

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie a životního prostředí



Vybrané aspekty agregace suchozemských stejnonožců

Bakalářská práce

Daniela Jeníková

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

Olomouc 2013

Abstrakt

Suchozemští stejnonožci (podřád Oniscidea) nejsou dokonale přizpůsobeni terestrickému prostředí, hlavním problémem jsou pro ně ztráty vody z těla. Předchozí výzkumy naznačují, že zamezení těmto ztrátám je hlavním důvodem tvorby agregací různých druhů stínek. Dalšími příčinami jsou thigmotaxe (snaha dosáhnout fyzického kontaktu), negativní fototaxe (vyhledávají tmavá místa) a sociální důvody (tendence vyhledávat jiné příslušníky svého druhu). Dosavadní experimenty byly prováděny hlavně v laboratorních podmínkách v prázdných kruhových arénách. Cíle mé práce byly: 1) nalézt možný vliv tvaru arény používané při experimentech na dynamiku vznikající agregace a 2) popsat nejpočetnější typy interakcí mezi jedincem a skupinou, ke kterým při podobných experimentech dochází.

Studovali jsme tři tvary arén: prázdný kruh, prázdný rovnostranný trojúhelník a kruh se dvěma překážkami. Všechny arény měly stejnou plochu. Každá aréna byla použita v experimentu 20x, vždy se skupinou 30 stejnonožců *Porcellio scaber*. Jejich chování bylo nahráváno 50 minut webkamerou. Ve vztahu ke tvaru arény jsme hodnotili:

- dynamiku agregace – v pravidelných intervalech byli sečtení agregovaní jedinci
- početnost behaviorálních interakcí. Tyto interakce byly: připojení jedince ke skupině; disturbance; odpojení – odchod jedince; nepřipojení, tj. nezáměr jedince o agregaci.

Výsledky práce ukazují, že tvar arény má signifikantní vliv jak na dynamiku agregace, tak na interakce mezi jednotlivci a agregací. Při dalších pokusech by proto měl být zohledněn tvar arény, aby nebyl příliš nepřirozený.

Klíčová slova: agregace, dynamika, interakce, stínka, bunching, aréna

Abstract

Terrestrial isopods (suborder Oniscidea) are not adapted to terrestrial life as well as other groups (insects, spiders etc.). They need protect water content of their bodies. We know, aggregations help them keep water inside bodies. Thigmotaxis (craving for touching), negative phototaxis (avoiding sunshine) and social aspects (craving for contact with other woodlice) are other reasons for this behaviour. Up today experiments were done in laboratory conditions in empty experimental rings. Aims of this project were: 1) to test effect of shape of arena to dynamic of aggregation of woodlice and 2) describe kinds of interactions between individual isopod and aggregation usually observed.

Three kinds of experimental arenas were studied: empty ring, empty triangle and ring with obstructions inside. All arenas were of the same area. In each arena, 30 individuals of woodlice *Porcellio scaber* were placed inside and released. Their behaviour was videotaped for 50 minutes. According to shape of arena, we evaluated:

- dynamics of aggregation (number of aggregated animals) and
- frequency of behavioural interactions (attach with group, disturbance of group, release from group and ignoral of group).

Our results imply significant effect of shape of arena to dynamic of aggregation as well as frequency of observed behaviour of individual to group. Shape of experimental arena should be considered in next studies of aggregation behaviour.

Key-words: aggregation, dynamics, interaction, woodlouse, bunching, shape of arena

Prohlášení

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

V Olomouci 7. 5. 2013

.....

OBSAH

Seznam obrázků	vii
Poděkování	viii
Úvod	1
Biologie a ekologie suchozemských stejnooáčů	1
Agregační chování	2
Příčiny agregacího chování	2
Cíle práce	6
Metodika	7
Sběr a odchov jedinců	7
Realizace experimentů	7
Vyhodnocování záznamů	10
Hodnocení interakcí	10
Dynamika agregace	12
Statistická analýza dat	13
Výsledky	14
Vyhodnocení interakcí v jednotlivých arénách	14
Vyhodnocení dynamiky agregace	18
Diskuse	20
Vliv tvaru arény na interakce mezi aktivními a agregovanými jedinci	20
Vliv tvaru arény na dynamiku agregace	22
Závěr	25
Literatura	26
Přílohy	28

SEZNAM OBRÁZKŮ

Obrázek 1 Průměrný počet připojení ve 3 tvarech arén během 30 minut pozorování	14
Obrázek 2 Průměrný počet odpojení ve 3 tvarech arén během 30 minut pozorování	15
Obrázek 3 Průměrný počet disturbancí ve 3 tvarech arén během 30 minut pozorování.	16
Obrázek 4 Průměrný počet nepřipojení ve třech tvarech arén během 30 minut pozorování.....	17
Obrázek 5 Vliv tvaru arény na časovou dynamiku agregace suchozemských stejnonožců	18
Obrázek 6 Chovný box se stínkami (kůra byla pro demonstraci převrácena)	28
Obrázek 7 Aréna s překážkami, jedinci v uklidňujícím prostoru.....	28
Obrázek 8 Vznikající agregace a pohybující se jedinci v kruhu	29
Obrázek 9 Agregace stínek v trojúhelníku.....	29
Obrázek 10 Aktivní zvířata a počátek agregace u překážky	29

PODĚKOVÁNÍ

Ráda bych poděkovala dr. Ivanu H. Tufovi, za ochotnou pomoc při realizaci a zpracování této bakalářské práce a trpělivé jednání. Dále děkuji Ing. Petru Hlavinkovi z Mendelovy Lesnické univerzity, za zapůjčení přístroje Minikin TH. V neposlední řadě děkuji profesorovi Emilu Tkadlecovi za velkou pomoc se statistickou částí práce.

ÚVOD

Biologie a ekologie suchozemských stejnonožců

Suchozemští stejnonožci, příslušníci podřádu Oniscidea, jsou skupinou korýšů, která jako jediná v současnosti žije v terestrickém prostředí. Původní prostředí, ve kterém se evolučně vyvíjeli, je ovšem voda a jejich organismy nejsou pro suchozemský život ještě tak dobře adaptovány, jako např. u hmyzu. Těla suchozemských stejnonožců jsou, jako u většiny korýšů, poměrně hodně členitá a mají velký počet končetin, přívěsků a výběžků, tedy relativně velký povrch těla, což vede ke zvýšeným ztrátám vody z organismu (Eisenbeis 2005). Navíc jejich kutikula postrádá lipidovou vrstvu, která by je před těmito ztrátami chránila. I přesto se vyvinula celá řada morfologických i etologických adaptací, kterými se stínky snaží ztráty životně důležité vody minimalizovat.

Na povrchu jejich těla byla nalezena soustava kanálků (Hoese 1981 in Eisenbeis 2005) sloužících k rozvodu vody a tím zabránění vyschnutí kutikuly. Pomocí tohoto systému kanálků také dochází k vylučování čpavku jako odpadního produktu a to s minimálním podílem vody, v neposlední řadě slouží také k termoregulaci (Eisenbeis 2005, Hornung 2011). Suchozemští stejnonožci nedýchají pomocí žaber, jako ostatní korýši, ale mají pseudotracheje jako dýchací orgán.

Většina zástupců podřádu Oniscidea je díky těmto, řekněme, málo účinným adaptacím, vázána na prostředí s vysokou vlhkostí vzduchu. V přírodě se v závislosti na druhu, vyskytují na místech, která jsou chráněna před suchem a přílišným světlem. Lesní druhy pod spadaným listím, pod kůrou rozkládajících se stromů a podobně. Druhy jako stínka obecná (*Porcellio scaber*), stínka zední (*Oniscus asellus*) nebo svinka obecná (*Armadillidium vulgare*) nemají požadavky na kvalitu prostředí příliš vysoké, vyskytují se ve městech a obcích, v každé větší hromadě kamení, pod opadající omítkou, rovněž pod kůrou, ve skalkách které jsou ve stínu atd.

Stínky jsou zvířata se silnou negativní fototaxí, přes den a při vyrušení okamžitě vyhledávají úkryt v podobě tmavých škvír, ve kterých se udržuje tmavé a vlhké mikroklima. Aktivní jsou proto převážně v noci, kdy opouštějí úkryty, hledají potravu a načerpávají celým povrchem těla vzdušnou vlhkost, kterou přes den ztratily. Vodu ztrácí převážně dýcháním, které se uskutečňuje jednak celým povrchem těla a také

pomocí vzdušnicových plic. K dalším ztrátám dochází s výkaly. Příjem vody je pak zajišťován samozřejmě také s potravou. Tou je především rozkládající se rostlinný materiál, s podílem koprofagie a pravděpodobně také kanibalismu, o kterém pojednám v dalších částech práce. Jako velice početná skupina hrají suchozemští stejnonožci důležitou roli v půdní ekologii při rozkladných procesech, protože rozměňují mrtvou organickou hmotu a zpřístupňují tím živiny pro další půdní organismy (Hassall a Dangerfield, 1989). Dále rozptylují mikroflóru ve výkalech a jejich fyziologie napomáhá tomu, že jsou vhodnými modelovými organismy pro sledování a detekci bioakumulace těžkých kovů. Vzhledem ke klíčové roli stínek v půdních ekosystémech by bylo užitečné lépe porozumět jejich agregačním vzorům (Devigne et. al 2011).

