

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta, katedra zoologie



**Agregačné správanie švábov
(Blattaria: Blaberidae):
vnútrodruhovú a medzidruhovú
preferencie**

Diplomová práca

Zuzana Varadínová

Školiteľ: Doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha, 2009

Čestné prehlásenie

Prehlasujem, že som diplomovú prácu na tému „Agregačné správanie švábov (Blattaria: Blaberidae): vnútrodruhové a medzidruhové preferencie“ vypracovala samostatne, pod vedením školiteľa Doc. RNDr. Daniela Fryntu, Ph.D. a s použitím citovanej literatúry.

V Prahe 04.09.2009

.....

Moje poďakovanie patrí v prvom rade školiteľovi Danielovi Fryntovi za jeho iniciatívu, ktorá ma doviedla ku výskumu sociálneho správania švábov, následnú podporu a vedenie diplomovej práce. Rada by som sa poďakovala rodine za ich dlhoročnú trpezlivosť a snahu pri rozvíjaní môjho záujmu o zoológiu, tatinovi špeciálne za obstaranie mojich prvých švábov. V neposlednej rade patri moja vďaka Martinovi Machynovi za psychickú podporu a vecné postrehy.

Abstrakt

Šváby (Blattaria) sú typicky považované za skupinu hmyzu preferujúcu život v agregácii. Aj keď je gregarizmus takmer univerzálne prítomný v rámci švábov, väčšina výskumu sa venuje správaniu synantropných druhov. Nie je teda prekvapujúce, že nám chýbajú podrobnejšie informácie o tomto správaní i medzi bežnými laboratórnymi druhmi švábov čeľade Blaberidae.

V tejto práci sme vyšetrili vnútrodrohové agregáčné správanie šiestich druhov švábov reprezentujúcich skupinu juhoamerických (Blaberinae: *Eublaberus posticus*, *Eublaberus distanti*, *Blaberus discoidalis*, *Blaberus craniifer*) a madagaskarských (Oxyhaloinae: *Gromphadorhina portentosa*, *Princisia vanwaerebeki*) švábov.

Vnútrodrohovú agregáčnú preferenciu dospelých samcov a samíc sme stanovili pomocou dvoch prístupov: testom s binárnym výberom a arénou s voľnou interakciou jedincov. Charakter agregáčného správania bol zdieľaný dvojicami druhov zo spoločného kladu. (1) Samice rodu *Eublaberus* výrazne agregovali, kým u samcov sme zaznamenali len slabú tendenciu k tomuto správaniu. (2) Obe pohlavia rodu *Blaberus* agregovali pravidelne. (3) Samce syčivých švábov z kladu *Gromphadorhina-Princisia* neprejavovali žiadnu tendenciu agregovať. U samíc rodu *Princisia* sme tiež nenašli preferenciu ku agregácii, samice rodu *Gromphadorhina* agregovali len slabo.

Pomocou testu s binárnym výberom sme vyhodnotili medzidruhové agregáčné preferencie a diskrimináciu švába *E. posticus* ku piatim druhom švábov (Blaberidae: Blaberinae, Oxyhaloinae) a dvom nepríbuzným druhom z iných radov hmyzu (Caelifera, Phasmatodea). Na podklade znalostí z vnútrodrohového správania sme navrhli a diskutovali tri hypotézy, ktoré vysvetľujú rozhodnutia testovaných jedincov v medzidruhovom výbere. Predpokladáme, že výsledné správanie samíc je dané informáciou, ktorá je obsiahnutá v agregáčnom signáli ponúkaného stimulu. V prípade samcov je pravdepodobne agregáčny signál vo vnútrodrohovej komunikácii v konflikte so sexuálnym signálom.

Kľúčové slová: gregarizmus, agregáčné vzory, rozpoznávanie, diskriminácia, *Blaberus*, *Eublaberus*, *Gromphadorhina*, *Princisia*

Abstract

Cockroaches (Blattaria) are considered to be nearly universally gregarious insect order. In spite of this fact most of the research effort has been devoted to the behaviour of domiciliary species. It is thus not surprising we still do not have comparable information about aggregation behaviour in common laboratory blaberid species.

We have investigated aggregation behaviour of adult males and females in six blaberid species: four South American species (Blaberinae: *Eublaberus posticus*, *Eublaberus distanti*, *Blaberus discoidalis*, *Blaberus craniifer*) and two Madagascar species (Oxyhaloinae: *Gromphadorhina portentosa*, *Princisia vanwaerebeki*).

Intraspecific aggregation behaviour was determined using two approaches: the binary choice tests arena and free interaction arena tests. Results obtained with both methods were largely consistent. We have found that blaberid clades clearly differed in their aggregation patterns. (1) Females of *Eublaberus* species aggregated while only a slight and less consistent aggregation tendency was recorded in conspecific males. (2) Both sexes of *Blaberus* species aggregated, especially when tested in the arena. (3) The Madagascar hissing cockroaches of the *Gromphadorhina-Princisia* clade are not gregarious, the aggregation tendency was entirely absent in the males of both species and females of *P.vanwaerebeki*, and it was only weak in females *G.portentosa*.

Next, we used binary choice tests to evaluate interspecific aggregation behaviour of *E. posticus* cockroach toward five cockroach species (Blaberidae: Blaberinae, Oxyhaloinae) and two non-cockroach taxa (Caelifera, Phasmatodea). Observed behaviour was discussed according to three suggested hypothesis concerning the mechanism of decision making. We concluded that female decision is made on the basis of the meaning of aggregation signal hold by aggregation stimuli. In the case of the males, aggregation preference is apparently influenced by the conflict of aggregation and sex stimuli.

Keywords: gregariousness, aggregation patterns, recognition, discrimination, *Blaberus*, *Eublaberus*, *Gromphadorhina*, *Princisia*

Obsah

1	ÚVOD	7
2	LITERÁRNY PREHĽAD	8
2.1	Sociálne správanie švábov	8
2.2	Solitarizmus	9
2.3	Subsocialita	9
2.4	Gregarizmus.....	11
2.4.1	Agregačný feromón	11
2.4.2	Vnútrodruhové agregácie.....	12
2.4.3	Medzidruhové agregácie.....	13
2.5	Evolučný význam agregáčného správania švábov.....	14
2.5.1	Agregácia ako odpoveď na fyzikálne vlastnosti prostredia.....	15
2.5.2	Agregácia ako dôsledok nerovnomernej distribúcie habitatu.....	15
2.5.3	Habitat tested hypothesis	16
2.5.4	Agregácia ako antipredačný mechanizmus.....	16
2.5.5	Antipredation hypothesis	17
2.5.6	Amelioration hypothesis	17
2.5.7	Eavesdropping hypothesis	18
2.5.8	Reprodukčné výhody agregácie.....	18
3	CIELE EXPERIMENTÁLNEJ PRÁCE	20
4	METODIKA	22
4.1	Druhy	22
4.2	Chov	24
4.3	Aréna s voľnou interakciou jedincov.....	25
4.4	Test s binárnym výberom.....	26
4.5	Priebeh experimentov	28
4.6	Analýza dát	28
5	VÝSLEDKY	30
5.1	Experiment 1a – vnútrodruhová agregácia	30
5.2	Experiment 1b – vnútrodruhová agregácia.....	32
5.3	Korelácia výsledkov Experimentu 1a a Experimentu 1b.....	34
5.4	Experiment 2 – medzidruhová agregácia.....	35
5.5	Experiment 3 – medzidruhové rozpoznávanie a preferencia.....	37
6	DISKUSIA	39
6.1	Vnútrodruhová agregácia.....	39
6.2	Medzidruhová agregácia.....	40
7	RESUMÉ	45
8	LITERATÚRA	46

1 Úvod

Nápad skúmať správanie švábov vznikol spojením záujmu o etológiu veľkých sociálne vyspelých stavovcov s dlhoročnou záľubou v chove švábov ako domácich miláčikov. Z tohto spojenia vznikla snaha pristupovať ku švábov ako ku individuám.

Základným cieľom predkladanej diplomovej práce je vytvoriť počiatočné metodické a chovné zázemie a získať prvotný prehľad o agregáčnom správaní vybraných tropických druhov švábov. Tým sa vytvorí vhodný základ pre budúce testovanie behaviorálnych, ekologických a evolučných hypotéz.

2 Literárny prehľad

Šváby (Blattaria) sú jednou z mála hmyzích skupín, kde štúdium etológie malo vždy svoje pevné miesto. Za toto privilégium môžu šváby ďakovať niekoľkým druhom, ktoré úspešne prenikli do ľudských obydlií, skladov a iných antropogénnych prvkov, čím si vydobyli kúsok našej pozornosti. Synantropné druhy, hlavne *Blattella germanica* a *Periplaneta americana*, sa tak stali centrom pozornosti etológie švábov a svoju úlohu zohrávajú aj vo fyziologickom a medicínskom výskume, či desinsekčnej praxi a robotike. Tento úspech a ľudská predstava o šváboch sa zároveň stali nešťastím pre zvyšných vyše 99 % švábov, teda pre vyše 4300 druhov (Roth, 2003), ktoré s nami nezdieľajú životný priestor. Mysliac si, že všetky šváby sú rovnaké, lebo synantropné sú, kompletne prehliadame diverzitu tých ostatných, ktorí predstavujú vlastne väčšinu. Možno preto chybné zovšeobecňujeme poznatky o niekoľkých synantropných druhov pre celú skupinu. Minimálne jedna behaviorálna vlastnosť sa však zdá byť takmer univerzálna pre všetky druhy – tendencia vytvárať skupiny.

2.1 Sociálne správanie švábov

Všeobecne môžeme rozlíšiť tri typy sociálneho správania švábov: solitarizmus, gregarizmus (presocialita) a subsocialita (familiárnosť) (Bell et al., 2007; Grandcolas, 1997). Po tom, ako nedávne fylogenetické štúdie potvrdili postavenie termitov ako vnútornej skupiny švábov (Blattaria: Isoptera) (Inward et al., 2007; Kjer et al., 2006; Terry & Whiting, 2005), môžeme povedať, že máme aj štvrtú skupinu a to „eusociálne šváby“. Keďže eusociálne termity predstavujú z behaviorálneho hľadiska samostatnú a komplexnú problematiku, nebudem sa im na tomto mieste podrobnejšie venovať.

Populácia solitérneho druhu pozostáva zo samostatne žijúcich jedincov, ktorých vzájomné interakcie sú minimálne (často obmedzené len na interakcie spojené s rozmnožovaním). Takéto jedince obvykle dispergujú už krátko po narodení (Bell et al., 2007; Grandcolas, 1998b). Pod pojmom gregarizmus, teda život v agregáciách, rozumieme skupinu dvoch a viac jedincov rovnakého druhu zhromaždenú na jednom mieste (Eickwort, 1981). Táto kategória zahŕňa väčšinu druhov švábov. Subsociálne druhy predstavujú zvláštny prípad, pretože sú všeobecne charakterizované na základe postovipozičnej rodičovskej starostlivosti a nie na základe počtu jedincov tvoriacich stabilnú funkčnú jednotku (Tallamy & Wood, 1986). Teoreticky sem teda môžu patriť

druhy gregarické aj solitérne. Rodičovské investície, ktoré zlepšujú prežitie a urýchľujú rast a vývin potomstva sú známe u viacerých druhov švábov a pravdepodobne sú bežné aspoň u ovoviviparných druhov (Bell et al., 2007; Nalepa & Bell, 1997; Perry & Nalepa, 2003). V prípade švábov sa však pod rozvinutým subsociálnym správaním myslia rodičovské investície, na ktorých je prežitie nýmfov v podstate závislé. Môžeme povedať, že potomstvo sa stáva až altriciálne (Bell et al., 2007; Nalepa & Bell, 1997; Park et al., 2002).

Ancestrálnym stavom u švábov je pravdepodobne gregarické správanie. Vznik subsociality a solitarizmu vo vrcholových divergenciách fylogenetických stromov predstavuje niekoľko evolučne nezávislých udalostí podmienených špecifickými príčinami (Grandcolas, 1998b).

2.2 Solitarizmus

Jednoznačne solitérnych druhov švábov poznáme len niekoľko druhov. V podstate sú to individuálne prípady v rámci rodov či celých čeládí (Grandcolas, 1993a; 1997; 1998b; Pellens et al., 2007). Napriek tomu, že jedince nevyhľadávajú vzájomný kontakt, behaviorálny repertoár solitérnych druhov sa nelíši od príbuzných gregarických druhov (Legendre et al., 2008). Opustenie života v agregáciách ale vyžadovalo zmenu v iných charakteristikách, ako napríklad skrátenie kontaktného zotrvania nýmfov prvého instaru či zmena informácie nesenej feromónmi (Grandcolas, 1997). Podľa Grandcolasa (1998b) došlo k týmto prechodom v pôvodnom voľnom habitate švábov v súvislosti so zmenou antipredačného tlaku. Táto domnienka by mohla platiť pre rod *Thanatophyllum*, ktorého solitarita bola pozorovaná v prírode (Grandcolas, 1993b) i potvrdená porovnávacími štúdiami v experimentálnych podmienkach (Van Baaren & Deleporte, 2001; Van Baaren et al., 2002b; Van Baaren et al., 2003). Tento rod žije na zemi v listovej hrabanke v Južnej Amerike, kde čelí silnej predácii nájazdových mravcov rodu *Eciton*. Úspešnou antipredačnou stratégiou, ktorú využíva *Thanatophyllum* voči nájazdovým mravcom, nie je únik ani sekrety defenzívnych žliaz typických pre gregarické šváby, ale tzv. freezing posture (Grandcolas, 1998b).

2.3 Subsocalita

Rozvinuté subsociálne správanie švábov je známe len ojedinele – za jednoznačne subsociálne šváby je považovaný rod *Cryptocercus* (Cryptocercidae) a *Salganea*

(Blaberidae: Panesthiinae). Subsociálna býva niekedy spomínaná aj v spojení s druhom *Parasphaeria boleiriana* (Blaberidae: Zetoborinae) (Pellens et al., 2002), ale ďalší autori spochybňujú tento názor (Klass et al., 2008).

Rod *Cryptocercus* má disjunktné rozšírenie vo východnej Ázii a oddelene vo východnej a západnej Severnej Amerike (Grandcolas, 1995; 1999; Nalepa, 2003). Sociálne správanie amerických a ázijských druhov sa nelíši (Park et al., 2002). Rod *Salganea* sa vyskytuje od Japonska a Indie, cez Malajziu, Indonéziu, Tichomorské ostrovy až po Austráliu (Maekawa et al., 2008). Oba rody sú v rámci Blattaria fylogeneticky vzdialené, takže prechod ku subsociálnosti nepredstavuje jednu evolučnú udalosť a zdieľané znaky vznikli nezávisle (Maekawa et al., 2008).

Charakteristiky spoločné pre subsociálne šváby: (1) Xylofília, teda požívanie rozkladajúceho dreva. Takáto potrava je nutrične chudobná a trávenie celulózy je závislé od prítomnosti endosymbiontov v tráviacej sústave (Nalepa & Bell, 1997). Úloha endosymbiontov u *Salganea* musí byť ešte preskúmaná (Maekawa et al., 2008). (2) Nutnosť vysokých biparentálne rodičovské investícií. Nymfy rodu *Cryptocercus* sa rodia bez protozoálnych endosymbiontov (Nalepa, 1990) a sú teda nutrične nesebestačné. Endosymbionti sú prenášaní vertikálne, s rodičov na potomstvo, prostredníctvom proktodeálnej trofalaxie (Nalepa & Bell, 1997; Park & Choe, 2003a). U rodu *Salganea* bola pozorovaná orálna trofalaxia, ale jej funkcia nie je podrobnejšie známa (Maekawa et al., 2008). Okrem toho sa nymfy rodia pomerne málo vyvinuté, s transparentnou kutikulou, redukovanými očami a jemnými mandibulami nevhodnými na spracovanie dreva (Nalepa & Bell, 1997; Nalepa et al., 2008). (3) Rozvinuté sociálne správanie. Rodina (dospelý pár a potomstvo) žije v komôrkach v dreve (Nalepa & Bell, 1997; Park et al., 2002) a tie bráni proti votrelcom, pretože takéto zdroje sú vzácne. To súvisí s pomerne komplexným rozpoznávaním. Dospelé jedince *Cryptocercus* sú agresívnejšie voči votrelcom, ak majú potomstvo. Samce aj samice bránia hniezdo nezávislo od pohlavia votrelca. Agresívne sú voči cudzím nymfám starším ako sú ich vlastné nymfy, voči mladším nymfám neprejavujú agresivitu. Rezydentné nymfy utekajú pred staršími cudzími nymfami, ale sú agresívne voči mladším votrelcom (Park & Choe, 2003b).

