

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

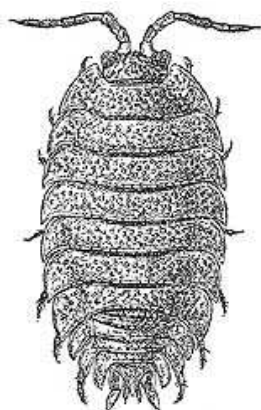
Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie a Ornitologická laboratoř



Agregační chování suchozemských stejnonožců

Diplomová práce



Silvie Boxanová

Zoologie

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

Olomouc 2012

ABSTRAKT

Suchozemští stejnonožci se často nacházejí v agregacích. Zoologové opakovaně zjišťují, že na agregaci má vliv mikroklima prostředí. Cílem této práce bylo zjistit, jak velký vliv má různá světelná intenzita a vlhkost prostředí na shlukování stínek *Porcellio scaber* a svinek *Armadillidium versicolor*. Zajímalo mě, zda se druhy shlukují i společně, či jen každý zvlášť.

Chování suchozemských stejnonožců bylo pozorováno v laboratorních podmínkách na podzim roku 2011. Jednalo se o dva různé pokusy, první byl zaměřen na zopakování pokusu Devigne et al. (2011), kde bylo použito 40 jedinců *P. scaber* a třech různých intenzit světla. Kontrolovanou proměnnou byla i vlhkost (vlhký vs. suchý filtrační papír). Druhý pokus zkoumal agregaci v malých plastových kelímcích po dobu 120 minut. Byly vytvořeny tři pozorovací skupiny: A) druh *P. scaber*, B) druh *A. versicolor* a C) skupina smíšená (4 jedinci *P. scaber* a 4 jedinci *A. versicolor*). Pokus měl 30 opakování a též byl proveden ve dvou vlhkostech podkladu. Ke statistickému zpracování dat bylo použito programu SAS 9.2 (GLIMMIX procedure).

Z výsledků vyplývá, že *P. scaber* je dobře agregujícím druhem i za zvýšené vlhkosti. Druh *A. versicolor* agregoval více za přítomnosti druhého druhu než sám. Vlhkost a čas byly významnými prediktory agregace. Světelná intenzita neměla signifikantní vliv na úroveň agregace, i když stejnonožci agregovali odlišně při různých intenzitách..

Klíčová slova: agregace, Isopoda, Oniscidea, suchozemští stejnonožci, světlo, vlhkost

ABSTRACT

Terrestrial isopods aggregate during most of their lives. Authors of some studies discovered that microclimate affects the aggregation. The aim of this study was to find out to what extent different intensities of light and different levels of humidity affect the aggregation of *Porcellio scaber* and *Armadillidium versicolor*, as well as to determine whether the two species aggregate separately or together and to confirm or disprove results of recent study made by Devigne et al. (2011).

Behaviour of the terrestrial isopods was observed in laboratory conditions in autumn, 2011. There were two different experiments made. The aim of the first one was to repeat the experiment of Devigne et al. (2011), where 40 individuals of *P. scaber* were observed under three different intensities of light. The animals were affected also by wet conditions – the aggregation was observed on wet/dry filter paper. The second experiment focused on the aggregation in small plastic dishes for 120 minutes. The animals were sorted in three observational groups: A) species *P. scaber*, B) species *A. versicolor* and C) mixed group consisting of 4 *P. scaber* and 4 *A. versicolor* individuals. The second experiment was repeated 30 times and was also focused on humidity conditions. Statistical analyses were made by a program SAS 9.2 (GLIMMIX procedure).

The results of this study show that *P. scaber* is well aggregating species even in higher humidity. Species *A. versicolor* aggregated more in presence of the second species than alone. Humidity and time were significant predictors of aggregation. The intensity of light did not affect aggregation on significant level; although, the aggregation differs depending on light.

Key words: aggregation, Isopoda, Oniscidea, terrestrial isopods, light, humidity

PROHLÁŠENÍ

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

V Šumperku 12. února 2012

OBSAH

1	ÚVOD.....	1
1.1	Charakteristika suchozemských stejnonožců	1
1.2	Agregace stejnonožců.....	2
1.3	Vliv teploty a vlhkosti	4
1.4	Vliv světla.....	6
1.5	Thigmotaxe.....	7
1.6	Vliv globálních změn	7
1.7	Čichová orientace u suchozemských stejnonožců.....	9
2	CÍL PRÁCE.....	10
3	METODIKA.....	11
3.1	Sběr jedinců modelových druhů.....	11
3.2	Vliv vlhkosti na agregační chování suchozemských stejnonožců.....	11
3.3	Vliv intenzity světla a vlhkosti na agregační chování suchozemských stejnonožců....	11
3.4	Statistické zpracování dat	12
4	VÝSLEDKY.....	13
4.1	Agregace v závislosti na vlhkosti	13
4.2	Agregace v závislosti na světelné intenzitě	15
5	DISKUZE.....	18
5.1	Agregace v závislosti na vlhkosti	18
5.2	Agregace v závislosti na světelné intenzitě	19
6	ZÁVĚR.....	21
7	LITERATURA	22
8	PŘÍLOHY	27

PODĚKOVÁNÍ

Na prvním místě bych ráda poděkovala mému vedoucímu diplomové práce dr. Ivanu H. Tufovi za jeho bezmeznou trpělivost, čas a rady při vzniku této práce. Dále bych chtěla poděkovat prof. Emilu Tkadlecovi za konzultace a pomoc při statistickém zpracování dat v programu SAS (GLIMMIX procedure). Děkuji také své rodině a přátelům za podporu.

1 ÚVOD

1.1 Charakteristika suchozemských stejnonožců

Suchozemští stejnonožci (Oniscidea) jsou podřádem řádu stejnonožci (Isopoda) třídy rakovci (Malacostraca) podkmene koryšši (Crustacea) kmene členovci (Arthropoda). Suchozemští stejnonožci jsou jedinou skupinou koryššů, která se dokázala plně adaptovat na suchozemský způsob života. V řádu se vyskytují obyvatelé moří, sladkých vod a souše, ale původ stejnonožců je nutno hledat v moři (Reichholf a Steinbach, 2003). Suchozemští stejnonožci jsou rozšířeni po celém světě (Warburg, 1993; Schmalfuss, 2003). Do roku 2004 bylo popsáno 3637 druhů stejnonožců (Schmalfuss, 2003), z České republiky je v současné době doloženo 43 druhů stejnonožců (Flasarová, 2000; Saska, 2007).

Suchozemští stejnonožci jsou významní půdotvorní činitelé. Mechanicky rozkládají mrtvou organickou hmotu a napomáhají jejímu transportu do hlubších a vlhčích vrstev půdy. Rovněž se podílejí na šíření bakterií a mikroskopických hub půdě a opadu a usnadňují tak dostupnost živin půdním mikroorganismům (Grassberger a Frank, 2004; Hassall a Dangerfield, 1989). Důležitou roli hrají také v potravním řetězci vyšších živočichů, kdy slouží jako zdroj vápníku (Graveland a Vangijzen, 1994; Tuf a Tufová, 2005).

Obranu stínek proti predátorům můžeme rozdělit do tří základních kategorií; na morfologickou, chemickou a behaviorální (Sutton, 1972). Morfologická obrana plyne z tělní stavby každé ekomorfologické skupiny a je dále spojena se specifickým chováním jedinců. Obecně mají stínky dorso-ventrálně zploštělé tělo se silně inkrustovaným obrněným dorzálním štítem, který chrání zranitelnou břišní stranu. Některé druhy umí své tělo svinout do kuličky. Tento jev se nazývá volvace, jako první tento termín použil K.W. Verhoff, ten také studoval různé volvační druhy a zjistil, že je volvace v živočišné říši značně rozšířená. Chemická obrana je uskutečněna povrchovými žlázami (tegumental glands), které v případě podráždění vylučují nepříjemně páchnoucí tekutinu, což je činí nechutnými, ba dokonce pro mnohé bezobratlé predátory nepoživatelnými (Gorvett, 1956; Cooke, 1965). Behaviorální obrana je tvořena specifickým chováním každé ekomorfologické skupiny. Nejcharakterističtější společnou formou obrany stínek je ukryvaní během dne, čímž minimalizují možnost odhalení predátory, orientujícími se zrakem. Dalším chováním stínek je předstírání smrti (thanatóza) nebo pád do podrostu v případě kontaktu s predátorem (Sutton, 1972). Schopnost shlukování, tak typická pro stínky, je další strategií minimalizující pravděpodobnost pozření většího počtu jedinců predátorem.

Mezi jejich největší nepřátele, přímo specializované na lov suchozemských stejnonožců, patří pavouci – šestiočky rodu *Dysdera* (Řezáč a Pekár, 2007). Dále stejnonožce loví střevlíci, stonožky a z obratlovců obojživelníci, plazi a savci (především rejsci). Největší počet predátorů však nalezneme mezi ptáky (Bureš a Weidinger, 2003).

Důležitým faktorem pro život stejnonožců, je vlhkost. Proto je často nacházíme ve spadaném listí, pod kmeny, rozkládajícím se dřevem, pod kůrou, v mechových porostech. Kromě vlhkosti je nutná k jejich životu také dostatečná průměrná roční teplota, teplejší oblasti obývají častěji než chladnější. Směrem od severu k jihu lze pozorovat zvyšující se diverzitu druhů (Frankenberger, 1959). Teplotní optimum druhů v České republice je v průměru 13-30 °C (Tajovský, 1989), proto je můžeme označit jako eurytermní. Při vyšších teplotách dochází ke zvýšení intenzity pohybu, při dalším zvyšování teploty může dojít až ke kolapsu v důsledku dehydratace. Vyšší teploty snášejí v případě vysoké relativní vlhkosti (Sutton, 1972).

1.2 Agregace stejnonožců

Pojmem agregace rozumíme seskupení jednoho nebo více druhů zvířat. Seskupení je volné, bez společenské afinity. Důvody shromáždění vyplývají z ekologických faktorů prostředí. To znamená, že živočich vyhledává vhodné místo, ne společnost ostatních zvířat.

