

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



**Behaviorální reakce suchozemských stejnonožců
na environmentální podněty**

Bakalářská práce

Jana Procházková

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a ekologie

Forma studia: Prezenční

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

Olomouc

2020

Prohlášení

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

V Olomouci dne:

Podpis:

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala vedoucímu bakalářské práce doc. Ivanu H. Tufovi, za odborné vedení, cenné připomínky, poskytnuté materiály, jeho čas a trpělivost. Poděkování patří také mé rodině, příteli a všem blízkým, kteří mě během psaní bakalářské práce podporovali.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Jana Procházková

Název práce: Behaviorální reakce suchozemských stejnonožců na environmentální podněty

Typ práce: Bakalářská práce

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

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

Rok obhajoby práce: 2020

Abstrakt

Tato práce je literárním review problematiky chování suchozemských stejnonožců se zaměřením na agregační, obranné, kognitivní a reprodukční chování. Poukazuje na typy behaviorálních reakcí dosud studovaných druhů. Co se studia a tvorby teoretických modelů týká, v práci najdeme širší spektrum modelových skupin stejnonožců. Výzkumy různě kombinují metodické přístupy jako je ekologie nebo etologie. Suchozemští stejnonožci jsou jedinou skupinou korýšů, která se plně přizpůsobila terestrickému způsobu života. Pro úspěšnou kolonizaci vytvořili řadu morfologických, fyziologických i behaviorálních adaptací, které jim umožnily kosmopolitní rozšíření. Nejzákladnějším sociálním jevem, který vytvořili za účelem adaptace na suchozemský život, je agregace. Ta je také jednou ze součástí obranných strategií proti predátorům spolu s dalšími behaviorálními, ale i morfologickými a chemickými adaptacemi. Práce shrnuje dosavadní poznatky provedených experimentů, které se mimo jiné zaměřují také na komparační projevy stejnonožců chovaných v laboratorních podmínkách nebo žijících ve volné přírodě.

Klíčová slova: agregace, kognitivní schopnosti, obranné chování, reprodukční chování, suchozemští stejnonožci

Počet stran: 35

Jazyk: čeština

Bibliographical Identification

Name and Surname of the Author: Jana Procházková

Title of the Work: Behavioural responses of terrestrial isopods to environmental stimuli

Type of Work: Bachelor's thesis

Workplace: Palacký University Olomouc, Faculty of Science, Department of Zoology

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

Year of the Presentation and Defence: 2020

Abstract

This thesis is a literal review of behavioural issues of terrestrial isopods with the focus on aggregation, defensive, cognitive and reproductive behaviour. It points out types of behavioural reactions of the studied types so far. Regarding the study and creation of theoretical models, it is possible to find wider spectrum of model groups of isopods in this thesis. Researches combine variously methodological approaches such as ecology or ethnology. Terrestrial isopods are the only group of crustaceans which fully adapted themselves to the terrestrial way of life. For the successful colonisation they created several morphologically-physiological as well as behavioural adaptations, which enabled them cosmopolitan expansion. The most basic social phenomenon, which they created in order to adapt to terrestrial life, is aggregation. This is also one part of defence strategies against predators together with another behavioural as well as morphological and chemical adaptations. The thesis summarises the findings of performed experiments so far, which focus among other things on comparative manifestations of isopods bred in laboratory conditions or living in wildlife.

Key Words: aggregation, cognitive abilities, defensive behaviour, reproductive behaviour, terrestrial isopods

Number of Pages: 35

Language: Czech

Obsah

Seznam obrázků.....	viii
1 Charakteristika a morfologie suchozemských stejnonožců	1
2 Adaptace na suchozemský způsob života	3
3 Ekologie a environmentální faktory ovlivňující život suchozemských stejnonožců .	5
4 Agregační chování.....	9
5 Obranné mechanismy	12
5.1 Morfologická obrana	13
5.2 Chemická obrana.....	14
5.3 Behaviorální obrana.....	15
6 Kognitivní schopnosti suchozemských stejnonožců.....	16
7 Reprodukční chování a vliv wolbachie	20
8 Závěr.....	25
9 Seznam použité literatury	26

Seznam obrázků

Obrázek 1: Základní morfologie těla suchozemského stejnonožce s detaily tykadla a zadečku	2
Obrázek 2: Ukázka dvou významných predátorů suchozemských stejnonožců. A) šestiočka rodu <i>Dysdera</i> ; B) stonožka rodu <i>Cryptops</i>	12
Obrázek 3: Jednotlivé ekomorfologické typy.....	14
Obrázek 4: Schéma používaného T-labyrintu.....	16
Obrázek 5: Schématická kresba polohy marsupia	20
Obrázek 6: Fotografie znázorňující různě staré jedince stínky obecné	22

1 Charakteristika a morfologie suchozemských stejnonožců

Suchozemští stejnonožci (*Oniscidea*) spadají do řádu stejnonožci (*Isopoda*), třídy rakovci (*Malacostraca*), podkmene korýši (*Crustacea*) a kmene členovci (*Artropoda*).

Do roku 2004 obsahují suchozemští stejnonožci na 3637 druhů. Velká část druhů má kosmopolitní rozšíření, například *Porcellio scaber*, *Porcellionides pruinosus* nebo *Armadillidium vulgare* (Schmalfuss 2003).

Jejich největší diverzita je v Evropě v oblasti Středomoří, zejména v Itálii a na Balkánském poloostrově, naopak v severní části Evropy je jejich počet omezený, z toho vyplývá rostoucí gradient počtu druhů od severu k jihu (Jeffery a kol. 2010). Na území České republiky není fauna suchozemských stejnonožců tolik bohatá, doloženo bylo dosud 43 druhů těchto živočichů (Orsavová a Tuf 2018).

Suchozemští stejnonožci se vyvinuli z akvatických stejnonožců, pravděpodobně před 300 miliony lety v karbonu, odkud pochází i nejstarší fosilizovaný zástupce z dříve odštěpeného podřádu *Phreatocidea* (Brody a kol. 2013).

Datování do období karbonu využilo mnoho morfologických i molekulárních analýz a také fosilií. Velkou nevýhodou je především nedostatek fosilních záznamů, který je způsoben biochemickými vlastnostmi exoskeletu, a to z důvodů vápenité kutikuly, která není dostatečně chráněná voskovou epikulou proti pryskyřici, která má kyselé pH. Také jejich malá velikost těla zapříčiňuje vzácnost fosilního materiálu. Proto torza jejich těl vyžadovala prostředí s maximální ochranou, aby bylo možné fosilní materiál vůbec dochovat (Hild a kol. 2008).

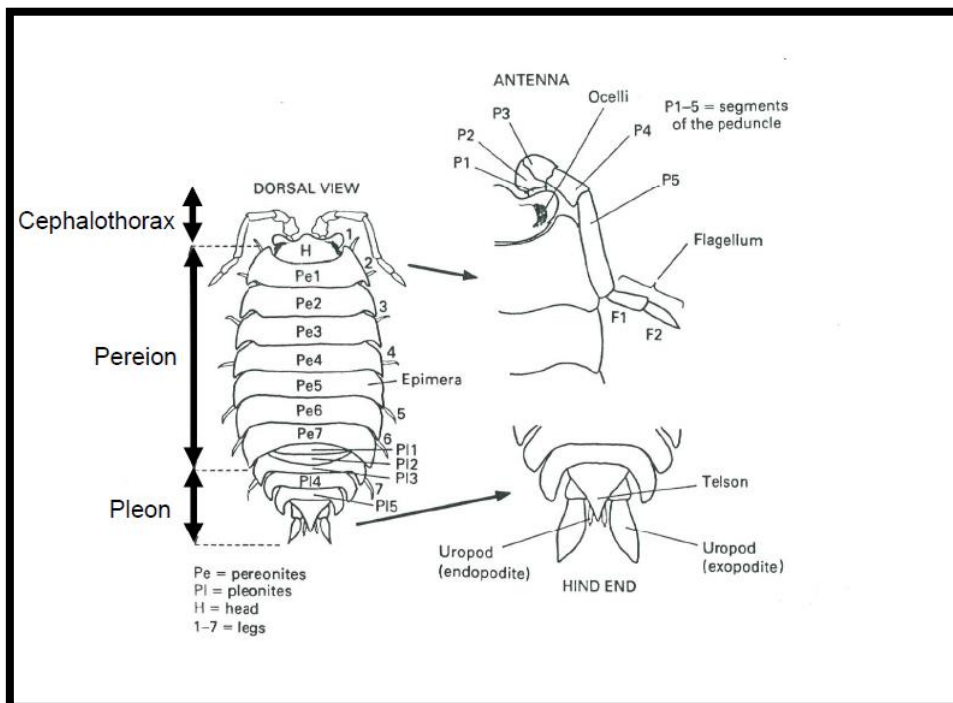
Období karbonu je řazeno do paleozoika, kdy došlo k obrovskému rozmachu v počtu druhů živočichů, především hmyzu. Příhodná stanoviště byla pokryta bohatou bylinnou a stromovou vegetací. Vegetace zajišťovala listový opad a tlející dřevo, to vše se stalo hojnou potravou pro půdní faunu, která se tak mohla rozvíjet (Labandeira a Sepkoski 1993).

Suchozemští stejnonožci hrají také důležitou roli v půdní ekologii v rámci rozkladných procesů, rozměňují mrtvou organickou hmotu a zpřístupňují tím živiny pro další půdní organismy (Hassall a Dangerfield 1989). Rovněž se podílejí na šíření bakterií a mikroskopických hub v půdě a opadu. Tím usnadňují dostupnost živin půdním mikroorganismům. Jsou také bohatým zdrojem vápníku pro vyšší živočichy (Grasseberger a Frank 2004, Tuf a Tufová 2005).

Co se týká morfologie suchozemských stejnonožců, jsou typičtí svým dorzoventrálně zploštělým podlouhlým tělem. Nejmenší zástupce, svinka žebrovaná

měří dva milimetry naopak největší druhy, například stínka velkolepá, dorůstají až tři centimetrů (Orsavová a Tuf 2018).

Segmentace těla je heteronomní (obrázek 1), rozdělená do tří částí: hlavohruď (cephalothorax), hrud' (pereion) a zadeček (pleon). Hlavohruď suchozemských stejnonožců se skládá z šesti hlavových a jednoho hrudního článku. Nalezneme zde tzv. čelní lalok, jehož tvar je využíván pro determinaci jednotlivých druhů. Ústní ústrojí je kousací a je tvořeno jedním párem kusadel (mandibuly) a dvěma páry čelistí (maxilly), nachází se na břišní straně. Hlava nese dva páry tykadel, vnitřní, zakrnělé anteny a dlouhé, výrazné anteny, které jsou složené z pětičlánekového násadce a bičíku. Oči mohou být redukovány nebo zcela chybí, případně mohou být různě vyvinuté. Na posledním článku hlavohrudi jsou čelistní nožky (maxillipedy). Hrud' tvoří sedm článků, kde každý nese jeden pár kráčivých končetin tzv. pereiopodů. U samců může být sedmý pár končetin modifikovaný a opatřen například trny, což samci využívají během kopulace k zachycení samice. Naopak u samic se na břišní straně nachází v období rozmnožování tzv. marsupium, což je vak naplněný tekutinou, který poskytuje vhodné podmínky pro vývoj vajíček a larev. Ze sedmi článků se skládá i zadeček, ovšem poslední dva články jsou srostlé v pleotelson, na němž je jeden pár uropodů a zadečkové nohy (pleopody). Tergity neboli hřbetní štítky, splývají na hlavohrudi a tvoří tzv. temeno. Břišní štítky nazýváme sternity (Frankenberg 1959).