Oba rody sa však zásadne líšia v ovipozičnom správaní. Kým *Cryptocercus* je oviparný, *Salganea* je ovoviviparná. *Salganea* tak na rozdiel od *Cryptocercus* môže

produkovať len jednotlivé znášky postupne počas života, čo predstavuje veľkú zábranu pre prechod na eusocialitu (Maekawa et al., 2008).

2.4 Gregarizmus

Ako už bolo spomenuté, väčšina súčasného aj minulého výskumu agregáčného správania švábov sa venovala synantropným druhom, predovšetkým *Blattella germanica* a *Periplaneta americana* (Jeanson & Deneubourg, 2007; Leoncini & Rivault, 2005; Rust & Appel, 1985; Said et al., 2005). Ukázalo sa, že tieto druhy agregujú takmer univerzálne (Bell et al., 1972). Na opačnej strane pozornosti stoja tropické nesynantropné šváby, ktoré reprezentujú väčšinu druhovej rozmanitosti švábov. Distribúciou agregácie medzi štyrmi podčeľadmi skupiny Blaberidae sa zaoberal Grandcolas (1997; 1998b) a výsledky doplnili Pellens et al. (2007). Rozsah súčasných poznatkov im dovolil však vytvoriť len veľmi všeobecnú kategóriu agregujúcich švábov. Avšak komparatívne štúdie štyroch druhov podčeľade Zetoborinae ukázali, že agregáčné správanie sa môže fundamentálne líšiť medzi druhmi. Všetky vývinové štádia *Phortioeca nimbata* tvorili agregácie, ale toto správanie bolo čiastočne (*Lanxoblatta emarginata*) alebo úplne (*Schultesia lampyridiformis*) obmedzené len na dospelé jedince (Van Baaren & Deleporte, 2001; Van Baaren et al., 2002b; Van Baaren et al., 2007; Van Baaren et al., 2003). Gregarizmus predstavuje teda komplexný problém a jeho zjednodušením na agregujúce a neagregujúce šváby strácame veľa informácie o variabilite tohto správania. To nás môže viesť ku nesprávnemu pochopeniu evolúcie sociálneho správania švábov.

2.4.1 Agregáčny feromón

Pod týmto pojmom označujeme substancie produkované všetkými jedincami, bez ohľadu na pohlavie a vek, ktoré sú schopné atrahovať či zadržať iných jedincov, pomáhať tak vzniku a udržiavaniu agregácií a zároveň môžu slúžiť ako rozpoznávací signál.

Starší autori hľadali podstatu agregáčného správania v zlúčeninách produkovaných v žľazách blízko anusu, z kadiaľ sa dostávajú von trusom (Ishii & Kuwahara, 1967; Persoons & Ritter, 1979; Sakuma & Fukami, 1990; Stejskal, 1997). Neskôr boli rôzne zlúčeniny označené za agregáčny feromón, napr. voľné mastné kyseliny, kyselina mliečna, alkylamíny a blattellastanosidy (zhrnuté v Rivault et al., 1998). Taktiež

produkty mandibulárnych žliaz *Blaberus craniifer* a *Eublaberus distantii* vyvolávajú agregáčné správanie (Brossut, 1979). Súčasný výskum agregáčnych substancií sa zameriava zase na význam kutikulárnych uhl'ovodíkov. Tieto zmesi sa kvalitatívne líšia medzi druhmi a potvrdili sa aj kvantitatívne rozdiely medzi kolóniami či jedincami (Ame et al., 2004; Carlson & Brenner, 1988; Rivault & Cloarec, 1998; Rivault et al., 2002; Roux et al., 2002; Said et al., 2005). Svoju úlohu tak plnia aj v rozpoznávacích mechanizmoch, podobne ako je to známe u eusociálneho hmyzu.

Agregáčné správanie má však jednoznačne komplexnú povahu a na jeho vzniku a udržaní sa uplatňujú aj ďalšie faktory. Nedávne práce jednoznačne ukázali, že individuálne správanie ovplyvňuje kolektívne rozhodnutie (Halloy et al., 2007) a že len samotné taktilné stimuly sú dostačujúce na vyvolanie efektov spojených so životom v skupine (Lihoreau & Rivault, 2008). Tieto poznatky nastoľujú miesto pre experimentálne dizajny pracujúce so živými jedincami namiesto chemických substancií.

2.4.2 Vnútrodruhové agregácie

Agregácie rôznych druhov švábov sa môžu líšiť vo svojej veľkosti, zložení či priestorovom usporiadaní jedincov a vzťahmi medzi jedincami.

Veľkosť agregácie švábov je v prvom rade ovplyvnená bohatosťou zdrojov. Najväčšie agregácie vytvárajú druhy obývajúce jaskyne a dutiny. Väčšina švábov v prírode však vytvára len malé skupiny pozostávajúce z niekoľko dospelých jedincov a ich potomstva (Bell et al., 2007).

V jednotlivými agregáciách sa môžu líšiť vzdialenosti medzi jedincami. Stejskal (2000) rozlíšil okrem akontaktnej a kontaktnej agregácie, známych z iných skupín živočíchov, aj kumulatívnu agregáciu, kde jedince agregujú v trojdimenzionálnom priestore. Pritom zistil, že Blaberidae sú kontaktnejšie a kumulatívnejšie ako druhy z čeľadí Blattellidae a Blattidae.

Medzi členmi agregácie existujú vzťahy, ktoré vedú ku nenáhodnému priestorovému rozloženiu jedincov. U niektorých tropických druhov čeľade Blattellidae a Blaberidae je známa vertikálna stratifikácia jedincov, kde samce agregujú vo vyšších častiach vertikálnych povrchov ako samice. Takéto rozloženie je efektívne pri hľadaní receptívnych partneriek. Vďaka termálnemu gradientu vznikajú v noci vzostupné prúdy, ktoré môžu prenášať informáciu obsiahnutú vo volatilných feromónoch vylučovaných

samicami (Schal, 1982; Schal & Bell, 1986). V iných prípadoch môžu rozdielne vývinové stupne preferovať rôzne povrchy. Typicky, u mnohých fakultatívne kavernikolných druhov čeľade Blaberidae sa dospelé jedince a najstaršie instary zdržiavajú na stenách jaskýň či stromových dutín, kým mladšie instary hrabú vo vrstve guána alebo listovej hrabanke (Schal et al., 1984). Samce švábov sú všeobecne agresívnejšie než samice. U niektorých druhov viedla agresivita až ku vzniku dominantno-submisívnych vzťahov a teritoriality vnútri agregácie. Tieto zložité sociálne vzťahy sú podrobne popísané u druhov *Eublaberus posticus* (Bell et al., 1978; Gorton et al., 1979; Gorton & Gerhardt, 1979), *Gromphadorhina portentosa* (Breed et al., 1981; Clark, 1998; Clark & Moore, 1994) a *Nauphoeta cinerea* (Ewing, 1967; 1972; 1973) a môžeme ich predpokladať aj u ďalších predstaviteľov Blaberidae.

Podobne ako eusociálneho hmyzu, aj u švábov príslušnosť ku kolónii ovplyvňuje agregáčné správanie. Už Brossut & Sreng (1985) ukázali, že *Eublaberus posticus* rozpoznáva pach vlastnej skupiny. Nymfy aj dospelé jedince *Blattella germanica* preferujú v sociálnom kontexte agregovať s jedincami či pachom vlastnej kolónie proti jedincom alebo pachom cudzej kolónie (Lihoreau & Rivault, 2009; Rivault & Cloarec, 1998). Rozpoznávanie medzi jednotlivými kolóniami je pravdepodobne sprostredkované kvantitatívnymi rozdielmi zmesí kutikulárnych uhľovodíkov medzi kolóniami (Lihoreau & Rivault, 2009; Rivault et al., 2002).

Všetky tieto charakteristiky ovplyvňujú výsledný tvar a fungovanie agregácie. Môžeme teda predpokladať, že charakter agregácie sa bude medzi druhmi, rodmi, či aspoň vyššími taxonomickými skupinami meniť v závislosti na kombinácii jednotlivých zložiek.

2.4.3 Medzidruhové agregácie

Agregácie švábov nemusia byť vždy druhovo špecifické, podobne ako aj agregácie iných živočíchov (zmiešané krdle vtákov či stáda bylinožravcov). Roth & Willis (1960) podávajú prehľad príkladov spoločných agregácií rôznych druhov švábov z prírody či komenzálneho prostredia. Napriek množstvu údajov z urbánneho prostredia, poznatky z dlhoročnej praxe kontroly švábov vo Francúzsku a výskum medzidruhovej kompetície medzi týmito druhmi spochybňujú spoločnú existenciu viacerých komenzálnych druhov v jednom dome či na jednom poschodí (Boyer & Rivault, 2004). V prírode vznikajú zmiešané skupiny očividne na základe podobných ekologických požiadavok, ktoré sú

v prostredí nerovnomerne distribuované, napr. v hniezdach vtákov (Van Baaren et al., 2002a), jaskyniach či pod kôrou stromov.

V kontrolovaných experimentálnych podmienkach sa bežne používajú dve metódy ku testovaniu medzidruhovej agregácie a preferencie medzi druhmi. Testy výberu oddychového miesta vychádzajú z klasickej metódy testovania vnútroruhovej aj medzidruhovej agregácie švábov, ktorú prvýkrát zaviedli Ishii & Kuwahara (1967). Skupina jedincov jedného druhu si vyberá medzi ponúknutými oddychovými miestami, ktoré sú značené druhovo špecifickým chemickým signálom. Segregačné testy zase sledujú rozloženie jedincov druhovo zmiešanej skupiny v priestore. Výsledky z týchto experimentov sú rôznorodé, napr. *Periplaneta fuliginosa* preferuje medzi vlastným pachom a pachom *Periplaneta americana*, kým druhá spomenutá nie (Leoncini & Rivault, 2005). Všeobecne sa však konštatuje, že väčšina sledovaných druhov švábov agregovala aj s inými druhmi (najvýraznejšie to platí pre rod *Periplaneta* a *Blattella* agregujúce aj s druhmi z iných čeľadí, ale druhy z čeľade Blaberidae sú viac vyberavejšie z tohto hľadiska) a preferovala konspecifický signál, keď mala na výber medzi signálom vlastného a cudzieho druhu (Bell et al., 1972; Roth & Cohen, 1973; Rust & Appel, 1985). Ale pôvodne segregované druhy sa môžu po čase zmiešať, pretože dôjde ku zmixovaniu zmesi kutikulárnych uhľovodíkov (Everaerts et al., 1997).

2.5 Evolučný význam agregáčného správania švábov

Hoci je gregarizmus švábov dlhodobo skúmanou problematikou, stále neexistuje dostačujúce a uspokojivé vysvetlenie faktu, prečo šváby tak intenzívne agregujú (Dambach & Goehlen, 1999). Na základe poznatkov z biológie vybraných druhov bolo vyslovených niekoľko hypotéz o biologickom význame agregácie švábov.

Parrish et al. (Parrish et al., 1997) rozlišuje tri typy agregácií organizmov. Pasívna agregácia v dôsledku priameho pôsobenia fyzikálnych síl na jedincov sa u švábov neuvažuje. Niekoľko hypotéz však predpokladá vznik gregarického správania švábov ako dôsledok aktívnej agregácie za nerovnomerne distribuovanými zdrojmi, kde prítomnosť nadpočetných jedincov znižuje individuálne fitnes. Najčastejšie sa však predpokladá, že agregácie švábov vznikajú v dôsledku vzájomnej atrakcie jedincov (kongregácia) a prítomnosť ďalších jedincov sa stáva výhodou bezo hladu na to, či zahŕňa (sociálna kongregácia) alebo nezahŕňa (pasívna kongregácia) sociálne interakcie medzi jedincami.

2.5.1 Agregácia ako odpoveď na fyzikálne vlastnosti prostredia

Fyzikálne vlastnosti prostredia, niekedy označované aj ako environmentálne stimuly (Dambach & Goehlen, 1999), majú významný vplyv na celkovú charakteristiku agregácie (vzdialenosť medzi jedincami, poloha v gradiente faktoru). Známe sú vplyvy teploty (Niklasson & Parker, 1994; Stejskal et al., 2004), vlhkosti (Dambach & Goehlen, 1999; Gade & Parker, 1997; Melton, 1995), svetelných podmienok (Berthold & Wilson, 1967; Crawford & Cloudsley - Thompson, 1971), typu úkrytu (Appel & Smith, 1996; Berthold & Wilson, 1967), štruktúra substrátu (Crawford & Cloudsley - Thompson, 1971). Aj keď sa na prvý pohľad môže zdať, že ide o aktívnu agregáciu za vhodnou hladinou fyzikálneho zdroja, nie je to tak. Šváby totiž koniec koncov agregujú za každých podmienok, len v niektorých je pohybová aktivita jedincov vyššia a v niektorých nižšia, čo môžeme skôr považovať len za prejav nespokojnosti s aktuálnym prostredím. Fyzikálne vlastnosti prostredia sa teda skôr prejavujú v podobe preferencie mikroklímy a mikrohabitatu skupiny (Schal et al., 1984).

Výskum týchto faktorov má však predovšetkým aplikovaný rozmer. Zistíme tým fyzikálne rozmery prostredia, ktoré sú vyhovujúce pre komenzálne druhy švábov a tie sa môžeme pokúsiť ovplyvniť v prospech potlačenia zamorenia. Na rozdiel od vzájomnej atrakcie, sme totiž schopní pomerne dobre ovplyvniť niektoré fyzikálne podmienky v obydlíach a skladoch.

2.5.2 Agregácia ako dôsledok nerovnomernej distribúcie habitatu

Gautier (ex Grandcolas, 1998b) uvažuje o vzniku gregarizmu švábov v súvislosti s typom obývaného habitatu. Domnieva sa, že gregarizmus je preferovaný v prípade, ak je vhodné prostredie nerovnomerne distribuované (napr. jaskyne, diery v stromoch, kôra, hniezda vtákov a mravcov). Napriek istým nevýhodám je agregácia považovaná za najefektívnejšie využitie takýchto zdrojov (Romey, 1997). Jedinci teda netvoria agregácie z nejakého úmyslu či kvôli sociálnej výhode, ale pretože im nič iné vlastne nezostáva. Touto hypotézou sa zaoberal Grandcolas (1998b). Z analýz fylogenetických príbuzností a znakov vybraných predstaviteľov podčeladi Blaberinae, Gyninae, Diplopterinae a Zetoborinae vyslovil domnienku, že gregarizmus vznikol v otvorenom súvislom habitate (Grandcolas, 1993b), teda v prostredí s pravidelne rozmiestnenými zdrojmi. Neskôr dodáva, že v súvislom prostredí sa niekoľkokrát nezávisle objavujú aj

solitérne rody, kým v nerovnomerne rozptýlenom habitate sa gregarizmus bez výnimky udržal. To podporuje myšlienku, že gregarizmus je výhodnou stratégiou pri nerovnomernej distribúcii zdrojov. Bol však selektovaný v inom kontexte už v otvorenom súvislom habitate a jeho existencia bola len výhodnou preadaptáciou pri prechode do nerovnomerného distribuovaného prostredia (Grandcolas, 1998b). Tento fakt podporujú aj výsledky experimentov, v ktorých šváby agregujú v rámci jednej agregácie rovnako intenzívne aj po pridaní nadbytku vhodných úkrytov a potravy (Roth & Cohen, 1973; Van Baaren & Deleporte, 2001). Je potrebné si ale uvedomiť, že Grandcolasove výsledky sa dajú zovšeobecniť pre čeľaď Blaberidae, nehovoria nám však nič o ancestrálnom stave celých Blattaria.

2.5.3 Habitat tested hypothesis

Ako už názov napovedá, habitat tested hypothesis vysvetľuje gregarizmus na podklade kvality prostredia, čím podobne ako predchádzajúca hypotéza predpokladá aktívny vznik agregácie. Wileyto et al. (1984) tvrdí, že príčina agregácie nie je nesená samotnými jedincami, tí si naopak životom v skupine navzájom znižujú individuálne fitnes kvôli zvýšenej kompetícii. Existenciu skupiny však nemožno zakryť pre ďalších jedincov, pretože tá už otestovala prostredie, v ktorom existuje ako veľmi kvalitné alebo bezpečné a tým na seba upozorňuje. Môžeme si to predstaviť na príklade zlatokopov, ktorí sa zhrnú na jedno miesto po úspešnom nájdení prvého zlata. Viac menej táto hypotéza teda uvažuje o mechanizme formovania agregácie. Predpokladá jav, ktorého intenzita koreluje s úspechom skupiny a zároveň nie je skupina či jedinec schopný jeho existenciu a prezentáciu prostrediu ovplyvniť. Tieto podmienky teoreticky splňuje agregáčny atraktant, ktorého tvorba je nevyhnutným dôsledkom metabolizmu a s rastúcim počtom jedincov je signál tejto látky silnejší.