Shlukování na vhodných stanovištích je jeden z nejvýraznějších znaků suchozemských stejnonožců. Jejich průměrná abundance však závisí na charakteru celého ekosystému a může se pohybovat od méně než 50 ind./m² (v agrocenózách) do více než 5 000 ind./m² (na travnatých stanovištích). Obecně lze říci, že hustota klesá ve směru travnatá stanoviště → listnaté lesy → smíšené lesy → lužní lesy → agrocenózy. Tento trend je dáván do spojitosti se stabilitou vegetace na povrchu půdy, která má vliv na rozhodující faktory prostředí, jako je vlhkost, teplota a množství úkrytů. Dostupnost potravy není považována za hlavní regulační mechanismus (Al-Dabbagh a Block, 1981; Tasovský, 1989; Warburg, 1993).

Zvířata se sdružují, aby se chránila před nepříznivými podmínkami prostředí nebo před predátory. Je nespočet pozorování, jak z laboratorních podmínek, tak i pozorování z volné přírody. Suchozemští stejnonožci jsou velice vhodní pro pozorování agregace, protože často vytváří více či méně agregující skupinky, a to jak ve volné přírodě, tak i v podmínkách laboratorních. Další výhody jsou, že se v přírodě vyskytují ve velkých početnostech a při výzkumu v laboratořích se snadno zaznamenávají změny formace seskupení a změny jsou tak lehce kontrolovatelné (Allee, 1926).

Alleeho princip (pojmenován dle amerického etologa W.C. Alleeho) pojednává o optimální velikosti populace sociálně žijících druhů. Negativní vliv na jedince má nejen vysoká hustota populace, která vyvolává stres, zvyšuje konkurenci a může vést až ke kanibalismu, ale i nízká hustota populace. Podlomení efektivní interspecifické kooperace pak vede k vymření populace. Alleeho princip lze ovlivňovat i uměle, např. vypuštěním sterilních samců do populace. Alleeho princip má několik mechanismů. Je to jednak příbuzenské křížení, kdy se zvyšuje počet recesivních homozygotů a tím klesá fertilita v populaci. Dále pak demografická stochastická, která se vyznačuje kolísáním v mortalitě a poměru pohlaví. Malý počet jedinců pak negativně ovlivňuje nedostatek partnerů, antipredační chování či sociální termoregulaci.

Ve své průkopnické práci Allee (1926) prokázal, že agregace šesti a více jedinců suchozemských stejnonožců snižuje rychlost ztráty vody z jedince a pomáhá zabránit jejich vysychání v suchých podmínkách. V pozdějším pokusu (Kuenen a Nooteboom, 1963) se ukázalo, že suchozemští stejnonožci vyhledávají seskupení díky specifickým feromonům. Agregací feromon je uložen v polovině nebo v zadní části střeva a je vylučován v exkrementech (Takeda, 1980). Nižší obsah vody v těle vede zvíře ke zvýšené agregaci v sušších podmínkách. Kromě toho, rychlost vypařování vody z tělního povrchu se různí mezi druhy. Ti, kteří obývají sušší stanoviště, mají méně propustnou kutikulu a zdá se, že ztrácejí méně vody, než ti, kteří obývají proměnlivější prostředí (Edney, 1951, 1968, Greenaway a Warburg, 1998).

Agregace je charakteristický rys chování pro mnoho druhů suchozemských stejnonožců. Shluky mohou být dvojího typu, které se ale v praxi překrývají. Allee (1926) poukazuje na volné seskupování a seskupení pravé. Zvířata po seskupení nemají tendenci skupinu opustit a vydrží tak v agregaci i dlouhé hodiny, přitom dýchají rychleji než jedinci izolovaní. Nejdůležitějším aspektem agregace je vlhkost podkladu, ale záleží i na okolní teplotě prostředí. Seskupování se vyskytuje především tam, kde je nějaká překážka, respektive v rohu nádoby nebo po jejím obvodu (tzv. radiální agregace). V přírodních podmínkách agregují stejnonožci v úkrytech (pod kůrou, pod kameny atp.). Agregace může snížit ztrátu vody, ale zdá se, že není přímou reakcí na vlhkost vzduchu, protože jedinci se seskupují jak v atmosféře nasycené vodou, tak i ve vzduchu suchém. Fridlander (1964) poukazuje na možnost, že agregace může být částečně způsobena chutí k vyhledání mechanického kontaktu; např. *Oniscus asellus* dokáže rozlišit různé drsnosti povrchu, živá zvířata jsou pak stimulem a mrtvých jedinců si nevšímá.

Rozmístění zvířat v prostoru je povětšinou náhodné a záleží také na homogenním či naopak heterogenním prostředí. Agregace je podmíněna širokým spektrem vzorců chování, od párové agregace až po složité sociální vztahy mravenců, včel, termitů. K výpočtu agregace se používá k parametr, který udává míru agregace; ta je statisticky platným parametrem k analýze ekologických dat a vyjadřuje se jako frekvence. Kritéria zvyšující přesnost a spolehlivost výpočtu míry agregace jsou velikost vzorku, stratifikace a hustota populace (Waters, 1959). Důvody k agregaci mohou být různé, např. reakce na fyzikální faktory (vlhkost, světlo), reprodukční chování, pospolitost jedinců stejného druhu či jiné interakce s jinými jedinci.

1.3 Vliv teploty a vlhkosti

Teplota, vlhkost a světlo jsou faktory abiotické, které spolu s biotickými (např. velikost živočicha, zdravotní stav), ovlivňují pohyblivost zvířat. Pohyblivost je základní chování téměř všech zvířat. Je potřebná k vyhledávání potravy, hledání partnera, únik před predátory, pro výběr mikrohabitatu. Vlhkost půdy je hlavním faktorem ovlivňující distribuci a početnost suchozemských stejnonožců (Warburg et al., 1984). Zvířata dýchají pomocí pseudotrachejí, ale také kožní dýchání je velice důležité (Edney a Spencer, 1955). Vodu ztrácejí poměrně rychle, když nejsou v kontaktu s vlhkým substrátem, míra ztráty vody se zvyšuje s rostoucí teplotou a snižující se vlhkostí vzduchu (Edney, 1951; Warburg, 1965). Činnost suchozemských stejnonožců je ovlivněna teplotou, ale ne všechny druhy reagují stejným způsobem (Warburg, 1993). Ovlivnění chování vlhkostí vzduchu na modelovém druhu *Porcellio scaber* studoval Gunn (1937). *P. scaber* je druhem značně rozšířeným, živící se ve velkém mikroklima (např. shnilé dřevo). Pokud je v suchém vzduchu o teplotě 20 °C, ztrácí hmotnost (většinou vodu), v průměru v množství představujícím čtyři procenta jeho původní hmotnosti za hodinu, a umírá během několika hodin. Předpokládá se, že rychlost pohybové aktivity se postupně zvyšuje se zvyšující se teplotou a tělesnou hmotností. A dále také, že pohyblivost má malý dopad na změnu obsahu vody v těle živočichů. Překročení kritické úrovně minimálního obsahu vody v těle vede ke snížení pohyblivosti a dochází k tzv. ekologické smrti. Giessen (1988) na modelovém jedinci stejnonožce *Oniscus asellus* zjistil, že po pozorovací době tří hodin, za 38% relativní vlhkosti vzduchu a při teplotě 21 °C měli jedinci v agregaci 1,5krát více vody, než ti, kteří ve skupinách nebyli. Není tedy sporu, že agregace je pro přežití velice důležitá.

Allee (1926) v pokusech na druhích *Armadillidium vulgare* a *P. scaber* zjistil, že na suchém filtračním papíru se zvířata shlukují, zatímco na vlhkém papíru jsou rozptýlena po celé ploše pokusné misky. Zkoumal také vliv světla a reakci na dotyk, takzvanou thigmotaxi a zjistil, že nejdůležitější faktor pro aktivitu suchozemských stejnonožců je vlhkost. Zvířata se dokonce seskupovala i na vlhkém podkladu, ale jen když byla osvětlena. Je známo, že jsou silně fotofóbní s pozitivní thigmotaxí, což znamená, že vyhledávají kontakt s okolními předměty (preferují skuliny, místa pod kameny atp.). Když nemohou toto přirozené chování uplatnit, tak vytvářejí shluky, které mají i bezpečnostní charakter (Allee, 1926). Shluky se nevytvářejí jen v případě sucha, ale také v případě přezimování. U bezobratlých v tzv. estivaci (letní spánek) zvířata přečkají nepříznivé období, plži si vytvoří víčko (epiphragma), tím zabrání přílišnému vysychání. Při hibernaci může být na jednom místě pohromadě i více druhů zvířat, která se navzájem tolerují. Jiný pokus Allee dělal ve třech rozdílných podmínkách a zjistil, že ve velmi suchém prostředí byla zvířata aktivní až do smrti, při mírném suchu tvořili jedinci shluky a při vysoké vlhkosti zvířata byla rozmístěná bez hnutí. Toto potvrdil i ve své práci Gunn (1937).

Hassall et al. (2010) zkoumali agregační chování suchozemských stejnonožců za různých teplot a vlhkostí. *O. asellus* a *P. scaber* agregovali více při nižší relativní vlhkosti 45 % než při 60 % a konstantní teplotě 22 °C. Celkově však agregace u *O. asellus* byla výrazně vyšší než u *P. scaber*. U *Philoscia muscorum*, *P. scaber* a *A. vulgare* se liší reakce na různé relativní vlhkosti. *A. vulgare* nezměnilo stupeň agregace při přechodu vlhkosti z 87 % na 58 %, zatímco *Philoscia muscorum* a *P. scaber* měli míru agregace vyšší při nižší vlhkosti. Test ukázal, že zástupci *P. muscorum* agregovali podstatně více než ostatní druhy. Při teplotě 20 °C agregovali *O. asellus* a *P. scaber* výrazně více než při teplotě 10 °C. V případě *P. muscorum*, *P. scaber* a *A. vulgare* při relativní vlhkosti 58 % platí, že *A. vulgare* nemění stupeň agregace při vyšší teplotě, zatímco druhy *P. muscorum*, *P. scaber* po přechodu z teploty 16 °C na 22 °C agregovali podstatně více. Vliv teploty v pokusech Alleeho (1926) na rodech *Porcellio* a *Cylisticus* při teplotě 0 °C, pokojové teplotě (20-26 °C) a regulované komoře na 33-36 °C zjistil, že při teplotě 22 °C vydržela zvířata v agregaci po dobu tří dnů, zatímco při vyšší teplotě (33-36 °C) už po 18 hodinách se shluk rozpadl. Naopak nízké teploty agregaci podporují, ale vytváří se pomaleji v důsledku snížení rychlosti pohybu zvířat. Při teplotě 0 °C se agregace rozpadá tehdy, když je podklad příliš vlhký.