Obrázek 1: Základní morfologie těla suchozemského stejnonožce s detaily tykadla a zadečku (schéma převzato z prezentace Karla Tajovského)

2 Adaptace na suchozemský způsob života

Co se fylogeneze týče, dosavadní publikace byly zaměřeny především na morfologické znaky Isopod. Průlomovou studií se stala publikace Dimitriou a kol. (2019), která testovala monofyletičnost *Oniscidae* na základě využití genu kódujících jaderný protein, fosfoenol karboxykinázy, sodno-draselné pumpy, společně s geny rRNA. Jako první tak poskytli molekulární fylogenezi všech pěti hlavních skupin *Oniscidae* (*Diplocheta*, *Tylida*, *Microcheta*, *Synocheta* a *Crinocheta*). Z jejich studie vyplývá, že rod *Ligia* úzce souvisí s mořskými zástupci, jako jsou *Valvifera* a *Sphaeromatidae*, zatímco ostatní *Oniscidae* naznačují komplexní přechod z mořského prostředí na pevninu. Pouze pokud by byl rod *Ligia* vyloučen mohli bychom hovořit o monofylii *Oniscidae*.

Podřád *Oniscidae* je jedinou skupinou korýšů, která se adaptovala na terestrický způsob života, v tomto ohledu jsou považovány za klíčový taxon, a tudíž jsou předmětem mnoha studií. Osídlení souše provází velké množství fyziologických a morfologických změn. Klíčem jejich úspěchu je především snížení závislosti na vodě (Selden a Edwards 1989).

Mezi morfologicko-fyziologické změny patří přeměna žaber na pseudotracheje a kožní dýchání což suchozemským stejnonožcům umožňuje dýchat na souši (Edney a Spencer 1955). Dále pak změna ústního ústrojí ve žvýkací nebo kousací, díky kterému mohli změnit spektrum své potravy ze stélek řas na rostlinná pletiva (Oliver a Meechan 1993). Ke konzumaci rostlinného opadu, ve kterém je přítomná celulóza a jiné špatně stravitelné látky, využívají suchozemští stejnonožci endosymbiotické bakterie, které se nachází v hepatopankreatu a usnadňují tak trávení (Zimmer a Topp 1998).

Preadaptací bylo dorzoventrálně zploštělé tělo, které se vyskytovalo už u mořských předchůdců suchozemských stejnonožců a umožnilo energeticky ne příliš náročnou lokomoci (Orsavová a Tuf 2018). Přechod na souš provázely změny v tělní stavbě, suchozemští stejnonožci vytvořili silné kráčivé končetiny, které jim umožnily rychlý pohyb po souši. Jejich tělo je kryto kutikulou, která je inkrustována uhličitanem vápenatým (Sutton 1972). Kutikula také obsahuje chitin a sklerotizované proteiny, postrádá však lipidovou vrstvu, která by je chránila před ztrátami vody, proto vytvořili důležité adaptace, které tyto ztráty minimalizují a to soustavou kanálků na povrchu jejich těla, která rozvádí vodu a zabraňuje vysychání (Eisenbeis 2005).

Vodivý systém řeší také problém odpadních látek, osmoregulace i termoregulace. Prostřednictvím kanálků probíhá exkrece (Hornung 2011). Podle Horiguchii a kol. (2007) rozlišujeme dva typy těchto systémů:

- Typ Ligia (otevřený vodovodní systém): k reabsorpci moči dochází v konečníku, moč je vedena prostřednictvím maxilárních žláz a během transportu dochází k vypaření čpavku.
- Typ Porcellio (uzavřený vodovodní systém): má navíc příčné spojky podél zadních okrajů tergítů a na hřbetní straně těla. Moč během transportu ztrácí čpavek a zvlhčuje dýchací povrchy pleopodů.

Vodu suchozemští stejnonožci přijímají buď v tekutém skupenství prostřednictvím úst, častěji zanořením uropodů do vody nebo jsou schopni vodu absorbovat povrchem těla ze vzdušné vlhkosti a to díky relativně propustné kutikule. To je také důvodem proč vyhledávají vlhké prostředí (Drobne a Fajgelj 1993).

Suchozemští stejnonožci vytváří celou řadu behaviorálních adaptací, kam spadá agregace, vyhledávání úkrytů, migrace, biorytmy a další (Hassall 1996, Hassall a Tuck 2007).

3 Ekologie a environmentální faktory ovlivňující život suchozemských stejnoonožců

Suchozemští stejnoonožci jsou detritivorní organismy, které se živí listovou opadankou, tlejícím dřevem, houbami a bakteriemi. Pokud jsou vystaveni nedostatku potravy, jsou schopni pozdržet průchod potravy trávicím traktem a tím využijí všechny živiny v potravě obsažené nebo konzumují vlastní exkrementy (Hassall a Tuck 2007). Naopak když je potravy dostatek jsou schopni během dne požívat množství o třech procentech své váhy (Oliver a Meechan 1993). Hrají významnou roli v procesech rozkladu díky jejich zažívacím schopnostem (Zimmer 2002).

Na jejich působení závisí dynamika půdy. Jedním z oborů zabývajících se studiem půdy je pedogeneze, která zahrnuje řadu chemických, fyzikálních a biologických procesů (Jenny 1980). Vznik půdy začíná zvětráváním matečních hornin a jejich rozpadem na menší složky. Horniny jsou rozrušovány pionýrskými organismy, jako jsou lišejníky, mechy a játrovky, které obohacují půdu detritem a organickými sloučeninami vytvořenými fixací dusíku a fotosyntézou. Tímto zpřístupňují podmínky pro další kolonizátory, kteří postupem času zvyšují dostupnost živin formou odumřelých rostlinných pletiv a živočišných tkání, fekálií a dalších (Walker a Moral 2003). *Arthropoda* tvoří většinu známé půdní fauny v pěti hlavních skupinách: *Isopoda*, *Myriapoda*, *Insecta*, *Acari* a *Collembola*. Tyto skupiny významně podporují úrodnost půdy a to dvěma hlavními způsoby:

1. přímo: rozkladem rostlinných organismů nebo rozpadem vlastní tkáně,
2. nepřímo: fyzikální či chemickou přeměnou na substrát, který je posléze dále degradován.

Isopoda spolu s *Myriapoda* jsou makrodekompozitoři, kteří rozměňují opad průchodem jejich zažívacího traktu, čímž usnadňují jeho kolonizaci a rozklad mikroflórou. Konečným výsledkem těchto procesů je přeměna organických molekul na jednodušší anorganické molekuly, které pak využívají rostliny. *Isopoda* prostřednictvím výkalů šíří bakteriální a mikrobiální propagule. Jejich výkaly podporují tvorbu humusu, udržování vody a živin v půdě. *Arthropoda* pozitivně ovlivňují strukturální vlastnosti půdy. Příznivá struktura půdy zajišťuje zadržování vody pod zemí, její provzdušnění, usnadnění pronikání kořenů rostlin a zabraňuje její erozi (Culliney 2013).

Důležitou roli pro zlepšování pronikání vody a provzdušnění půdy hraje tvorba podzemních chodeb a nejrůznějších nor, díky kterým se zvyšuje pórovitost půdy a promíchávání minerální částí s organickou hmotou (trus, různé sekrety nebo zbytky

potravy). Jako příklad si můžeme uvést suchozemského stejnonožce druhu *Helleria brevicornis* (Ebner, 1868), který hloubí vertikální nory až do hloubky deseti centimetrů nebo pouštní rod *Hemilepistus* vyskytující se v polopouštních oblastech střední a západní Asie, jehož populace dosahuje na jeden hektar až 1,4 milionů jedinců, kteří dokáží ročně transportovat pět až šest tun půdy z hloubky až jednoho metru a tím významně zlepšit kvalitu půdy pro vegetaci (Kühnelt 1976).

Rodem *Hemilepistus* se zabývala i studie Rahbara a kol. (2015), která se zaměřila na oblast Kowsar v Iránu, kde obyvatelé využijí až 70 procent podzemní vody během normálního srážkového období, pokud je sucho, procento je ještě vyšší. Pro omezení desertifikace (tj. procesu degradace prostředí na pouště a polopouště) se využívá doplňování podzemních vod šířením povodňových vod. Vědci se zaměřili konkrétně na druh *Hemilepistus shirasi* (Lincoln, 1970), který tvoří poměrně odolné nory a to díky navlhčování stěn tělními tekutinami. Díky pevnosti nor se zlepšuje pronikání vzduchu a vody do půdy a významně také stabilizují půdní agregáty. Agregace částic půdy je klíčová pro stabilitu a umožňuje tak odolávat mechanickému poškození jako jsou povrchové odtoky či větrná eroze.

Suchozemští stejnonožci přes veškeré adaptace na terestrický způsob života jsou vázáni převážně na vlhké prostředí. V závislosti na druzích se vyskytují v místech chráněných před přílišným světlem a suchem, jsou tedy stínomilní. Vyskytují se v lesní hrabance, pod kůrou stromů, pod kameny nebo ve svrchních vrstvách půdy (Flasarová 2001).

Také jeskyně mohou suchozemským stejnonožcům poskytnout během nepříznivého období dočasné nebo dokonce i trvalejší úkryty, které jim nabízejí stabilnější vlhkostní podmínky. Jejich dlouhodobější výskyt je závislý i na množství potravy. Druhy, které se trvale adaptovaly na život v jeskyni, nazýváme troglobionty, mají redukované oči a přes tělní povrch je kvůli ztrátě pigmentu viditelný tmavě zbarvený střevní obsah. S pravými troglobionty se setkáme prakticky ve všech krasových oblastech světa. V České republice nalezneme v krasových i pseudokrasových jeskyních okolo 27 druhů suchozemských stejnonožců. Mezi druhově nejbohatší patří jeskyně Moravského a Hranického krasu. Nejedná se však o pravé troglobionty, ti se u nás v důsledku předchozího zalednění nevyskytují. Nejčastěji se jedná o druhy zavlečené z teplejších částí, jedním z nich je *Androniscus dentiger* (Verhoeff, 1908). Mezi další zástupce podzemních systému patří například *Haplophthalmus mengii* (Zaddach, 1844) nebo *Trichoniscus pygmaeus* (Sars, 1899). S pravým troglobiontem se můžeme setkat nejbližše našemu území na Slovensku, kde se vyskytuje druh *Mesoniscus graniger* (Frivaldsky, 1865) (Tuf a kol. 2008). Část

zástupců je také petrofilní, dávají přednost skalnatým stanovištím a kamennému substrátu (Frankenberger 1959). Druhy jako například stínka obecná (*Porcellio scaber* Latreille, 1804) nebo stínka zední (*Oniscus asellus* Linnaeus, 1758) jsou synantropního charakteru, to znamená, že se vyskytují v blízkosti lidských obydlí, ve sklepích, zahradách či sklenících. Často se můžeme se suchozemskými stejnonožci setkat na omítnutých zdech, které jsou ještě navíc porostlé břečťanem. Některé druhy zase osidlují vlhké břehy okolo vod a mokřady (Flasarová 2001).