2.5.4 Agregácia ako antipredačný mechanizmus

Veľká časť teoretických prác pojednávajúcich o profitabilite agregáčného správania organizmov je založená na predpoklade, že agregácia zmierňuje predačný tlak na jedinca (Hamner & Parrish, 1997). V pasívnej kongregácii sa uvažuje najmä o confusion effect, dilution effect, many-eyes effect a selfish herd (Romey, 1997). Tieto mechanizmy sa môžu uplatňovať aj u švábov.

Schal et al. (1984) a Vidlička (2001) zhrnuli vo svojich prácach variabilitu antipredačného správania u švábov. Popisujú skrývanie v úkryte (v substráte, v

opadaných listoch, koreňoch stromov, medzi pichliačmi a ihlicami, v kmeni stromov), únikové správanie (únik do štrbín, zahrabanie do substrátu, rýchly útek, úlet), krycie sfarbenie (napr. rod *Panchlora*, viz Willis, 1966), aposematické sfarbenie (napr. *Euphyllodromia angustata*, viz Schal & Bell, 1986), využitie obranných sekrétov, produkciu zvuku (stridulácia, syčanie), boj (neisté uplatnenie v medzidruhovej obrane). Grandcolas (1998b) navyše pojednáva o tzv. freezing posture, kedy sa jedinec bráni predácii úplným znehybnením. Za obranu proti predácii sa považuje aj tzv. brooding behaviour, krátkodobá asociácia matky a novorodených nýmfov (Nalepa & Bell, 1997). Keďže väčšina týchto stratégií súvisí so skupinovým životom, alebo život v skupine posiluje ich význam, možno predpokladať istý evolučný vzťah antipredácie a gregarizmu.

2.5.5 Antipredation hypothesis

Antipredation hypothesis naväzuje na myšlienku antipredačnej výhody agregácie, ba priamo uvažuje o celkovom antipredačnom pôvode gregarizmu. Grandcolas (1998b) tvrdí, že gregarizmus vznikol v primárnom otvorenom súvislom habitate (pozemný odpad), kde je najčastejšou obranou aktívna tvorba chemických sekrétov. Dostačujúcim selekčným tlakom, ktorý viedol k vzniku gregarizmu je potom fakt, že táto taktika je efektívnejšia v skupine. Neskorší prechod do nerovnomerného habitatu len upevnil agregácie. V súlade s týmto je aj ďalšia Grandcolasova hypotéza, ktorá predpokladá prechod od gregarizmu ku solitarizmu v dôsledku zmeneného predáčneho tlaku. Napriek tomu, že prítomnosť defenzívnych sekrétov sa zdá byť univerzálna medzi všetkými skupinami švábov (zhrnuté v Schal et al., 1984), ich skutočný antipredačný efekt nie je zväčša známy. Z tých málo uskutočnených experimentov, napr. u *Diplopera punctata* (Wytenbach & Eisner, 2001) a *Therea petiveriana* (Farine et al., 2002) vieme, že množstvo defenzívnej látky vyprodukovanej jedným jedincom je dostatočnou obranou voči iným hmyzím predátorom, predovšetkým mravcom. Nie je však známe, aký má efekt zvýšenie koncentrácie defenzívnej látky v skupine na predáčny tlak rôznych bezstavovcov či stavovcov.

2.5.6 Amelioration hypothesis

Amelioration hypothesis (Wiley et al., 1984) bola postulovaná na základe výsledkov Ishii & Kuwahara (1967). Tí vo svojich experimentoch ako prví ukázali, že nymfy *Blattella germanica* chované v skupinách, rástli a dospievali rýchlejšie oproti

solitérne chovaným nymfám. Existencia agregácie tak vedie k zlepšeniu (ameliorácii) lokálneho prostredia skupiny, čo sa prejaví v rýchlejšom dospievaní ným. Bežne tento jav označujeme ako skupinový efekt (group effect). Zdá sa, že pomalšie tempo rastu a dospievania oddelených, či v menších skupinách chovaných ným je bežné. Bolo zaznamenané aj u ďalších druhov, napríklad u *Eurycotis floridiana*, *Periplaneta americana*, *Periplaneta fuliginosa*, *Nauphoeta cinerea* (Willis et al., 1958) a u samcov *Diploptera punctata* (Holbrook & Schal, 1998). Avšak (Wileyto et al., 1984) zdôraznil, že v rozpore s hypotézou je experimentálne preukázaná väčšia miera úmrtnosti juvenilných jedincov a nižšia hmotnosť adultov chovaných vo veľkých skupinách. Na základe tohto faktu je zrýchlený rast len chybným výkladom zníženia veku dospelosti jedincov v skupine. Holbrook & Schal (1998) sa domnievajú, že zodpovedným faktorom modulujúcim rýchlosť vývinu je vzájomná sociálna výhoda agregácie. Je však ťažké s určitosťou povedať, že zrýchlený rast a rozmnožovanie v skupine je dôsledkom zvýšenej alebo naopak zníženej prosperity jednotlivcov.

2.5.7 Eavesdropping hypothesis

Wileyto et al. (1984), inšpirovaný hypotézou vysvetľujúcu agregáciu cvrčkov, navrhol eavesdropping hypothesis ako alternatívu pre agregáciu švábov. Je založená na sociálnych príčinách existencie agregácie. Jedinci jedného pohlavia sa spočiatku zhľukujú do menších zoskupení, ktoré lákajú jedincov opačného pohlavia za účelom reprodukcie. Informácia o takomto zoskupení však priláka a v agregácii uväzní ďalších jedincov oboch pohlaví. Na jednej strane to vysvetľuje pohlavne nešpecifické zhľukovanie dospelých jedincov, na strane druhej však nepodáva vysvetlenie pre agregáciu juvenilných jedincov. Zdá sa tak, že hypotéza, ktorú navrhol Wileyto et al. (1984), sedí viac pre skupinu hmyzu, kde sa nymfy vyvíjajú solitérne a až po poslednom zvlečení sa prejaví mechanizmus informácie o prítomnosti a pripravenosti na párenie, ktorý atrahuje ďalších jedincov. Je však možné, že selekčné tlaky zvýhodňujúce agregácie švábov sa medzi juvenilmi a adultnými jedincami líšia a existujúci gregarizmus ným zakrýva reprodukčný účel agregácie.

2.5.8 Reprodukčné výhody agregácie

Z rôznych prác je zrejmé, že agregácia švábov má predsa len pozitívny vplyv na rozmnožovanie. Mohla teda vzniknúť ako dôsledok efektívnejšej reprodukcie v skupine,

aj keď v inom ponímaní ako uvažuje eavesdropping hypothesis. Reprodukčné výhody, ktoré švábom prináša život v skupine môžeme zhrnúť nasledovne:

Permanentné zoskupenie jedincov znamená neobmedzený a okamžitý prístup k potenciálnym partnerom, čo môže byť obzvlášť výhodné u skupiny ako šváby, ktorá nemá striktné obdobie rozmnožovania a v populácii sú súčasne prítomné jedince rôzneho veku. Párenie nastáva čoskoro po tom, ako sa stane samica receptívna, teda po určitej dobe od zvliekania do dospelosti, alebo po určitej dobe od pôrodu. Oneskorené párenie vedie u *Nauphoeta cinerea* ku zníženiu počtu potomkov v znáške (Moore & Moore, 2001). Rýchla dostupnosť sexuálneho partnera teda zvyšuje reprodukčný úspech.

Zoskupenie jedincov môže podporovať reprodukčnú tendenciu jednotlivcov. Moore & Moore (2003) ukázali, že i len optická a pachová stimulácia samcom signifikantne zvýši počet partenogenetických potomkov samíc *Nauphoeta cinerea*.

Agregácia umožňuje dobré súčasné pôsobenie intrasexuálneho a intersexuálneho pohlavného výberu, vybalancovanie ich protichodných nárokov, čím sa udržiava variabilita v skupine (Moore & Moore, 1999). U *Nauphoeta cinerea* je známe, že víťazi v samčích súbojoch získavajú prístup k samiciam, zatiaľ čo samice si vyberajú spomedzi menej agresívnych samcov s cieľom vyhnúť sa prílišnej agresii samcov a samcami vynútenej monogamii. Samice si tak predlžujú život a teda i celkový reprodukčný úspech (Clark et al., 1997; Montrose et al., 2004; Moore, 1997; Moore et al., 2003; Moore et al., 2001; Moore & Moore, 1999; Moore et al., 1995)

Zloženie potravy ovplyvňuje zvliekanie nýmfov do nasledujúceho vývinového štádia. Prístup ku živinám je kritický najmä pre nymfy prvého instaru, ktoré majú nízku mobilitu a čelia veľkej potravnej konkurencii. Koprofágia, ktorá je efektívnejšia v agregácii, je dostatočným potravným zdrojom pre nymfy *Blattella germanica*, ktorý umožní dlhšie prežívanie a skoršie zvliekanie do ďalšieho štádia (Kopanic et al., 2001)

3 Ciele experimentálnej práce

Z vedomostného základu, ktorý mi poskytol literárny prehľad, si dovoľím vyzdvihnúť niekoľko miest doposiaľ vykonaného výskumu gregarizmu švábov, kde sa domnievam, že zmena prístupu ku riešeniu problému môže pomôcť prehliť naše vedomosti, zodpovedať na niektoré otázky a vyvolať nové otázky. Z týchto navrhovaných zmien prístupu vychádzajú ciele vlastnej experimentálnej práce.

Podnety:

- 1) Námietka voči druhovej variabilite. Jednak sa dá vyčítať prílišná orientácia na synantropné druhy, čo je však pochopiteľné pri overovaní všeobecne platnej hypotézy u náhodne vybraného modelového druhu. Celkovo však existuje len niekoľko komparatívnych štúdií viacerých druhov. Navyše, aj tie čo boli urobené, pracovali zväčša s jednotlivými druhmi reprezentujúcimi odlišné evolučné línie švábov. Najmenej komparatívnych informácií máme potom o sesterských rodoch a druhov.
- 2) Námietka voči testovaným jedincom. Väčšina agregáčnych prác pracuje s nymfami prvého a druhého instaru. Ako už bolo zmienené v kapitole o vnútrodruhových agregáciach, rôzne vývinové štádiá či pohlavia sa môžu zreteľne líšiť a meniť svoje stratégie počas ontogenézy. Informáciu, ktorú teda získame o nymfách, nemožno zovšeobecniť pre celý druh.
- 3) Námietka voči metodike. Práce o agregáčnom správaní takmer univerzálne pracujú s metódou, ktorú zaviedol Ishii & Kuwahara (1967). Jej základným predpokladom je úplná redukcia na chemickú komunikáciu. Napriek tomu, že predstavuje dominantnú zložku z celkovej komunikácie hmyzu, na výsledné správanie švábov má svoj vplyv aj taktilná (dotyk ako impulz pre zastavenie, vzájomné anténovanie), akustická (syčanie ako znak agresie) a optická (dominantný a submisívny postoj) komunikácia. Taktiež chemický signál prezentovaný filtračným papierom nasiaknutím chemickým signálom prítomným v kolónii nemusí poskytovať kompletnú informáciu. Rôzne zlúčeniny sa môžu s rôznou efektivitou absorbovať a uvoľňovať z papiera.

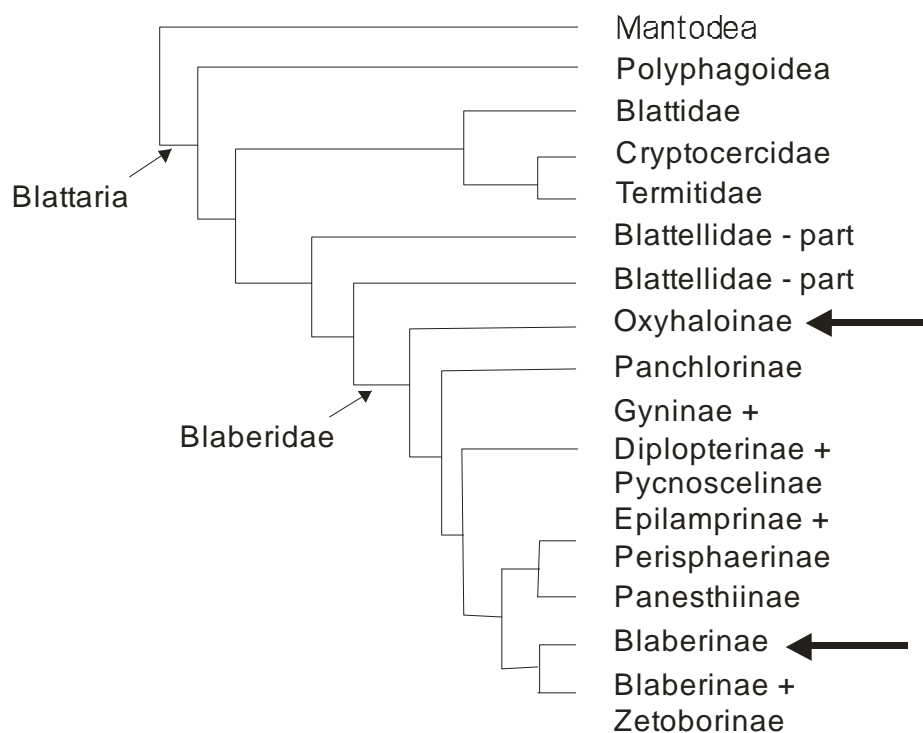
Ciele vlastnej experimentálnej práce:

- 1) Vytvoriť metodiku testovania agregáčného správania švábov, ktorá umožní uplatnenie okrem chemickej komunikácie aj iné komunikačné cesty, ale zároveň umožní aj testovať individuálne rozhodnutie jedinca.
- 2) Porovnať variabilitu vnútrodruhového agregáčného správania medzi dospelými samcami a samicami šiestich druhov švábov, pričom dvojice druhov patria do jedného kladu. Zistiť, či druhy v jednom klade a medzi kladmi majú rovnaký agregáčny vzor.
- 3) Preskúmať medzidruhové agregáčné správanie samcov a samíc druhu *E. posticus*. Zistiť intenzitu agregácie s inými druhmi švábov a schopnosť preferencie medzi jedincami vlastného druhu a iného druhu.
- 4) Podobne ako v predchádzajúcom bode urobiť prvotný prieskum agregáčného správania *E. posticus* voči nešvábim druhom hmyzu.
- 5) Adekvátne diskutovať výsledky v svetle súčasných poznatkov o testovaných druhoch, vytvoriť hypotézy, na základe ktorých môže fungovať medzidruhová agregácia a uvažovať o evolučných dôsledkoch tohto správania.

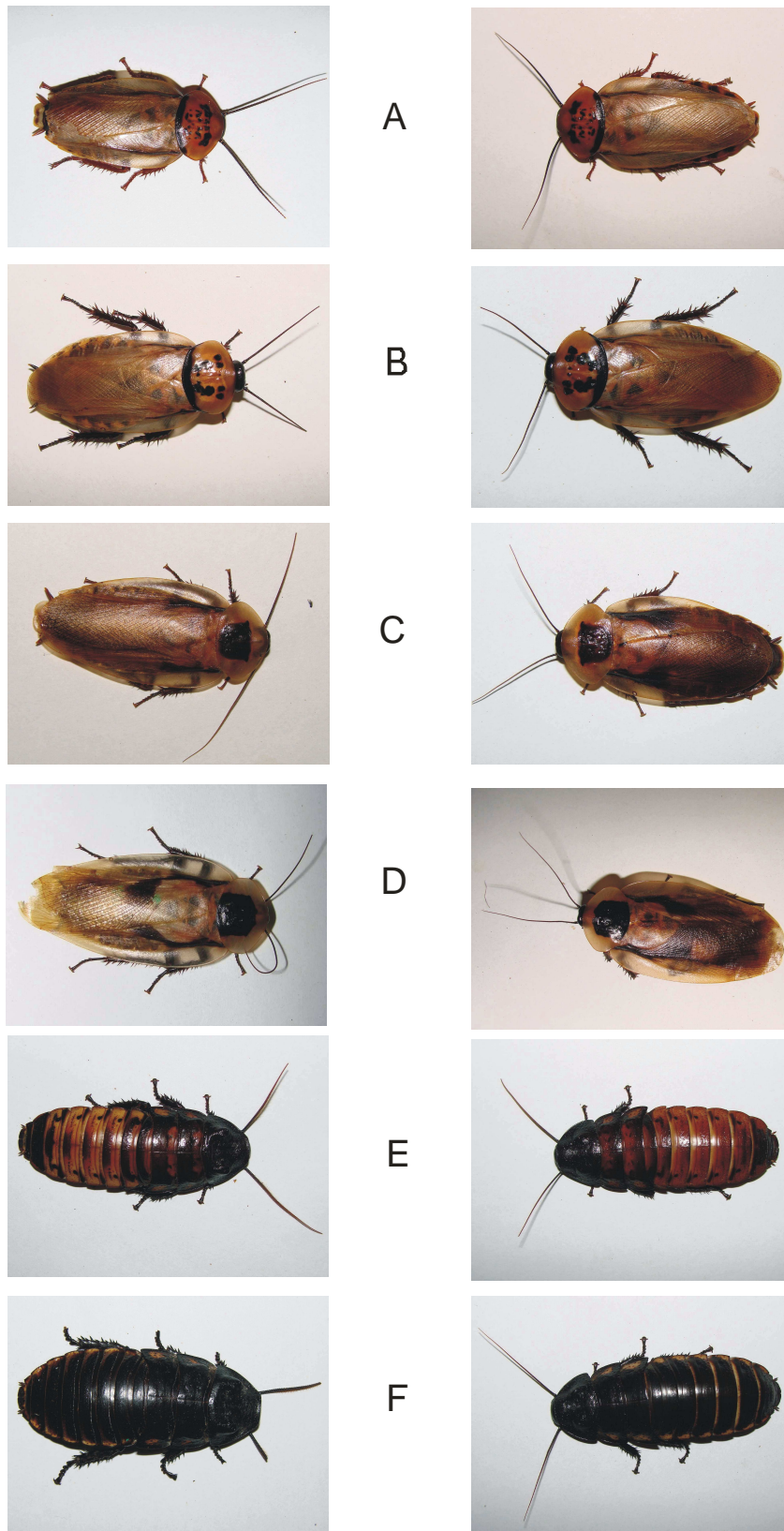
4 Metodika

4.1 Druhy

Všetky druhy švábov, ktoré sme testovali v experimentálnej časti, patria do čeľade Blaberidae (Obr. 1). Z toho štyri druhy do stredoamerickej a juhoamerickej podčeľade Blaberinae (*Blaberus discoidalis*, *Blaberus craniifer*, *Eublaberus distanti*, *Eublaberus posticus*) a dva madagaskarské druhy sú z podčeľade Oxyhaloinae (*Gromphadorhina portentosa*, *Princisia vanwaerebeki*) (Obr. 2). Pozícia týchto skupín v rámci Blaberidae nie je úplne jasná, ale všeobecne sa Oxyhaloinae považujú za bazálnejšiu skupinu Blaberidae, kým klad Blaberinae + Zetoborinae sú najodvodenejšie v rámci Blaberidae (Grandcolas & D'Haese, 2001; Inward et al., 2007; Kambhampati, 1995).