Agregační chování

Agregace je jakékoli seskupení zvířat, trvalejšího charakteru, které vzniká buďto náhodně (nebo nám prozatím příčina jejího vzniku není známa) nebo za účelem zlepšení životních podmínek jednotlivců. Příkladem může být například vzájemná ochrana před predátory při společném hnízdění (ptáci), prostý stádový efekt kopytníků, shlukování jedinců k hibernaci, ačkoli zbytek roku žijí samostatně (poletušky), celoživotní a organizované agregace sociálního hmyzu. Vyskytuje se napříč celou živočišnou říší a suchozemští stejnonožci nejsou výjimkou.

Na téma agregačního chování suchozemských stejnonožců bylo již publikováno mnoho prací, například jeden z prvních výzkumů (Allee 1926) vyústil ve fenomén nazývaný Alleeho princip o pozitivním vztahu mezi fitness jedince a hustotou populace. Další zajímavé práce jsou například Friedlanderova (1965) zaměřující se na vliv různých chemických látek na rychlost tvorby a velikost agregace. Publikací dosud vzniklo velké množství, většina z nich se ovšem zabývala agregací jako odpovědí jednotlivců na různé faktory, jako světlo, vlhko, stres atd. Jedna z posledních je publikace Devigneho a kol. (2011), zaměřující se mimo tyto faktory navíc o dynamické procesy při vzniku agregací a potenciální sociální interakce mezi jedinci.

Příčiny agregačního chování

Zřejmě nejpodstatnějším důvodem seskupování stínek pravděpodobně je hospodaření s tělesnou vodou, tedy snaha o minimalizaci odparu. Provedené pokusy ukazují, že jedinec, který je izolovaný několik hodin v suchém prostředí při cca 40% relativní

vlhkosti vzduchu (dále - RH) a teplotě 21 °C a nemá možnost agregovat, ztratí přibližně 1,5 krát více vody, než jedinci, umístění ve shodných podmínkách, ale ve větším počtu a s možností agregace (Giessen 1988). Pokud zvířata nemají možnost jiného horizontálního úkrytu, vytvářejí agregace navrstvené z mnoha svých těl. Jedná se o tzv. „bunching“ (Friedlander 1964). Tím, že se takto intenzivně navzájem dotýkají ze všech stran, jednak zmenší část povrchu těla, která je vystavena okolnímu vysušujícímu prostředí a také si v agregaci vytvoří vlastní příznivější mikroklima. Stejným způsobem se zároveň brání před světlem. Navíc, stejnonožci v agregaci dýchají rychleji a produkují více oxidu uhličitého.

Vznik agregace v souvislosti s vlhkostí prostředí závisí také na velikosti sledované populace. Při velkém počtu zvířat v pokusu nebo populaci, pravděpodobně dochází k vzájemnému vyrušování zvířat. Efektivita agregace, jakožto obranného mechanismu proti vysychání, pak tímto logicky klesá.

Tento aspekt podrobněji prozkoumal Cloudsley-Thompson a Constantinou (1987). Stínkám byla nabídnuta volba mezi prostředím 10% a 100% RH a mohli se mezi těmito variantami volně pohybovat. V případě, že bylo do výběrové arény vloženo 65 zvířat, na konci experimentu nebyl rozdíl ve velikosti shluků na obou stranách, i přes to, že 10% RH je prostředí silně nepříznivé. Stejný trend se projevoval, pokud měli jedinci na výběr mezi 60% a 100% RH. Dále z těchto výsledků vyplynulo, že tendence k seskupování na vlhčí straně arény, tedy v potencionálně výhodnějším prostředí, byly významně větší, v případě malých populací, než u velkého počtu zvířat. Můžeme se tedy domnívat, že efektivní velikost populace pro agregaci je někde pod hranicí 50 zvířat, při vyšším počtu raději vytváří menší agregaci i v nevyhovujících podmínkách RH.

Za touto skutečností však nestály individuální preference jednotlivých stínek. Po experimentu byly označeny stínky, které si vybraly sušší polovinu arény. Ponechali je den odpočinout při 100% RH. Další den byly přidány ke stejnému počtu jedinců, kteří si nikdy v minulosti nevybrali suchou variantu. Označení jedinci se rozdělili opět náhodně, tj. polovina do agregace ve vlhčí části a polovina do sušší části (Cloudsley-Thompson a Constantinou 1987). Podobné výsledky byly v případě volby mezi různými intenzitami světla.

Agregační chování je ovlivněno velkým množstvím faktorů a je obtížné je rozeznat. Dalším pravděpodobným důvodem pro agregaci je thigmotaxe. Terminologie pro tento jev není zatím ustálená, pro účely této práce proto budu používat pojem thigmotaxe, jako snaha jedince, dosáhnout mechanického fyzického kontaktu s předměty v okolí, ať se jedná o další jedince, nebo součásti aparatury. Stínky mají pravděpodobně na tělech mechanoreceptory, které o uskutečnění kontaktu informují. Tato snaha o kontakt nejspíše souvisí s prostředím, ve kterém se zvířata vyskytují. To je nejen vlhké a tmavé, ale i prostorově omezené (Friedlander 1964).

Byl sledován také vliv drsnosti/hladkosti a tvaru povrchu nabízeného úkrytu, na vznik agregací. Záznam reakcí probíhal 5 hodin. Výsledkem byla výrazně individuální odpověď na kontakt, i když většina jedinců se usadila v úkrytu poměrně rychle po vložení. V dalších experimentech se výrazně snížil pohyb zvířat pod úkrytem s hrubým povrchem, v porovnání s povrchy hladšími, i když v klidové poloze vlastně nebyli v kontaktu s úkrytem, protože se přitiskli k podlaze (Friedlander 1964). Také zjistil, že jedinci, kteří se usadili „k odpočinku“ osamoceni i když v potencionálně ideálních vlhkostních i kontaktních podmínkách, zůstávali v klidu výrazně kratší dobu, než jedinci v agregacích. Domnívá se tedy, že mechanický kontakt sám o sobě není udržovatelem agregace (Friedlander 1964). To naznačuje jistou sociální stránku chování stínek.

Sociální důvody agregace stejnonožců nejsou zatím příliš objasněny, avšak předpokládají se. V případě, že byla stínkám nabídnuta volba mezi dvěma naprosto stejnými úkryty v aréně, průměrně 70 % jedinců se seskupilo po deseti minutách pod jedním z nich, 15 % pod druhým a zbytek zůstal aktivní. Při opakování s různě velkými skupinami vždy vynikla rychle jedna velká agregace pod jedním z krytů, ačkoli byly oba stejné. To ukazuje na vzájemné ovlivňování mezi stínkami (Broly, Devigne 2011). Další výsledky ukazují, že stínky nejen tolerují ostatní jedince příslušného druhu, ale ve skutečnosti přitahují ostatní pro tvorbu agregátů. V podstatě výběr jednoho ze dvou stejných krytů a agregaci v homogenním prostředí lze vysvětlit pouze vzájemným ovlivňováním stínek (Devigne et al. 2011).

Většina dosavadních experimentů byla provedena v laboratorních podmínkách, v experimentálních arénách kruhového tvaru. Zjištěná úroveň agregace údajně byla tímto oprostěna od vlivu „pouhé“ thigmotaxe. Domnívám se však, že kruhová aréna je

prostředí pro experimentování se stejnonožci velmi nepřírozené, a jejich chování tím může být významně pozměněno. Pokusila jsem se proto srovnat agregační chování v různých tvarech arén.

CÍLE PRÁCE

Zjistit, zda tvar experimentální arény má vliv na míru agregace modelového druhu

Popsat nejčastější typy interakcí mezi jedincem a agregací

Zhodnotit vliv tvaru experimentální arény na početnost těchto interakcí

METODIKA

Sběr a odchov jedinců

Jako modelový druh byla zvolena stínka zední *Porcellio scaber* (Latreille, 1804). Stínky byly sbírány v květnu až srpnu 2012 a to nejdříve v olomouckých Bezručových sadech, později pak v několika soukromých zahradách v obci Libina, kde bydlím. Stejnonožci byli umístěni do uzavřených plastových boxů o objemu cca 1,5 l, na zvlhčený filtrační papír. Jako potrava sloužily kusy syrových brambor a mrkve, podkladový papír byl udržován vlhký. Boxy jsem umístila v chladné místnosti. Teplota se pohybovala mezi 16°C a 21°C, tyto výkyvy byly velmi pomalé, v rámci několika dnů. Vlhkost v boxech byla 90–100% (změřeno přístrojem Minikin TH). Fotoperioda byla přirozená, v místnosti jsou severně orientovaná okna.