Mezi environmentální faktory ovlivňující život stejnonožců patří teplota, vlhkost a světlo. Obsah vody v půdě patří k hlavním faktorům (Waloff 1941). Na špičce tykadel se nachází hydroreceptory, díky nimž vnímají suchozemští stejnonožci vlhkost, fungují v souladu s proprioreceptory (Warburg a kol. 1984). Vlhkost půdy ovlivňuje početnost i distribuci suchozemských stejnonožců. Pokud nejsou v blízkosti vlhkého substrátu nebo pokud roste teplota, která způsobuje snížení vlhkosti vzduchu, suchozemští stejnonožci rychle ztrácí obsah vody v těle, což může vést až k jejich smrti (Warburg 1965). Například stínka obecná, vystavená suchému prostředí s teplotou 20 °C, ztratí během jedné hodiny čtyři procenta ze své hmotnosti (Gunn 1937). Pokud během růstu jedinců dochází k výraznému kolísání vlhkosti, můžeme pozorovat asymetrii některých částí těla živočicha (Vilisics a kol. 2005). Během suchého období se stejnonožci přesouvají do spodnějších vrstev půdy, do nejrůznějších úkrytů nebo štěrbin a to z důvodů, aby se vyhnuli těmto nevyhovujícím podmínkám (Paris 1963).

Teplota je také velmi důležitý environmentální faktor, který ovlivňuje život suchozemských stejnonožců. V zimním období, kdy dochází k rapidnímu poklesu teploty, suchozemští stejnonožci migrují do hlubších vrstev půdy (Warburg a kol. 1984). V případě teplé zimy, během které nedošlo k promrznutí, obsahuje půda mnoho vody. Následné tání může způsobit utonutí stejnonožců. Naopak letní extrémní teploty způsobují vysychání a tudíž také snížení počtu jedinců (McQueen 1976).

V případě nasycení vzduchu vodní párou není rozdíl mezi tělesnou teplotou suchozemských stejnonožců a teplotou vzduchu vyšší než 0,1 °C (Edney 1977). Při zvýšení teploty je nezbytná schopnost rychle odpařit vodu z těla. Pokud jsou například rody *Porcellio*, *Armadillidium* a *Oniscus* vystaveny suchému vzduchu, jejich tělesná teplota se ustálí do 25 minut (Edney 1951a). Suchozemští stejnonožci tedy vykazují schopnost aklimatizace. V experimentech Edneyho (1964) se druhy svinka obecná (*Armadillidium vulgare* Latreille, 1804) a stínka uhlazená (*Porcellio laevis* Latreille, 1804) aklimatizují během 7 a 14 dní a letální hodnoty se pohybují okolo

39 °C. Z výsledků vyplývá, že na nedostatek vody je nejvíce odolný rod *Armadillidium* a *Porcellio*, naopak nejméně rod *Oniscus*.

Teplota má vliv i na rozmnožování, čím je vyšší, tím je reprodukce rychlejší (Warburg a kol. 1984). Při vyšších teplotách dochází ke zrychlení oogeneze, marsupium se tvoří dříve a zkracuje se vývoj vajíček a larev. Z toho vyplývá, že jedinci jsou schopni přizpůsobovat se změnám životního prostředí a díky tomu se může zkracovat reprodukční období a mohou se rozmnožovat i dvakrát či vícekrát za rok.

Změny klimatu jsou provázeny poklesem periodicity dešťových srážek a to má za následek delší období sucha. Tyto změny ovlivňují strategie všech živočichů včetně suchozemských stejnonožců. Studie z oblasti jihovýchodní Anglie zkoumala dopad vlhkostních podmínek na tři druhy: stínku obecnou a zední a svinku obecnou. Během suchého období všechny tři druhy trávily více času v úkrytu než mimo něj, což vedlo k úbytku tělesné hmotnosti, protože jedinci snížili náklady na hledání potravy (Dias a kol. 2012).

Co se týče světla, suchozemští stejnonožci vykazují negativní fototaxi, což znamená, že na světlo reagují negativně a snaží se mu vyhnout, aby zabránili vysychání. Světlo ovlivňuje také výskyt a pohyb živočichů. Proto většinu dne tráví v úkrytu a aktivní jsou za soumraku a v noci. Suchozemské stejnonožce můžeme pozorovat nejčastěji po setmění, kdy se v hojném množství pohybují po půdě, stromech či zdech. Jejich výskyt mimo úkryt je regulován vodní bilancí živočichů a vlhkostí vzduchu. Přes den nabírají v úkrytu ze vzduchu velké množství vody přes kutikulu, toto množství vody není schopen osmoregulační systém vyloučit dostatečnou rychlostí, proto se objevují v noci, aby tuto přebytečnou vodu odpařili (Kuenen a Nooteboom 1963). Délka dne koreluje s reprodukcí, v experimentu osmnáct hodin světlo a šest hodin tma se reprodukční úspěch u svinky obecné zdvojnásobil (Wieser 1963). Dřívější reprodukci vykazovali i jedinci vystavení dvanácti a více hodinovému světlu, na druhou stranu jedinci vystavení dlouhotrvající tmě reprodukci zastavili (McQueen a Steel 1980, Mocquard a kol. 1989). Světlo spolu s vlhkostí a teplotou jsou základními podněty k agregaci.

4 Agregáčn chovn

Agregace suchozemskch stejnonozc je jednm z nejzkladnjch socilnch jev, kter se vytvořily za clem adaptace na terestrick zpsob života. Jedn se o seskupen zvřat trvalejho charakteru, dky nmu se jedinci vzjemn informuj o kvalit environmentlnch zdroj (Alexander 1974).

Allee (1927) prokzal, že shlukovn šesti a vce jedinc vede k pomalejm ztrtm vody. Suchozemt stejnonozci rychle ztrc vodu a dochz u nich k dehydrataci. Za to mže kutikula, kter obsahuje mnoho pr, jimi unik voda, a m nzk obsah lipid v endokutikule, co tak zhoruje zadren vody v tle (Hadley a Quinlan 1984). Prospšnost shlukovn pro jedince popisuje tzv. Alleho princip. Ji v roce 1926 Allee poukzal na to, že jedinec v suchm prostřed ztrat a 30 % sv hmotnosti, co mže bhem pouhch dvou hodin zpsobit smrt. Naopak pokud se nachz stejnonozec v agregaci o deseti jedincch, ztrat bhem osmi hodin pouze 15 % sv hmotnosti. Pozdej vzkum v suchm prostřed s teplotou okolo 21 °C tak prokzal, že izolovan jedinec ztrat 1,5× vce vody ne jedinec ve shodnch podmnkch, ale s monost agregace (Giessen 1988).

Broly a kol. (2014) experimentln zkoumali individuln ztrty vody v zvislosti na velikosti agregac, jejich studie zahrnovala skupiny o velikosti 1, 10, 20, 40, 60, 80 a 100 jedinc. Jejich vsledky ukazuj, že z pohledu izolovanho jedince je agregan chovn inn bez ohledu na velikost skupiny, ale obecn nejnz ztrty vody vykazuj agregace o velikosti 50 a 60 jedinc. Čm je obsah vody v tle n, tm je agregan chovn intenzivnj. Druhy, kter se vyskytuj v sum prostřed, maj mn propustnou kutikulu, ne druhy žijc v promnlivm prostřed (Edney 1951a, 1968).

Allee (1926) dle rozliil agregan chovn dvojho typu:

- „Bunching“ jedn se o prav seskupovn, kdy se jedinci kup na sebe. Tento jev omezuj vysok teploty, zatímco nzk jej navozuj.
- „Grouping“ neboli voln seskupovn, kdy se nachz jedinci tsn u sebe a dotkaj se sti svch tel.

Agregace je zvisl na hustot populace, mže ovlivovat její dynamiku (Fryxell a kol. 2007). Dřve byla agregace povaovna za pouh seskupen zvřat, ve snaze zajistit lep podmnky.

Byla provedena i řada experiment tkajcch se agregace. Napřklad Takeda (1984) provedl experiment s pouitm Y-labyrint, kde suchozemt stejnonozci

preferovali skupinu o padesáti jedincích před samotou. Dalším příkladem je studie Brolyho a kol. (2012), která poskytla stejnonožcům v experimentálních arénách několik úkrytů, kdy ve všech pokusech více než 70 % jedinců agregovalo pod jeden úkryt.

Broly a kol. (2016b) se posléze zaměřili na samotné porozumění iniciace skupiny, na skupinovou stabilitu a distribuci jednotlivců. Ve své studii provedli binární výběrové testy, pro které využili 10 až 150 jedinců. Výsledky jejich experimentů ukázaly, že za méně než deset minut dosáhne agregace maximální hodnoty a za méně než sto sekund dojde ke kolektivní volbě (tj. volba úkrytu). Poukázali také na existenci pravidel, podle kterých se agregace nemůže dostat pod prahovou hodnotu jednotlivců a ani přesáhnout maximální velikost populace. Tato pravidla rozhodují o pravděpodobnosti jedince vstoupit do agregace.

Suchozemští stejnonožci využívají také agregační feromony, které se vytváří pravděpodobně v zadní části střeva a jsou vylučovány exkrementy, kterými si značí substrát. Ačkoliv chemické složení těchto feromonů není zatím objasněno, v etologických experimentech je jasná preference k agregaci v místech značených tímto feromonem (Takeda 1980). Tyto feromony v agregacích působí pravděpodobně k její stabilizaci (Carefoot 1993).

Důležité faktory pro agregaci jsou thigmotaxe a negativní fototaxe. Suchozemští stejnonožci si volí tmavší úkryty, aby minimalizovali intenzitu světla. Světlo hraje roli ve stabilitě agregace, nikoliv v rychlosti jejich vytvoření. Thigmotaxe je definována jako snaha o fyzický kontakt. Tato vzájemná přitažlivost také ovlivňuje pravděpodobnost tvorby agregací (Devigne a kol. 2011).

Velké populace suchozemských stejnonožců nejsou zcela vhodné, protože je v nich vysoká konkurence mezi jedinci o zdroje (Ganter 1984). Například se jedná o vyšší kompetici o potravu, přestože jsou suchozemští stejnonožci detritofágové, různé druhy vykazují specifické potravní preference a tak může být dostupnost žádané potravy omezená. Proto vytvářejí agregace, kde se ideální velikost pohybuje okolo 70 jedinců a to jak pro jednodruhové skupiny, tak i pro skupiny o více druzích (Broly a kol. 2016a).