Obr. 1. Fylogenetické vzťahy Blaberidae a ostatných línií Dycdioptera: hrubé šípky napravo ukazujú pozíciu skupín, z ktorých sú vybrané experimentálne druhy (podľa Inward et al., 2007).



Obr. 2. Experimentálne druhy. Blaberinae: A (*Eublaberus posticus*), B (*Eublaberus distanti*), C (*Blaberus discoidalis*), D (*Blaberus craniifer*); Oxyhaloinae: D (*Gromphadorhina portentosa*), E (*Princisia vanwaerebeki*). Naľavo samce, napravo samice.

Voľba pre tieto skupiny a druhy švábov padla z nasledujúcich dôvodov: (1) chceli sme sa sústrediť na agregáčné správanie nesynantropných švábov, pretože o bežných modelových synantropných druhov možno oprávnene predpokladať, že majú menšiu medzidruhovú a medziskupinovú variabilitu správania oproti nesynantropným skupinám (Grandcolas, 1998a); (2) chceli sme pracovať s väčším množstvom blízko príbuzných druhov a s viac než jedným druhom z vybraného rodu (kladu), aby boli medzidruhové porovnania zmysluplnejšie a dali sa prípadne generalizovať pre daný rod (klad); (3) vybrané druhy nemali byť príliš odlišnej veľkosti, aby sme mohli testovať jedinca voči jedincovi rôznych druhov a komunikácia nebola silno ovplyvnená veľkosťou či objemom signálu; (4) zároveň, vybrané druhy museli byť dobre dostupné pre založenie experimentálnych kolónii.

V testoch medzidruhovej preferencie sme druh *E. posticus* použili z nasledujúcich dôvodov: (1) medzidruhové agregáčné správanie tohto druhu švába bolo skúmané len u nýmfa a v rámci čeľade Blaberidae len u niektorých druhov; (2) na základe výsledkov z vnútrodruhovej preferencie sme predpokladali pohlavne odlišnú preferenciu aj v medzidruhovej agregácii; (3) potreba dostatočného množstva experimentálnych subjektov nás obmedzila na výber druhu, splňujúceho tieto nároky.

V medzidruhovom výbere sme použili dva kontrolné druhy z iných radov hmyzu: saranču sťahovavú *Locusta migratoria* (Caelifera) (poznámka: V slovenčine je správny vedecký názov koník sťahovavý. Aby však nedošlo ku omylu a zmäteniu pri náhodnom otvorení a zalistovaní si v tejto práci, rozhodla som sa používať v ľudovej reči bežné označenie saranča) a strašilku *Sungaya inexpectata* (Phasmatodea). Keďže druhý spomínaný druh je partenogenetický, použili sme samice strašiliek aj pri testovaní samcov *E. posticus*.

4.2 Chov

Kolónie testovaných druhov švábov sme založili z jedincov pochádzajúcich z dlhodobých laboratórnych kmeňov získaných z VÚRV Ružyne a súkromných chovateľov švábov. Aby sme zabezpečili dostatočný počet experimentálnych jedincov a minimalizovali riziko zániku kolónie, testovali sme až jedince F2 a nasledujúcich generácií. Všetky kolónie boli chované za rovnakých podmienok v sklenených teráriách (600 x 300 x 250 mm) s mriežkou pre dostatočné prúdenie vzduchu. Vertikálne umiestnené kartóny predstavovali vhodný úkryt pre dospelých jedincov a staršie instary,

kým mladšie instary uprednostňovali k úkrytu vrstvu mulčovacej kôry na dne terária. Dva druhy, *G. portentosa* a *P. vanwaerebecki*, využívali ku odpočinku aj sklenenú plochu terária (ostatné testované druhy nie sú schopné vertikálneho pohybu po hladkých povrchoch). Vodu a potravu, tvorenú zmesou mačacích granúl a ovsených vločiek v pomere 1:2 sme poskytovali ad libitum. Chov aj testovanie prebiehalo pri stálej teplote (26 - 28°C). Svetelný cyklus nebol kontrolovaný.

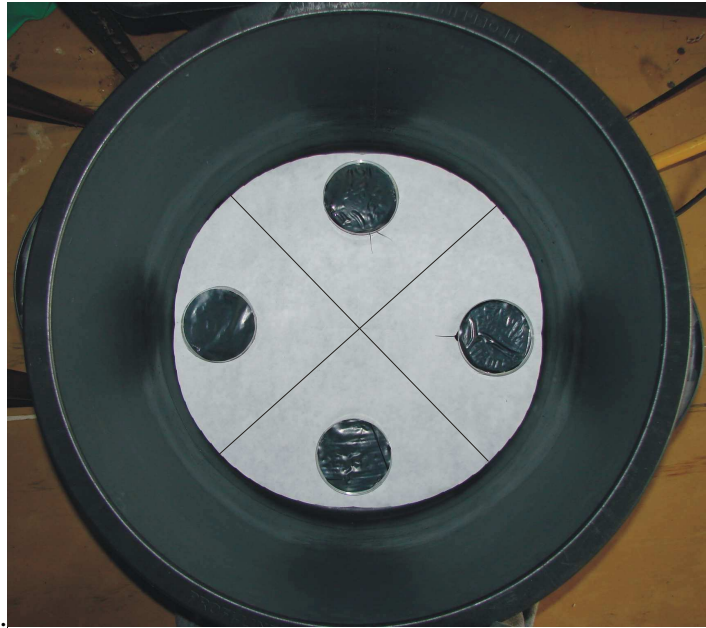
4.3 Aréna s voľnou interakciou jedincov

Kruhovú arénu (d = 450 mm) sme rozdelili na štyri sektory v smere štyroch svetových strán. V obvodovej časti každého sektoru sme umiestnili úkryt tak, aby bol vstupný otvor orientovaný na stred arény a všetky úkryty boli rovnako vzdialené od stredu arény a seba navzájom (Obr. 3). Dno úkrytov aj kruhovej arény bolo pokryté filtračným papierom, ktorý je svojou povrchovou štruktúrou vhodnejší pre chôdzu švábov.

Jednoduché úkryty, so vstupným otvorom (35 mm) dostatočne širokým pre všetky testované druhy švábov, sme vytvorili z umelohmotných Petriho misiek (d = 90 mm) Úkryty sme zatienili čiernou nepriehľadnou fóliou. Celkový objem úkrytu bol adekvátny pre prípadnú agregáciu všetkých sledovaných jedincov v jedinom úkryte. V tejto aréne sme uskutočnili nasledujúci experiment:

Experiment 1a: Vnútrodruhovú agregáciu. Do kruhovej arény so štyrmi úkrytmi sme umiestnili štyroch jedincov rovnakého pohlavia a druhu.

Všetky jedince sa mohli voľne pohybovať, komunikovať navzájom a vstupovať do úkrytov. V takomto experimentálnom usporiadaní je rozhodnutie jedinca ovplyvnené rozhodnutím ostatných jedincov



Obr. 3. Kruhová aréna so štyrmi štyrmi sektormi a úkrytmi.

4.4 Test s binárnym výberom

V teste s binárnym výberom sme umiestnili dva úkryty ($d = 90$ mm) do prázdneho boxu z Perspexu (260×145 mm). Úkryty, ktoré šváby využívali v odpočinkovej časti dňa, sme vyrobili z umelohmotných Petriho misiek ($d = 90$ mm). Tie sa skladali z hornej a dolnej časti. Do spodnej časti so vstupným otvorom (35 mm) mohol testovaný jedinec vojsť a zotrvať. Vrchná časť nám umožňovala uväzniť iného jedinca predstavujúceho agregatívny stimulus. Horná a dolná časť úkrytu spolu komunikovali cez kruhových otvor ($d = 50$ mm) prekrytý sieťou. Takéto usporiadanie umožňovalo chemickú, akustickú a čiastočne aj taktilnú komunikáciu medzi atraktantom a testovaným jedincom. Dno testovacieho boxu a spodnej časti úkrytov sme prekryli filtračným papierom z rovnakého dôvodu, ako v predchádzajúcom prípade. Dva úkryty sme vložili na protiahlé konce nádoby tak, aby vstupné otvory boli orientované proti sebe (Obr. 4, 5).

V teste s binárnym výberom sme uskutočnili nasledujúce experimentálne usporiadania:

Experiment 1b: Charakterizácia agregatívnych vzorov jednotlivých druhov a pohlaví. Jedince šiestich druhov oboch pohlaví mali na výber medzi úkrytom obsadeným jedincom rovnakého pohlavia a druhu ako testovaný jedinec a kontrolným prázdny úkrytom.

Experiment 2: Medzidruhová agregácia. V tomto usporiadaní sme zisťovali, ako *E. posticus* reaguje na iné druhy. Samce a samice *E. posticus* mali na výber medzi úkrytom obsadeným jedincom rovnakého pohlavia, ale iného druhu (*E. distanti*, *B. discoidalis*, *B. craniifer*, *G. portentosa* alebo *P. vanwaerebeki*, *L. migratoria*, *S. inexpectata*) a prázdnu kontrolou.

Experiment 3: Medzidruhové rozpoznávanie a preferencia. Sledovali sme schopnosť agregačnej preferencie *E. posticus* medzi iným druhom a sebou samým. Samce a samice *E. posticus* mali na výber medzi úkrytom obsadeným jedincom iného druhu (druhy ako v Exp. 2) a úkrytom obsadeným iným jedincom druhu *E. posticus*.



Obr. 4. Test s binárnym výberom - pohľad zhora.



Obr. 5. Test s binárnym výberom - pohľad z boku. V horných častiach úkrytov sú uväznené agregačné stimuly. V dolnej časti pravého úkrytu je testovaný jedinec. Usporiadanie na obrázku zodpovedá experimentu 3.

4.5 Priebeh experimentov

Šváby sú súmravné až nočné organizmy. Všeobecne prejavujú najvyššiu pohybovú aktivitu počas prvej polovice skotofázy (Appel & Rust, 1986; Lipton & Sutherland, 1970). Aby experiment zahŕňal aj túto časť svetelného cyklu, prebiehal dva dni. Počas svetelnej fázy prvého dňa sme individuálne označené šváby (pomocou olejových farbičiek na značenie včelích kráľovien) odchytené z chovných kolónií, umiestnili do testovacích aparátov. Rozloženia jedincov a jednotlivých kombinácií sme randomizovali vo všetkých opakovaníach. Šváby mohli celú noc explorať a rozhodovať sa, kde budú agregovať. Všetky sledované subjekty boli v priebehu celého experimentu deprimované nedostatkom vody a potravy. Nasledujúceho dňa sme stanovili preferenciu testovaných jedincov. V kruhovej aréne sme ju určili na základe výberu sektoru, v ktorej sa jedinec zdržiaval. V teste s binárnym výberom sme preferenciu určili na základe výberu úkrytu, vnútri ktorého sa testovaný jedinec zdržiaval alebo bol s ním v zreteľnom telesnom či antenálnom kontakte. Vo všetkých kombináciách binárneho testu, kde atraktantom bol šváb, testované jedince singifikantne preferovali agregovať vnútri úkrytov ($P < 0.0001$).

Po ukončení experimentu sme všetky jedince zvažili a vyfotili z ventrálnej aj dorzálnej strany a vrátili späť do kolónií. Označené jedince (už raz otestované) sme naďalej používali, ale len v pozícii potenciálneho atraktantu v teste s binárnym výberom. Medzi jednotlivými opakovaniami experimentu sme testovacie nádoby ošetrili 96%ným etanolom a úkryty umyli komerčným detergentom. Filtračné papiere sme medzi pokusmi zamenili za čisté. Tím sme odstránili pachové stopy, ktoré by mohli ovplyvniť ďalšie výbery.

4.6 Analýza dát

Dáta sme spracovali v programe R.2.8.0 (R Developmental Core Team, 2008) a grafické výstupy upravili v programe Corel Draw 12.

Z rozloženia jedincov medzi štyrmi sektormi v kruhovej aréne sme spočítali agregáčny index (AI) následovne:

$$AI = SD / \text{mean},$$

kde SD je smerodatná odchýlka počtu jedincov v sektoroch a mean je priemerný počet jedincov na sektor. Keďže $\text{mean} = 1$, môžeme agregáčny index zjednodušiť:

$$AI = SD$$

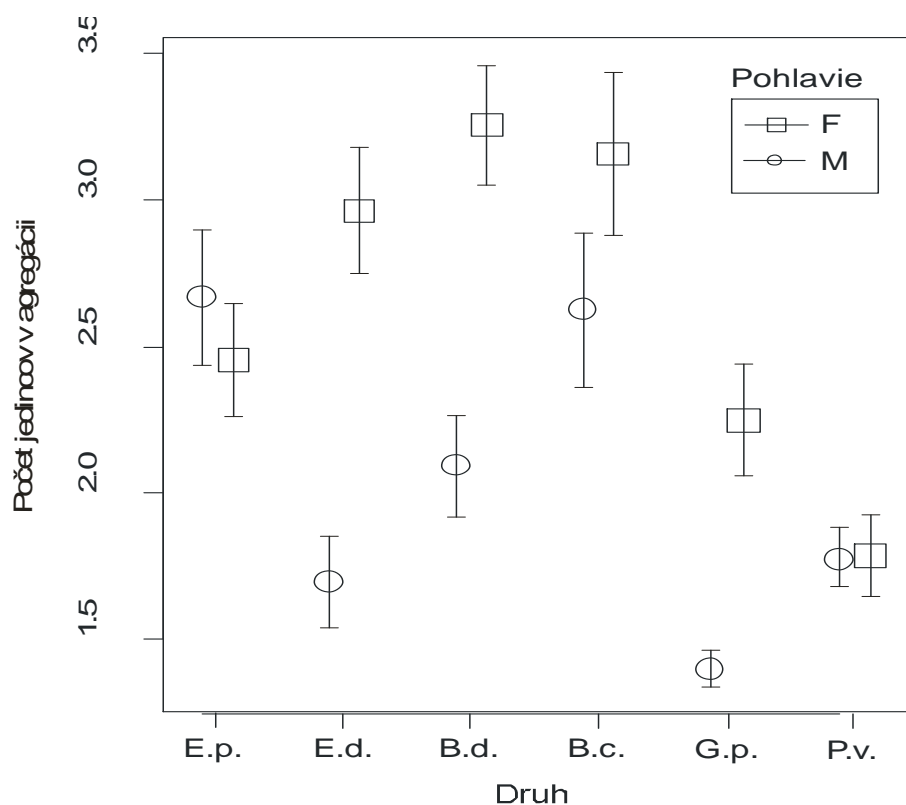
Index nadobúda hodnoty 0 až 4. Nula predstavuje rovnomerné rozloženie (na každý sektor pripadá jeden šváb), hodnotu štyri nadobúda pri zhlukovitej distribúcii (všetky jedince v jednom sektore). Index prikladá týmto dvom extrémnym a nepravdepodobným hodnotám veľkú váhu. Hodnotu agregáčného indexu jednotlivých kombinácií sme testovali dvojfaktorovou anovou. Predpoklad normálneho rozdelenia sme skontrolovali pomocou diagnostických grafov správania reziduálov.