Podkladový papír v boxech byl posléze nahrazen asi 2 cm vrstvou udusané kompostové hlíny, k předkládané potravě přidáno jablko a opadanka z lísek. Dále přidány kusy kůry pro poskytnutí úkrytů. V těch se stínky, při pozdějších manipulacích, nacházely téměř vždy v agregacích, pokud se nekrmily. Boxy (Obrázek 1) byly zhruba třikrát týdně vyvětrány a jemně navlhčeny a potrava vyměněna nebo doplněna, podle stupně rozkladu.

Po několikadenním stabilizování se tímto úhyn stínek snížil na 2 až 6 jedinců v každém boxu týdně (v jedné nádobě bylo cca 180–200 jedinců), z těch byly téměř vždy nalezeny jen části. Kanibalismus se zřejmě vyskytuje přirozeně i při nadbytku jiné potravy, takto byl popsán u mnohonožek (Strasser 1935), které lze z hlediska etologie a ekologie považovat za podobnou skupinu. Při realizaci samotných pokusů došlo k několika případům kanibalismu i na zřetelně živých jedincích, není proto jisté, zda jedinci v chovných boxech nejdříve uhynuli z jakýchkoli příčin, nebo byli predováni. Během jejich držení v zajetí docházelo i k rozmnožování, objevilo se velké množství mláďat.

Realizace experimentů

Pokus byl částečně metodicky inspirován recentní francouzskou studií (Devigne et al. 2011). Použila jsem arény vytvarované z neprůsvitného bílého plastu, s výškou stěny 10 cm a plochou 268 cm². Povrch pro pohyb stínek byl tvořen listem standardního

kancelářského papíru. Pro každý pokus byl použit čistý nový list, aby se minimalizoval / odfiltroval vliv agregačního feromonu obsaženého ve výkalech, jehož vliv je popsán (Takeda 1984). Tento feromon pravděpodobně hraje důležitou roli při vzniku agregací v přirozeném prostředí. Ze stejného důvodu byly arény po každém pokusu umyty horkou vodou a osušeny. Papír nebyl nijak vlhčen, neboť předchozí pokusy ukázaly, že ve vlhkých podmínkách při experimentu, který probíhá relativně krátkou dobu- tj. cca 1 hodinu, stínky agregují výrazně méně a neochotně (Cloudlsey-Thopson a Constantinou 1987, Boxanová 2012).

Osvětlení zajišťovala malá akvarijní zářivka upevněná 40 cm nad arénou a podložená 1 listem bílého papíru. Aby se minimalizoval vliv denního světla a tím i velké změny v osvitových podmínkách, byla celá aparatura obložena kartonem, přístupná jen z 1 strany pro manipulaci. Přesto se nepodařilo změnám intenzity osvětlení příliš dobře zabránit a pohybovala se mezi 140 až 186 luxy, což odpovídá střední intenzitě podle Devigneho et al. Důležitější však bylo, aby aréna byla osvětlena na celé ploše stejně a netvořila se stinná místa. Modelový druh *P. scaber* dobře rozlišuje rozdíly v osvětlení a na zastíněných místech agreguje výrazně častěji (Devigne et al. 2011), v souvislosti s negativně fototaktickým chováním. Ve všech případech byla zvířata na začátku pokusu umístěna do plastového kroužku o průměru 5 cm a ponechána 4 až 6 minut v klidu. Poté byl kroužek odstraněn a tím umožněn zcela volný pohyb zvířat po aréně.

Použila jsem 3 typy arén:

1. Rovnostranný trojúhelník o délce strany 23,6 cm. Rovnostranný proto, aby všechny úhly byly shodné a stínky neměly možnost preferovat některý z nich. Poloha arény vzhledem k okolí, zářivce a orientace jednotlivých „rohů“ byly při každém pokusu náhodně měněny.
2. Kruh o průměru 17,5 cm, jeho povrch byl zcela prázdný. Stínky vyhledávají škvíry a stísněné prostory, kruhový tvar jim, kromě samotné stěny stýkající se s povrchem papíru, neposkytuje jakékoli potenciálně vhodnější stanoviště.
3. Ten samý kruh, do něhož byly (pro větší možnost bočního fyzického kontaktu) umístěny 2 kusy velkých uzávěrů od pet lahve na mléko, (dále – „překážky“)

plnou stranou nahoru, takže stínky měly možnost po jejich povrchu bez problému chodit. Jeden zhruba uprostřed a druhý přímo v kontaktu se stěnou stěny arény. Tyto překážky, stejně jako kroužek sloužící pro uklidnění, byly také po každém použití umyty a usušeny.

Pro každou arénu bylo provedeno 20 opakování, pro lepší přehlednost záznamů uspořádaných do sérií. Každá série obsahovala 1 opakování každého typu arény, číslo série označovalo číslo opakování. Kvůli tomu, že v několika případech nevznikla žádná stabilní agregace a pohyb zvířat byl po celou dobu záznamu velice aktivní, bylo z každého typu arény posléze vypuštěno jedno opakování. Konečný počet použitý pro statistické zpracování byl tedy 19 repetit pro každý tvar.

Pomocí webkamery jsem zaznamenávala chování stínek po dobu 50 minut. Pro každý pokus jsem použila 30 jedinců. Nebyla preferována stejná velikost, protože pro pozdější snadnější identifikaci, byli žádoucí rozdílní jedinci. Pro účely práce rovněž nebylo rozlišováno pohlaví zvířat.

Na začátku pokusu byli tito náhodně vybráni z chovného boxu, vysypáni do uklidňujícího kolečka a ponecháni zhruba 4 až 6 minut (Obrázek 7). Po tuto dobu již bylo ustálené osvětlení a většinou probíhalo natáčení. Zaznamenala jsem vždy číslo boxu, ze kterého byla zvířata odebrána, čas a datum. Dále relativní vlhkost vzduchu, teplotu a osvětlení v luxech na ploše arény, pomocí multifunkčního přístroje Omega HHF 81, zapůjčeného Katedrou ekologie a životního prostředí.

Po cca 5 minutách bylo kolečko nadzvednuto a odstraněno, dále se jedinci mohli libovolně pohybovat po aréně. Občas některá větší zvířata tuto zábranu přelezla, malá zase nadzdvihla a podlezla a začali pobíhat po aréně dříve než po 5 ti minutách. V takových případech jsem pokus většinou nechala standardně běžet dál, abych ostatní zvířata nestresovala další manipulací. Po uplynutí dalších 45 minut byl záznam zastaven a zvířata přemístěna do provizorního boxu s potravou a silně mokrým papírem, aby mohla zpátky načerpat odpařenou vodu. Po té, co byla využita všechna zvířata z boxu nebo byly pokusy pro ten den ukončeny, byla zvířata vrácena do svého chovného boxu s hlínou a kůrou a ponechána nejméně 2 dny v klidu.

Během pokusů jsem jednotlivé arény pravidelně střídala, aby nevznikaly odchylky výsledků, způsobené časem, protože samotné pokusy probíhaly od 25. 6. 2012

do 11. 8. 2012 s několikadenními pauzami. Vlivem vysokých teplot a hlavně díky neúspěšným pokusům o realizaci dalších částí práce, které se měly týkat váhových úbytků v závislosti na velikosti agregace, se bohužel počet zvířat snížil na minimum. Pro posledních 5 sérií jsem musela nasbírat zcela nová zvířata. Ta ovšem měla „výhodu“ 2 měsíců života v přírodě a bez manipulace. Všechny tyto stejnonožce jsem po ukončení pokusů vypustila večer za vlhkého počasí na naši zahradě do hromady kompostu.

Vyhodnocování záznamů

Záznamy pořízené webkamerou byly přehrávány v programu KMPlayer, který se ukázal jako nepříliš ideální. Bylo nutné záznam mnohokrát pozastavovat a vracet zpět, protože rozeznání konkrétních typů interakcí bylo obtížné. Z každého 50 minutového záznamu bylo vybráno 30 minut, kdy již existovala nějaká agregace a aktivita jedinců byla průměrná. Na začátku záznamu byly stínky logicky velmi aktivní, naopak ke konci experimentu byl pohyb v některých případech již nulový. Většinou jsem tedy vybrala čas mezi 15. a 45. nebo 20. a 50. minutou. Byla zaznamenávána četnost několika typů interakcí mezi jedincem a agregací.

Hodnocení interakcí

a) Stínka přišla a odešla

Stínka se pohybovala v prostoru arény, přišla k agregaci a pokračovala v pohybu, buď ve stejném směru, nebo se otočila a šla zpět. Mohla agregaci obejít prostorem, přičemž byla ve fyzickém kontaktu s agregovanými jedinci tykadly, nožičkami, nebo boky. Další možnost, zařazená do této kategorie byla přelezení agregace po jejím povrchu a pokračování v pohybu. V obou případech byla započítána zvířata, která se nezdržela déle, než cca 10 – 15 vteřin, nebo zřetelně pokračovala v pohybu, i když pomalu a celkový čas strávený v kontaktu s agregací, byl tedy delší, než zmiňovaný. (Jedinci se pohybovali velmi rozdílnou rychlostí) Pro účely statistického zpracování je tato interakce nazvána „**nepřipojení**“, protože jedinec zkrátka přišel a odešel pryč, beze snahy se k seskupení přidat.

b) Disturbance.