Agregace přímo ovlivňuje také reprodukci, u samic urychluje vitellogenezi (tj. proces, kdy se ve formě žloutků dostávají energetické a výživné zásoby do oocytů) a synchronizaci cyklů. Agregace snižuje čas strávený hledáním reprodukčních partnerů a zvyšuje možnost páření. Také zvyšuje soupeření mezi samci (Beauché a Richard 2013). Agregace vyhledávají i juvenilové za účelem

požírání mrtvých jedinců a tudíž získání dostatečného množství vápníku a endosymbiotických bakterií (Horváthová a kol. 2015).

Hassal a kol. (2010) zkoumali jak změny klimatu ovlivňují agregaci. Výrazně vyšší agregační chování pozorovali u stínky zední než u stínky obecné, protože stínka obecná aktivně vyhledává vlhké úkryty, což jí poskytuje konkurenční výhodu proti stínce zední.

5 Obranné mechanismy

V živočišné říši existuje nespočet strategií, jak se mohou zvířata chránit před predátorem. Mezi nejvýznamnější predátory suchozemských stejnonožců řadíme pavouky šestiočky rodu *Dysdera* (obrázek 2 A), kteří mají speciálně modifikované ploché a dlouhé chelicery, které jsou adaptované na proražení těla suchozemských stejnonožců (Řezáč a Pekár 2007). Suchozemští stejnonožci tvoří až 84 procent jejich potravy (Barmeyer 1975). Stonožky rodu *Cryptops* (obrázek 2 B) mohou až za 42 procent jejich úmrtí (Sunderland a Sutton 1980).

Mezi predátory patří i mravenci, byla sledována reakce svinky obecné a stínky široké (*Porcellio dilatatus* Brandt, 1833) na mravence drnové jako jejich predátora. Přítomnost mravenců způsobila zvýšení mortality stínek, svinky se dokázaly účinně bránit díky volvaci (stočení do kuličky). Stínky se před mravenci snažily utíkat, a tudíž méně pobývaly ve vlhkých skrýších. Reprodukční úspěch však mravenci neovlivnili u stínek, ale u svínek, jelikož marsupium znemožňuje svinkám volvaci, a proto své potomky vypuzují z vaku dříve a investují tak do svého přežití (Castillo a Kight 2005). Dalšími predátory jsou také střevláci a drabčáci, z obratlovců například žáby, ještěrky rejsci nebo hmyzožraví ptáci.



Obrázek 2: Ukázka dvou významných predátorů suchozemských stejnonožců. A) šestiočka rodu *Dysdera*; B) stonožka rodu *Cryptops* (foto Jana Procházková, 12. 5. 2020, OLYMPUS SP-620UZ)

Reakce více druhů bezobratlé kořisti rusa domácího, cvrčka domácího, svinky obecné, stínky uhlazené na pavoučího predátora slíďáka *Hogna carolinensis* (Walckenaer, 1805) srovnávala studie Zimmermana a Kighta (2016). Vytvořili experimentální arénu pro modulaci seismických, vizuálních a chemických predátorských podnětů, pomocí nichž působili na kořist. U všech druhů zaznamenali reakce, které se však mezi druhy lišily. Mechanosenzorické podněty vyvolaly nejsilnější reakce u cvrčků a švábů, které se však snížily pokud byly doplněny

vizuálními podněty. Naopak suchozemští stejnonožci byli citlivější na vizuální podněty. Z jejich výsledků vyplývá, že cvrčci, švábi i suchozemští stejnonožci vyvinuli rozmanité smyslové a antipredační modifikace. Mezi druhy však existují podobnosti, zejména v reakci na vibrace substrátů vyvolané predátory, na které byli všichni jedinci velmi citliví. To může naznačovat konvergenci těchto druhů.

Obranné mechanismy obecně rozlišujeme na morfologické, chemické a behaviorální (Sutton 1972).

5.1 Morfologická obrana

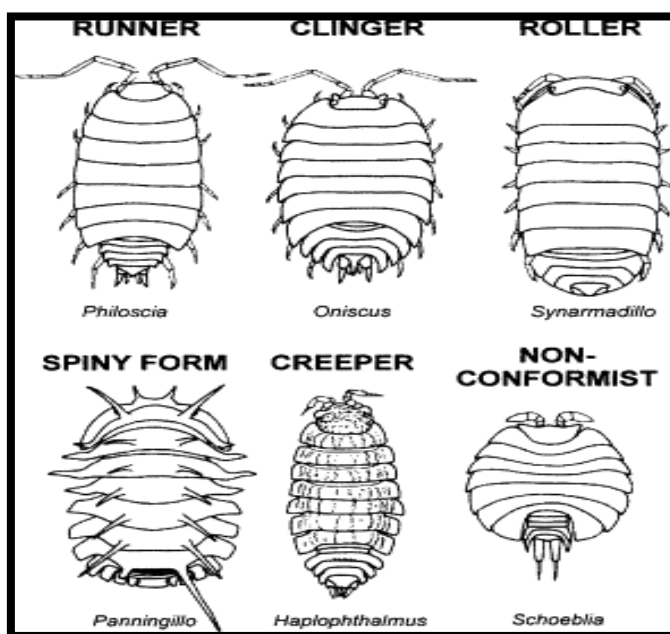
Morfologická obrana závisí na stavbě těla a je spojena se specifickým chováním suchozemských stejnonožců.

Podle Schmalfusse (1984) rozpoznáváme šest ekomorfologických skupin (obrázek 3):

- Skupina „runners“ má poměrně vysoce klenutý příčný profil těla, úzké a relativně dlouhé pereiopody. V případě nebezpečí se co nejrychleji uchýlí do úkrytu. Patří sem zástupci rodu *Porcellionides*, *Protracheoniscus* a druhy z čeledi *Philosciidae*.
- Skupina „clingers“ má tvar těla zploštělý a pereiopody krátké. Pro predátory je těžké je odhalit a odtrhnout od podkladu, protože se k němu tisknou. Patří sem zástupci rodu *Oniscus*, *Porcellio*, *Porcellium* nebo *Trachelipus*.
- Skupina „rollers“ je specifická půlkruhovým profilem těla. V případě nebezpečí se stočí do kuličky, jev se nazývá volvace. Tento termín poprvé použil Carl Wolfgang Verhoeff, který také volvační druhy studoval a zjistil, že se jedná o značně rozšířenou strategii v živočišné říši (Flasarová 1976). Tímto si volvující druhy chrání před predátorem přístup k ventrální části těla. Do této skupiny náleží zástupci rodu *Armadillidium* a *Cylisticus* a čeledi *Armadillidae*, *Eubelidae*, *Sphaeroniscidae* a *Tylidae*. Volvace mimo jiné také chrání jedince před vysokými teplotami a díky ní ztratí méně vody (Edney 1951b).
- Skupina „spiny forms“ je typická také schopností volvace, ale navíc obsahují tergální trny, které při stočení mají rovnoměrně rozložené kolem sebe. Do této skupiny patří někteří zástupci čeledi *Armadillidiidae* a *Eubelidae*, kteří obývají tropické lesy.
- Skupina „creepers“ sdružuje druhy dosahující velikosti maximálně 5 mm, kteří se pohybují v nižších vrstvách opadu, jeskynních a kamenitých škvírách. Na

zádech mají podélná žebra, některé druhy mají částečnou schopnost volavce. Zástupcem této skupiny je rod *Haplophthalmus*.

- Skupina „non-conformists“ obsahuje druhy, na které nesedí předchozí charakteristiky. Příkladem je rod *Platyarthrus*.



Obrázek 3: Jednotlivé ekomorfologické typy
(schéma převzato Paoletti a Hassal)

5.2 Chemická obrana

Povrchové žlázy vylučují v reakci na podráždění zápachající sekret, tímto se zvláště pro pavouky a mravence stávají nechutnými. Působení sekretu na jiné predátory není prozatím známo a je zapotřebí dalších studií.

Vyloučení sekretu není spojeno s hormonální nebo nervovou soustavou, ale je pravděpodobně zapříčiněno kontrakcí sousedících svalů, kdy z uropodů je sekret veden úzkými kanálky do pórů a vyloučen ve formě kapek (Gorvett 1956). Sekret je bílkovinné povahy. Jakmile jej stejnonožec vyloučí, opětovné obnovení trvá několik dnů, jeho produkce je totiž velmi náročná. Proto jej jedinec vyloučí jen velmi neochotně a to nejčastěji v reakci na výrazný podnět jako je kousnutí pavouka. Toto testoval Gorvett (1956) u stínky obecné, kdy píchnutím špendlíku simuloval útok chelicírou pavouka. Z jeho výsledků vyplývá, že stejnonožec sekret vyloučí až při vážnějším napadení.

Ve studii Deslippeho a kol. (1996) výzkumníci sledovali reakci stínky zední na mravence, kdy stínka na ně vypustila sekret, kterým se mravenci přilepili k substrátu a stejnonožec tak mohl uprchnout.

5.3 Behaviorální obrana

Behaviorální obranu suchozemských stejnonožců tvoří jejich specifické chování. Mezi základní obrannou strategii společnou pro suchozemské stejnonožce je ukryvání během dne, čímž se snaží zabránit nejen vysychání, ale i sežrání, protože pro predátora orientujícího se zrakem je velmi obtížné nalézt ukrytou kořist.

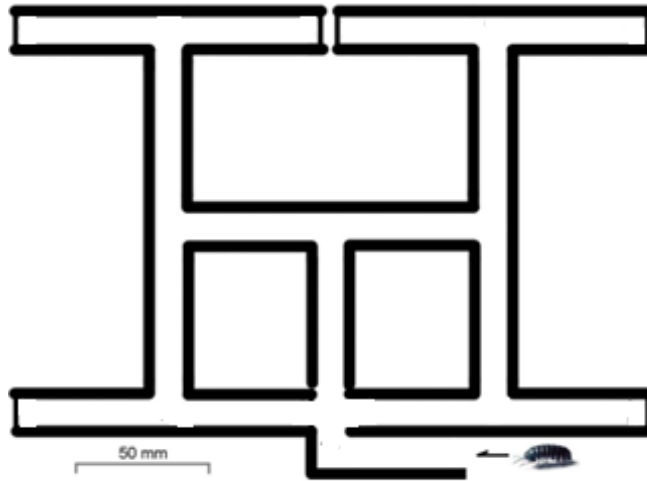
K behaviorálním reakcím řadíme také agregační chování. Jak už bylo výše zmíněno, agregace snižuje ztráty vody, ale také slouží jako ochrana před predátorem. Jedinec spoléhá na skrytí v davu a využívá tak rozptýlení pozornosti predátora, kterému se podaří ulovit jen jednoho či několik málo prchajících jedinců (Krause a Ruxton 2002).