Lze tedy říci, že jak teplota, tak i vlhkost jsou velice důležitými faktory pro vznik a stabilitu agregace. Teplota neovlivňuje agregaci suchozemských stejnonožců tak výrazně jako vlhkost vzduchu či substrátu (Allee, 1926).

Tělesnou teplotu u suchozemských stejnonožců zkoumal Edney (1951): když byl vzduch nasycen vodní párou, tak rozdíl mezi teplotou vzduchu a tělesnou teplotou zvířat nebyl vyšší než 0,1 °C. V suchém vzduchu se teplota těla u stejnonožců rodů *Porcellio*, *Armadillidium* a *Oniscus* ustálila do 25 min, ale u zástupců rodu *Ligia* se teplota těla ustalovala po dobu dvou hodin a to hluboko pod teplotu prostředí. U *Armadillidium* ztráta vody za hodinu byla 0,002 g, u *Ligia* pak 0,06g/ hod. Schopnost rychle odpařovat vodu a tím snížit teplotu těla, zejména při krátkodobých zvýšení teploty, je mnohdy k životu nezbytná. Zejména pak u pobřežních forem, které nejspíše byly vývojovým typem při přechodu na souš (Edney, 1951). Suchozemští stejnonožci se dokáží aklimatizovat na různé teploty prostředí. V pokusech Edneyho (1964) se *A. vulgare* a *Porcllio laevis* aklimatizují 7-14 dní a letální hodnoty se pohybují okolo 39 °C při 30 minutové expozici. Srdeční frekvence je vyšší u menších druhů (Schwartzkopf, 1955). Bursell (1955) zjistil, že tepová frekvence u *O. asellus* se mění v závislosti na obsahu vody v těle. Při mírném vysychání se frekvence tepu zvyšuje, ale při dlouhodobé depresi, kdy obsah vody v těle je nižší než 44 %, vede ke zvýšení rytmu tepové frekvence. Nejvíce odolný rod je *Armadillidium*, potom *Porcellio* a nejvíce zranitelný se ukázal být rod *Oniscus* (omezení propustnosti pokožky způsobují lipidy).

Hmotnost všech členovců se odvíjí od obsahu vody v těle, u *O. asellus* je to asi 66 % (Bursell, 1955), ale při 24- hodinovém vystavení velmi vysoké relativní vlhkosti se obsah vody u *P. scaber* může blížit až 76 %. Ztrátu vody ovlivňuje výměna plynů, tzv. psedotracheje, které mohou uzavíratelnou štěrbinou (stigmatem) regulovat výdej vody, což je asi 25-42 %. Příjem kyslíku u *P. scaber* činí 36 % z toho ztráta dýcháním 6,9 % (Edney a Spencer, 1955).

1.4 Vliv světla

Světlo a jeho účinky jsou zdrojem mnohých studií na rostlinách i zvířatech, protože ovlivňují jejich chování. Pohybové, kvantitativní reakce bez orientace nazýváme fotokineze, naproti tomu kvalitativní, kde jde o změnu směru pohybu, jako fototaxe. V práci Danielsona (1976) je vliv světla dokonce zaměřen na různé vlnové délky světla (barvy). Na bílé světlo suchozemští stejnonožci reagovali pohybem 4x méně, než na světlo modré,

červené a zelené. Statistický t-test odhalil, že i přes měřený pohybový potenciál suchozemských stejnonožců má na chování větší vliv vlhkost prostředí.

Suchozemští stejnonožci jsou silně fotonegativní, shluky vytváří i ve vlhkém prostředí a silném nasvícení. Ve tmě je agregace více pospolitá, protože po osvětlení jsou zvířata v horní vrstvě agregace více stimulována k pohybu. Obecně tedy platí, že čím více světla, tím jsou zvířata více stimulována k pohybu. Pokud je pozorovací prostor osvětlen různými intenzitami světla, k agregaci dojde vždy v nejméně osvětleném místě. Vliv světla spolu s teplotou a vlhkostí jsou nejzákladnější faktory agregace suchozemských stejnonožců. Další významnou skutečností je thigmotaxe, která spolu s negativní fototaxí a vázaností na vlhkost určuje výskyt suchozemských stejnonožců (pod kůrou, kameny, štěrbinou). Pokud nejsou taková místa k dispozici, zvířata pak vytvářejí shluky, které toto "bezpečnostní", hledisko splňují. Naopak v práci Warburga (1964) zkoumající reakce na teplotu, vlhkost a světlo byly pokusy dělány s jednotlivci.

1.5 Thigmotaxe

Thigmokinetické reakce se u každého druhu liší, obecně se jedná o kontakt s podkladem a tím snížení rychlosti pohybu zvířete. Práce Friedlandera (1964), který zkoumal thigmokinezi na rodech *Oniscus*, *Porcellio* a *Armadillidium* udala několik faktů, a to: thigmokinetické chování závisí na ploše a drsnosti pokladu, ale liší se taky reakce každého jednotlivce. Mechanoreceptory jsou po celém těle, nepřevažují, jak by se mohlo zdát na hřbetní straně či na anténách. Thigmokineze obvykle doplňuje reakce na endogenní rytmy, reakci na vlhkost a světlo.

1.6 Vliv globálních změn

Ekologická studie saprofágních mnohonožek a stínek Davida a Handy (2010) na experimentech ukazuje, že oteplování klimatu by mohlo vést k vyšší míře růstu populace a to především v mírném pásu, kde se zvýšilo množství některých druhů. Saprofágní makročlenovci jsou klíčovými regulátory v rostlinném rozkladu a hrají důležitou roli ve fungování suchozemských ekosystémů, jak v tropech, tak i v mírném pásmu. Mechanismy rozptylu zůstávají nejasné, ale je zřejmá expanze do severní Evropy, která vyplývá z historie a distribuce živočišných druhů. Nevyklučuje se ani změna ve složení společenství zvířat, změna v rostlinném společenství pak ovlivní kvalitu hrabanky, která determinuje plodnost, a tak i velikost zvířat, a to všechno proto, že by se zvýšila hladina CO₂ v atmosféře. Stejně tak jako růst obyvatelstva v závislosti na změně kvality potravin se výrazně projeví až za několik

desetiletí, tak výraznější hrozbou pro suchozemské stejnonožce bude odlesňování tropů a ztráta vhodné půdy, zejména pak pro endemické druhy. Heterogenní krajina pak bude dobrou volbou pro ochranu prostředí. Studií zabývajících se klimatickými změnami na stejnonožcích je mnohem méně, než studií věnujících se vlivu oteplování na společenstva hmyzu. Ale výzkumů na fyziologické individuální úrovni stejnonožců ohledně odolnosti vůči teplu a vlhkosti je poměrně dost (Edney, 1951; Warburg, 1965; Haacker, 1968; Meyer a Eisenbeis, 1985; Davis, 1989).

Změny klimatu přináší změny aspektů chování živočichů, kteří mění své mikroklima (např. kladení vajec, hrabání, čas krmení, odpočinku či tvoření shluků). Ve své studii se Hassall et al. (2010) zaměřují na agregace, které vedou k vytvoření příznivějšího mikroklimatu pro skupinu. Termoregulace, menší ztráty vody v těle, mohou vést ke zvýšenému individuálnímu přežití nebo reprodukčnímu úspěchu. Například housenky zavíječe se od prvního po třetí instar seskupují a je dokázáno, že tak mají větší šanci na přežití než jedinci, kteří jsou samotářští (Klok a Chown, 1999).

Agregace jsou obzvláště charakteristické pro suchozemské stejnonožce (Brockett a Hassall, 2005), kteří jsou nejvíce úspěšná skupina koryšů při přechodu z vody do půdy (Edney, 1968). Pokožka stejnonožců postrádá vnější voskovou vrstvou a je vysoce propustná pro vodu (Edney, 1968). V důsledku toho jsou suchozemští stejnonožci citliví na vysychání a kolísání teplot (Hassall et al., 2005), jejich přežití tak závisí na minimalizaci ztráty vody. Do roku 2080 se předpokládá, že letní klima na jihu Velké Británie se oteplí o 3-5 °C a sníží se počet srážek o 50 % (Hulme et al., 2002). Tři ze čtyř britských druhů suchozemských stejnonožců agregují výrazněji při nižší relativní vlhkosti a při vyšších teplotách. U *P. scaber* nemá vliv teploty a vlhkosti takový vliv, jako u druhů jiných. Ty druhy, které ztrácejí vodu rychleji (*O. asellus* a *Philoscia muscorum*) agregují více než ty, co ztrácejí vodu pomaleji např. *A. vulgare*, které je proti vysychání nejvíce odolné (Edney, 1951). Reakce na změnu klimatu budou u každého druhu specifické a druhy méně odolné proti vysychání budou trávit delší dobu v agregaci, případně budou méně času věnovat krmení a tak se sníží i jejich plodnost (Møller et al., 2008). Zvýšená agregace v období nižších srážek a vyšší teploty může vést ke kompromisu mezi délkou strávenou krmením nebo agregací. Vzhledem k tomu, že se v úkrytu hromadí výkaly, které mohou sloužit jako potrava, suchozemští stejnonožci přecházejí na vyšší podíl koprofagie (Hassall a Rushton, 1982). *P. scaber*, které aktivně vyhledává vlhké úkryty, což mu umožňuje setrvávat kratší dobu v agregaci, má tak konkurenční výhodu nad druhy, které jsou méně schopné si najít vhodné mikrostanoviště

(Hassall a Tuck, 2007). Druhy, které jsou vysoce specializované na ztrátu vody v těle, tedy jsou schopni si nalézt lepší místo pro život, pak jsou konkurenčně zvýhodněni nad ostatními druhy. V létě je nejvyšší vrchol růstu jedinců a doba rozmnožování ovlivněná zvýšenou agregací a sníženou dostupností vhodných stanovišť, což může mít vážný vliv na hustotu populace. Pokles suchozemských stejnonožců může způsobit Allee efekt u nízkých populačních hustot ($<70 \text{ m}^{-2}$), to je kritické pro určení in situ a vlivu nižších srážek a vyšší teploty na agregaci (Brockett a Hassall, 2005).