V Experimente 1b sme agregáčnú preferenciu vyhodnotili ako percento jedincov, ktorí preferovali konspecifika, v Experimente 2 a 3 ako percento jedincov, ktorí preferovali heterospecifika. Efekt druhu, pohlavia a interakcie oboch faktorov sme vyhodnotili pomocou GLM analýzy binomiálneho rozdelenia. V prípade neprítomnosti interakcie v experimente 1b sme vytvorili nový zjednodušený model na základe fylogenetickej príbuznosti. Ten sme porovnali s pôvodným modelom (Chi – square test), aby sme overili význam zmeny reziduálnej deviancie. Agregáčné preferencie jednotlivých kombinácií druhov a pohlavia sme analyzovali pomocou binomiálneho testu. Korelačným testom sme porovnali výsledky dvoch odlišných testov vnútrodruhej preferencie a preferencie experimentu 1b a 2 pre samcov a samice zvlášť.

5 Výsledky

5.1 Experiment 1a – vnútrodruhovú agregácia

Výsledky experimentu v kruhovej aréne ukázali, že efekt druhu ($F_{5,292} = 12.0$, $P < 0.0001$), pohlavia ($F_{1,292} = 38.1$, $P < 0.0001$) aj ich interakcia ($F_{5,292} = 5.6$, $P < 0.0001$) signifikantne ovplyvňujú hodnotu agregáčného indexu. Všetky kombinácie druhov a pohlaví preukázateľne agregovali (dolná hranica 95%CI > 1), okrem samcov *E. distanti* a *G. portentosa* a oboch pohlaví *P. vanwaerebeki* (Tab. 1). Najvyššie hodnoty AI sme zaznamenali u samíc všetkých druhov rodu *Eublaberus* a *Blaberus* a samcov *E. posticus* a *B. craniifer*. Pre jednoduchšiu predstavu, aké veľké boli agregácie v jednotlivých kombináciach, graficky sme vyniesli výsledky ako funkciu priemerného počtu jedincov na obsadené sektory (Obr. 6). V rámci sektoru sa mohli šváby zdržiavať v úkryte alebo mimo neho. Aj keď úkryty predstavovali atraktívne oddychové miesta (binomiálny test, $P < 0.05$ pre všetky kombinácie, iba u *B. craniifer* až po zjednotení oboch pohlaví z dôvodu nízkeho počtu pozorovaní), proporcia jedincov v úkrytoch sa líšila medzi druhmi ($\chi^2 = 79.4$, $P < 0.0001$), nie však medzi pohlaviami ($\chi^2 = 0.15$, $P = 0.70$) (pomer jedincov v úkryte: 65.6 % u *E. posticus*; 83.5 % u *E. distanti*; 81.8 % u *B. discoidalis*; 60.8 % u *B. craniifer*; 91.0 % u *G. portentosa*; 87.7 % u *P. vanwaerebeki*).



Obr. 6. Priemerný počet jedincov tvoriacich agregáciu (mean ± se) v kruhovej aréne pre jednotlivé druhy a pohlavia. M = samce, F = samice, E.p. = *Eublaberus posticus*, E.d. = *Eublaberus distanti*, B.d. = *Blaberus discoidalis*, B.c. = *Blaberus craniifer*, G.p. = *Gromphadorhina portentosa*, P.v. = *Princisia vanwaerebeki*

Tab. 1. Vnútrodruhová agregácia v kruhovej aréne so štyrmi úkrytmi

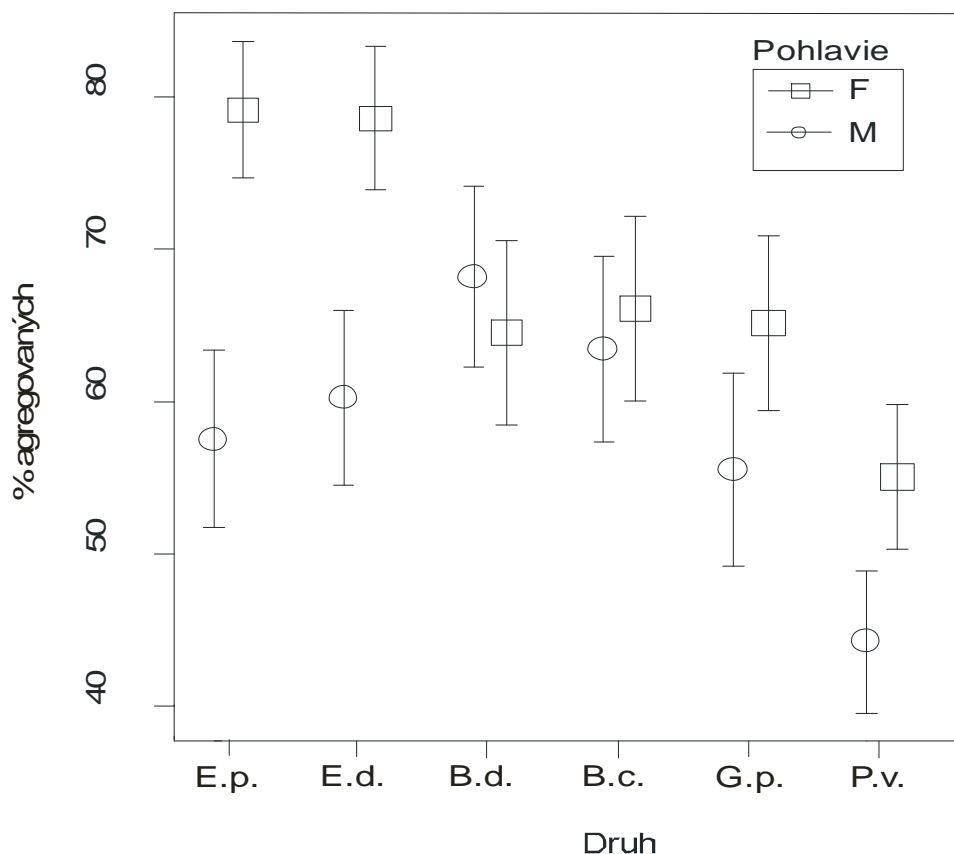
Druh	Pohlavie	N	AI ± se	Dolný 95%CI	Horný 95%CI
<i>E. posticus</i>	M	28	2.45 ± 0.22	2.02	2.88
<i>E. distanti</i>	M	26	1.13 ± 0.23	0.68	1.57
<i>B. discoidalis</i>	M	29	1.72 ± 0.21	1.30	2.14
<i>B. craniifer</i>	M	15	2.40 ± 0.29	1.81	2.99
<i>G. portentosa</i>	M	26	0.76 ± 0.23	0.32	1.21
<i>P. vanwaerebeki</i>	M	28	1.24 ± 0.22	0.81	1.67
<i>E. posticus</i>	F	28	2.29 ± 0.22	1.86	2.71
<i>E. distanti</i>	F	27	2.86 ± 0.22	2.43	3.30
<i>B. discoidalis</i>	F	26	3.13 ± 0.23	2.68	3.57
<i>B. craniifer</i>	F	15	3.02 ± 0.29	2.44	3.60
<i>G. portentosa</i>	F	27	1.90 ± 0.22	1.47	2.34
<i>P. vanwaerebeki</i>	F	29	1.40 ± 0.21	0.98	1.82

5.2 Experiment 1b – vnútrodruhová agregácia

V tomto experimente mohli šváby počas svetelnej fázy dňa odpočívať v úkryte s konšpecifikom rovnakého pohlavia alebo v prázdnom úkryte. Rozhodnutia švábov sme vyjadrili ako percento jedincov, ktorý preferovali úkryt s konšpecifikom. Najvyššiu tendenciu agregovať sme zaznamenali u samíc oboch druhov rodu *Eublaberus* (79.3 % u samíc *E. posticus* a 78.7 % u *E. distanti*). U oboch pohlaví rodu *Blaberus* (*B. discoidalis*: 68.3 % u samcov a 64.5 % u samíc; *B. craniifer*: 63.5 % u samcov a 66.1 % u samíc) a samíc *G. portentosa* (65.2 %) sme zaznamenali tiež pomerné vysoké hodnoty (nad 60%). Naopak, najnižšie percento agregujúcich švábov bolo medzi samcami *E. posticus* (57.5 %), *E. distanti* (60.3 %), *G. portentosa* (55.6 %), *P. vanwaerebeki* (44.2 %), ale aj medzi samicami *P. vanwaerebeki* (55.0 %). (Tab. 2, Obr. 7)

GLM analýza nameraných dát odhalila signifikantný efekt druhu ($\chi^2 = 22.8$, $P = 0.0004$) a pohlavia ($\chi^2 = 11.1$, $P = 0.0008$) na rozhodnutie agregovať, ale ich interakcia nebola štatisticky významná ($\chi^2 = 7.6$, $P = 0.18$). Agregácia bola signifikantná vo všetkých kombináciach okrem samcov oboch druhov rodu *Eublaberus*, samcov *G. portentosa* a oboch pohlaví *P. vanwaerebeki*. (Tab. 2, Model I.)

Následne sme spojili fylogeneticky príbuzné dvojice druhov do spoločného kladu (*Eublaberus*, *Blaberus*, *Gromphadorhina* – *Princisia*). Zjednodušenie nespôsobilo významnú zmenu v reziduálnej deviancii ($\chi^2 = 4.37$, $P = 0.63$). Nový model poukazoval na signifikantný efekt kladu ($\chi^2 = 18.6$, $P < 0.0001$), pohlavia ($\chi^2 = 11.34$, $P = 0.0008$), ale oproti predchádzajúce modelu odhalil aj vplyv interakcie ($\chi^2 = 7.2$, $P = 0.03$). Zjednodušený model ukázal, že: (1) samice rodu *Eublaberus* agregovali silno, kým samce preukazovali len veľmi slabú preferenciu; (2) rod *Blaberus* agregoval pravidelne, samce a samice nevykazovali rozdiely v tomto ohľade; (3) zo skupiny madagaskarských švábov, samice agregovali, aj keď len nevýrazne, samce neprejavovali žiadnu preferenciu agregovať (Tab 2, Model II.).



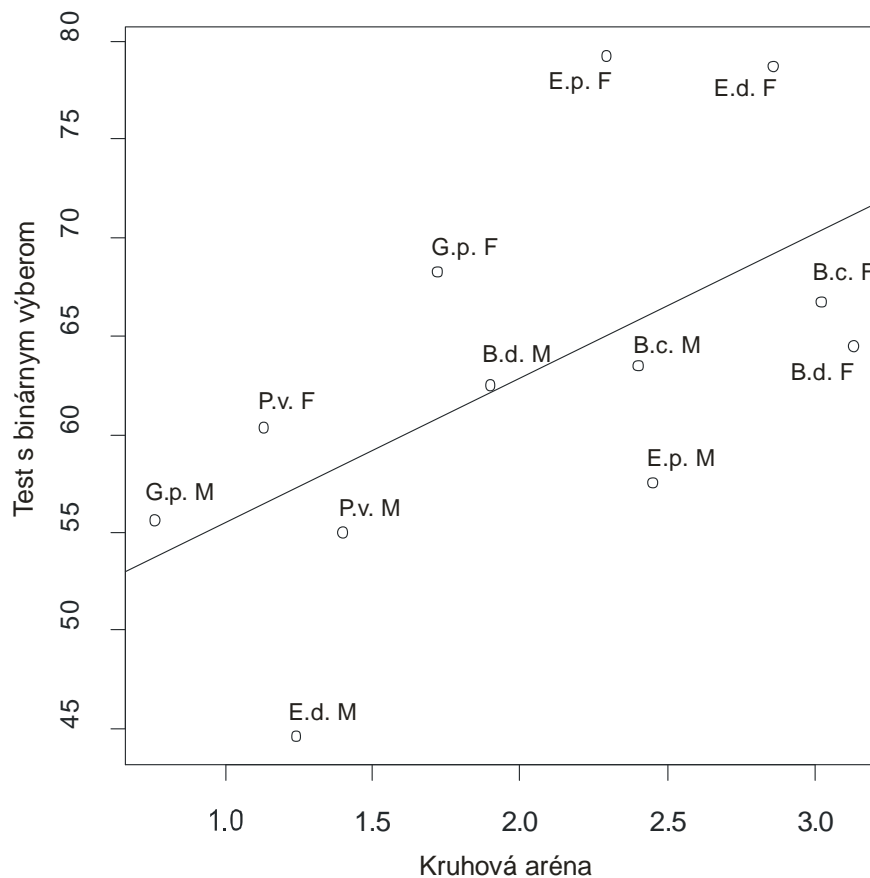
Obr. 7. Percento (mean \pm se) švábov agregovaných s konspecifikom v binárnom teste. M = samce, F = samice, E.p. = *Eublaberus posticus*, E.d. = *Eublaberus distanti*, B.d. = *Blaberus discoidalis*, B.c. = *Blaberus craniifer*, G.p. = *Gromphadorhina portentosa*, P.v. = *Princisia vanwaerebeki*

Tab. 2. Vnútrodruhová agregácia v teste s binárnym výberom vyjadrená ako percento (mean \pm se) jedincov agregujúcich s konspecifikom. N – počet opakovaní; A – počet úspešných opakovaní (preferencia agregovať); Model I. – pôvodný model; Model II. – zjednodušený model, fylogeneticky príbuzné dvojice druhov spojené; * binomiálny test

Druh	Pohlavie	N	A	Model I.		Model II.	
				Mean \pm se (%)	P*	Mean \pm se (%)	P*
<i>E. posticus</i>	M	73	42	57.5 \pm 5.8	0.2416	58.9 \pm 4.9	0.0382
<i>E. distanci</i>	M	73	44	60.3 \pm 5.8	0.1006	59.0 \pm 4.9	0.0382
<i>B. discoidalis</i>	M	63	43	68.3 \pm 5.9	0.0051	65.9 \pm 5.9	0.0002
<i>B. craniifer</i>	M	61	40	63.5 \pm 6.1	0.0204	65.9 \pm 5.9	0.0002
<i>G. portentosa</i>	M	63	35	55.6 \pm 6.3	0.4500	48.3 \pm 3.6	0.7625
<i>P. vanwaerebeki</i>	M	112	50	44.2 \pm 4.7	0.2986	48.3 \pm 3.6	0.7625
<i>E. posticus</i>	F	82	65	79.3 \pm 4.5	<0.0001	79.0 \pm 6.3	<0.0001
<i>E. distanci</i>	F	75	59	78.7 \pm 4.8	<0.0001	79.0 \pm 6.3	<0.0001
<i>B. discoidalis</i>	F	60	40	64.5 \pm 6.1	0.0134	65.3 \pm 5.8	0.0004
<i>B. craniifer</i>	F	62	41	66.1 \pm 6.1	0.0151	65.3 \pm 5.8	0.0004
<i>G. portentosa</i>	F	69	45	65.2 \pm 5.8	0.0154	59.0 \pm 4.4	0.0199
<i>P. vanwaerebeki</i>	F	109	60	55.0 \pm 4.8	0.3382	59.0 \pm 4.4	0.0199

5.3 Korelácia výsledkov Experimentu 1a a Experimentu 1b

Vnútrodruhovú preferenciu šiestich druhov švábov sme stanovili pomocou dvoch principiálne odlišných metód. Výsledky oboch prístupov sa zhodovali v kombináciách, ktoré neprejavovali tendenciu agregovať, s výnimkou samcov *E. posticus*. Tí jednoznačne agregovali v kruhovej aréne, ale nepreukazovali podobné správanie v binárnom teste. Tento rozdiel je pravdepodobne spojený so skutočnosťou, že *E. posticus* predstavovali skupinu s najnižším pomerom jedincov zdržiavajúcich sa priamo v úkryte. Výraznú nezhodu v preferujúcich kombináciách sme zaznamenali u samíc oboch druhov rodu *Blaberus*. V kruhovej aréne predstavovali najsilnejšie agregujúcu kombináciu, kým v teste s binárnym výberom sa zaradili len do stredne silno agregujúcej skupiny. Zdá sa, že agregácia samíc v kruhovej aréne bola posilnená prítomnosťou iných samíc. Napriek týmto nezhodám bola korelácia (Obr. 8) medzi vnútrodruhovým testom v kruhovej aréne a v teste s binárnym výberom signifikantná ($P = 0.0460$). Tesnosť tejto väzby však nebola príliš výrazná ($r = 0.59$).