Další výhodnou strategií se ukázal pasivní mechanismus předstírání smrti. Tato strategie se nazývá tonická imobilita. Konkrétně se jedná o stav svalové strnulosti, při které si jedinec chrání tykadla a končetiny. Suchozemští stejnonožci se v noci často pohybují po skalách, sutích, stromech nebo po stěnách domů. Tato obranná strategie způsobí pád na zem, daleko od predátora a jedinec se tak zachrání. Predátoři obecně reagují na optické stimuly, proto ve většině případů ztratí zájem o imobilní kořist a dají přednost kořisti mobilní. Tato strategie se vyplatí i při odhalení většího počtu jedinců, predátor se bude ve většině případů zajímat o pohybující se kořist (Sutton 1972).

Na toto téma úzce navazuje následující kapitola.

6 Kognitivní schopnosti suchozemských stejnonožců

Pro zkoumání kognitivních schopností se v laboratořích často využívají nejrůznější labyrinty. Nejčastěji využívané labyrinty jsou ve tvaru písmene T (obrázek 4).



Obrázek 4: Schéma používaného T-labyrintu
(převzato z Cividini a Montesanto 2018)

U suchozemských stejnonožců můžeme pozorovat kličkování, tzn. systematické střídání odbočování vpravo a vlevo. Suchozemský stejnonožec využívá toto kličkování, aby se dostal pryč z nevhodného nebo nebezpečného prostředí a tudíž se nepohyboval v kruhu (Tuf 2014).

Je mnoho negativních efektů, které mohou působit na suchozemského stejnonožce a tudíž jej stimulovat k efektivnějšímu kličkování. Houghtaling a Kight (2006) ve svém experimentu sledovali reakci suchozemských stejnonožců na vibrace. Pro svou studii využili T-labyrinty a druh stínka uhlazená, jehož jedince rodělili do třech skupin podle výskytu a působení vibrací:

- Na skupinu, kde byly druhy odebrané z venkovské části s automobilovým provozem s vibracemi.
- Na skupinu z městské části s automobilovým provozem s výraznými vibracemi.
- Na skupinu s druhy odebranými z venkovské části, z dopravou relativně nerušeného prostředí.

Výsledky studie potvrdily jejich hypotézu, že jedinci z klidného prostředí, vystavení vibracím, systematictěji kličkovali, než jedinci odebraní z rušného prostředí.

Podobnou studii provedli Cividini a Montesanto (2018) s druhem *Armadillo officinalis* (Duméril, 1816), kdy také studovali vliv vibrací na kličkování v T-labyrintu,

ale s tím rozdílem, že porovnávali reakce juvenilů a dospělců. Jejich výsledky ukázaly, že větší reaktivitu na vibrace přenášené substrátem mají dospělci, a z toho tudíž vyplývá, že juvenilní jedinci se v průběhu svého života musí učit.

Dříve jedinci, kteří se v labyrintu vrátili zpět a změnili svůj směr odbočení, byli z experimentů vyřazeni. Dnes se však i těmto opravám věnuje pozornost. Příkladem je studie s druhem *Armadillidium vulgare*, kdy výzkumníci Moriyama a kol. (2016) pozorovali, že k nejčastějším změnám směru pohybu živočicha dochází, když opakuje jeden směr pohybu, tzn. odbočuje jen vpravo nebo vlevo. Z toho vyplývá, že suchozemští stejnonožci mají jakýsi vlastní korekční mechanismus k udržení kličkování. Pokud se živočich vrátí za účelem změny směru, je v dalším kličkování mnohem systematictější. Takahiro Moriyama (1999) se již dříve zaměřil na kličkování suchozemských stejnonožců, k této studii využil také druh *Armadillidium vulgare* a otočný T-labyrint, kterým prošlo 12 jedinců, u kterých sledoval rychlost a chyby jejich kličkování. Z jeho výsledků vyplývá, že střídání tahů nemůže fungovat adaptivně. Tři jedinci udržovali kličkování při vyšší rychlosti, čtyři při nízké rychlosti a zbylých pět jedinců zvyšovalo rychlost kličkování a poté snižovalo. Tuto nestabilitu kličkování interpretoval jako vlastní rozhodování o chybách jedince.

Anti-predační chování může být ovlivněno charakterem podnětu. Experiment Saxeny (1957), testoval reakce 50 sviněk obecných na podněty, které vyvolají tonickou imobilitu. K tomu využil proud vzduchu, nit, štětec, vlákno a tužku. Jeho výsledky nám ukazují vztah mezi silou podnětu a délkou trvání tonické imobility. Nejsilnější reakci zaznamenal u tužky, kdy se jedinců dotýkal jejím plochým koncem, tonická imobilita zde trvala až 9,23 sekund. Poukázal však na to, že při opakovaném působení stimulu se délka tonické imobility zkracuje a může úplně vymizet. Tento jev se nazývá habituace a spočívá v naučení se nereagovat na bezvýznamný podnět. Tentýž výsledek se mu potvrdil i v reakci na intenzitu světla.

Tonickou imobilitou se zabýval i výzkum Quadros a kol. (2012). Konkrétně se zaměřili na vliv vnitřních a vnějších faktorů, které vyvolají strnulost. Za vnitřní faktory považovali druh, pohlaví a velikost. Za faktory vnější pak různé podněty využitě v experimentu. Testovaná kosmopolitní stínka široká nejvíce reagovala na podněty tonickou imobilitou, a to ve všech velikostních kategoriích. Naproti tomu u testovaného brazilského druhu *Balloniscus sellowii* (Brandt, 1833) tonickou imobilitu příliš nevyužívají větší (tj. starší) jedinci oproti menším (mladším) jedincům. Výsledky poukazují na to, že tento druh v průběhu svého života mění strategii z tonické imobility na rychlý útěk. Žádný z faktorů však nevysvětlil rozdílnost v projevech tonické imobility mezi studovanými druhy.

Studie Gatti a kol. (2020) ukázala na to, že tonická imobilita není podmíněná pouze geneticky, ale roli hrají vlivy prostředí i predační tlak. Pro tento experiment využili suchozemské stejnonožce chované v zajetí a suchozemské stejnonožce z volné přírody, na něž působili prostřednictvím stimulů (kapka vody, sevření nebo dotek). Vědci ukázali, že prostředí, ve kterém živočich žije, jeho druhově specifické adaptace, pohlaví i reprodukční období ovlivňují reakci na dané stimuly. Například volně žijící druhy mohou snižovat citlivost k neškodným podnětům v přírodě. Z jejich výsledků vyplývá vliv environmentálních faktorů pro formování učení.

Tuf a kol. (2015) testovali stínku obecnou na imobilitu. Živočichy chovali jednotlivě a sledovali jejich reakce, citlivost a výdrž na tři stimuly - dotek, sevření a upuštění z výšky, které mají simulovat různé predátory. Dotek měl připomínat predátory jako stonožky nebo pavouky, sevření například hlodavce a upuštění z výšky ptáky. Výsledky jejich opakovaných experimentů potvrdily přetrvávající rozdíly mezi jednotlivými stínkami a tudíž individuální vzorce chování.

Výše uvedené poukazuje na personalitu, o níž hovoříme, pokud se nám podaří zjistit rozdílné vzorce chování mezi jedinci jednoho druhu a pokud tyto vzorce přetrvávají za různých situací po delší časové období. Dříve byla personalita studována především u obratlovců, dnes se však pozornost věnuje i různým druhům bezobratlých a tedy i suchozemským stejnonožcům. Hlavním předpokladem rozdílných osobnostních rysů je především zvýšení fitness jedince (Tuf a kol. 2015).

Studiu chování se věnoval i Anselme (2013a), který ve svém experimentu se stínkami obecnými zkoumal, zda budou jedinci preferovat méně vhodné prostředí s úkrytem, nebo vhodnější prostředí bez úkrytu. Charakter povrchu definoval atraktivitu prostředí. Jedinci preferovali hrubý povrch, kde setrvali delší čas, pravděpodobně díky výraznějším hmatovým podnětům. Jeho výsledky poukázaly na obecné preference tohoto druhu.

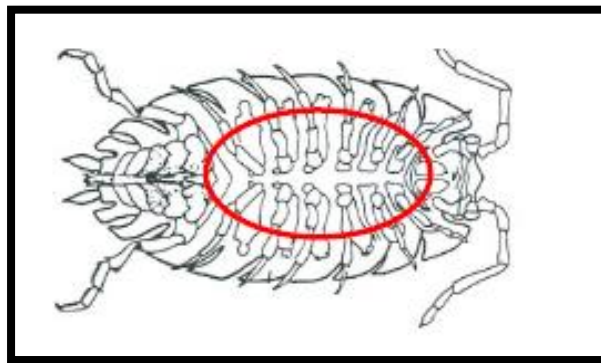
Experimenty také ukázaly, že stínky preferují neznámé prostředí a to dokonce i v tom případě, že původní prostředí nabízí lepší podmínky pro život, jako je vyšší vlhkost nebo úkryt. Zajímavé je i testování suchozemských stejnonožců pomocí vizuálních a hmatových podnětů, jelikož tyto živočichové často hledají nové úkryty, které jim poskytují lepší podmínky. Proto mají také ve svém těle velké množství sensorických receptorů, které jim umožňují detekovat hygrometrické, mechanické a chemické vlastnosti prostředí. V jedné studii Anselme (2015) zkoumal průzkumnickou aktivitu stínky obecné. Z jeho výsledků vyplývá, že ať už poskytneme suchozemským stejnonožcům nové prostředí nuceně nebo jim umožníme volbu mezi

novým a stávajícím prostředím, pozorujeme preferenci právě do nových míst. To může naznačovat souvislost s hledáním optimálních podmínek pro život i se samotnou „zvědavostí“ stejnonožce.

V roce 2019 publikoval Anselme další experiment také se zaměřením na chování suchozemských stejnonožců. Tuto studii založil na habituaci a senzitivaci. Testovaný jedinec byl po dobu 20 minut sledován v experimentální aréně, kdy nejprve horizontálně zkoumal prostředí. Po čase u něj dochází k útlumu této aktivity, tedy k habituaci. A následně se jedinec začne pohybovat vertikálně po stěnách experimentální arény, to nazýváme senzitivací. Pokud se jedinci po delší čas nepodaří uniknout, dochází u něj ke zvýšení stresu a imobilizaci. Časové rozvržení jednotlivých aktivit se může u různých jedinců lišit nebo k nim nemusí vůbec dojít. Podle těchto aspektů Anselme posuzoval citlivost jedinců na stres (2013b).

7 Reprodukční chování a vliv wolbachie

V rámci reprodukce vykazují suchozemští stejnonožci výrazné histologické adaptace. Jejich potomstvo se vyvíjí v marsupiu (obrázek 5), jehož nejstarší fosilní doklad byl objeven v mexickém jantaru starém 23 milionů let (Broly a kol. 2017). Marsupium je však mnohem starší a slouží u suchozemských stejnonožců jako důležitá adaptace pro život na souši, zajišťující výživu a optimální podmínky pro embryogenezi. Původně se vyvinulo pro mechanickou ochranu vajíček a vývoj embrya u vodních skupin *Peracarida*. Nyní samice stejnonožců udržují v marsupiu mikroprostředí, které poskytuje tekutinu a kyslík pro vývoj potomstva. K tomu jim napomáhají prstovité výběžky tzv. kotyledony, které vyrůstají ze sternitů a prorůstají mezi vajíčka (Csonka a kol. 2015).