Jedinec pohybující se po aréně přišel k agregaci a svým pohybem způsobil vyrušení a odchod jednoho nebo více zvířat, která do té doby byla zcela v klidu. Mohlo jít o snahu „zahrabat se“ dospod shluku, rychlý pohyb větších zvířat nebo případ, že se jedinec vyšplhal nahoru na agregaci a svou aktivitou způsobil pád zvířat dolů. Samotný disturbující jedinec byl pak zařazen do jedné z ostatních kategorií.

c) Jedinec se připojil ke skupině a zůstal zde

Stínka při svém pohybu arénou došla k agregaci, zaujala pozici, ve které byla se skupinou v tělesném kontaktu a zůstala v klidu, nebo se pohybovala kolem nebo po povrchu skupiny delší dobu, než 10 – 15 vteřin a ani po delší době ji neměla sklony opustit. Do této kategorie byli zařazeni i jedinci, kteří napoprvé agregaci přelezli\ obešli a vzdálili se na velmi krátkou dobu z dosahu kontaktu, nicméně potom se vrátili ke skupině a připojili se. Dále nazýváno „**připojení**“.

d) Jedinec odešel

Jedinec, který zůstával delší dobu v klidu připojen ke skupině a najednou se odpojil, odešel a pohyboval se v prostoru arény. Mohlo k tomu dojít zdánlivě bez příčiny, nebo v důsledku disturbance, pádu nebo pohybu uvnitř skupiny. Původně bylo rozlišováno, zda odešlo jedno zvíře nebo více, pro účely stat. zpracování byly obě varianty sečteny, jako počet zvířat, které po době delší než 15 vteřin setrvání ve skupině, ji opustily a odešly pryč. Dále – „**odpojení**“.

e) Pád zvířete na záda

Jedinec, který spadl a zřetelně odhalil spodní část těla s nožičkami, měl většinou problém se sám od sebe na hladkém povrchu papíru otočit zpět na nohy. V mnoha případech mu stačilo zachytit se několika končetinami na moment dalšího zvířete, které procházelo kolem, agregovaných jedinců, stěny arény nebo překážky. Spadnul -li však do volného prostoru a neprocházelo kolem něho delší dobu další zvíře, snaha o převrácení ho evidentně velmi vyčerpávala. Občas jsem si toho všimla a pinzetou obrátila zvíře na nohy, za chvíli se vzpamatovalo a pokračovalo v pohybu. Asi

dvakrát však pravděpodobně v důsledku pádu došlo k úmrtí jedince během natáčení a minimálně jednou byl živý jedinec, obrácený na záda, ostatními během nahrávky sežrán. K pádu docházelo v důsledku disturbancí, příliš velkého počtu zvířat v bunchingu, překonáváním překážek, snahou o útěk z arény (převážně v trojúhelníku, jehož hrany poskytovaly možnost), či v případě, že se u stěny potkaly 2 nebo více stínek pohybujících se proti sobě a jedna druhou povalila.

f) Transport

Situace, kdy pohybující se stínka nesla na zádech druhého jedince, který neprojevoval potřebu slézt dolů. Uskutečňoval se na vzdálenost několika cm, až po případy, kdy tito 2 obešli spolu arénu několikrát dokola. V celkovém počtu 57 opakování, došlo k této interakci 184 krát.

Mě osobně přijdou varianty e) a f) poměrně zajímavé. Např. z hlediska budoucích výzkumů - minimalizace úmrtí během experimentů, kanibalismus u suchozemských stejnonožců nebo v případě transportu- preferencí a sociálních vazeb v agregaci. Do vyhodnocování výsledků nebyly varianty - pád na záda a transport zahrnuty, pro svoji malou početnost a komplikovanost případné analýzy.

Dynamika agregace

Hodnocen byl počet jedinců, nacházejících se ve třech následujících situacích:

- Agregovaní = dva a více jedinců, nacházejících se ve fyzickém kontaktu (Friedlander 1965) a klidu. V případě že vzniklo více agregací, tito jedinci byli sečtení dohromady.
- Osamocení, bez fyzického kontaktu s jiným jedincem, ať byli v pohybu, nebo v klidu.
- Zvířata, která zůstávala na místě, kam byla vysypána, i po odstranění uklidňujícího kroužku.

Počty těchto jedinců byly odečteny vždy po 10, 20, 30, 40 a 45 minutách od odstranění uklidňujícího kroužku a zaznamenány do tabulek, pro pozdější vyhodnocení dynamiky agregace a porovnání výsledků mezi jednotlivými tvary arén. Vyhodnocování záznamů bylo prováděno v pořadí zmíněných sérií, tvary arén se tedy střídaly, aby se

minimalizoval vliv změn subjektivního posuzování situací, na jednotlivé tvary. Zaokrouhlovala jsem na celá čísla, protože šlo o jedince.

Statistická analýza dat

K analýze četnosti interakcí byla použita jednofaktoriální ANOVA v programu MS Excel, proměnnou byl vždy tvar arény. Všechny typy interakcí ukázaly signifikantní rozdíl mezi těmito tvary. (Hodnoty p, F a další konkrétní čísla jsou uvedeny v kapitole výsledky)

Dynamika agregace, tedy potencionální nárůst agregovaných jedinců v čase, v závislosti na tvaru arény, byl analyzován programem SAS 9.2 (SAS Institute Inc., 2007), pomocí modelu GLLIMMIX. Závislými proměnnými byl vždy počet agregovaných jedinců, a konkrétní čas. Jako prediktor sloužily čas a tvar arény. Byly použity i doplňující proměnné, jako teplota, RH a intenzita osvětlení během experimentu. Tyto nebyly při pokusech uměle manipulované, pouze zaznamenané.

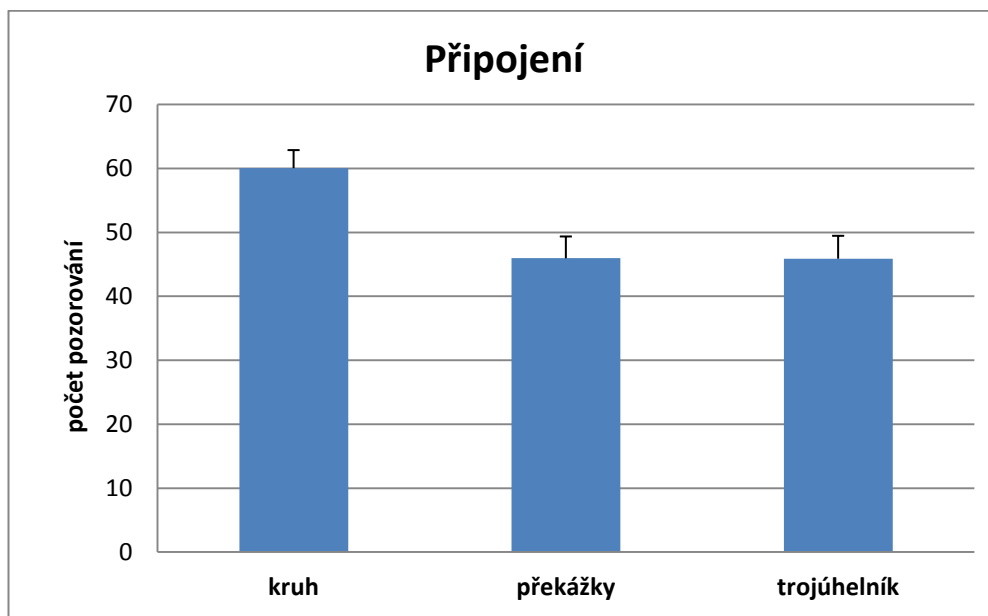
VÝSLEDKY

Vyhodnocení interakcí v jednotlivých arénách

Hodnocena byla početnost čtyř druhů interakcí mezi jedincem a agregací. ANOVA byla provedena pro každou interakci zvlášť a počet případů byl vztažen ke třem tvarům arén.