Obr. 8. Korelácia výsledkov dvoch metód, ktorými sme testovali vnútrodruhové agregáčne správanie. M = samce, F = samice, E.p. = *Eublaberus posticus*, E.d. =

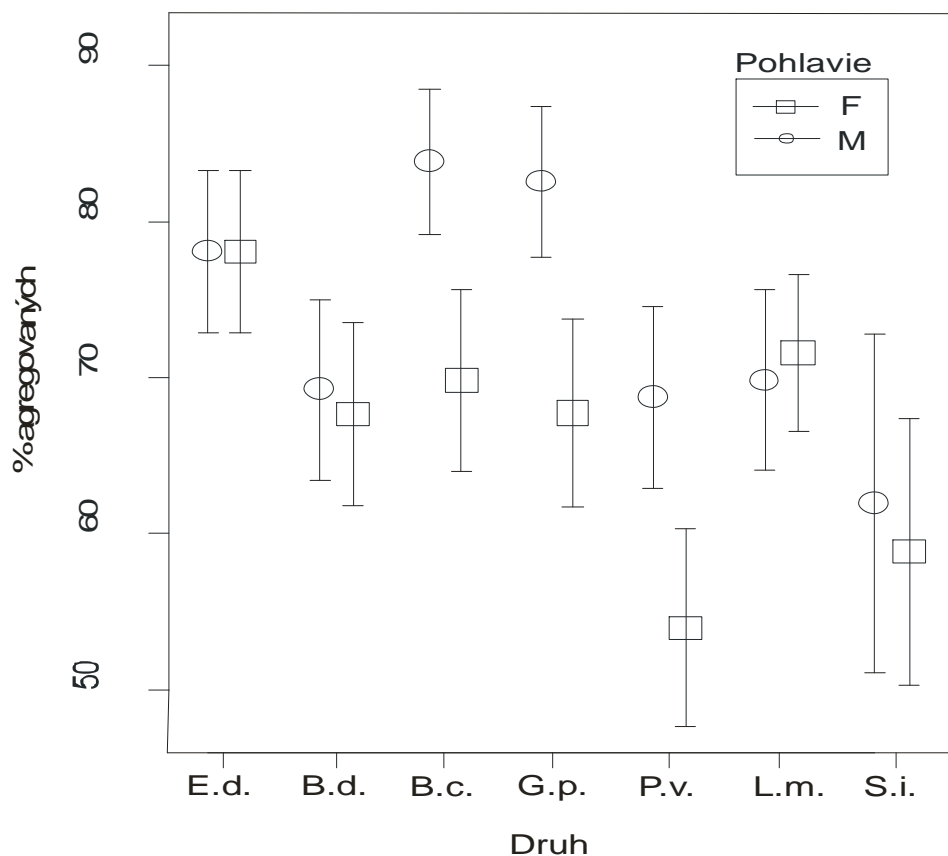
Eublaberus distantis, B.d. = *Blaberus discoidalis*, B.c. = *Blaberus craniifer*, G.p. = *Gromphadorhina portentosa*, P.v. = *Princisia vanwaerebeki*

5.4 Experiment 2 – medzidruhová agregácia

Kombináciou kontrolného úkrytu a úkrytu s heterospecifikom sme stanovili preferenciu samcov a samíc *E. posticus* voči piatim druhom švábov, sarančati a stražilke. GLM analýza našich výsledkov odhalila signifikantný efekt druhu ($\chi^2 = 15.38$, $P = 0.02$) a pohlavia ($\chi^2 = 4.68$, $P = 0.03$), ale interakcia nebola významná ($\chi^2 = 5.61$, $P = 0.47$).

Správanie samcov *E. posticus* v medzidruhovej preferencii bolo prekvapujúce. Druh, ktorý neprejavoval výraznú tendenciu agregovať s inými jedincami *E. posticus* (57.5 %, Exp 1b), preukázal naopak veľmi silnú preferenciu voči všetkým ostatným druhom švábov (78.1 % *E. distantis*, 69.2 % *B. discoidalis*, 83.9 % *B. craniifer*, 82.5 % *G. portentosa*, 68.8 % *P. vanwaerebeki*) (Tab. 3, Obr. 9). Vo všetkých kombináciách s inými druhmi švábov bola táto preferencia signifikantná (binomiálny test, Tab. 3). Pritom, žiaden druh, okrem *B. discoidalis*, nedosiahol vo vnútrodruhovom teste takéto vysoké hodnoty. Korelácia medzi priemermi výberov samcov v Exp 1b a 2 nebola signifikantná ($P = 0.7311$), teda rozhodnutie preferovať alebo nepreferovať, nie je čisto založené na signále, ktorý vysiela stimulus. Správanie samíc *E. posticus* bolo nemenej zaujímavé. Tie významne agregovali so všetkými ponúknutými druhmi švábov, okrem samíc *P. vanwaerebeki* ($P = 0.6147$). Korelácia priemerov medzidruhovej (Exp 2) a vnútrodruhovej (Exp 1b) agregácie je nielenže významná ($P = 0.0009$), ale navyše je tesnosť tohto vzťahu veľmi silná ($r = 0.9750$). Samice *E. posticus* sa správali ku ponúknutým druhom rovnako, ako sa správali samice týchto druhov vo vnútrodruhovej preferencii.

Obe pohlavia *E. posticus* signifikantne agregovali so sarančatami ($P = 0.0022$ u samcov, $P = 0.0001$ u samíc), toto správanie sa však nepreukázalo v prípade agregácie so stražilkami ($P = 0.3833$ u samcov, $P = 0.3915$ u samíc).



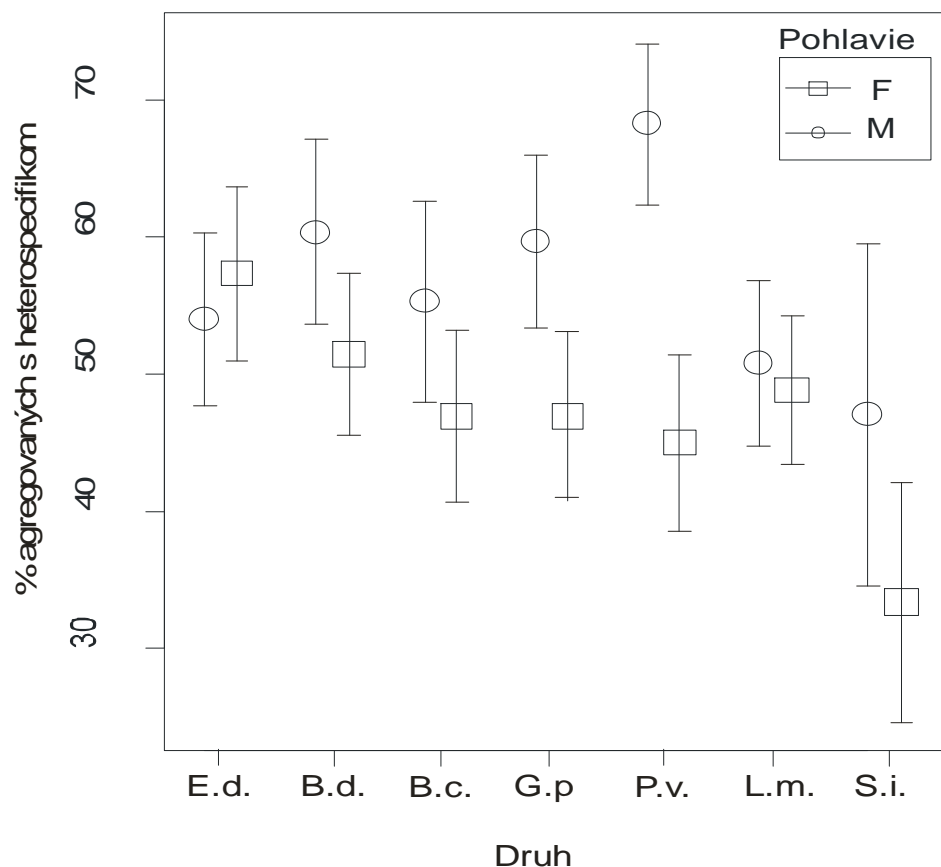
Obr. 9. Percento (mean \pm se) švábov agregovaných s heterospecifikom v binárnom teste. M = samce, F = samice, E.p. = *Eublaberus posticus*, E.d. = *Eublaberus distanti*, B.d. = *Blaberus discoidalis*, B.c. = *Blaberus craniifer*, G.p. = *Gromphadorhina portentosa*, P.v. = *Princisia vanwaerebeki*, L.m. = *Locusta migratoria*, S.i. = *Sungaya inexpectata*

Tab. 3. Medzidruhová agregácia v teste s binárnym výberom vyjadrená ako percento (mean \pm se) jedincov agregujúcich s heterospecifikom. N – počet opakovaní; A – počet úspešných opakovaní (preferencia agregovať); * binomiálny test

Uväznený druh	Pohlavie	N	A	Mean \pm se (%)	P*
<i>E. distanti</i>	M	64	50	78.1 \pm 5.2	< 0.0001
<i>B. discoidalis</i>	M	65	45	69.2 \pm 5.8	0.0026
<i>B. craniifer</i>	M	62	52	83.9 \pm 4.7	< 0.0001
<i>G. portentosa</i>	M	63	52	82.5 \pm 4.8	< 0.0001
<i>P. vanwaerebeki</i>	M	64	44	68.8 \pm 5.8	0.0036
<i>L. migratoria</i>	M	63	44	69.8 \pm 5.8	0.0022
<i>S. inexpectata</i>	M	21	13	61.9 \pm 10.9	0.3833
<i>E. distanti</i>	F	64	50	78.1 \pm 5.2	< 0.0001
<i>B. discoidalis</i>	F	65	44	67.7 \pm 4.7	0.0059
<i>B. craniifer</i>	F	63	44	69.8 \pm 5.8	0.0022
<i>G. portentosa</i>	F	62	42	67.7 \pm 6.0	0.0071
<i>P. vanwaerebeki</i>	F	63	34	54.0 \pm 6.3	0.6147
<i>L. migratoria</i>	F	81	58	71.6 \pm 5.0	0.0001
<i>S. inexpectata</i>	F	34	20	58.8 \pm 8.6	0.3915

5.5 Experiment 3 – medzidruhové rozpoznávanie a preferencia

GLM analýza binárneho výberu medzi jedincom rovnakého pohlavia a druhu a jedincom rovnakého pohlavia, ale iného druhu odhalila signifikantný efekt len u pohlavia ($\chi^2 = 6.11$, $P = 0.01$). Vplyv ponúkaného druhu ($\chi^2 = 6.34$, $P = 0.39$) a interakcia ($\chi^2 = 5.64$, $P = 0.46$) neboli významné. Výsledky experimentu sme vyjadrili ako percento testovaných jedincov, ktorí preferovali heterospecifika nad konspecifikom (Tab. 4, Obr. 10). Aj keď samce *E. posticus* uprednostňovali v priemere viacej iné druhy švábov (54 % u *E. distanti*, 60.4 % u *B. discoidalis*, 55.3 % u *B. craniifer*, 59.7 % u *G. portentosa* a 68.3 % u *P. vanwaerebeki*) ako iného samca *E. posticus*, okrem *P. vanwaerebeki* ($P = 0.0051$, binomiálny test), sa táto mierna preferencia neukázala byť štatisticky významná v jednotlivých kombináciach. U samíc *E. posticus* sa naopak priemerná preferencia vo väčšine prípadov prikláňala na stranu agregácie s inou samicou *E. posticus* (46.9 % u *B. craniifer*, 47.0 % u *G. portentosa*, 45.0 % u *P. vanwaerebeki*), ale podobne ako u samcov, nebola signifikantne významná ani jedna z týchto kombinácií. Preferencia voči iným skupinám hmyzu nemala ani v jednom prípade významný vplyv. Ale u samíc *E. posticus* bola preferencia medzi strašilkou a samicou *E. posticus* na hranici signifikancie a pri vyššom počte pozorovaní by pravdepodobne bola táto preferencia významná.



Obr. 10. Percento (mean \pm se) švábov preferujúcich agregáciu s heterospecifikom proti agregácii s konspecifikom v binárnom teste. M = samce, F = samice, E.d. = *Eublaberus distantis*, B.d. = *Blaberus discoidalis*, B.c. = *Blaberus craniifer*, G.p. = *Gromphadorhina portentosa*, P.v. = *Princisia vanwaerebeki*, L.m. = *Locusta migratoria*, S.i. = *Sungaya inexpectata*

Tab. 4. Medzidruhová preferencia (konspecifik vs. heterospecifik) v teste s binárnym výberom vyjadrená ako percento (mean \pm se) jedincov agregujúcich s heterospecifikom. N – počet opakovaní; A – počet úspešných opakovaní (preferencia heterospecifika); * binomiálny test

Uväznený druh	Pohlavie	N	A	Mean \pm se (%)	P*
<i>E. distantis</i>	M	63	34	54.0 \pm 6.3	0.6147
<i>B. discoidalis</i>	M	53	32	60.4 \pm 6.8	0.1690
<i>B. craniifer</i>	M	47	26	55.3 \pm 7.3	0.5601
<i>G. portentosa</i>	M	62	37	59.7 \pm 6.3	0.1619
<i>P. vanwaerebeki</i>	M	63	43	68.3 \pm 5.9	0.0051
<i>L. migratoria</i>	M	69	35	50.7 \pm 6.0	1.0000
<i>S. inexpectata</i>	M	17	8	47.1 \pm 12.4	1.0000
<i>E. distantis</i>	F	61	35	57.4 \pm 6.4	0.3057
<i>B. discoidalis</i>	F	72	37	51.4 \pm 5.9	0.9063
<i>B. craniifer</i>	F	64	30	46.9 \pm 6.3	0.708
<i>G. portentosa</i>	F	66	31	47.0 \pm 6.2	0.7122
<i>P. vanwaerebeki</i>	F	60	27	45.0 \pm 6.5	0.519
<i>L. migratoria</i>	F	86	42	48.8 \pm 5.4	0.9142
<i>S. inexpectata</i>	F	30	10	33.3 \pm 8.8	0.0987

6 Diskusia

6.1 Vnútrodruhovú agregácia

Rozdiely vo vnútrodruhovej agregácii samcov a samíc šiestich druhov švábov sme stanovili v experimente 1a a 1b. Naše výsledky ukazujú, že vzory agregáčného správania sa výrazne líšia medzi sledovanými druhmi a pohlaviami. Navyše je z týchto dát zrejmé, že vzory agregáčného správania sú zdieľané dvojicami fylogeneticky príbuzných druhov. (1) Najväčší rozdiel v preferencii agregovať medzi pohlaviami bol u rodu *Eublaberus*. Kým samice agregovali výrazne pravidelne, samce preukazovali len slabú tendenciu ku agregácii. (2) Obe pohlavia rodu *Blaberus* agregovali pravidelne, v teste s binárnym výberom bez rozdielu medzi samcami a samicami. V kruhovej aréne bolo toto správanie u samíc intenzívnejšie. (3) V rámci kladu madagaskarských syčavých švábov rodu *Gromphadorhina* a *Princisia* sme u samcov oboch druhov nenašli žiadnu preferenciu ku agregácii. Podobne, ani samice *P. vanwaerebeki* neagregovali. Samice *G. portentosa* agregovali len mierne.

Rozdiely v agregáčnych vzorcoch jednotlivých druhov a pohlaví môžeme porovnať a ozrejmiť na základe poznatkov o teritoriálnom správaní a agresii medzi jedincami rovnakého pohlavia. Zo starších prác je známe, že samce druhu *E. posticus* sú vysoko agresívne a teritoriálne, kým u samíc takéto správanie nebolo pozorované (Bell et al., 1978; Gorton et al., 1979). Sociálnym správaním rodu *Blaberus* v prirodzených aj laboratórnych podmienkach sa zaoberal Gautier (ex Schal et al., 1984). Zvýšenie hustoty jedincov na plochu viedlo ku silnejším prejavom agresie medzi samcami a ku vytvoreniu dominantných a submisívnych vzťahov. Univerzálna prítomnosť agresie medzi samcami rodu *Blaberus* sa potvrdila aj v prácach ďalších autorov (Bell et al., 1979; Wendelken & Barth, 1987). Na rozdiel od agresívnych a slabo agregujúcich samcov rodu *Eublaberus*, samce rodu *Blaberus* agregovali bez rozdielu rovnako ako samice. Prítomnosť agresie teda nemusí byť vždy spojená s nižšou agregáčnou tendenciou. Ak by sme prevedenie v kruhovej aréne považovali za zvýšenie hustoty proti testu s výberom (samozrejme toto porovnanie nie je ekvivalentné), samce agregovali aj vo vyšších hustotách, akurát samice viac. Agresia je v prípade rodu *Blaberus* len vhodným prostriedkom pre riešenie individuálnych potrieb u populácií žijúcich vo veľkých hustotách.