Obrázek 5: Schématická kresba polohy marsupia (schéma převzato z prezentace Karla Tajovského)

U suchozemských stejnonožců se vyskytují dvě reprodukční strategie, jimiž jsou iteroparie a semelparie (Warburg 1995). Iteroparní druhy se rozmnožují vícekrát za život, pokud jsou příznivé podmínky prostředí. Naopak semelparní druhy se rozmnožují pouze jedenkrát za život, proto investují více energie do jediné snůšky.

Naopak iteroparní druhy vkládají více energie do růstu (Zimmer a Kauz 1997) a produkují až 6 krát více potomků (Achouri a kol. 2008).

Růst populace závisí na počtu a velikosti samic, které se reprodukují, protože fekundita (počet vajíček v jedné snůšce) i fertilita (počet juvenilů opouštějící marsupium) závisí na velikosti a váze samice (Sutton a kol. 1984, Achouri a kol. 2008). Velikost samic je tedy velmi důležitý faktor v reprodukčním úspěchu, větší samice jsou více plodné a pohybují se rychleji na větší vzdálenosti, jak potvrdil i experiment Kighta a Ozga (2001) se stínkou uhlazenou.

Suchozemští stejnonožci kopulují v noci. Samec vybízí samici poklepáváním tykadly a předními pereopody na hlavu. Následně samec samici uchopí pereopody,

které mohou být opatřeny fixačními strukturami. První a druhý pár pleopodů je u samců přeměněn na kopulační orgány umožňující vnitřní oplození. Oplozená vajíčka jsou uložena do marsupia, kde probíhá embryonální vývoj (Flasarová 1997). Vajíčka se vyvíjejí v embrya, poté v manka (larvy), které opouští marsupium (Warburg 1994). Délka vývoje je v rozmezí 45 až 68 dnů. Během tohoto období samička nepřijímá potravu (Ramel 1998).

Mláďata opouštějící marsupium nejsou zcela podobná dospělcům, mají pouze šest hrudních článků s šesti páry pereopodů. Sedmý článek se objevuje po prvním svlékání. Chybí jim také pigmentace (Frankenberger 1959). Samice se snaží vypudit potomstvo do co nejlepších podmínek prostředí, aby maximalizovala jejich růst a přežití (Willows 1984).

Na reprodukci má vliv řada environmentálních faktorů, suchozemské stejnonožce ovlivňuje fotoperioda a teplota spolu s geografickým původem. Například u svinky obecné nebo stínky *Porcellio olivieri* (Audouin, 1826) je typické omezení reprodukce na období mezi březnem a říjnem (Vandel 1960). Naopak tuniské populace stínky ojíněné (*Porcellionides pruinosus* Brandt, 1833) vykazují celoroční reprodukční aktivitu (Juchault a kol. 1985). Co se týče samců, je jejich reprodukční období delší, protože neinvestují do péče o potomstvo. Výjimkou je rod *Hemilepistus*, který se vyskytuje například v pouštích severní Afriky a západní Asie a vykazuje monogamní chování, investuje více do reprodukce a péči o potomstvo, kterým tak zajišťuje vyšší přežití v extrémních podmínkách (Linsenmair 2008).

Kromě pohlavního rozmnožování můžeme pozorovat i partenogenezi (tzn. vývoj jedince bez předchozího oplození samičí pohlavní buňky samčí pohlavní buňkou) a to například u druhů *Trichoniscus pusillus* (Brandt, 1833) (Christensen 1983).

Suchozemští stejnonožci se dožívají jednoho až devíti let (obrázek 6), rychlejší růst pozorujeme na počátku jejich života (Warburg 1993).



Obrázek 6: Fotografie znázorňující různě staré jedince stínky obecné (foto Jana Procházková, 4. 7. 2019, OLYMPUS SP-620UZ)

Samci jsou během května a června aktivnější, protože hledají samice ochotné se pářit (Farkas 1998). Vyhledávají je pomocí chemoreceptorů. Postupem času počet samic postupně převyšuje v populaci samce, což je způsobeno jednak úmrtím vyčerpaných samců, kteří mohou být zkonsumováni samicemi jako zdroj vápníku (Warburg 1993) nebo jejich přeměnou na neosamice. Feminizaci samců způsobuje bakterie *Wolbachia*, která spustí přeměnu genotypového samce na fenotypovou samici. Takový jedinec má nižší fitness, méně se páří a produkuje zejména samičí potomky (Moreau a kol. 2001, Moreau a Rigaud 2000). Tato cytoplazmatická bakterie značně narušuje poměr samců a samic a navíc je schopná přenášet se i do dalších generací přes cytoplazmu vajíček (Rigaud a kol. 1997, Kight 2008).

Přitažlivost samců k různým typům samic (tj. samice bez *wolbachie*, samice přirozeně a uměle infikované *wolbachii*) srovnávala studie Freddie-Jeanne Richard (2017). Behaviorální testy odhalily, že samci upřednostňují samice bez *wolbachie* a přirozeně infikované samice před uměle infikovanými samicemi. Jedinec infikovaný *wolbachii* je pachově méně atraktivní, tudíž pach slouží jako rozpoznávací signál pro samce a informuje je tak o nižší kondici samice.

Na změny ve fitness, reprodukci a fekunditě u svínek obecných infikovaných *wolbachii* se ve svém ročním experimentu zaměřili Fortin a kol. (2019). Jejich výsledky ukázaly snížení pravděpodobnosti oplodnění infikovaných jedinců před neinfikovanými. Jejich experiment nepotvrdil vliv *wolbachie* na míru přežívání.

Obecně je známo, že mnoho parazitů manipuluje také s chováním hostitele tak, aby zvýšili úspěšnost svého přenosu. Templé a Richard (2015) testovaly vliv wolbachie na učení a paměť svinek za pomoci pamětních testů (systematické kličkování v labyrintu). Srovnávaly jedince bez wolbachie a jedince přirozeně a uměle infikované wolbachii. Z jejich výsledků vyplývá, že wolbachie snižuje schopnost paměti a učení, tedy manipuluje s hostitelem a ovlivňuje jeho kognitivní schopnosti.

U suchozemských stejnonožců známe jak samičí (ZW/ZZ) tak samčí (XY/YY) heterogametické systémy. Studie Becking a kol. (2017) shromáždila data poměru pohlaví pro několik druhů, od kterých získala alespoň dva potomky. Druhy: *Armadillidium depressum* (Brandt, 1833), *Armadillidium granulatum* (Brandt, 1833), *Armadillidium maculatum* (Risso, 1816) a *Porcellio scaber* vykazovaly samičí heterogametický systém (ZW/ZZ) naopak druhy: *Armadillidium nasatum* (Budde-Lund, 1885) a *Armadillo officinalis* samčí heterogametický systém (XY/YY). Jedním z příkladů narušování pohlaví je již výše uvedená bakterie wolbachia. U svinek obecných infikovaných touto bakterií dochází k vymizení chromozomu W, výsledkem jsou všichni jedinci ZZ. Ti, kteří nesou wolbachii se vyvíjí jako samice, naopak neinfikovaní jedinci se vyvíjí jako samci. Takové potomstvo se skládá z 90 % samic a z 10 % samců a to díky velmi rychlému přenosu bakterie z matky na potomstvo.

Bakterie se vyskytuje i u jiných druhů živočichů jako roztoči, hlísti a dalšího hmyzu. Například u octomilky obecné a octomilky *Drosophila simulans* (Sturtevant, 1919) bylo prokázáno, že wolbachia je rezistentní vůči patogenům a chrání hostitele proti RNA virům (Osborne 2009). Její obranyschopnost byla prokázána i u dalších živočichů jako například u komára tropického. Dále *Wolbachia* indukuje expresi imunitního genu, například expresi antioxidantních proteinů, které jsou složkami imunitní odpovědi (Brenan 2008).

Celkovou úspěšnost reprodukce ovlivňuje i řada dalších faktorů, mezi které patří dostupnost potravy, vlhkost nebo bezpečí. Samice suchozemských stejnonožců tak vytváří různé behaviorální a fyziologické mechanismy. Gravidní samice byly podrobeny mnoha různým experimentům, například Kight a Nevo (2004) testovali vliv fyzického stresu na reprodukci, u gravidních samic stínky uhlazené. Čtyřicet samic rozdělili do dvou skupin: dvacet do experimentální a dvacet do kontrolní skupiny. Samice v experimentální skupině byly nuceny každý den, po dobu pěti minut k pohybu, což způsobilo nižší plodnost a zkrácení gravidity až o dva dny oproti samicím, které nebyly vystaveny stresu. Během experimentu bylo také pozorováno i požíráání vlastních vajec samicemi, pravděpodobně jako zpětný zisk energie pro

investice do zbylých mláďat. Obecně výsledky potvrzují, že samice mění reprodukční investice za podmínek fyziologického stresu.

Reprodukční výdaje u samic svinek vystavených podmínkám s omezeným množstvím potravy testovali Kight a Hashemi (2003). Během experimentu jen velmi málo samic předčasně ukončilo reprodukci, většina úspěšně produkovala potomstvo, ale s výrazně vyšší post-reprodukční úmrtností. Investice samic do reprodukce se tedy jeví jako velmi energeticky nákladná a i přes možnost ukončení gravidity samice přesto investují do potomstva.

Studie Hassala a kol. (2005) testovala vliv teploty a kvalitu potravy na reprodukci svinek obecných. Jednalo se o dvě skupiny jedinců: první z prostředí s trvale vyšší kvalitou potravy a menším kolísáním teploty, druhá pak z prostředí s větším kolísáním teploty a méně kvalitní potravou. Jedinci z první skupiny měly výrazně vyšší reprodukci (o 13,5 %) a větší potomky (o 9,1 %) než jedinci z druhé skupiny.

8 Závěr

V bakalářské práci jsem se zabývala behaviorálními reakcemi suchozemských stejnonožců na environmentální podněty. Modelová skupina suchozemských stejnonožců je hojně využívána k experimentům. K těmto experimentům ji předurčuje snadný chov, lehká dostupnost a vhodná velikost. Z těchto důvodů se využívá jak pro studium a tvorbu teoretických modelů, tak pro komparativní studie.

Suchozemští stejnonožci jsou významní především tím, že jsou jedinou skupinou korýšů, která se adaptovala na terestrický způsob života. Z tohoto důvodu se zkoumají především jejich adaptace na suchozemské prostředí, tím rozumíme testování jejich vlhkostních a teplotních preferencí, které řadíme mezi environmentální faktory významně ovlivňující život stejnonožců. S přechodem na souš se museli vypořádat s celou řadou nástrah, vytvořili proto mnoho strategií, které jsou častými předměty mnoha experimentů, příkladem je agregační chování, jehož významem je udržení tělesné vlhkosti i obrana před predátory. Výzkumy se zaměřují také na potravní chování, které se testuje pomocí potravních preferencí, takové studie jsou významné z hlediska role stejnonožců jako dekompozitorů opadu a jejich potravní preference se využívají i při biotoxikologických studiích, protože suchozemští stejnonožci patří ke kumulátorům těžkých kovů.