Výběr vhodných stanovišť a potravy ovlivňující plodnost, úmrtnost a další s tím související fakta budou představovat důležitý pohled na to, jak suchozemští stejnonožci budou reagovat na změny životního prostředí a tím i možné dopady poskytovat kvalitní služby ucelenému ekosystému (Loreau et al., 2001; Nieminen, 2008).

1.7 Čichová orientace u suchozemských stejnonožců

Většina suchozemských stejnonožců se přes den ukývá ve svých vlhkých úkrytech, kde absorbují vodu, v noci pak dochází k jejímu odpařování. Toto chování je součástí jejich osmoregulačního systému. Při hledání vhodného stanoviště se řídí různými podněty, čich je jedním z nich. To bylo testováno Kuenenem a Nooteboomem (1963) v proudícím vzduchu, kde se ukázala pozitivní reakce na svůj vlastní pach v suchém prostředí. Ve vlhkém prostředí se zvířata rozptylují od pachu pryč, tedy negativně.

2 CÍL PRÁCE

Cílem této práce je:

- Zhodnotit vliv vlhkosti na míru agregace dvou druhů suchozemských stejnonožců
- Zhodnotit vliv světelné intenzity na míru agregace těchto druhů
- Zhodnotit vliv přítomnosti jedinců druhého druhu na míru agregace, tj. srovnat chování v jednodruhových a smíšených skupinách

3 METODIKA

3.1 Sběr jedinců modelových druhů

Jako modelové druhy byli zvoleni suchozemští stejnonožci: stínka *Porcellio scaber* Latreille, 1804 a svinka *Armadillidium versicolor* Stein, 1859. Jedinci obou druhů byli sbíráni formou individuálního sběru ve městě Olomouc (Bezručovy sady a u garáží poblíž zastávky Nádraží město). V laboratoři byli přemístěni do několika plastových boxů se substrátem. Boxy se zvířaty byly umístěny do termostatu, kde byla stálá teplota 18 °C. Boxy byly pravidelně vlhčeny a stejnonožcům byla předkládána potrava (brambor). Pozorování probíhalo v říjnu a listopadu 2011. K dispozici bylo zhruba 700 jedinců *P. scaber* a 400 jedinců *A. versicolor*.

3.2 Vliv vlhkosti na agregační chování suchozemských stejnonožců

Pokus byl metodicky inspirován pracemi Caubeta et al. (2009) a Waterse (1959). Byly použity plastové kelímky o průměru 6 cm, rozdělené na 9 polí. Pro udržení vlhkosti byly vylité na dně malou vrstvou sádry (obr. 1). Do jednoho boxu bylo dáno osm jedinců jednoho druhu. Ti byli sledováni po dobu dvou hodin, přičemž každých 10 min bylo jejich rozmístění zaznamenáno fotoaparátem. Tato pozorování probíhala pro skupiny z obou druhů i pro smíšené skupiny (čtyři jedinci *A. versicolor* a čtyři jedinci *P. scaber*). K pokusům byli vybíráni jedinci přibližně stejné velikosti a po pokusu byli umístěni zpět do boxů. Pokus měl třicet opakování pro každou variantu. Všechna pozorování probíhala dvakrát, jednou na suchém podkladu, podruhé byla sádra silně navlhčená. Zaznamenávala jsem počet jedinců, kteří se vzájemně dotýkali.

3.3 Vliv intenzity světla a vlhkosti na agregační chování suchozemských stejnonožců

Metodika byla stejná jako v práci Devigne et al. (2011). Pozorovací zařízení se skládalo z homogenní plastové misky (průměr 15 cm) a menšího kulatého „poklopu“ (průměr 6 cm), pod který bylo před pokusem umístěno 40 jedinců (byli ponecháni 5 minut v klidu). Jednalo se o homogenní prostředí a tři různé intenzity světla (0 lux, 170 lux, 1070 lux) zajištěné pomocí 40 W a 60 W zářivky (jedinci nebyli ovlivněni teplem). Pozorovací zařízení bylo

kulaté z důvodu toho, aby se minimalizoval tzv. „rohový efekt“, tj. projev thigmotaxe, kdy se jedinci tisknou do rohu. Pokus probíhal 45 minut, přičemž každých 5 min byl pořízen snímek distribuce stejnonožců v aréně. Počítala jsem opět jedince, kteří se dotýkali. Pokus měl deset opakování pro každou světelnou variantu. Všechna pozorování probíhala dvakrát, jednou na suchém filtračním papíře, podruhé byl filtrační papír silně navlhčen. Po pozorovacím dnu byla zvířata nechána dva dny v klidu a temnu. Pro tento experiment byly použity pouze stínky *P. scaber*.

Obrázek 1- kelímek vylitý sádrou pro pozorování agregačního chování



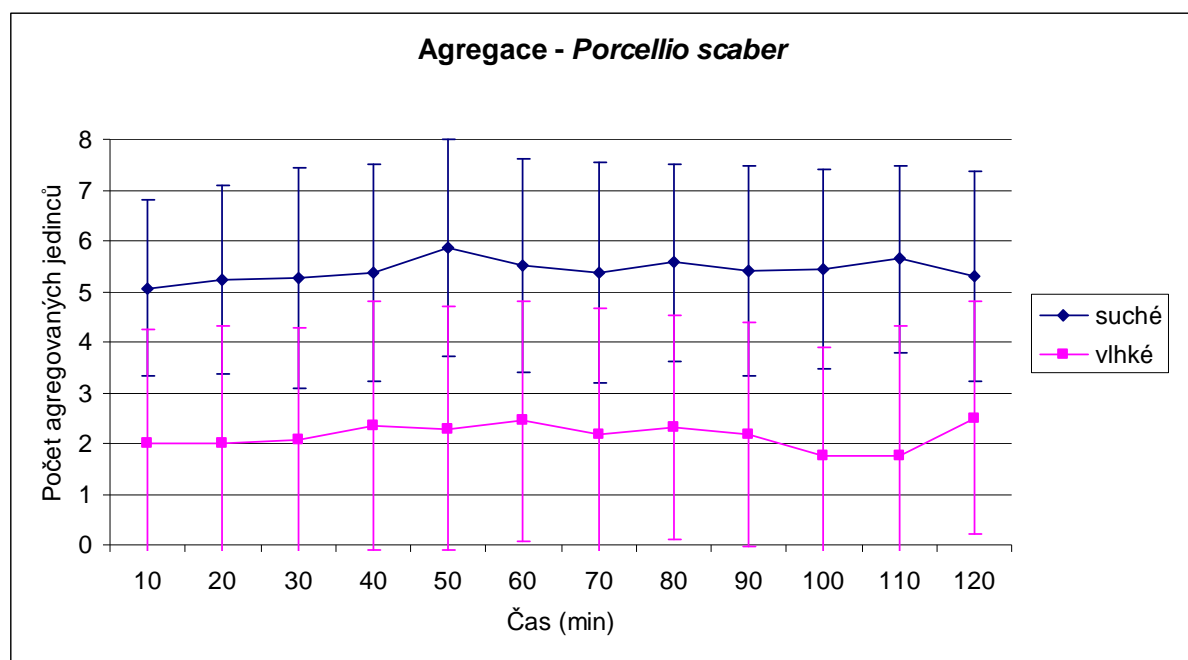
3.4 Statistické zpracování dat

K vyhodnocení výsledků byl použit SAS 9.2 (SAS Institute Inc., 2007), GLIMMIX procedure. Závislou proměnnou byla zaznamenaná proporce agregovaných jedinců v jednotlivých časech. Prediktory byly čas, vlhkost a světlo.