Připojení

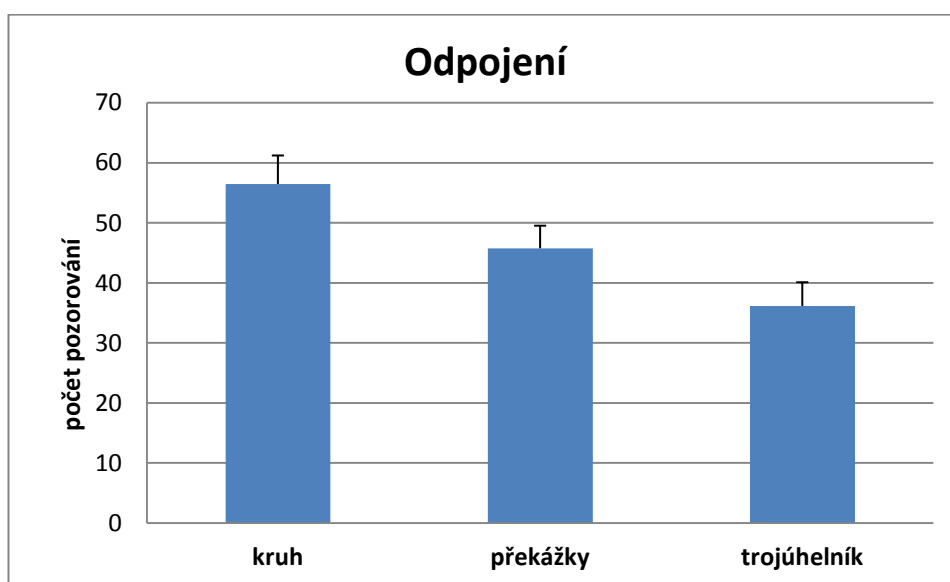
Případy, kdy stínka přišla k agregaci, připojila se k ní a setrvala v klidu delší dobu než cca 15 vteřin. Výsledek potvrdil, že mezi různými tvary arén existuje rozdíl v počtu připojení ($p = 0,00393$; $F = 6,148$). K největšímu průměrnému počtu připojení došlo v kruhové aréně bez překážek (Obrázek 1). Průměrně došlo k připojení 60 krát během jednoho experimentu, tj. během 30 hodnocených minut. Maximální pozorovaná početnost u kruhu byla 69, minimální 34 připojení. Mezi trojúhelníkem a kruhem s překážkami není znatelný rozdíl, průměrně jsem v nich zaznamenala 45 připojení během experimentu.



Obrázek 1 Průměrný počet připojení ve 3 tvarech arén během 30 minut pozorování

Odpojení

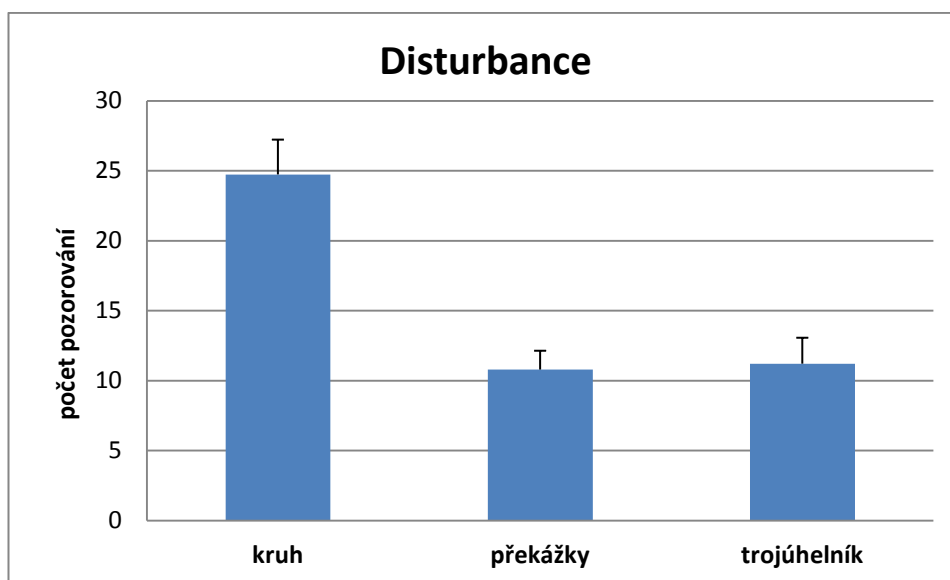
Situace, při které jedno nebo více zvířat, jež se nacházela delší dobu v klidu agregovaná, opustila agregaci a pohybovala se směrem pryč od seskupení. A to alespoň do vzdálenosti několika násobků délky svého těla. Mohlo k tomu dojít zcela náhodně při velkém pohybu uvnitř skupiny nebo po pádu většího množství jedinců z horních vrstev na podklad. Nejčastěji však zvířata opouštěla agregaci v důsledku disturbance. Mezi všemi třemi tvary arén existoval signifikantní rozdíl ($p = 0,003583$; $F = 6,226$), (Obrázek 2). Největší počet pozorování byl zaznamenán opět v kruhu bez překážek a to průměrně 56 odpojení během jednoho experimentu. Dalo by se tedy s nadsázkou říci, že téměř všechny případy připojení, které byly v kruhu zaznamenány, byly vyváženy pozdějším odchodem. Nicméně nevíme, kteří jedinci odcházeli. Zda ti samí, které jsem zaznamenala při připojení, nebo jedinci, kteří byli seskupeni již před začátkem hodnocení. Pravdou zůstává, že odcházejících zvířat je v kruhu průměrně jen o 4 méně než připojených. To naznačuje, že agregát je v kruhové aréně nestabilní. V případě arény s překážkami byl průměrný počet odcházejících zvířat 46, tedy o deset pozorování během jednoho experimentu méně, než v kruhu. Stejný rozdíl byl mezi překážkami a trojúhelníkem. V něm došlo k odchodu průměrně jen 36 krát za sledování. Pravděpodobnost, že agregovaný jedinec neodejde, a stabilita seskupení podle mého úsudku tedy roste ve směru kruh → kruh s překážkami → trojúhelník.



Obrázek 2 Průměrný počet odpojení ve 3 tvarech arén během 30 minut pozorování

Disturbance

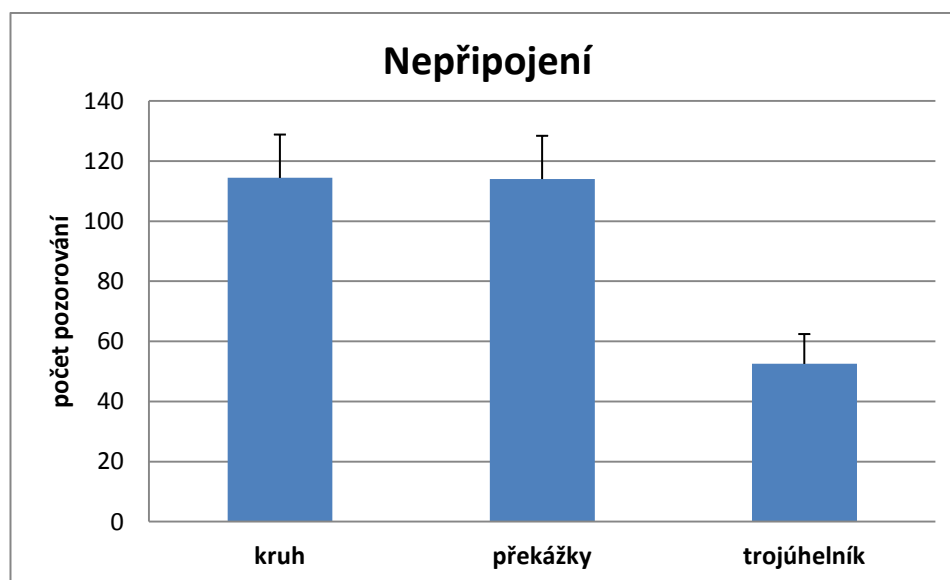
Situace, kdy jedno zvíře svým příchodem a aktivitou evidentně způsobilo vyrušení a odchod jednoho nebo více agregovaných zvířat ze skupiny. Nezáleželo na tom, jakým způsobem se pak zachoval disturbující jedinec. Dále jsem s ním počítala, jako s kterýmkoli jiným zvířetem, které přišlo ke skupině, a hodnotila jeho další chování. Existoval signifikantní rozdíl mezi tvary arén ($p = 0,000$; $F = 16,5$), (Obrázek 3). Nejvyšší počet disturbancí jsem zaznamenala opět v kruhové aréně bez překážek a to průměrně 25 disturbancí během 30 minut, hodnocených v každé repetici. Kruh s překážkami a trojúhelník jsou v počtu disturbancí téměř srovnatelné. Průměrné počty disturbancí se liší o 0,5. V kruhu s překážkami i trojúhelníku došlo průměrně k 11 disturbancím. Nejvyšší zaznamenaný počet byl 40 v kruhu, nejnižší 2 v trojúhelníku.



Obrázek 3 Průměrný počet disturbancí ve 3 tvarech arén během 30 minut pozorování

Nepřipojení

V posledním případě byl hodnocen v podstatě nezájem zvířat o agregaci. Po fyzickém kontaktu s agregovanými jedinci (příchozí je například jen ohmatal tykadly, otřel se o ně boky, přešel celý bunching po povrchu, neustále se pohyboval nebo se zastavil na dobu znatelně kratší než 15 vteřin, dotknul se jich a obrátil se nazpět...) zvíře pokračovalo ve stejném nebo opačném směru pohybu a neprojevovalo potřebu se ke shluku připojit. Pokud poodešlo jen na vzdálenost několika svých délek, ale poté se rychle vrátilo zpět ke skupině a připojilo se k ní, bylo zařazeno do kategorie „připojení“. Tento případ byl poměrně častý, vypadalo to komicky, jako by se jedinci rozmysleli, přehodnotili svůj názor a připojili se raději ke skupině. Opět byl významný rozdíl mezi arénami ($p = 0,00145$; $F = 7,394$), (Obrázek 4). Jak se dalo očekávat, největší průměrný počet pozorování, kdy se jedinec nepřipojil, je v kruhu bez překážek. Ovšem, od kruhu s překážkami se liší pouze o 0,37. Po zaokrouhlení na celá čísla byl tedy průměrný počet v kruhu a stejně tak v kruhu s překážkami 114 nepřipojení. Oproti tomu, v trojúhelníku byl průměrný počet nepřipojení 53 během 30 minut, což je méně než poloviční hodnota.