Co se týče obrany před predátory, suchozemští stejnonožci vytvořili řadu morfologických, behaviorálních a chemických mechanismů. Bylo by zajímavé se zaměřit v rámci dalších výzkumů právě na jejich chemickou obranu, která nebyla doposud příliš zkoumaná. Takové experimenty by mohly poskytnout nové poznatky v chemickém složení produkovaného sekretu, působení na různé predátory a případně jeho další využití. Také by tyto výzkumy mohly poukázat na produkci sekretu v průběhu života jedince nebo na množství vyloučené látky u konkrétních druhů stejnonožců.

9 Seznam použité literatury

- Achouri M. S., Charfi-Cheikhrouha F., Zimmer M. (2008): Reproductive patterns in syntopic terrestrial isopod species (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) from Morocco. *Pedobiologia*, 52(2): 127–137.
- Alexander R. D. (1974): The Evolution of Social Behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 325–383.
- Allee W. C. (1926): Studies in animal aggregations: Causes and effects of bunching in land isopods. *Journal of Experimental Zoology*, 45: 255–277.
- Allee W. C. (1927): Animal aggregations. *The Quarterly Review of Biology*, 2: 367–398.
- Anselme P. (2013a): Preference for rich, random tactile stimulation in woodlice (*Porcellio scaber*). *Learning and Motivation*, 44(4): 326–336.
- Anselme P. (2013b): Sensitivity to tactile novelty in the terrestrial isopod, *Porcellio scaber*. *Behavioural Processes*, 92: 52–59.
- Anselme P. (2015): Enhanced exploratory activity in woodlice exposed to random visuo-tactile patterns. *Learning and Motivation*, 50: 48–58.
- Anselme P. (2019): Horizontal and vertical exploration in woodlice: A dual-process model. *Behavioral Processes*, 159: 55–56.
- Barmeyer R. A. (1975): Predation on the Isopod Crustacean *Porcellio scaber* by the Theridiid Spider *Steatoda Grossa*. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 74(1): 30–36.
- Beauché F., Richard F.-J. (2013): The Best Timing of Mate Search in *Armadillidium vulgare* (Isopoda, Oniscidea). *PLoS ONE*, 8(3): e57737.
- Becking T., Giraud I., Raimond M., Moumen B., Chandler C., Cordaux R., Gilbert C. (2017): Diversity and evolution of sex determination systems in terrestrial isopods. *Scientific Reports*, 7: Article number: 1084.
- Brennan L. J., Keddie B. A., Braig H. R., Harris H. L. (2008): The Endosymbiont *Wolbachia pipientis* Induces the Expression of Host Antioxidant Proteins in an *Aedes albopictus* Cell Line. *PLoS ONE*, 3(5): e2083.
- 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(2): 165–171.

- Broly P., de Lourdes Serrano-Sanchez M., Rodriguez-Garcia S., Vega F.J. (2017): Fossil evidence of extended brood care in new Miocene Peracarida (Crustacea) from Mexico. *Journal of Systematic Palaeontology*, 15(12): 1037–1049.
- Broly P., Deville P., Maillet S. (2013): The origin of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). *Evolutionary Ecology*, 27(3): 461–476.
- Broly P., Ectors Q., Decuyper G., Nicolis S. C., Deneubourg J-L. (2016a): Sensitivity of density-dependent threshold to species composition in arthropod aggregates. *Scientific Reports*, 6: Article number: 32576.
- Broly P., Mullier R., Deneubourg J-L., Devigne C. (2012): Aggregation in woodlice: social interaction and density effects. *ZooKeys*, 176: 133–144.
- Broly P., Mullier R., Devigne C., Deneubourg J-L. (2016b): Evidence of self-organization in a gregarious land-dwelling crustacean (Isopoda: Oniscidea). *Animal Cognition*, 19: 181–192.
- Carefoot T. (1993): Physiology of terrestrial isopods. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 106(3): 413–429.
- Castillo M. E., Kight S. L. (2005): Response of terrestrial isopods, *Armadillidium vulgare* and *Porcellio laevis* (Isopoda: Oniscidea) to the ant *Tetramorium caespitum*: morphology, behavior and reproductive success. *Invertebrate Reproduction and Development*, 47(3): 183–190.
- Csonka D., Halasy K., Hornung E. (2015): Histological studies on the marsupium of two terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *ZooKeys*, 515: 81–92.
- Culliney T. W. (2013): Role of Arthropods in Maintaining Soil Fertility. *Agriculture*, 3(4): 629–659.
- Cividini S., Montesanto G. (2018): Differences in the pattern of turn alternation between juveniles and adults of *Armadillo officinalis* Dumeril, 1816 (Isopoda, Oniscidea) in response to substrate-borne vibrations. *Acta ethologica*, 21(2): 59–68.
- Deslippe R., Jelinski L., Eisner T. (1996): Defense by use of a proteinaceous glue: Woodlice vs. ants. *Zoology: Analysis of Complex Systems*, 99(3): 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.
- Dias N., Hassal M., Waite T. (2012): The influence of microclimate on foraging and sheltering behaviours of terrestrial isopods: Implications for soil carbon dynamics under climate change. *Pedobiologia*, 55(3): 137–144.
- Dimitriou A. C., Taiti S., Sfenthourakis S. (2019): Genetic evidence against monophyly of Oniscidea implies a need to revise scenarios for the origin of terrestrial isopods. *Scientific Reports*, 9: Article number: 18508.
- Drobne D., Fajgelj A. (1993): Use of Tc-99m-pertecthnetate to follow liquid water uptake by *Porcellio scaber*. *Journal of Experimental Biology*, 178: 275–279.
- Edney E. B. (1951a): The evaporation of water from woodlice and the millipede *Glomeris*. *Journal of experimental Biology*, 28(1): 91–115.
- Edney E. B. (1951b): The Body Temperature of Woodlice. *Journal of experimental Biology*, 28(3): 271–280.
- Edney E. B. (1964): Acclimation to Temperature in Terrestrial Isopods: I. Lethal Temperatures. *Physiological Zoology*, 37(4): 364–377.
- Edney E. B. (1968): Transition from Water to Land in Isopod Crustaceans. *American Zoologist*, 8: 309–326.
- Edney E. B. (1977): Water balance in land arthropods. Berlin: Springer Verlag, 282 pp.
- Edney E. B., Spencer J. O. (1955): Cutaneous respiration in Woodlice. *Journal of Experimental Biology*, 32(2): 256–269.
- Eisenbeis G. (2005): Biology of soil invertebrates. In: König, H., Varma, A (eds.): Intestinal microorganisms of termites and other invertebrates. Springer Verlag, Berlin – Heidelberg – New York, 3–53 pp.
- Farkas S. (1998): Population dynamics, spatial distribution, and sex ratio of *Trachelipus rathkei* Brandt (Isopoda: Oniscidea) in a wetland forest by the Drava river. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 44: 323–331.
- Flasarová M. (1976): O našich svinkách (Isopoda, Oniscoidea). *Živa*, 24: 23–24.
- Flasarová M. (1997): Suchozemští stejnonožci v lidských obydlích v České republice. *Zpravodaj sdružení*, 6: 118–124.

- Flasarová M. (2001): Řád: Stejnonožci (Isopoda). In: Pavelka J., Trezner J. (Eds.), Příroda Valašska (okres Vsetín), pp. 168, Český svaz ochránců přírody ZO 76/06 Orchidea, Vsetín.
- Fortin M., Meunier J., Laverre T., Souty-Grosset C., Richard F.-J. (2019): Joint effects of group sex-ratio and *Wolbachia* infection on female reproductive success in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare*. *BMC Evolutionary Biology*, 19: Article number: 69.
- Frankenberger Z. (1959): Stejnonožci suchozemští – Oniscoidea. Fauna ČSR, svazek 14. Československá akademie věd, Praha.
- Fryxell J. M., Mosser A., Sinclair A. R. E., Packer C. (2007): Group formation stabilizes predator-prey dynamics. *Nature*, 449: 1041–1043.
- Ganter P. (1984): The Effects of Crowding on Terrestrial Isopods. *Ecology*, 65(2): 438–445.
- Gatti R. C., Messina G., Tiralongo F. (2020): Learning from the environment: how predation changes the behavior of terrestrial Isopoda (Crustacea Oniscoidea). *Ethology Ecology & Evolution*, 32(1): 29–45.
- Gorvett H. (1956): Tegumental glands and terrestrial life in Woodlice. *Proceedings of the Royal Society of London*, 126: 291–314.
- Gunn D. L. (1937): The humidity reactions of the woodlouse *Porcellio scaber* (Latreille). *Journal of Experimental Biology*, 14: 178–186.
- Hadley N. F., Quinlan M. C. (1984): Cuticular transpiration in the isopod *Porcellio laevis*: chemical and Morphological factors involved in its control. *Symposia of the Zoological Society of London*, 53: 97–107.
- Hassall M. (1996): Spatial variation in favourability of a grass heath as a habitat for woodlice (Isopoda: Oniscoidea). *Pedobiologia*, 40(4): 514–528.
- Hassall M., Dangerfield J. M. (1989): Inter-specific competition and the relative abundance of grassland isopods. *Monitore Zoologico Italiano Monografia*, (N.S.), 4: 379–397.
- Hassall M., Edwards D. P., Carmenta R., Derhe M. A., Moss A. (2010): Predicting the effect of climate change on aggregation behaviour in four species of terrestrial isopods. *Behaviour*, 147(2): 151–164.

- Hassall M., Helden A., Goldson A., Grant A. (2005): Ecotypic differentiation and phenotypic plasticity in reproductive traits of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscidea). *Oecologia*, 143(1): 51–60.
- Hassall M., Tuck J. (2007): Sheltering behavior of terrestrial isopod in grasslands. *Invertebrate Biology*, 126(1): 46–56.
- Hild S., Marti O., Ziegler A. (2008): Spatial distribution of calcite and amorphous calcium carbonate in the cuticle of the terrestrial crustaceans *Porcellio scaber* and *Armadillidium vulgare*. *Journal of Structural Biology*, 163(1): 100–108.
- Horiguchi H., Hironaka M., Meyer-Rochow V. B., Hariyama T. (2007): Water Uptake via Two Pairs of Specialized Legs in *Ligia exotica* (Crustacea, Isopoda). *Biological Bulletin*, 213: 196–203.
- Hornung E. (2011): Evolutionary adaptation of oniscidean isopods to terrestrial life: Structure, physiology and behavior. *Terrestrial Arthropod Reviews*, 4: 95–130.
- Horváthová T., Kozłowski J., Bauchinger U. (2015): Growth rate and survival of terrestrial isopods is related to possibility to acquire symbionts. *European Journal of Soil Biology*, 69: 52–56.
- Houghtaling K., Kight S. L. (2006): Turn alternation in response to substrate vibration by terrestrial isopods, *Porcellio laevis* (Isopoda: Oniscidea) from rural and urban habitats in New Jersey, USA. *Entomological News*, 117(2): 149–154.
- Christensen B. (1983): Genetic variation in coexisting sexual diploid and parthenogenetic triploid *Trichoniscus pusillus* (Isopoda, Crustacea). *Hereditas*, 98(2): 201–207.
- Jeffery S., Gardi C., Jones A., Montanarella L., Marmo L., Miko L., Ritz K., Peres G., Römbke, J. van der Putten W. H. (2010): European Atlas of Soil Biodiversity. European Commission, Publications Office of the European Union, Luxembourg.
- Jenny H. (1980): *The Soil Resource: Origin and Behavior*; Springer-Verlag: New York, NY, USA, p. 377.
- Juchault P., Mocquard J. P., Kouigan S. (1985): Étude expérimentale de l'influence des facteurs externes (Température et photopériode) sur le cycle de reproduction du Crustacé Oniscoïde *Porcellionides pruinosus* (Brandt) provenant de populations africaine (Togo) et européenne (France). *Crustaceana*, 48: 307–315.