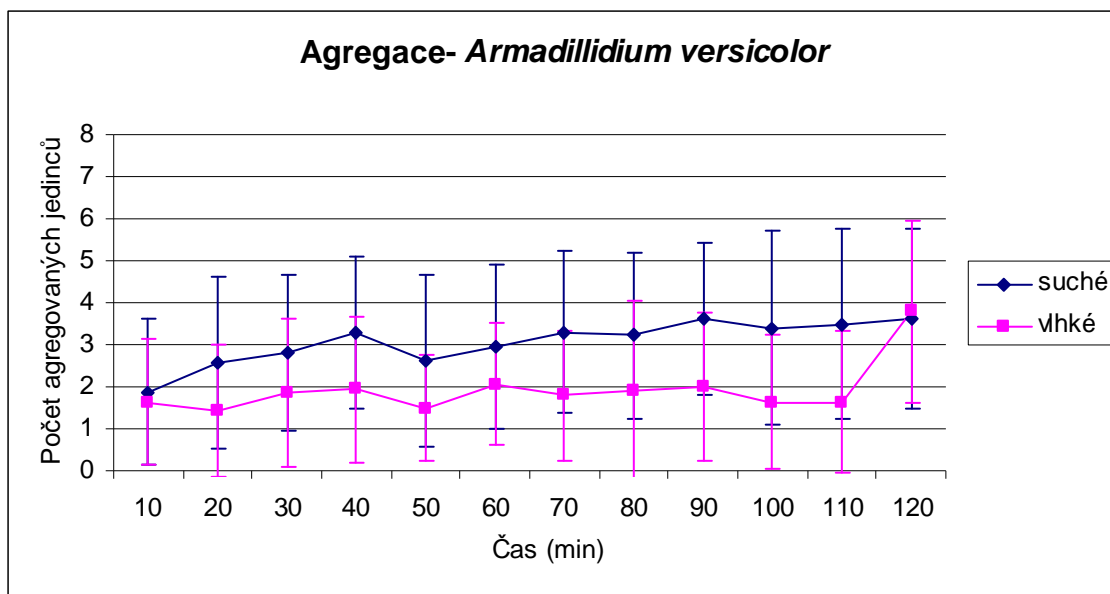
4 VÝSLEDKY

4.1 Agregace v závislosti na vlhkosti

Při zpracování výsledků u pokusů s kelímky, kdy plocha kelímku byla rozdělena na devět polí, jsem se rozhodla nezohledňovat umístění jednotlivých zvířat v mřížce (měřítko se ukázalo jako nevhodné). Pro lepší přehlednost jsem vyhodnocovala největší počet zvířat v agregaci, tj. počet zvířat, jež se dotýkají. Velikost agregace kolísala mezi dvěma jedinci ve vlhkém prostředí a pěti až šesti jedinci v prostředí suchém. Už od počátku pokusu byla agregace ustálená a přibližně stejná po celou dobu pozorování. Ve všech případech byla vyšší vlhkost ukazatelem, který zpomaluje agregaci. Stínka *P. scaber* nejvíce agregovala v suchých podmínkách, po 50 minutách bylo v agregaci 75 % zvířat (graf 1). V pokusu se stínkou *P. scaber* byl významným prediktorem v GLIMMIX modelu agregace jak čas ($t = 11,61$, $p < 0,0001$), tak i vlhkost ($t = 3,37$, $p = 0,0008$). Svinka *A. versicolor* agregovala méně (graf 2). Po hodině pozorování byla agregace tři a půl jedince v suchém prostředí, ve vlhkém prostředí kontinuálně dva jedinci (tj. neagregující), po dvou hodinách se agregace blížila ke čtyřem jedincům. Na agregování sviněk dle GLIMMIX modelu měl vliv jak čas ($t = -9,06$, $p < 0,00$), tak i vlhkost ($t = -13,26$, $p < 0,00$).

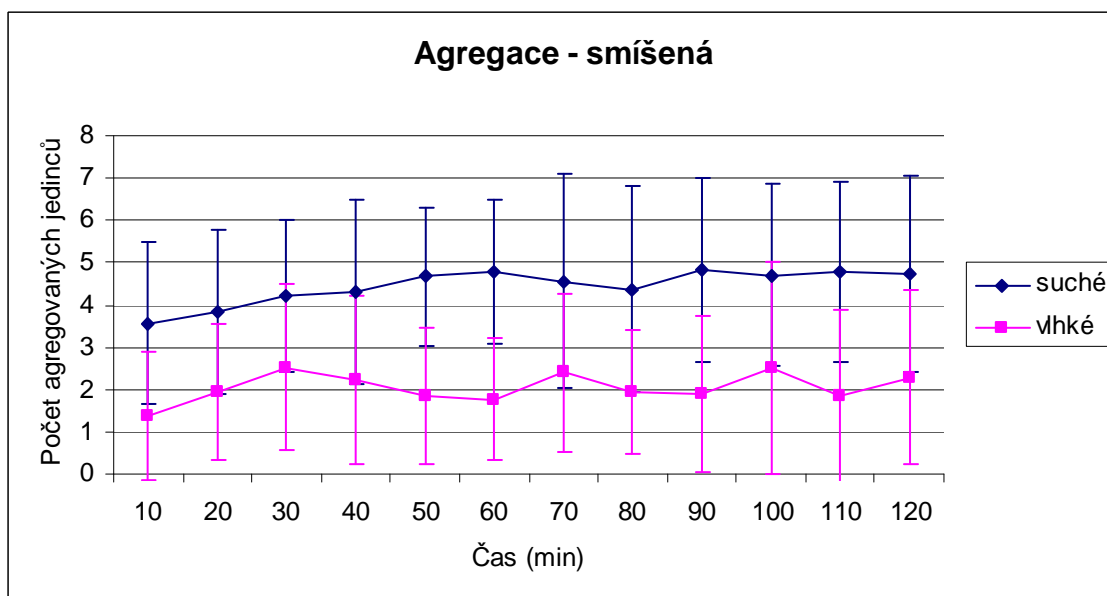


Graf č.1 Vliv vlhkosti na agregaci u *P. scaber*



Graf č.2 Vliv vlhkosti na agregaci u *A. versicolor*

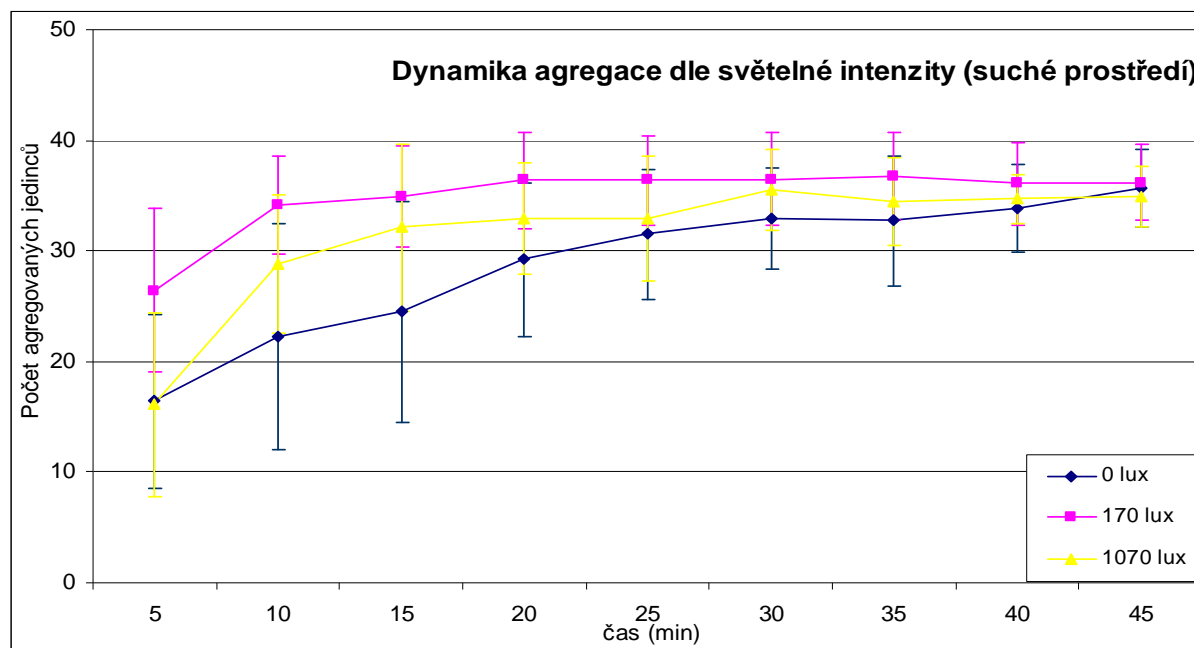
Smíšená skupina (4 jedinci *P. scaber* a 4 jedinci *A. versicolor*) agregovala více než jednodruhá skupina svinek *A. versicolor*. Počet jedinců v agregaci v suchém prostředí byl přibližně čtyři až pět jedinců, ve vlhkém se počet jedinců v agregaci pohyboval kolem 2,5 jedince (graf č.3). V modelu byl opět významným predikátorem čas ($t = 4,23$, $p < 0,0001$) i vlhkost ($t = -2,45$, $p = 0,0144$).



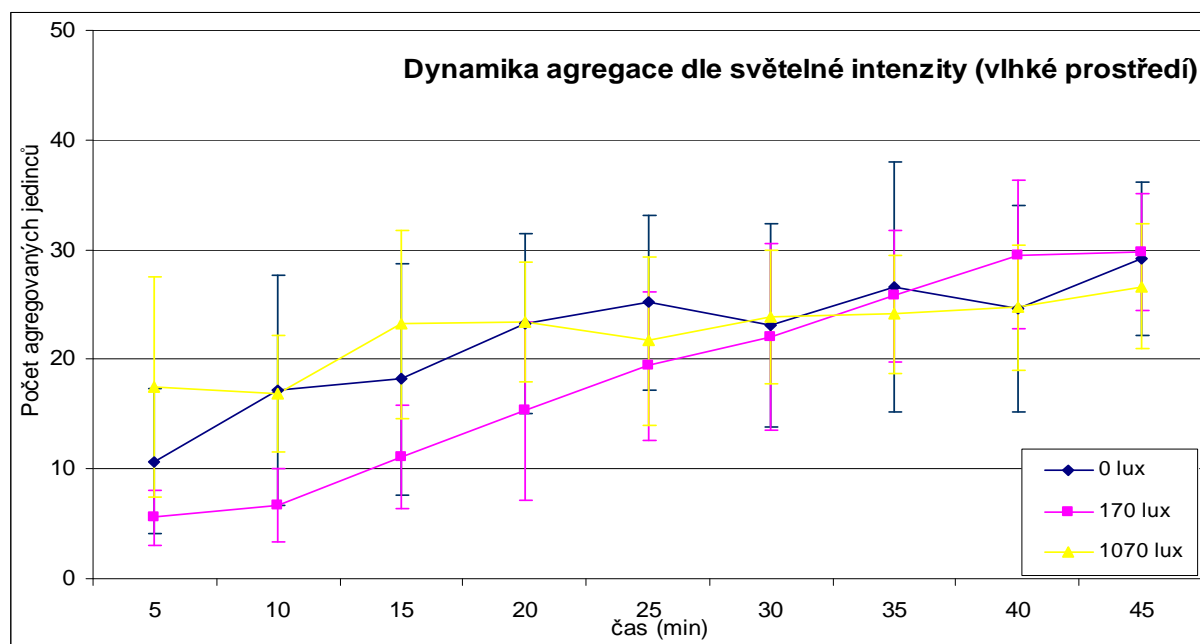
Graf č.3 Vliv vlhkosti na agregaci ve smíšené skupině

4.2 Agregace v závislosti na světelné intenzitě

Výsledky pokusu zkoumajícího intenzitu agregace stínek *P. scaber* v závislosti na intenzitě osvětlení (graf 4) naznačují, že zvířata agregací nejvíce reagovala na střední intenzitu světla. Při nízké intenzitě světla suchozemští stejnonožci reagovali pomalu. Při vysoké intenzitě osvětlení nastal prudký nárůst agregace, který po 10 minutách odezněl a k finální agregaci docházelo pomalu. Konečný agregát na konci pokusu ve všech třech různých světelných podmínkách činil 35 jedinců ze 40.