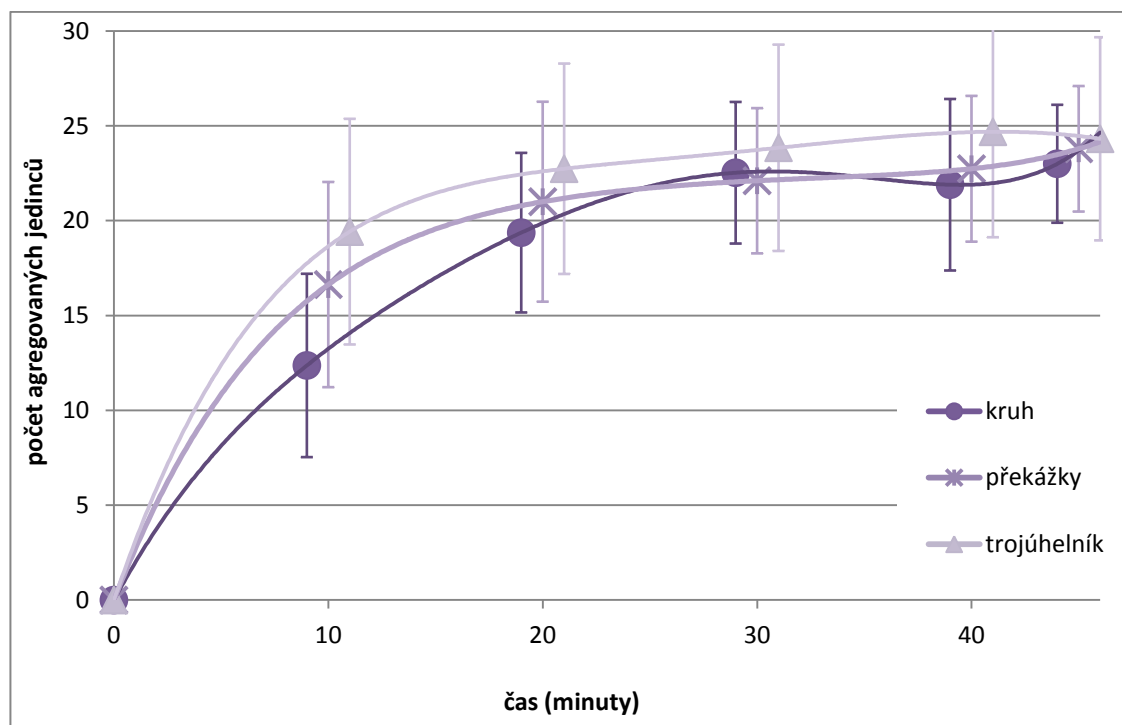


Obrázek 4 Průměrný počet nepřipojení ve třech tvarech arén během 30 minut pozorování

Vyhodnocení dynamiky agregace

Předpokládán byl nárůst početnosti agregovaných jedinců v čase, zajímalo mě, zda bude existovat rozdíl mezi tvary arén. V první proceduře GLLMMIX modelu byly k hlavním proměnným (čas, tvar arény a počet agregovaných zvířat) přidány ještě doplňující proměnné – teplota vzduchu ($p = 0,58$; $F = 0,32$), vzdušná vlhkost ($p = 0,94$; $F = 0,01$) a intenzita osvětlení na ploše arény ($p = 0,64$; $F = 0,23$). Jejich vliv na agregaci se tedy ukázal jako nesignifikantní. Pravděpodobně je to způsobeno malým počtem opakování, i když rozpětí těchto proměnných bylo relativně malé. Pro konečnou analýzu vztahu mezi dynamikou a tvarem arény byla použita kvadratická rovnice. Ukázalo se totiž, že nárůst agregovaných jedinců v čase neprobíhal lineárně. Kvadratický model poskytl korektnější výsledek.

Vliv tvaru arény na dynamiku agregace je signifikantní ($p = 0,0149$; $F = 4,56$). Mezi kruhem, trojúhelníkem a kruhem s překážkami existuje významný rozdíl v počtu agregovaných jedinců a to ve všech hodnocených časech (Obrázek 5). Na konci experimentu se průměrné hodnoty ve všech 3 tvarech pohybují mezi 23 a 24 agregovanými zvířaty, což lze považovat za podobný výsledek. Časový průběh a směrodatné odchylky se již více odlišují.



Obrázek 5 Vliv tvaru arény na časovou dynamiku agregace suchozemských stejnonožců

Trojúhelník

V aréně trojúhelníkového tvaru (Obrázek 9) byly zaznamenány nejvyšší počty zvířat nacházejících se ve fyzickém kontaktu a klidu ve všech hodnocených časech. V jedenácti (z 20 celkových) opakováních bylo agregováno 63 % zvířat již 10 minut po začátku pozorování (resp. po odstranění uklidňujícího kroužku). Do 20. minuty probíhala agregace rychleji, poté až do konce přibývala ojedinelá zvířata.

Překážky

Časový průběh je podobný jako u trojúhelníku, ale průměrné hodnoty jsou vždy o 2 až 3 jedince nižší. V prvních deseti minutách bylo agregováno průměrně 56 % zvířat. Překážky poskytovaly podobnou možnost kontaktu (Obrázek 10) jako rohy v trojúhelníku, ale kruhový tvar i přes to podporoval zvířata v aktivnějším pohybu. V několika případech vznikla agregace mimo kontakt s překážkou, pouze u stěny arény.

Kruh

Podle očekávání nejmenší počet seskupených stínek byl v kruhu bez překážek (Obrázek 8) a to ve všech časech, s výjimkou 30. minuty (ale neliší se ani o 1 celého jedince od varianty s překážkami). Nárůst agregace trval právě do 30. minuty, pak nastal dokonce mírný pokles velikosti agregace. Po prvních 10 minutách byla seskupena ve 12 případech méně než polovina zvířat.

Seskupení ve všech arénách vznikala většinou v kontaktu se stěnou a na konci experimentů byly stínky naskládány v bunching útvaru, v několika vrstvách na sobě.

DISKUSE

V této práci jsem se pokusila odpovědět na následující otázky:

- Jaké jsou nejčastější behaviorální interakce, ke kterým dochází mezi aktivními a agregovanými jedinci? Jaký mají vliv na dynamiku?
- Bude existovat rozdíl v početnosti těchto interakcí v experimentech v arénách odlišného tvaru?
- Má tvar experimentální arény vliv na dynamiku a míru agregace stínek?

Odpovědi na zmíněné otázky jsem hledala pomocí laboratorních experimentů s agregací 30 stínek obecných v arénách trojího typu: trojúhelníková, kruhová a kruhová s překážkami.

Vliv tvaru arény na interakce mezi aktivními a agregovanými jedinci

V případě všech 3 tvarů jsem ve 30 členné modelové skupině stínek mohla rozlišit 2 typy jedinců. Existovali pasivnější jedinci, kteří projevovali vysoký zájem o agregaci. I když při vyrušení nebo i bez něj opouštěli skupinu, shlukovali se zdatně ochotněji než druhý typ jedinců, kteří byli aktivnější. Tyto aktivní stínky často zůstávaly v pohybu převážnou část pokusu a vyrušovali tím agregované jedince. I když se dostali do fyzického kontaktu s nimi mnohokrát, nepřipojili se ani po několika minutách. Jednalo se vždy jen o několik jednotlivců, v posledních cca 5 až 10 minutách se i oni uklidňovali. V pohybu až do konce experimentu zůstávaly většinou pouze 1 až 3 stínky.

Kruhová aréna bez překážek

Nejvyšší počty připojení, odpojení i disturbancí byly pozorovány v kruhové aréně bez překážek. Potvrzuje to můj předpoklad, že naprosto homogenní prostředí kruhového tvaru podporuje pohybovou aktivitu jedinců. Situací, kdy stínka navázala se skupinou fyzický kontakt a setrvala v klidu, tedy připojení, bylo v porovnání s ostatními dvěma tvary v kruhu nejvíce. Mohlo by se proto zdát, že jedinci v kruhu byli nejvíce ochotni agregovat, ale podíváme-li se na graf odpojení, bylo zde pozorováno také nejvíce odcházejících jedinců. V případě disturbance je počet pozorování v kruhu více než dvojnásobný, oproti dalším dvěma tvarům. Vysoký počet disturbancí a odpojení spolu samozřejmě souvisí, protože záznam ve prospěch disturbance byl podmíněn odchodem alespoň jednoho zvířete, které doposud zůstávalo v klidu.

Homogenní kruhové arény jsou nejčastěji používané, při výzkumu agregačního chování a jeho souvislosti s různými faktory (Ebisuno et al. 1982; Caubet et al. 2008; Hassall et al. 2009 a další). Dalším používaným tvarem je čtverec se zakulacenými rohy (Friedlander 1965).