Teritoriálne správanie, ritualizované súboje a dominantné hierarchie sú doložené u samcov *G. portentosa* (Breed et al., 1981; Clark, 1998; Clark & Moore, 1994; 1995; Guerra & Mason, 2005) a môžeme ho predpokladať aj u samcov iných druhov madagaskarských syčavých švábov. Z tohto pohľadu naše výsledky u samcov *G. portentosa* a *P. vanwaerebeki* nie sú prekvapujúce, aj keď ako prvý sledujeme agregáčne správanie u druhu *P. vanwaerebeki*. Opakom je zistenie zníženej agregáčnej preferencie aj u samíc, ktorým nebola v tomto smere doposiaľ venovaná výrazná pozornosť.

Test s binárnym výberom a test v kruhovej aréne poskytli kvalitatívne rovnaké výsledky, okrem samcov *E. posticus*, ktorý agregovali v kruhovej aréne. Okrem toho, v kruhovej aréne agregovali intenzívnejšie aj samice oboch druhov rodu *Blaberus*. Čiastočný nesúhlas týchto výsledkov mohla spôsobiť disparita v počte možných interakcií medzi jedincami v binárnom teste a aréne. Experimentálne jedince v kruhovej aréne sa mohli voľne pohybovať a interagovať navzájom. Toto správanie zvyšuje pravdepodobnosť zastavenia a uväznenia jedincov v dočasných agregáciách (Jeanson et al., 2005). Naopak, v teste s binárnym výberom bolo radikálne zníženie počtu interakcií spôsobené uväznením stimulu. Zaznamenávali sme tak len individuálnu odpoveď voľne pohybujúceho sa jedinca. Napriek nižšej senzitivite a podmienkam menej podobným stavu vo voľnej prírode, umožňuje binárny test jednoducho oddeliť prejavy stimulu a testovaného subjektu a teda interpretovať výsledky z pohľadu individuálneho správania.

6.2 Medzidruhová agregácia

V druhej a tretej časti experimentov sme sa zamerali na medzidruhové agregáčne správanie samcov a samíc *E. posticus*. Jedincov *E. posticus* sme testovali v kombinácii s piatimi ďalšími druhmi reprezentujúcimi dve podčeláde Blaberidae a s dvoma druhmi nešvábích skupín hmyzu. Táto práca je pravdepodobne prvá, ktorá sledovala agregáčne preferencie ku reprezentantom iných radov, konkrétne sarančatám (*Locusta migratoria*) a strašilkám (*Sungaya inexpectata*).

Sú nám známe len dve štúdie, kde sledovali medzidruhové agregáčne správanie švába *E. posticus* Bell et al. (1972) zistili, že *E. posticus* agregoval s konšpecifikmi, ale v ani jednej kombinácii kontroly voči signálu iného druhu signifikantne neagregoval. Pritom experiment zahŕňal predstaviteľov troch veľkých evolučných línií: Blattidae,

Blattellidae, Blaberidae. V druhej z týchto štúdií (Roth & Cohen, 1973) ukázali, že *E. posticus* predsa len agregoval so signálom iného druhu pri testovaní voči prázdnej kontrole a preferoval signál *Rhyparobia maderae* (Blaberidae: Oxyhaloinae) nad signálom *E. posticus*, keď mal na výber. V segregáčnych testoch skupín zmiešaných z dvoch druhov, bol *E. posticus* vo väčšine kombinácií indiferentný, čím autori označovali stav, keď sa testované jedince v osemramennej komore segregovali len vnútri ramena a nie medzi ramenami. Keďže je ťažké s istotou povedať, či indiferentná segregácia je dostatočným dôkazom medzidruhovej preferencie, tieto výsledky podávajú nejednoznačný pohľad na situáciu. V predchádzajúcich dvoch štúdiách však, na rozdiel od tejto práce, testovali nymfy prvého a druhého instaru s tým, že mimo segregáčnych testov bol stimulus čisto chemický. Navyše, dizajn týchto pokusov pracoval s kolektívnym rozhodnutím skupiny nýmfi, kým náš dizajn je založený na individuálnom rozhodnutí jednotlivých pohlaví.

V experimente 2 sme sledovali schopnosť agregovať s heterospecifikom voči prázdnej kontrole. Naše výsledky poukazujú na odlišné vzory agregáčnej preferencie samcov a samíc *E. posticus* ku iným druhom švábov. Správanie samíc *E. posticus* ku samiciam ostatných druhov záležalo od ponúkaného druhu. Letmý pohľad navádza k záveru, že preferencia je závislá na fylogenetickej príbuznosti samíc, pretože so vzdialenejšími druhmi agregovali menej. Avšak, porovnanie s dátami z vnútrodrohového výberu odhalilo alternatívne vysvetlenie rozhodovania. Samice *E. posticus* sa totiž v jednotlivých kombináciách správali úplne rovnako, ako samice týchto druhov vo vnútrodrohovom výbere (experiment 1b). Prekvapujúce je, že za normálnych okolností len slabo agregujúce samce *E. posticus*, preukázali v medzidruhovom teste proti prázdnej kontrole pomerne jasné agregáčné správanie bez ohľadu na ponúknutý druh švába. To však vyvoláva otázky. Prečo samce *E. posticus* agregovali so všetkými ponúknutými druhmi, okrem sami so sebou? Prečo samce *E. posticus* agregujú s druhmi, ktoré vo vnútrodrohovom teste neagregovali?

V poslednej sérii pokusov sme prázdnu kontrolu zamenili za iného jedinca *E. posticus* a sledovali sme, schopnosť švábov rozlišovať medzi dvoma stimulmi. Výsledky sa dajú interpretovať dvojakým prístupom. Ak vychádzame z jednotlivých pravdepodobností binomiálnych testov, môžeme konštatovať, že ani samce, ani samice nie sú schopné preferovať medzi ponúknutými dvojicami stimulov. Ak však vychádzame z grafického znázornenia výsledkov (Obr. 10), vidíme slabú diferenciáciu

preferencií pohlaví. Kým samce *E. posticus* sa prikláňajú ku agregácii s heterospecifikom, samice sa zas naopak prikláňajú na stranu agregácie s konspecifikom. Táto diferenciácia sa logicky dopĺňa s predchádzajúcim experimentom.

V preferencii nešvábích stimulov sa samce a samice *E. posticus* nelíšili navzájom. Signifikantne agregovali so sarančatami, ale nenašli sme žiadnu preferenciu pre strašilky. Pri výbere nešvábieho stimulu proti inému jedincovi *E. posticus* sme nenašli významnú preferenciu ani v jednej kombinácii, aj keď výsledný stav u strašiliiek je pravdepodobne ovplyvnený nízkym počtom pozorovaní. Z grafického znázornenia výsledkov možno predpokladať, že pri vyššom počte pozorovaní bude preferencia v tejto kombinácii signifikantne vychýlená na stranu agregácie s iným jedincom *E. posticus*. K pochopeniu agregačného správania ku nešvábím stimulov je vhodné si v prvom rade uvedomiť stav tohto správania v rámci sledovaných skupín. Saranča sťahovavé (*L. migratoria*) je silno agregujúci druh (Ellis, 1953; Shi & Njagi, 2004). Situácia u strašiliiek je o niečo komplikovanejšia. Viacerí autori totiž spomínajú nálezy agregovaných strašiliiek pod kôrou a v dutinách stromov, kameňmi a podobých dutých priestoroch (Conle et al., 2009; Conle et al., 2008; Honan, 2008). Avšak v potravnom, defenzívnom a reprodukčnom správaní tých istých druhov v tých istých prácach vystupujú strašilky ako solitérne jedince či reprodukčný pár. Je teda vcelku rozumné predpokladať, že strašilky agregujú len za nerovnomerne distribuovanými a vzácnymi vhodnými úkrytmi, ale ináč sú solitérne. Medzi sarančatami a strašilkami je prítomný ešte jeden zásadný rozdiel, ktorý môže ovplyvniť preferenciu švábov. Vysoká pohybová aktivita sarančiat mohla prezradiť prítomnosť stimulu a vyvolať u švába exploráciu tohto objektu. Nízka pohybová aktivita strašiliiek naopak neprezradila prítomnosť strašilky.

Vychádzajúc z podrobnejšieho preskúmania našich výsledkov sme navrhli tri hypotézy, ktoré by vysvetľovali rozhodnutie jedincov či agregovať alebo neagregovať s heterospecifikom.

1. Fylogenetická hypotéza

Podľa tejto predstavy je agregačná preferencia ovplyvnená fylogenetickou príbuznosťou druhov. Čím sú si jednotlivé druhy fylogeneticky menej príbuzné, tým

viac je diferencovaný agregáčny signál vysielaný jednotlivými druhmi. Vzdialené druhy sa teda horšie rozoznávajú a preferencia je náhodnejšia.

Vzor preferencie opisujúci fylogenetickú príbuznosť sme našli len u medzidruhovej agregácie samíc voči iným druhov švábov. V tomto prípade sme však navrhli aj alternatívne vysvetlenie. Navyše, pozorovali sme významnú preferenciu aj voči najmenej príbuzným skupinám (sarančatá), kde by sme na základe tejto hypotézy takíto stav neočakávali. Zdá sa teda, že fylogenetická hypotéza ma len veľmi slabú podporu.

2. Hypotéza moci stimulu

Ďalším možným vysvetlením medzidruhového agregáčného správania v našich experimentoch je, že o všetkom rozhoduje stimulus a to bez akéhokoľvek vplyvu príbuznosti. Stimulus, teda v našom prípade uväznený jedinec, je nositeľom agregáčného signálu, ktorý je rovnako zrozumiteľný všetkým druhom. Agregáčná odpoveď teda nie je závislá od testovaného jedinca, ale od typu stimulu. Ak stimulus nesie signál ku slabej agregácii, budú všetky testované skupiny s týmto stimulom arggovať len minimálne napriek tomu, že sami o sebe sú to silno agregujúce druhy. Na základe porovnania medzidruhových a vnútroruhových preferencií možno povedať, že toto vysvetlenie opäť vedie k porozumeniu rozhodnutia samíc a rozhodnutia agregovať alebo neagregovať aj s nešvábími druhmi, ale nevysvetlí nám podivné správanie samcov *E. posticus*.

3. Hypotéza konfliktu signálov

Obe predchádzajúce hypotézy uvažovali o existencii len jedného signálu (označovaný ako agregáčny), ktorý rozhoduje o výslednej preferencii. V skutočnosti však konečné rozhodnutie môže ovplyvňovať niekoľko informačných signálov. Najsilnejším konkurentom agregáčného signálu by mohol byť pohlavný signál, označovaný najčastejšie ako sex feromón. Definitívne rozhodnutie by tak predstavovalo kompromis medzi signálom agregáčným a sexuálnym, pričom agregáčny signál sám o sebe môže fungovať podľa prvej alebo druhej navrhutej hypotézy. Sexuálne feromóny sú z chemického hľadiska, na rozdiel od komplexného agregáčného signálu v podobe povrchových uhl'ovodíkov, pomerne jednoduché informačné látky, ktorých podstatou je jedna alebo niekoľko málo zlúčenín. Vďaka tejto jednoduchosti a priamom uplatnení v rozmnožovacom procese sú druhovo špecifické (Persoons & Ritter, 1979; Roth &

Dateo, 1966). Tieto látky teda pravdepodobne ovplyvňujú len vnútrodruhový výber jedincov.

Po zavedení tohto druhého faktoru sa stáva správanie samcov zrozumiteľnejšie. Samce *E. posticus* strácajú záujem o agregáciu s inými samcami *E. posticus* v dôsledku informácie sexuálneho signálu. Pri testovaní s inými druhmi však nerozlišujú žiaden takýto signál, výsledné rozhodnutie je čisto dané informáciou agregáčného signálu. Avšak porovnanie medzidruhovej a vnútrodruhovej preferencie samcov je bezpredmetné, pretože všetky vnútrodruhové rozhodnutia vychádzali z iných stimulov ako medzidruhové. Z pohľadu samcov nevieme preto bez ďalšieho testovania povedať, na základe čoho sa rozhodujú agregovať s ďalšími druhmi švábov.

7 Resumé

Výsledky tejto diplomovej práce vedú k nasledujúcim záverom:

- 1) Charakterizovali sme vnútrodruhové agregáčné správanie šiestich druhov švábov (*Eublaberus posticus*, *E. distantis*, *Blaberus discoidalis*, *B. craniifer*, *Gromphadorhina portentosa*, *Principisia vanwaerebeki*) pomocou dvoch metód. Odhalili sme tri fundamentálne odlišné vzory agregáčného správania, ktoré boli zdieľané v rámci dvojice druhov zo spoločného kladu. Agregáčné správanie švábov je teda komplexný problém a jeho zjednodušenie na agregujúce a neagregujúce druhy vedie ku strate pomerne veľkej časti informácií.
- 2) Stanovili sme medzidruhovú agregáciu a preferenciu druhu *Eublaberus posticus* ku piatim druhom švábov a ku dvom nešvábim druhom (saranča *Locusta migratoria* a strašilka *Sungaya inexpectata*). Navrhli sme tri hypotézy, ktoré môžu vysvetľovať rozhodnutie v medzidruhovom agregáčnom správaní na podklade znalostí vnútrodruhového agregáčného správania. Na základe diskusie s našimi výsledkami predpokladáme, že výsledné správanie samíc je dané informáciou, ktorú nesie agregáčny signál uväzneného stimulu bez ohľadu na testovaný druh. U samcov predpokladáme, že tento signál je vo vnútrodruhovej agregácii v konflikte so sexuálnym signálom.
- 3) Zaznamenali sme minimálnu schopnosť rozpoznávať a preferovať pri výbere medzi konspecifikom a heterospecifikom. Agregáčny signál je pomerne univerzálny v rámci čeľade Blaberidae. To znamená, že dôležité je agregovať aj za cenu toho, že to bude niekto cudzí. Takéto správanie môže byť selektované v dôsledku antipredačnej výhody gregarizmu.

8 Literatúra

- Ame JM, Rivault C & Deneubourg JL (2004) Cockroach aggregation based on strain odour recognition. *Animal Behaviour* 68: 793-801.
- Appel AG & Rust MK (1986) Time activity budgets and spatial distribution patterns of the smokybrown cockroach *Periplaneta fuliginosa* (Dictyoptera Blattidae). *Annals of the Entomological Society of America* 79: 104-108.
- Appel AG & Smith LMI (1996) Harborage preference of American and Smokybrown cockroaches (Dyctioptera: Blattidae) for common landscape materials. *Environmental Entomology* 1996: 817 - 823.
- Bell WJ, Gorton RE, Tourtellot MK & Breed MD (1979) Comparison of Male Agonistic Behavior in five Species of Cockroaches. *Insectes Sociaux* 26: 252-263.
- Bell WJ, Parsons C & Martinko EA (1972) Cockroach aggregation pheromones: Analysis of aggregation tendency and species specificity (Orthoptera: Blattidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 45: 414 - 421.
- Bell WJ, Robinson S, Tourtellot MK & Breed MD (1978) Ethometric Analysis of Agonistic Behavior and Social Hierarchies in Cockroach, *Eublaberus-Posticus*. *Zeitschrift Fur Tierpsychologie-Journal of Comparative Ethology* 48: 203-218.
- Bell WJ, Roth LM & Nalepa CA (2007) *Cockroaches: ecology, behavior and natural history*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Berthold R & Wilson BR (1967) Resting Behavior of German Cockroach *Blattella Germanica*. *Annals of the Entomological Society of America* 60: 347-&.
- Boyer S & Rivault C (2004) Interspecific competition among urban cockroach species. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 113: 15-23.
- Breed MD, Meaney C, Deuth D & Bell WJ (1981) Agonistic Interactions of 2 Cockroach Species, *Gromphadorhina-Portentosa* and *Supella-Longipalpa* (Orthoptera (Dictyoptera), Blaberidae, Blattellidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 54: 197-208.
- Brossut R (1979) Gregarism in cockroaches and in *Eublaberus* in particular: Chemical Ecology: Odour Communication in Animals (ed. by FJ Ritter) Elsevier / North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, pp. 237 - 246.
- Brossut R & Sreng L (1985) L'univers chimique des Blattes. *Bulletin de La Société Entomologique de France* 90: 1266 - 1279.