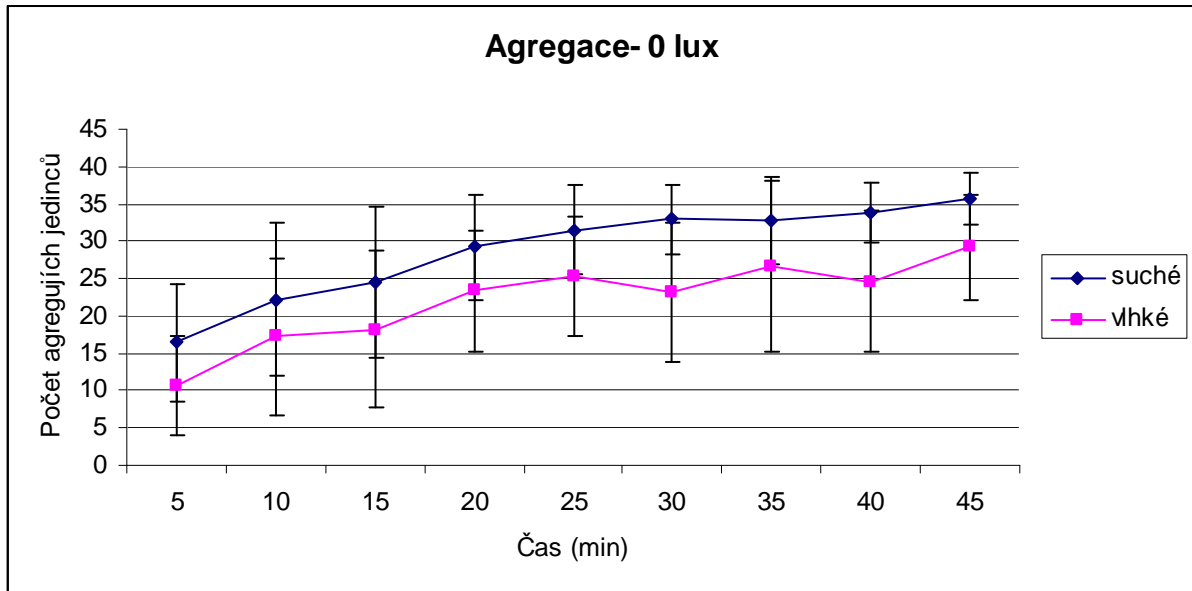


Graf č.4 Agregace v závislosti na světelné intenzitě v suchém prostředí

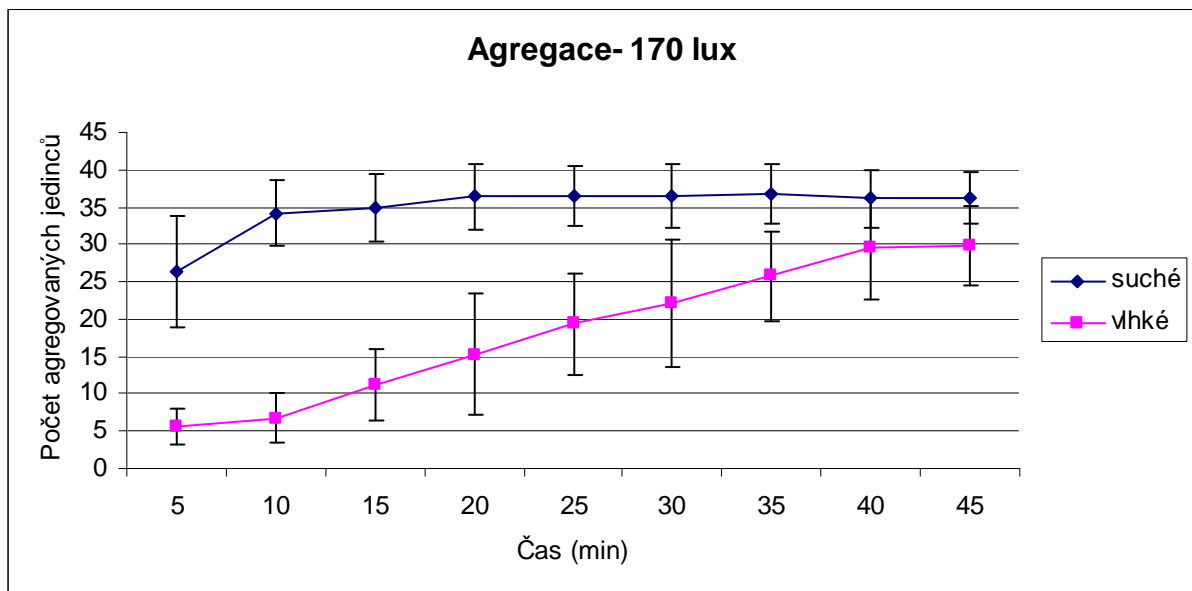


Graf č.5 Agregace v závislosti na světelné intenzitě ve vlhkém prostředí

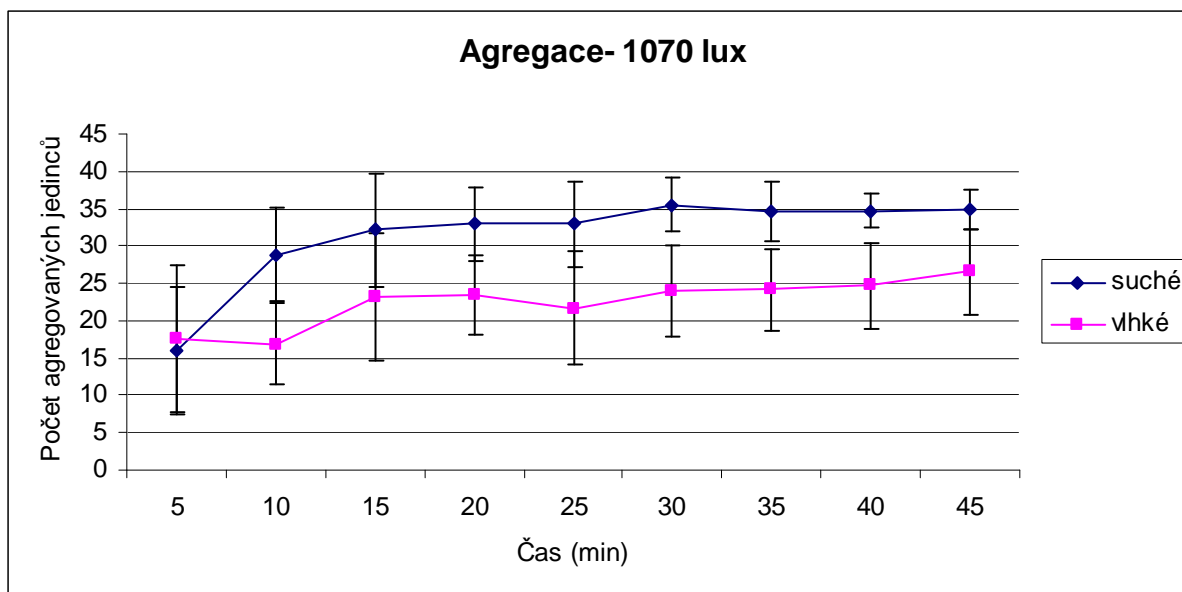
Při změně vlhkosti homogenního prostředí se změnila i agregace zvířat (graf 5). Zatímco v suchém prostředí během prvních pěti minut bylo v agregaci 15 až 25 jedinců (graf 4) ve vlhkém prostředí to bylo pouze 5 až 18 jedinců. Křivky grafu se více prolínají, přibližně kolem třicáté minuty byla agregace u všech světelných podmínkách stejná, 23 jedinců.



Graf č.6 Individuální závislost agregace za temna a rozdílné vlhkosti



Graf č.7 Individuální závislost agregace za střední světelné intenzity a rozdílné vlhkosti



Graf č.8 Individuální závislost agregace za vysoké světelné intenzity a rozdílné vlhkosti

Stínka *P. scaber* ve třech různých intenzitách světla nejvíce agregovala při 170 luxech, zhruba od 15 minuty až do konce pokusu bylo v agregaci přes 90 % všech jedinců (graf č.9)

V pokusu se stínkou *P. scaber* byly významným prediktorem v GLIMMIX modelu agregace čas a vlhkost, intenzita světla neměla po zahrnutí těchto dvou prediktorů signifikantní význam pro vysvětlení pozorovaných agregací (Tests of Fixed Effects, čas: $F = 212,28$, $p < 0,0001$; vlhkost: $F = 269,88$, $p < 0,0001$, světlo: $F = 2,67$, $p = 0,1029$).

5 DISKUZE

Ve své práci jsem zkoumala jak vlhkost a světlo ovlivňuje chování suchozemských stejnonožců. Modelovými druhy bylo *Porcellio scaber* a *Armadillidium versicolor*. Z výsledků mé práce vyplývá, že agregace *P. scaber* nastává vcelku rychle, experimentálně bylo zjištěno, že do 10 minut bylo v agregaci přes 50 % jedinců. Na konci pokusu to bylo téměř 90 %.

5.1 Agregace v závislosti na vlhkosti

Stínka *P. scaber* je velmi rozšířený a dobře agregující druh, při vědecké práci často používaný. Již v 20. letech se agregací a suchozemskými stejnonožci zabýval Allee (1923, 1926, 1927, 1929). Při mém pozorování v kelímcích se nejlépe shlukovalo *P. scaber* a to až šest jedinců z osmi. Allee (1926) prokázal, že při agregaci šesti a více jedinců se snižuje ztráta vody v těle živočicha. Jelikož suchozemští stejnonožci nemají, na rozdíl od hmyzu či pavouků, ochranné lipidové vrstvy na kutikule (Hadley a Warburg, 1986), behaviorální adaptace chránící je proti vyschnutí jsou pro ně významnější.