Kruh s překážkami

Počty interakcí byly v porovnání s kruhem a trojúhelníkem v různé pozici. V případě připojení byl počet pozorování shodný s trojúhelníkem, což naznačuje v podobnou funkci překážky umístěné u stěny a přítomnosti rohů. I když během pokusu většinou došlo k odsunutí překážky od stěny, stále poskytovala větší možnost bočního kontaktu, než v prázdném kruhu. Druhá překážka, umístěná uprostřed arény, byla stejnonožci ignorována, žádné agregace u ní nevznikaly. Ne vždy však v této aréně vznikla agregace v kontaktu s překážkou. Zřejmě tedy existuje ještě jiný vliv, rozhodující o vzniku agregace, než thigmotaxe, například kolektivní rozhodování (Devigne et al. 2011). Počet odpojení byl nižší než v kruhu a vyšší než v trojúhelníku.

Tento výsledek naznačuje jistý stabilizační vliv překážek na agregaci, ovšem k nepřipojení, tedy k projevu ignorace skupiny, došlo ve srovnatelné míře, jako v prázdném kruhu. Nepřicházím na jiné vysvětlení, než že kruhový tvar, i navzdory překážce, podporuje aktivnější část zvířat, v pohybu stále vpřed, resp. dokola. Trojúhelníkový tvar arény takovýto pohyb neumožňuje. Tento závěr podporuje pozorování Hoffmanna (1983a, 1983b), který sledoval způsob, jakým dokáže pouštní stejnonožec *Hemilepistus reaumuri* najít svou noru v případě, že je experimentátorem přemístěn. Zjistil, že stejnonožec začíná prozkoumávat okolí po spirále, jež se (pokud nic nenachází) postupně zvětšuje. Lze předpokládat, že umístění v kruhové aréně podporuje toto spirálovité prozkoumávání okolí.

Disturbancí bylo zaznamenáno nejméně ze všech třech tvarů. Agregace, které již vznikly u překážek, byly zřejmě o něco stabilnější než ty v prázdném kruhu. Jedinci měli k dispozici více bočního kontaktu a nedali se tak snadno vyprovokovat k odchodu.

Trojúhelník

V trojúhelníku docházelo často k tomu, že jedinec vylezl na bunching, který vznikl v rohu, a tento roh trojúhelníku mu poskytoval potencionální příležitost k útěku. Při této snaze o útěk často způsobil pád sebe i ostatních agregovaných stínek nebo je vyrušil a přiměl k odchodu. Disturbancí zřejmě i díky tomuto chování bylo stejné množství, jako u překážek. Míra nepřipojení je však v trojúhelníku méně než poloviční oproti oběma kruhům. Existence úhlů tedy výrazně snižuje aktivitu stínek a podporuje tak jejich agregaci. Tomu napovídá i fakt, že počet připojení v trojúhelníku je stejný, jako u překážek. Pokud se již stínky k agregaci připojily, míra jejich odcházení byla nejmenší právě v trojúhelníku. Subjektivním pozorováním během vyhodnocování záznamů jsem došla k závěru, že celková pohybová aktivita stínek klesala ve směru kruh → překážky → trojúhelník, i když konečný počet jedinců v agregaci se po 45 minutách liší mezi tvary minimálně.

Vliv tvaru arény na dynamiku agregace

Výsledky, které mi poskytla analýza interakcí, korespondují s rozdíly v dynamice agregace způsobenými tvarem arény.

V prázdném kruhu byl zaznamenán nejvyšší počet 3 ze 4 druhů interakcí, aktivita stínek v kruhu se tedy dá považovat za nejvyšší. Křivka znázorňující vývoj početnosti agregovaných jedinců v kruhu této aktivitě odpovídá. Čím větší aktivita, tím menší je logicky agregace. I přes to v homogenním prostředí kruhu agregace vznikaly, výhradně v kontaktu se stěnou, a na konci pokusu bylo agregováno průměrně 77 % stínek, což je jen o 3 % méně než v trojúhelníku. V kruhové aréně ale byly agregace nejméně stabilní a nárůst jejich početnosti nejpomalejší.

Tento můj výsledek se dosti odlišuje od výsledků Boxanové (2012). Po 10 minutách pozorovala kolem 87 % jedinců v agregaci a tento počet se od 15. minuty do konce příliš neměnil. Podmínky pokusů jsou přitom srovnatelné – intenzita osvětlení 170 luxů, suchý filtrační papír, kruhový tvar i podobná velikost arény, druh *P. scaber*, 40 jedinců (Boxanová 2012). Já jsem po 10 minutách měla v kruhové aréně agregováno jen 40 % zvířat. Jediný větší rozdíl je v množství použitých jedinců, já použila jen 30 pro každý pokus. Dalším vysvětlením odlišností ve výsledcích by mohl být rozdíl ve struktuře materiálu, použitého na arény. Já jsem použila silný, neprůsvitný a hladký

plast bílé barvy a s výjimkou sváru přelepeného hladkou izolepou nebyly na povrchu stěn žádné nerovnosti. Boxanová používala arény z průhledného plastu, jehož povrch byl trojrozměrně strukturovaný. Měla – li zvířata možnost, přijít s těmito strukturami do fyzického kontaktu je možné, že tento kontakt způsobil nárůst thigmotaktického podnětu. Výsledkem by mohla být právě větší míra agregace, než jsem pozorovala ve své práci.

Křivka, vykreslující nárůst početnosti seskupených stínek trojúhelníku a v kruhu s překážkami má v podstatě shodný tvar, s tím rozdílem, že trojúhelník vždy o 2 až 3 jedince vede. V posledních 5 minutách se v trojúhelníku již průměrný počet agregovaných jedinců neměnil, kdežto u překážek došlo ještě k nárůstu o 1 jedince. Rozdíly v konečném počtu stínek, nacházejících se ve fyzickém kontaktu, jsou tedy mezi tvary minimální.

Po 50 minutách, kdy byly stínky umístěny v pro ně nepřátelském a stresujícím prostředí bez úkrytů, s vysušujícím vlivem okolního vzduchu a s osvětlením okolo 160 luxů po celé ploše, byly utvořeny srovnatelně početné agregace ve všech tvarech arén. Agregace vznikaly téměř vždy v kontaktu se stěnou arény, nebo stěnou a překážkou, což jasně ukazuje thigmotaktickou složku chování. Devigne et al. (2011) uvádějí, že pokud by faktorem, způsobujícím agregaci, byla pouze thigmotaxe, měli by být jedinci rozmístěni náhodně kolem stěn arény, v kontaktu s nimi.

Bunching útvary, které byly pozorovány na konci mých experimentů, ale poskytují větší možnost fyzického kontaktu. Jedinci, nacházející se uvnitř tohoto shluku, byli v kontaktu s ostatními v podstatě jakoukoli částí povrchu těla – hřbetní částí, nožičkami, tykadly, boky atd. Friedlander (1964) popsal vztah – čím intenzivnější kontakt, tím pomalejší pohyb. Intenzita kontaktu měla vliv na zůstávání jedinců v klidu. Intenzita thigmotaktického kontaktního podnětu, jaká vzniká v bunchingu, který jsem pozorovala na konci většiny experimentů, tedy pravděpodobně bude mít stabilizační vliv na agregaci. Jedinci, kteří se nacházeli v povrchové vrstvě, byli dle mého názoru, oproti jedincům uvnitř znevýhodnění menší intenzitou kontaktu, menším profitem z mikroklimatu uvnitř skupiny a menší ochranou před světlem.

V každém tvaru arény došlo k 4 nebo 5 případům, kdy se vytvořily dvě agregace. V případech, že vznikly dvě agregace, byla jedna z nich téměř vždy větší a druhá obsahovala jen 2 až několik jedinců. Ve zbývajícím počtu opakování vznikla

vždy jedna velká agregace a několik jedinců zůstávalo v pohybu. Mohl by to být výsledek ve prospěch názoru poslední dosavadní studie (Devigne et al. 2011), že stínky jsou schopny kolektivního rozhodování a vzájemného ovlivňování. V jejich experimentech si stínky systematicky zvolily vždy jen jeden úkryt ze dvou stejných a v tom se seskupilo kolem 70 až 80% jedinců. V mých pokusech nebyly nabízeny úkryty, ačkoli překážka a úhly poskytovaly jistý heterogenní faktor. Přesto se tvořila téměř vždy jediná (či jedna významná) agregace. To vypovídá ve prospěch sociální komponenty agregačního chování stínek. Je možné, že suchozemští stejnonožci vyhodnocují informaci o kvalitě mikroklimatu nebo konkrétního místa právě podle velikosti agregace a připojují se proto k větší skupině.

Informace na této straně jsou pro všechny tvary společné. Co se mezi tvary liší, je způsob, jakým agregace vznikaly a zaznamenané chování mezi jedinci.