- Kight S. L. (2008): Reproductive ecology of terrestrial isopods (Crustacea: Oniscidea). *Terrestrial Arthropod Reviews*, 1: 95–110.
- Kight S. L., Hashemi A. (2003): Diminished food resources are associated with delayed reproduction or increased post-reproductive mortality in brood-bearing terrestrial isopods *Armadillidium vulgare* Latreille. *Entomological News*, 114(2): 61–68.
- Kight S. L., Nevo M. (2004): Female Terrestrial Isopods, *Porcellio laevis* Latreille (Isopoda: Oniscidea) Reduce Brooding Duration and Fecundity in Response to Physical Stress. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 77(3): 285–287.
- Kight S. L., Ozga M. (2001): Costs of Reproduction in the Terrestrial Isopod *Porcellio laevis* Latreille (Isopoda: Oniscidea): Brood-Bearing and Locomotion. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 74(3): 166–171.
- Krause J., Ruxton G. D. (2002): Living in Groups. Oxford University Press, Oxford.
- Kuenen D. J., Nooteboom H. P. (1963): Olfactory orientation in some land isopods (Oniscidea, Crustacea). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 6: 133–142.
- Kühnelt W. (1976): Soil Biology with Special Reference to the Animal Kingdom, 2nd ed.; Faber and Faber Limited: London, UK, p. 483.
- Labandeira C. C., Sepkoski J. J. (1993): Insect Diversity in the Fossil Record. *Science*, 261: 310–315.
- Linsenmair K. E. (2008): Sociobiology of terrestrial isopods . pp. 339-364 . In , J. E. Duffy and M. Thiel (Editors). Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems - Crustaceans as Model Organisms. Oxford University Press. Oxford, England, U.K. 502 pp.
- McQueen D. J. (1976): The influence of climatic factors on the demography of the terrestrial isopod *Tracheoniscus rathkei*. *Canadian Journal of Zoology*, 54(12): 2185–2199.
- McQueen D. J., Steel C. G. H. (1980): The role of photoperiod and temperature in the initiation of reproduction in the terrestrial isopod *Oniscus asellus* Linnaeus. *Canadian Journal of Zoology*, 58(2): 235–240.
- Mocquard J. P., Juchault P., Souty-Grosset C. (1989): The role of environmental factors (temperature and photoperiod) in the reproduction of the terrestrial

- isopod *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804). *Monografia. Monitore zoologico italiano*, 4: 455–475.
- Moreau J., Bertin A., Caubet Y., Rigaud T. (2001): Sexual selection in an isopod with *Wolbachia*-induced sex reversal: males prefer real females. *Journal of Evolutionary Biology*, 14: 388–394.
- Moreau J., Rigaud T. (2000): Operation sex ratio in terrestrial isopods: interaction between potential rate of reproduction and *Wolbachia*-induced sex ratio disortion. *Oikos*, 91: 477–484.
- Moriyama T. (1999): Decision-making and turn alternation in pill bugs (*Armadillidium vulgare*). *International Journal of Comparative Psychology*, 12(3): 153–170.
- Moriyama T., Migita M., Mitsuishi M. (2016): Self-corrective behavior for turn alternation in pill bugs (*Armadillidium vulgare*). *Behavioural processes*, 122: 98–103.
- 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.
- Orsavová J., Tuf I. H. (2018): Suchozemští stejnonožci: atlas rozšíření v České republice a bibliografie 1840-2018. *Acta Carpathica Occidentalis*, 124 pp.
- Osborne S. E., Leong Y. S., O'Neill S. L., Johnson K. N. (2009): Variation in antiviral protection mediated by different *Wolbachia* strains in *Drosophila simulans*. *PLoS Pathogens*, 5: e1000656.
- Paris O. H. (1963): The ecology of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscoidea) in California Grassland: Food, Enemies, and Wheather. *Ecological Monographs*, 33(1): 1–22.
- Quadros A. F., Bugs P. S., Araujo P. B. (2012): Tonic immobility in terrestrial isopods: intraspecific and interspecific variability. *ZooKeys*, 176: 155–170.
- Rahbar G., Kavian A., Rooshan M. H., Kowsar A., Shahedi K. (2015): Effect of sowbug on Soil Aggregate Stability in a Desert Region (Case Study: Gareh Bygone Plain, Iran). *Ecopersia*, 3(4): 1189–1199.
- Richard F-J. (2017): Symbiotic Bacteria Influence the Odor and Mating Preference of Their Hosts. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5: Article number: 143.
- Rigaud T., Antoine D., Marcadeâ I., Juchault P. (1997): The effect of temperature on sex ratio in the isopod *Porcellionides pruinosus*: Environmental sex

- determination or a by-product of cytoplasmic sex determination? *Evolutionary Ecology*, 11(2): 205–215.
- Řezáč M., Pekár S. (2007): Evidence for woodlice-specialization in *Dysdera* spiders: behavioural versus developmental approaches. *Physiological Entomology*, 32(4): 367–371.
- Saxena S. C. (1957): An experimental study of thanatosis in *Armadillidium vulgare* (Latreille). *Journal of the Zoological Society of India*, 9: 192–199.
- Selden P. A., Edwards D. (1989): Colonisation of the land. In: Allen KC, Briggs DEG (eds). *Evolution and the fossil record*. Belhaven, London, 122–152 pp.
- Schmalfuss H. (1984): Eco-morphological strategies in terrestrial isopods. *Symposia of the Zoological Society of London*, 53: 339–368.
- Schmalfuss H. (2003): World catalog of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A*, 654: 341 pp.
- Sunderland K. D., Sutton S. L. (1980): A Serological Study of Arthropod predation in Woodlice in a Dune Grassland Ecosystem. *The Journal of Animal Ecology*, 49(3): 987–1004.
- Sutton S. L. (1972): Invertebrate types. *Woodlice*. London, Ginn and company limited.
- Sutton S. L., Hassall M., Willows R., Davis R. C., Grundy A., Sunderland K. D. (1984): Life histories of terrestrial isopods: a study of intra- and interspecific variation. *Symposia of the Zoological Society of London*, 53: 269–294.
- Takeda N. (1980): The aggregation pheromone of some terrestrial isopod crustaceans. *Experientia*, 36(11): 1296–1297.
- Takeda N. (1984): The aggregation phenomenon in terrestrial isopods. *Symposia of the Zoological Society of London*, 53: 381–404.
- Templé N., Richard F-J. (2015): Intra-cellular bacterial infections affect learning and memory capacities of an invertebrate. *Frontiers in Zoology*, 12: Article number: 36.
- Tuf I. H. (2014): Don 't panic! I o život je třeba běžet chladnokrevně! *Vesmír*, 93: 74.
- Tuf I. H., Drábková L., Sipos J. (2015): Personality affects defensive behaviour of *Porcellio scaber* (Isopoda, Oniscidea). *ZooKeys*, 515: 159–171.
- Tuf I. H., Tajovský K., Mikula J., Laška V., Mlejnek R. (2008): Terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea) in and around Zbrašov Aragonit Caves (Czech

- Republic). In: Zimmer M., Charfi Cheikhrouha F., Taiti S. (Eds.): Proceedings of the International Symposium on Terrestrial Isopod Biology. *ISTIB*, 07: 39–42.
- Tuf I. H., Tufová J. (2005): Communities of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) in epigon of oak-hornbeam forests of SW Slovakia. *Ekológia*, 24: 113–123.
- Vandel A. (1960): Isopodes terrestres. Faune de France tome 2, P Lechevalier, Paris.
- Vilisics F., Lapanje A. (2005): Terrestrial Isopods (Isopoda: Oniscidea) from the Slovenian Karst. *Natura Sloveniae*, 7: 13–21.
- Walker L. R., Moral R. (2003): Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation; Cambridge University Press: New York, NY, USA, 442 pp.
- Waloff N. (1941): The mechanism of humidity reactions of terrestrial isopods. *Journal of experimental Biology*, 18: 115–135.
- Warburg M. R. (1965): Water Relation and Internal Body Temperature of Isopods from Mesic and Xeric Habitats. *Physiological Zoology*, 38(1): 99–109.
- Warburg M. R. (1993): Evolutionary Biology of Land Isopods. Berlin, Springer-Verlag.
- Warburg M. R. (1994): Review of recent studies on reproduction in terrestrial isopods. *Invertebrate Reproduction & Development*, 26(1): 45–62.
- Warburg M. R., Linsenmair K. E., Bercowitz K. (1984): The effect of climate change on the distribution and abundance of Isopods, 53: 339–367.
- Warburg M. R., Weinstein D. (1995): Effects of temperature a photoperiod on the breeding patterns of two isopod species. In: Alikhan, A.M. (ed.): Terrestrial Isopod Biology. Crustacean Issues 9. A.A. Balkema, Rotterdam, Netherlands: 107–119.
- Wieser W. (1963): Die Bedeutung der Tageslänge für das Einsetzen der Fortpflanzungsperiode bei *Porcellio scaber* Latr. (Isopoda). *Zeitschrift für Naturforsch B*, 18: 1090–1092.
- Willows R. (1984): Breeding phenology of woodlice and oostegite development in *Ligia oceanica* (L.) (Crustacea). *Symposia of the Zoological Society of London*, 53: 469–485.
- Zimmer M. (2002): Nutrition in terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidae): an evolutionary-ecological approach. *Biological Reviews*, 77: 455–493.

- Zimmer M., Kautz G. (1997): Breeding phenological strategies of the common woodlouse, *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscidea). *European journal of soil biology*, 33(2): 67–73.
- Zimmer M., Topp W. (1998): Microorganisms and cellulose digestion in the gut of *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscidea). *Journal of Chemical Ecology*, 24(8): 1397–1408.
- Zimmerman I. K., Kight S. L. (2016): Responses of Four Arthropod Prey Species to Mechanosensory, Chemosensory and Visual Cues from an Arachnid Predator: A Comparative Approach. *The Excitement of Biology*, 4(2): 114–135.