Agregací a thigmotaxí u *Oniscus asellus* se zabýval Friedlander (1964, 1965), Ebisuno et al. (1982) zkoumali význam feromonů při tvorbě agregací. Nověji Hassall et al. (2010) poukazují na adaptaci suchozemských stejnonožců a individuální chování na změnu podmínek prostředí. Nejnovější práce na změnu agregace v případě změny klimatu uvádí Hassall a Moss (2011). Ačkoliv je několik prací zabývajících se agregací, málo prací se zabývá interakcemi mezi zvířaty, jejich dynamikou a stabilitou agregovaných jedinců.

Chování suchozemských stejnonožců je podmíněno thigmotaxí (Friedlander, 1964), vytvořené agregáty byly pozorovány vždy při okraji arény a to jak v mém pozorování tak i u Devigne et al. (2011). Mé pozorovací arény byly homogenní, to znamená, že stejnonožci neměli k dispozici v aréně úkryt. Devigne et al. (2011) v modifikacích pokusů nabízel stejnonožcům jeden či dva úkryty, stínky *P. scaber* volily systematicky tmavý úkryt pro tvorbu agregace. Tudiž lze říci, že světlo ovlivňuje umístění agregací a že jsou fotonegativní (Warburg, 1964; Cloudsley-Thompson, 1977).

K vysvětlení agregace nemůžeme brát v úvahu pouze světlo a thigmotaxi. Suchozemští stejnonožci se v přírodě nacházejí pohromadě ve větším počtu, proto jsou důležité i interakce mezi jednotlivými zvířaty, které pak tvoří jakýsi celek. Sekundární agregáty, tj. vedlejší skupinky s menším počtem zvířat, jsou méně výhodné, protože

suchozemští stejnonožci v nich ztrácejí více vody. Menší, vedlejší skupinky zvířat v agregaci v méně příznivých podmínkách ukazují na individuální preference suchozemských stejnonožců. Sekundární agregáty, které se tvoří v horších podmínkách mohou vyplývat z kompromisu mezi náklady a zisky většího agregátu (Devigne et al., 2011). Tato skutečnost bylo prokázána i u řádu *Orthoptera* (Yoder et al., 2002). Nevýhoda velkého agregátu naproti tomu je, že se zvyšuje konkurence mezi jednotlivci (Ganter, 1984). Brockett a Hassall (2005) uvádějí, že při nízkých populačních hustotách suchozemských stejnonožců je čas strávený hledáním vhodného agregátu lineárně vyšší. Růst jedinců ovlivňuje populační hustota, grafické vyjádření se pak podobá účinku Allee efektu, který popisuje Courchamp et al. (1999). Allee efekt se zabývá mechanismy, které mají měřitelný vliv na fitness jedince. Obecně platí, že čím je populační hustota menší, tím se snižuje reprodukce a schopnost přežít. Suchozemští stejnonožci disponují i obrannými mechanismy, plynňý čpavek a sekrety ze stolice přispívají ke vzniku a stabilitě agregace (Wieser et al., 1969; Takeda, 1984). Mé výsledky tento fakt potvrzují, agregace byla rychlá a stabilita finálního agregátu velká.

Svinka *A. versicolor* je odolnější ke ztrátám vody, proto usuzuji, že nižší ochota agregovat ve srovnání se stínkou *P. scaber* byly tohoto příčinou. Navíc dobu před i po pokusu byli jedinci vystaveni vhodným vlhkostním a teplotním podmínkám. Měli dobrý fitness, proto je vystavení 2 hodinového experimentu neovlivnilo natolik, aby tvořili agregaci. Bursell (1955) uvádí, že rod *Armadillidium* je obecně více odolné ke ztrátám vody než rod *Porcellio*. Společně s *P. scaber* byla agregace větší, ale obecně nejlépe agregovalo samotné *P. scaber*. Při pozorování ve smíšené skupině zaujímal oba druhy společně místo po obvodu arény, což souvisí s jejich thigmotaxí.

5.2 Agregace v závislosti na světelné intenzitě

Moje pozorování, které bylo zaměřeno na rozdílnou intenzitu světla obsahovalo více jedinců *P. scaber* a agregace byla tím pádem pospolitější a ovlivněná nejen vlhkostí, ale především světelnou intenzitou při samotném pokusu. Při světelné intenzitě 1070 lux nastal prudký nárůst agregace už v prvních deseti minutách, na suchém filtračním papíru bylo v agregaci 30 jedinců, na vlhkém filtračním papíru 20 jedinců. Po 45 minutách bylo v agregaci v suchu 35 jedinců, ve vlhku pak 28 a to vždy ze 40 jedinců. Ve srovnávané obdobné studii (Devigne et al. 2011) měli na konci pokusu zhruba 26 jedinců v agregaci.

Metodika nové práce Devigne et al. (2011) založená na různé světelné intenzitě světla, která byla předlohou mé práce, dospěla k jiným výsledkům. Především při střední světelné

intenzitě (170 lux) byla agregace v mém pokusu kolem 20 minuty 36 jedinců ze 40, u pokusu práce Devigne et al. (2011) během 20 minuty pouze 25 jedinců. Ve všech třech světelných intenzitách nebyla překonána hodnota 30 jedinců ze 40. Nejvyšší agregace v první polovině času vyhrazeného k pozorování bylo za nejvyšší světelné intenzity (1070 lux), v druhé polovině nejvíce jedinců agregovalo při střední a nízké intenzitě světla. Při 1070 lux po 10 – 15 min bylo v agregaci 27 jedinců, zatímco na konci pokusu (45 min) už jen 20 jedinců. Tento trend snížení počtu stínek v průběhu času jsem nezaznamenala. V mém pozorování bylo v agregaci během 10 – 15 min 30 jedinců a na konci pokusu 34 jedinců. Agregace se vytvořila ve 100 % pokusů, zatímco u Devigne et al. (2011) jen u 90 % experimentech. Jelikož se většina druhů suchozemských stejnonožců skrývá před světlem a sluncem, očekávala jsem, že největší agregace nastane při nejvyšším osvětlení (1070 lux), což se potvrdilo pouze v začátcích pokusu. Vysoká světelná intenzita je pro suchozemské stejnonožce rušivá a vede ke zvýšení aktivity zvířat. Tvoří se menší skupinky a stabilizace agregátu je horší než ve větších skupinách. Zvířata v agregaci nejsou spokojeni a vyhledávají lepší úkryt (Sutton, 1972, Warburg, 1964).

Vliv světla na agregaci nebyl statistickým modelem prokázán. Světlo je velice komplikovaný prediktor, případný pozdější výzkum či opakování pokusu by mělo pracovat s více různými intenzitami světla. Cloudsley-Thompson (1952) při studiu denních rytmů u *Oniscus asellus* zjistili, že aktivita jedinců souvisí především na střídání světla a tmy, ne s kolísáním teploty a vlhkosti. Samotná intenzita světla v našem experimentu však neměla vliv na rychlost a velikost agregace.

Suchozemští stejnonožci rozlišují mezi úkrytem z červeného filtru (56 lux) a úkrytem bez filtru (166 lux), ale už nejsou schopní rozlišit mezi dvěma tmavými úkryty (41 a 56 lux) (Devigne et al., 2011). Toto tvrzení je ale v rozporu s výsledky Hartlineho (1923), který uvádí, že suchozemští stejnonožci jsou velice citliví i na nízký jas světla a dokáží ho rozlišit.

6 ZÁVĚR

Cílem práce bylo zhodnotit vliv vlhkosti a světelné intenzity na míru agregace druhů *Porcellio scaber* a *Armadilidium versicolor*. Dále zhodnotit vliv přítomnosti jedinců druhého druhu na míru agregace, tj. srovnat chování v jednotlivých a smíšených skupinách. Jednalo se o dva různé pokusy, z čehož jedna metodika vycházela z práce Devigne et al. (2011). Druhá se opírala o poznatky Caubeta et al. (2009) a Waterse (1959). Pokusy byly prováděny v laboratorním prostředí na podzim roku 2011.

Bylo zjištěno:

1. Vliv vlhkosti byl průkazný u všech provedených pokusů. Vlhkost je ukazatel, který agregaci zpomaluje.
2. V pokusu se stínkou *P. scaber* byl významným prediktorem agregace jak čas, tak i vlhkost.
3. Na agregování svinek *A. versicolor* měl vliv jak čas, tak i vlhkost, svinky však tvořily menší agregace než stínky.
4. Smíšená skupina (4 jedinci *P. scaber* a 4 jedinci *A. versicolor*) agregovala více než jednodruhová skupina svinek *A. versicolor*, v modelu byl opět významným prediktorem čas i vlhkost.
5. Pokus zaměřený na různou světelnou intenzitu ukázal, že *P. scaber* se shlukuje ve všech měřených světelných intenzitách. Nejvíce tato stínka agregovala při 170 luxech, zhruba od 15 minuty až do konce pokusu bylo v agregaci přes 90 % všech jedinců.
6. Na konci pozorování ve všech světelných intenzitách u *P. scaber* bylo v suchém prostředí 35 jedinců ze 40. Na vlhkém filtračním papíru to bylo 23 jedinců ze 40.
7. Přestože rozdíly v rychlosti a míře agregace v různých světelných podmínkách byly patrné, pouze čas a vlhkost byly významnými predikátory agregace, význam intenzity světla pro agregaci byl nesignifikantní.
8. Velké finální agregáty se tvořily skoro vždy při okraji pozorovací arény.