Rozdíly v mých výsledcích naznačují, že agregační chování může být výrazně ovlivněno tvarem a přítomností (nebo nepřítomností) překážek v aréně a nezáleží na tom, jaký faktor sledujeme, respektive jaký faktor dáváme do souvislosti s intenzitou agregačního chování. Přestože přítomnost překážek má na agregační chování vliv, celková velikost agregace je zřejmě významně ovlivněna sociálních chováním stejnonožců.

ZÁVĚR

Tato práce potvrdila předpoklad, že tvar experimentálního prostředí bude mít významný vliv na agregační chování suchozemských stejnonožců. Navíc se mi podařilo popsat malou část vzájemného chování a interakcí, mezi aktivními a seskupenými jedinci, ke kterým může při podobně designovaných pokusech docházet. Za významný výsledek považuji, že i přes uvedené rozdíly v rychlosti tvorby agregace a její stabilitě v arénách různého tvaru jsem potvrdila, že agregace vzniká pouze jedna, do níž se zapojí přibližně 75 % stínek. Tato skutečnost podporuje aktuální pohled na význam sociální komponenty agregačního chování suchozemských stejnonožců.

Všechny použité tvary arén, i samotné podmínky experimentu jsou ale pro stínky silně nepřírozené. V jejich přirozeném prostředí se nevyskytují kruhy, trojúhelníky, zářivky, kancelářské papíry ani přesně definované počty a časy. Domnívám se, že z takto získaných výsledků můžeme pouze částečně odhadovat skutečnou podstatu agregačního chování a vzájemných vztahů suchozemských stejnonožců. Adaptace, které se u nich během času vytvořily, jim pomáhají chránit se před vyschnutím a slunečním zářením, přirozeným prostředím jsou pro ně škvíry a stísněné prostory, kde se udržuje příznivější mikroklima. Logicky proto funguje rohový efekt a agregace v trojúhelníku byly nejstabilnější. Když nenaleznou v kruhu výhodnější možnost, vytvoří alespoň bunching, který jim vynahrazuje kontaktní podněty, které jinak nacházejí ve svém přirozeném prostředí a s jehož pomocí se snaží si mikroklima vytvořit. Vliv agregačního feromonu jsem se pokusila v mých experimentech odfiltrovat, avšak v přírodě pravděpodobně funguje jako stabilizátor agregace v dlouhodobém měřítku.

Tyto výsledky mohou být použity pro porovnání, k inspiraci, či jako odrazový můstek pro další výzkumy chování a agregačních mechanismů suchozemských stejnonožců.

V dalších studiích vlivu různých faktorů na míru agregace suchozemských stejnonožců, může odfiltrování vlivu, který má na jejich agregační chování tvar experimentálního prostředí, významně přispět ke správné interpretaci získaných výsledků.

LITERATURA

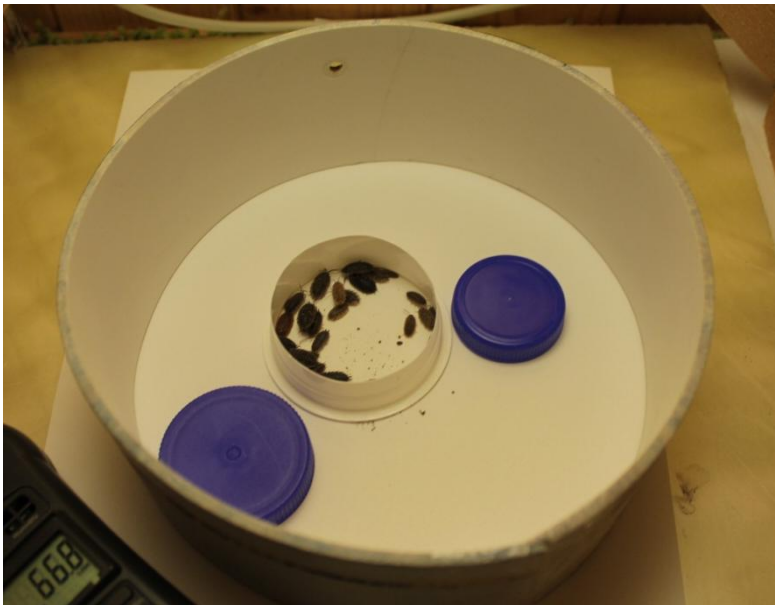
- Allee, W.C. (1926):** Studies in animal aggregations: causes and effects of bunching in land isopods. *J. Exp. Zool.*, 45: 255-277.
- Boxanová, S. (2012):** Agregáčnı chování suchozemských stejnonožců. Diplomová práce. Katedra zoologie a Ornitologická laboratoř, Přírodovědecá fakulta Univerzity Palackého v Olomouci, Ms., 31 pp.
- Broly, P., Devigne, C. (2011):** Aggregation in woodlice: analysis of social component of the process. In: Zidar, P., Štrus, J. (eds.): Proceedings of the 8th International Symposium of Terrestrial Isopod Biology – ISTIB 2011, June 19-23, 2011, Hotel Ribno, Bled, Slovenia. University of Ljubljana, Biotechnical faculty, Department of Biology, Ljubljana: 89-90.
- Caubet, Y., O'Farrell, G., Lefebvre, F. (2008):** Geographical variability of aggregation in terrestrial isopods: What is the actual significance of such behaviour? In: Zimmer, M., Charfi-Cheikhrouha, F., Taiti, S. (eds.): Proceedings of the international symposium on terrestrial isopod biology: ISTIB-07. Shaker, Aachen: 137-148.
- Cloudsley-Thompson, J.L., Constantinou, C. (1987):** Humidity reactions and aggregation in woodlice (Isopoda, Oniscoidea). *Crustaceana*, 53: 43-48.
- Devigne, C., Broly, P., Deneubourg, J.-L. (2011):** Individual preferences and social interactions determine the aggregation of woodlice. *PLoS ONE* 6(2): e17389. doi:10.1371/journal.pone.0017389
- Ebisuno, T., Takimoto, M., Takeda, N. (1982):** Preliminary characterization of the aggregation pheromone in the sow bug, *Porcellionides pruinosus* (Brandt) (Isopoda: Oniscoidea). *Appl. Ent. Zool.*, 17: 584-586.
- 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
- Friedlander, C.P. (1964):** Thigmokinesis in woodlice. *Animal Behaviour*, 12: 164-174.

- Friedlander, C.P. (1965):** Aggregation in *Oniscus asellus* Linn. Anim Behav, 13: 342–346.
- Hassall, M., Dangerfield, J.M. (1989):** Inter-specific competition and the relative abundance of grassland isopods. Monitore zool. ital. (N.S.), Monogr. 4: 379-397.
- Hassall, M., Edwards, D.P., Carmenta, R., Derhé, M.A., Moss, A. (2010):** Predicting the effect of climate change on aggregation behaviour in four species of terrestrial isopods. Behaviour, 147: 151-164.
- Hoese, B. 1981:** Morphologie und Funktion des Wasserleitungssystems der terrestrischen Isopoden (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). Zoomorphology, 98:135–167.
- Hoffmann, G. (1983):** The random elements in the systematic search behavior of the desert isopod *Hemilepistus reaumuri*. Behav. Ecol. Sociobiol., 13: 81-92.
- Hoffmann, G. (1983):** The search behavior of the desert isopod *Hemilepistus reaumuri* as compared with a systematic search. Behav. Ecol. Sociobiol., 13: 93-106.
- Hornung, E. (2011):** Evolutionary adaptation of oniscidean isopods to terrestrial life: Structure, physiology and behavior. Terrestrial Arthropod Reviews, 4: 95-130.
- Strasser, K. (1935):** Kannibalismus bei Diplopoden. Zoologischer Anzeiger, 111 (9-10): 269-270.
- Takeda, N. (1984):** The aggregation phenomenon in terrestrial isopods. Symp. Zool. Soc. Lond, 53: 381-404.

PŘÍLOHY



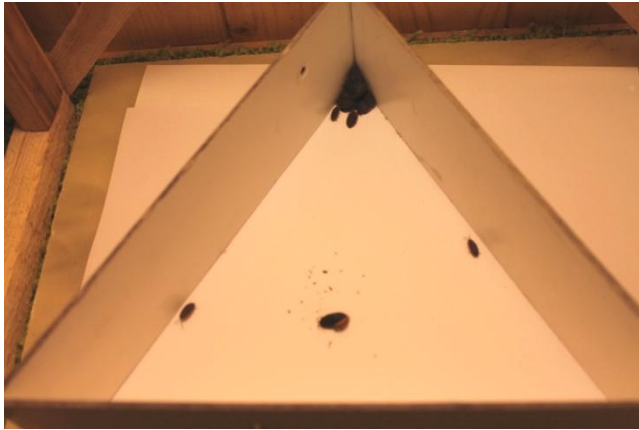
Obrázek 6 Chovný box se stínkami (kůra byla pro demonstraci převrácena)



Obrázek 7 Aréna s překážkami, jedinci v uklidňujícím prostoru



Obrázek 8 Vznikající agregace a pohybující se jedinci v kruhu



Obrázek 9 Agregace stínek v trojúhelníku



Obrázek 10 Aktivní zvířata a počátek agregace u překážky