1993): Evolutionary biology of land Isopods. Springer-Verlag. Berlin. Heldeberg. 159 pp.
- Watanabe M., Iwata K. (1956): Alternative turning response of *Armadillidium vulgare*. *Annu. Anim. Psychol.* 6: 75–82.
- Wilson M. M., Fowler H. (1976). Variables affecting alternation behavior in the cockroach, *Blatta orientalis*. *Anim. Learn. Behav.* 4: 490–494.
- Yao M., Rosenfeld J., Attridge S., Sidhu S., Aksenov V., Rollo C. D. (2009): The ancient chemistry of avoiding risks of predation and disease. *Evol. Biol.* 36: 267-281.
- Zimmer M., Kautz G., Topp W. (1996): Olfaction in terrestrial isopods (Crustacea: Oniscidea): responses of *Porcellio scaber* to the odour of litter. *European Journal of Soil Biology* 32: 141–147.
- Zimmerman K. I., Kight S. L. (2016): Responses of four arthropod prey species to mechanosensory, chemosensory and visual cues from an arachnid predator: A comparative approach. *Life: The Excitement of Biology* 4 (2): 114–135.