7 LITERATURA

- Al-Dabbagh K.Y., Block, W. (1981): Population ecology of a terrestrial isopod in two Breckhland grass heaths. *Journal of Animal Ecology*, 50: 61-77.
- Allee, W.C. (1923): Animal aggregations: A request for information. *The Condor*, 25: 129-131.
- Allee, W.C. (1926): Distribution of animals in a tropical rain-forest with relation to environmental factors. *Ecology*, 7: 445-468.
- 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.
- Allee, W.C. (1929): Studies in animal aggregations: natural aggregations of the isopod, *Asellus communis*. *Ecology*, 10: 14-36.
- Brockett, B.F.T., Hassall, M. (2005): The existence of an allee effect in populations of *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscoidea). *European Journal Soil Biology*, 41: 123-127.
- Bureš, S., Weidinger, K. (2003): Sources and timing of calcium intake during reproduction in flycatchers. *Oecologia*, 137: 634-647.
- Bursell, E. (1955): The transpiration of terrestrial isopods. *Journal Experimental Biology*, 32: 238-255.
- Cloudsley -Thompson, J. (1952): Diurnal rhythms in woodlice, *Journal Experimental Biology* 29: 295-303.
- Cloudsley-Thompson, J. (1977): The water and temperature relations of woodlice. Durham, England: Meadowfield Press Ltd., 84 p.
- Cooke, J.A.L. (1965): A contribution to biology of the British spiders belonging to the genus *Dysdera*. *Oikos*, 16: 20-25.
- Courchamp, F., Clutton-Brock, T., Grenfell, B. (1999): Inverse density dependence and the Allee Effect, *Trends in Ecology and Evolution*, 14:405-410.
- Danielson, S.J. (1976): Adaptations of terrestrial isopods to varying wavelengths of light. Autoreferát diplomové práce, The School of Graduate Studies, Drake University, 36 pp.
- David, J.F., Handa, I.T. (2010): The ecology of saprophagous macroarthropods (millipedes, woodlice) in the context of global change. *Biological Reviews*, 85: 881-895.

- Davis, R. C. (1989): Rates of water loss and survival of some Kenyan woodlice in relation to the habitat in which they live. *Monitore Zoologico Italiano Monografia*, 4: 227-247.
- 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: Oniscidea). *Applied Entomology Zoology*, 17: 584-586.
- Edney, E.B. (1951): The evaporation of water from woodlice and millipede *Glomeris*. *Journal Experimental Biology*, 28: 91-115.
- Edney, R.B., Spencer, J.O. (1955): Cutaneous respiration in woodlice. *Journal Experimental Biology*, 32: 256-269.
- Edney, E.B. (1968): Transition from water to land in isopod crustaceans. *American Zoologist*, 8: 309-326.
- Flasarová, M. (2000): Übersicht über die faunistische Erforschung der Landasseln (Isopoda, Oniscidea) in der Tschechische Republik. *Crustaceana*, 73: 585-608.
- Frankenberger, Z. (1959): Stejnonožci suchozemští - Oniscoidea. *Fauna ČSR*, svazek 14. NČSAV, Praha.
- Friedlander, C. P. (1964): Thigmokinesis in woodlice. *Animal Behaviour*, 12: 164-174.
- Friedlander, C.P. (1965): Aggregation in *Oniscus asellus* Linn. *Animal Behaviour*, 13: 342-346.
- Ganter, P. (1984): The Effects of Crowding on Terrestrial Isopods. *Ecology* 65: 438-445.
- Grassberger, M., Frank, C. (2004): Initial study of arthropod succession on pig carrion in a Central European urban habitat. *Journal of Medical Entomology*, 41: 511-523.
- Graveland J., Vangijzen T. (1994): Arthropods and seeds are not sufficient as calcium sources for shell formation and skeletal growth in passerines. *Ardea*, 82, p. 299-314.
- Greenaway, P., Warburg, M.R. (1998): Water fluxes in terrestrial isopods. *Israel Journal Zoology*, 44: 473-486.
- Gunn, D.L. (1937): The humidity reactions of the woodlouse *Porcellio scaber* (Latreille). *Journal of Experimental Biology*, 14: 178-186.
- Haacker, U. (1968): Deskriptive, experimentelle und vergleichende Untersuchungen zur Autökologie rhein-mainischer Diplopoden. *Oecologia (Berlin)* 1: 87-129.

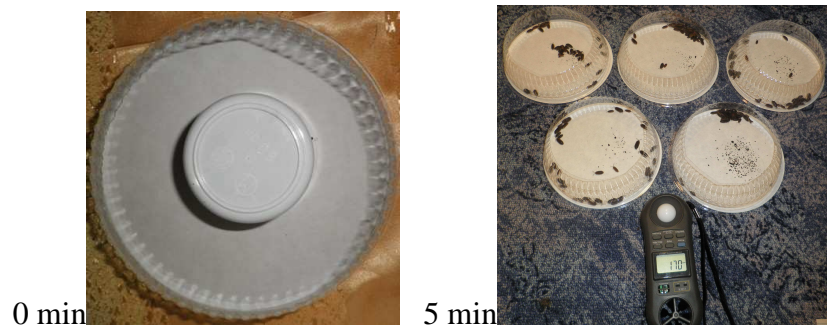
- Hadley, N.F., Warburg, M.R. (1986): Water loss in three species of xeric -adapted isopods: correlations with cuticular lipids. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 85 A: 669-672.
- Hartline, H. (1923): Influence of light of very low intensity on phototropic reactions of animals. *The Journal of General Physiology*, 6: 137-152.
- Hassall, M., Rushton, S.P. (1982): The role of coprophagy in the feeding strategies of terrestrial isopods. *Oecologia*, 53: 374-381.
- Hassall, M., Dangerfield, J.M. (1989): Inter-specific competition and the relative abundance of grassland isopods. *Monitore Zoologico Italiano (N.S.), Monografia*, 4: 379-397.
- Hassall, M., Tuck, J.M. (2007): Sheltering behaviour of terrestrial isopods in grasslands. *Invertebrate Biology*, 126: 46-56.
- Hassall, M., Helden, A., Goldston, A., Grant, A. (2005): Ecotypic differentiation and phenotypic plasticity in reproductive traits of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscidea). *Oecologia*, 143: 51-60.
- Hassall, M., Edwards, D., Carmenta, R., Derhe, M., Moss, A. (2010): Predicting the effect of climate change on aggregation behaviour in four species of terrestrial isopods. *Behaviour*, 147: 151–164.
- Hassall, M., Moss, A. (2011): Effects of simulated climate change on ecology and behaviour of terrestrial isopods. 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: 85-86.
- Hulme, M., Jenkins, G.J., Lu, X., Turnpenny, J.R., Mitchell, T.D., Jones, R.G., Lowe, J., Murphy, J.M., Hassell, D., Boorman, P., McDonald, R. & Hill, S. (2002): *Climate Change Scenarios for the United Kingdom. The UKCIP02 Scientific Report*, Tyndall Centre for Climate Change Research, School of Environmental Sciences, University of East Anglia, Norwich.
- Klok, C.J., Chown, S.L. (1999): Assessing the benefits of aggregation: thermal biology and water relations of anomalous Emperor Moth caterpillars. *Functional Ecology*, 13: 417-427.
- Kuenen, D.J., Nooteboom, H.P. (1963): Olfactory orientation in some land isopods (Onisooidea, Crustacea). *Entomology Experimental Applied*, 6: 133-142.

- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D.A. (2001): Ecology biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294: 804-808.
- Meyer, E., Eisenbeis, G. (1985): Water relations in millipedes from some alpine habitat types (Central Alps, Tyrol) (Diplopoda). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 55: 131-142.
- Møller, A.P., Rubolini, D., Lehikoinen, E. (2008): Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 16195-16200.
- Nieminen, J.K. (2008): Soil animals and ecosystem processes: How much does nutrient cycling explain? *Pedobiologia*, 51: 367-373.
- Řezáč, M., Pekár, S. (2007): Evidence for woodlice-specialization in *Dysdera* spiders: behavioural versus developmental approaches. *Physiological Entomology*, 32: 367–371.
- SAS Institute Inc. (2007): *SAS/ STAT User's Guide*. Cary (NC): SAS Institute Inc.
- Saska, P. (2007): *Philoscia muscorum* (Crustacea: Oniscidea: Philosciidae), new species of terrestrial isopod for the Czech Republic. *Bohemia centralis*, Praha, 28: 437-440.
- Schmalzfuss, H. (2003): World catalog of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A*, 654: 341 pp.
- Schwartzopff, J. (1955): Vergleichende Untersuchungen der Hertzfrequenz bei Krebsen. *Biologisches Zentralblatt*, 74: 480-97.
- Sutton, S. L. (1972): *Invertebrate types – Woodlice*. London, Ginn and company limited.
- Tajovský, K. (1989): Mnohonožky (Diplopoda) a suchozemští stejnonožci (Oniscidea) v sekundární sukcesní řadě hnědých půd (kandidátská disertační práce). České Budějovice: Ústav půdní biologie ČSAV.
- Takeda, N. (1980): The aggregation pheromone of some terrestrial isopod crustaceans. *Experimentia*, 36: 1296-1297 .
- Takeda, N. (1984): The aggregation phenomenon in terrestrial isopods. *Symposium of the Zoology Society of London, Oxford*, 53: 381-404.
- Tuf, I.H., Tufová, J. (2005): Communities of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) in epigon of oak-hornbeam forests of SW Slovakia. *Ekológia (Bratislava)*, 24: 113-123.

- Warburg, M. (1964): The response of isopods towards temperature, humidity and light. *Animal Behavior*, 12: 175-186.
- Warburg, M.R. (1965): Water relation and internal body temperature of isopods from mesic and xeric habitats. *Physiology. Zoology*, 38: 99-109.
- Warburg, M.R., Linsenmair, K.E., Bercovitz, K. (1984): The effect of climate on the distribution and abundance of isopods. *Symposia Zoological Society of London*, 53: 339-367.
- Warburg, M.R. (1993): *Evolutionary biology of land isopods*. Berlin, Springer-Verlag. 151 s.
- Wieser, W., Schweizer, G., Hartenstein, R. (1969): Patterns in the release of gaseous ammonia by terrestrial isopods. *Oecologia*, 3: 390–400.
- Yoder, J., Hobbs, H., Hazelton, M. (2002): Aggregate protection against dehydration in adult females of the cave cricket, *Hadenoeus cumberlandicus* (Orthoptera, Rhaphidophoridae). *Journal of Cave and Karst*, 64: 140-144.

8 PŘÍLOHY

Průběh agregace po dobu 45 min u 40 jedinců *Porcellio scaber*, světelná intenzita 170 lux.



Po 15 minutách se agregované skupinky výrazněji neměnily do konce pokusu.

Ukázka agregace v kelímcích.