- Carlson DA & Brenner RJ (1988) Hydrocarbon-Based Discrimination of 3 North-American *Blattella* Cockroach Species (Orthoptera, Blattellidae) Using Gas-Chromatography. *Annals of the Entomological Society of America* 81: 711-723.
- Clark DC (1998) Male mating success in the presence of a conspecific opponent in a Madagascar hissing cockroach, *Gromphadorhina portentosa* (Dictyoptera : Blaberidae). *Ethology* 104: 877-888.
- Clark DC, DeBano SJ & Moore AJ (1997) The influence of environmental quality on sexual selection in *Nauphoeta cinerea* (Dictyoptera:Blaberidae). *Behavioral Ecology* 8: 46-53.
- Clark DC & Moore AJ (1994) Social Interactions and Aggression among Male Madagascar Hissing Cockroaches (*Gromphadorhina-Portentosa*) in Groups (Dictyoptera, Blaberidae). *Journal of Insect Behavior* 7: 199-215.
- Clark DC & Moore AJ (1995) Variation and Repeatability of Male Agonistic Hiss Characteristics and Their Relationship to Social Rank in *Gromphadorhina-Portentosa*. *Animal Behaviour* 50: 719-729.
- Conle OV, Hennemann FH & Aaron TD (2009) Survey of the color forms of the southern twostriped walkingstick (Phasmatodea: Areolatae: Pseudophasmatidae: Pseudophasmatinae: Anisomorphini), with notes on its range, habitats and behaviors. *Annals of the Entomological Society of America* 102: 210 - 232.
- Conle OV, Hennemann FH & Perez-Gelabert DE (2008) Studies on neotropical Phasmatodea II: Revision of the genus *Malacomorpha* Rehn, 1906, with the descriptions of seven new species (Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Pseudophasmatinae). *Zootaxa* 1748: 1 - 64.
- Crawford CS & Cloudsley - Thompson JL (1971) Concealment behaviour of nymphs of *Blaberus giganteus* L. (Dictyoptera: Blattaria) in relation to their ecology. *Revista de Biologia Tropical* 18: 53 - 61.
- Dambach M & Goehlen B (1999) Aggregation density and longevity correlate with humidity in first-instar nymphs of the cockroach (*Blattella germanica* L., Dictyoptera). *Journal of Insect Physiology* 45: 423-429.
- Eickwort GC (1981) *Presocial Insects: Social Insects*, vol. 2 (ed. Academic Press, New York, pp. 199-280.
- Ellis PE (1953) Social aggregation and Gregarious behaviour in hoppers of *Locusta migratoria migratorioides* (R. & F.). BRILL.
- Everaerts C, Farine JP & Brossut R (1997) Changes of species specific cuticular hydrocarbon profiles in the cockroaches *Nauphoeta cinerea* and *Leucophaea*

- maderae* reared in heterospecific groups. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 85: 145 - 150.
- Ewing LS (1967) Fighting and Death from Stress in a Cockroach. *Science* 155: 1035-&.
- Ewing LS (1972) Hierarchy and Its Relation to Territory in Cockroach *Nauphoeta-Cinerea*. *Behaviour* 42: 152-&.
- Ewing LS (1973) Territoriality and Influence of Females on Spacing of Males in Cockroach, *Nauphoeta-Cinerea*. *Behaviour* 45: 282-303.
- Farine JP, Semon E, Everaerts C, Abed D, Grandcolas P & Brossut R (2002) Defensive secretion of *Therea petiveriana*: Chemical identification and evidence of an alarm function. *Journal of Chemical Ecology* 28: 1629-1640.
- Gade B & Parker ED (1997) The effect of life cycle stage and genotype on desiccation tolerance in the colonizing parthenogenetic cockroach *Pycnoscelus surinamensis* and its sexual ancestor *P-indicus*. *Journal of Evolutionary Biology* 10: 479-493.
- Gorton RE, Fulmer J & Bell WJ (1979) Spacing patterns and Dominance in the Cockroach, *Eublabeus posticus* (Dictyoptera: Blaberidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 52: 334 - 343.
- Gorton RE & Gerhardt KM (1979) Comparative Ontogeny of Social Interactions in 2 Species of Cockroach. *Behaviour* 70: 172-184.
- Grandcolas P (1993a) Habitats of Solitary and Gregarious Species in the Neotropical Zetoborinae (Insecta, Blattaria). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 28: 179-190.
- Grandcolas P (1993b) The Origin of Biological Diversity in a Tropical Cockroach Lineage - a Phylogenetic Analysis of Habitat Choice and Biome Occupancy. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 14: 259-270.
- Grandcolas P (1995) The appearance of xylophagy in cockroaches: Two case studies with reference to phylogeny. *Journal of Orthoptera Research* 4: 177-184.
- Grandcolas P (1997) Is presocial behaviour evolutionarily reversible in cockroaches? *Ethology Ecology & Evolution* 9: 69-76.
- Grandcolas P (1998a) Domestic and non-domestic cockroaches: facts versus received ideas. *Revue Francaise D Allergologie Et D Immunologie Clinique* 38: 833-838.
- Grandcolas P (1998b) The evolutionary interplay of social behavior, resource use and anti-predator behavior in Zetoborinae plus Blaberinae plus Gyninae plus

Diplopterinae cockroaches: A phylogenetic analysis. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 14: 117-127.

- Grandcolas P (1999) Systematics, endosymbiosis, and biogeography of *Cryptocercus clevelandi* and *C-punctulatus* (Blattaria : Polyphagidae) from North America: a phylogenetic perspective. *Annals of the Entomological Society of America* 92: 285-291.
- Grandcolas P & D'Haese C (2001) The phylogeny of cockroach families: Is the current molecular hypothesis robust? *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 17: 48-55.
- Guerra PA & Mason AC (2005) Information on resource quality mediates aggression between male Madagascar hissing cockroaches, *Gromphadorhina portentosa* (Dictyoptera : Blaberidae). *Ethology* 111: 626-637.
- Halloy J, Sempo G, Caprari G, Rivault C, Asadpour M, Tache F, Said I, Durier V, Canonge S, Ame JM, Detrain C, Correll N, Martinoli A, Mondada F, Siegwart R & Deneubourg JL (2007) Social integration of robots into groups of cockroaches to control self-organized choices. *Science* 318: 1155-1158.
- Hamner WM & Parrish JK (1997) Is the sum of the parts equal to whole: The conflict between individuality and group membership.: Animal groups in three dimensions. (ed. by JK Parrish & WM Hamner) Cambridge University Press, Cambridge, pp. 165 - 173.
- Holbrook GL & Schal C (1998) Social influences on nymphal development in the cockroach, *Diploptera punctata*. *Physiological Entomology* 23: 121-130.
- Honan P (2008) Notes on the biology, captive management and conservation status of the Lord Howe Island Stick Insect (*Dryococelus australis*) (Phasmatodea). *Journal of Insect Conservation* 12: 399 - 413.
- Inward D, Beccaloni G & Eggleton P (2007) Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biology Letters* 3: 331-335.
- Ishii S & Kuwahara Y (1967) An aggregation pheromone of the German cockroach *Blattella germanica* L. (Orthoptera: Blattellidae). *Applied Entomology and Zoology* 2: 203 - 217.
- Jeanson R & Deneubourg JL (2007) Conspecific attraction and shelter selection in gregarious insects. *American Naturalist* 170: 47-58.
- Jeanson R, Rivault C, Deneubourg JL, Blanco S, Fournier R, Jost C & Theraulaz G (2005) Self-organized aggregation in cockroaches. *Animal Behaviour* 69: 169-180.

- Kambhampati S (1995) A phylogeny of cockroaches and related insects based on DNA sequence of mitochondrial ribosomal RNA genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 92: 2017 - 2020.
- Kjer KM, Carle FL, Litman J & Ware J (2006) A molecular phylogeny of Hexapoda. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 64: 35-44.
- Klass KD, Nalepa C & Lo N (2008) Wood-feeding cockroaches as models for termite evolution (Insecta : Dictyoptera): *Cryptocercus* vs. *Parasphaeria boleiriana*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 809-817.
- Kopanic RJ, Holbrook GL, Sevala V & Schal C (2001) An adaptive benefit of facultative coprophagy in the German cockroach *Blattella germanica*. *Ecological Entomology* 26: 154-162.
- Legendre F, Pellens R & Grandcolas P (2008) A comparison of behavioral interactions in solitary and presocial Zetoborinae cockroaches (Blattaria, Blaberidae). *Journal of Insect Behavior* 21: 351-365.
- Leoncini I & Rivault C (2005) Could species segregation be a consequence of aggregation processes? Example of *Periplaneta americana* (L.) and *P-fuliginosa* (Serville). *Ethology* 111: 527-540.
- Lihoreau M & Rivault C (2008) Tactile stimuli trigger group effects in cockroach aggregations. *Animal Behaviour* 75: 1965-1972.
- Lihoreau M & Rivault C (2009) Kin recognition via cuticular hydrocarbons shapes cockroach social life. *Behavioral Ecology* 20: 46-53. doi:10.1093/beheco/arn113.
- Lipton GR & Sutherland DJ (1970) Activity rhythms in American cockroach, *Periplaneta americana*. *Journal of Insect Physiology* 16: 1556 - 1566.
- Maekawa K, Matsumoto T & Nalepa CA (2008) Social biology of the wood-feeding cockroach genus *Salganea* (Dictyoptera, Blaberidae, Panesthiinae): did ovoviviparity prevent the evolution of eusociality in the lineage? *Insectes Sociaux* 55: 107-114.
- Melton RH (1995) Differential Adaptation to Water-Deprivation in First-Instar Nymphs of the German-Cockroach (*Blattella-Germanica*) and the Brown-Banded Cockroach (*Supella-Longipalpa*). *Entomologia Experimentalis et Applicata* 77: 61-68.
- Montrose VT, Harris WE & Moore PJ (2004) Sexual conflict and cooperation under naturally occurring male enforced monogamy. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 443-452.

- Moore AJ (1997) The evolution of social signal: Morphological, functional, and genetic integration of the sex pheromone in *Nauphoeta cinerea*. *Evolution* 51: 1920-1928.
- Moore AJ, Gowaty PA & Moore PJ (2003) Females avoid manipulative males and live longer. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 523-530.
- Moore AJ, Gowaty PA, Wallin WG & Moore PJ (2001) Sexual conflict and the evolution of female mate choice and male social dominance. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268: 517-523.
- Moore AJ & Moore PJ (1999) Balancing sexual selection through opposing mate choice and male competition. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 266: 711-716.
- Moore AJ, Reagan NL & Haynes KF (1995) Conditional Signaling Strategies - Effects of Ontogeny, Social Experience and Social-Status on the Pheromonal Signal of Male Cockroaches. *Animal Behaviour* 50: 191-202.
- Moore PJ & Moore AJ (2001) Reproductive aging and mating: The ticking of the biological clock in female cockroaches. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98: 9171-9176.
- Moore PJ & Moore AJ (2003) Developmental flexibility and the effect of social environment on fertility and fecundity in parthenogenetic reproduction. *Evolution & Development* 5: 163-168.
- Nalepa CA (1990) Early Development of Nymphs and Establishment of Hindgut Symbiosis in *Cryptocercus-Punctulatus* (Dictyoptera, Cryptocercidae). *Annals of the Entomological Society of America* 83: 786-789.
- Nalepa CA (2003) Evolution in the genus *Cryptocercus* (Dictyoptera : Cryptocercidae): no evidence of differential adaptation to hosts or elevation. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 223-233.
- Nalepa CA & Bell WJ (1997) Postovulation parental investment and parental care in cockroaches: The evolution of social behaviour of insects and arachnids (ed. by JC Choe & BJ Crespi) Cambridge University Press, pp. 26-51.
- Nalepa CA, Maekawa K, Shimada K, Saito Y, Arellano C & Matsumoto T (2008) Altricial Development in Subsocial Wood-Feeding Cockroaches. *Zoological Science* 25: 1190-1198.
- Niklasson H & Parker ED (1994) Fitness Variation in an Invading Parthenogenetic Cockroach. *Oikos* 71: 47-54.

- Park YC, Grandcolas P & Choe JC (2002) Colony composition, social behavior and some ecological characteristics of the Korean wood-feeding cockroach (*Cryptocercus kyebangensis*). *Zoological Science* 19: 1133-1139.
- Park YC & Choe JC (2003a) Effects of parental care on offspring growth in the Korean wood-feeding cockroach, *Cryptocercus kyebangensis*. *Journal of Ethology* 21: 71-77.
- Park YC & Choe JC (2003b) Territorial behavior of the Korean wood-feeding cockroach, *Cryptocercus kyebangensis*. *Journal of Ethology* 21: 79-85.
- Parrish JK, Hamner WM & Prewitt CT (1997) From individuals to aggregations: Unifying properties, global framework, and the holy grail of congregation.: Animal groups in three dimensions. (ed. by JK Parrish & WM Hamner) Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1 - 14.
- Pellens R, Grandcolas P & da Silva-Neto ID (2002) A new and independently evolved case of xylophagy and the presence of intestinal flagellates in the cockroach *Parasphaeria boleiriana* (Dictyoptera, Blaberidae, Zetoborinae) from the remnants of the Brazilian Atlantic forest. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 80: 350-359.
- Pellens R, Legendre F & Grandcolas P (2007) Phylogenetic analysis of social behavior evolution in [Zetoborinae plus Blaberinae plus Gyninae plus Diplopterinae] cockroaches: an update with the study of endemic radiations from the Atlantic forest. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 42: 25-31.
- Perry J & Nalepa CA (2003) A new mode of parental care in cockroaches. *Insectes Sociaux* 50: 245-247.
- Persoons CJ & Ritter FJ (1979) Pheromones of Cockroaches: Chemical Ecology: Odour Communication in Animals (ed. by FJ Ritter) Elsevier / North Holland Biomedical Press.
- Rivault C & Cloarec A (1998) Cockroach aggregation: discrimination between strain odours in *Blattella germanica*. *Animal Behaviour* 55: 177-184.
- Rivault C & Cloarec A (1999) Aggregation and discrimination between strains in *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera : Blattellidae). *Annales De La Societe Entomologique De France* 35: 169-174.
- Rivault C, Cloarec A & Sreng L (1998) Cuticular extracts inducing aggregation in the German cockroach, *Blattella germanica* (L.). *Journal of Insect Physiology* 44: 909-918.

- Rivault C, Cloarec A & Sreng L (2002) Are differences in hydrocarbon profiles able to mediate strain recognition in German cockroaches (Dictyoptera : Blattellidae)? *European Journal of Entomology* 99: 437-444.
- Romey WL (1997) Inside or outside? Testing evolutionary predictions of positional effects.: Animal groups in three dimensions. (ed. by JK Parrish & WM Hamner) Cambridge University Press, Cambridge, pp. 174 - 193.
- Roth LM (2003) Systematics and phylogeny of cockroaches (Dictyoptera : Blattaria). *Oriental Insects* 37: 1-186.
- Roth LM & Cohen S (1973) Aggregation in Blattaria. *Annals of the Entomological Society of America* 66: 1315-1323.
- Roth LM & Dateo GP (1966) A Sex Pheromone Produced by Males of Cockroach *Nauphoeta cinerea*. *Journal of Insect Physiology* 12: 255-&.
- Roth LM & Willis ER (1960) The biotic associations of cockroaches. Smithsonian Institution, Washington.
- Roux E, Sreng L, Provost E, Roux M & Clement JL (2002) Cuticular hydrocarbon profiles of dominant versus subordinate male *Nauphoeta cinerea* cockroaches. *Journal of Chemical Ecology* 28: 1221-1235.
- Rust MK & Appel AG (1985) Intra- and interspecific aggregation in some nymphal Blattellid cockroaches (Dictyoptera: Blattellidae). *Annals of the Entomological Society of America* 78: 107 - 110.
- Said I, Costagliola G, Leoncini I & Rivault C (2005) Cuticular hydrocarbon profiles and aggregation in four *Periplaneta* species (Insecta : Dictyoptera). *Journal of Insect Physiology* 51: 995-1003.
- Sakuma M & Fukami H (1990) The Aggregation Pheromone of the German-Cockroach, *Blattella-Germanica* (L) (Dictyoptera, Blattellidae) - Isolation and Identification of the Attractant Components of the Pheromone. *Applied Entomology and Zoology* 25: 355-368.
- Shi WP & Njagi PGN (2004) Disruption of aggregation behaviour of oriental migratory locusts (*Locusta migratoria manilensis*) infected with *Nosema locustae*. *JEN* 128: 414 - 418.
- Schal C (1982) Intraspecific vertical stratification as a mate-finding mechanism in tropical cockroaches. *Science* 215: 1405 - 1407.
- Schal C & Bell WJ (1986) Vertical community structure and resource utilization in neotropical forest cockroaches. *Ecological Entomology* 11: 411-423.

- Schal C, Gautier J-Y & Bell WJ (1984) Behavioural ecology of cockroaches. *Biological Reviews*: 411-423.
- Stejskal V (1997) Distribution of faeces of the German cockroach, *Blattella germanica*, in a new refuge. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 84: 201-205.
- Stejskal V (2000) *Agregační chování a časoprostorová disperze synantropních švábů (Blattodea): mechanizmy a praktické implikace*, Vol. PhD. thesis: Department of Zoology (ed. Charles University, Prague).
- Stejskal V, Lukáš J & Aulický R (2004) Temperature - dependent development and mortality of Australian cockroach *Periplaneta australasiae* (Fabricius) (Blattodea: Blattidae). *Plant Protect. Sci.* 40: 11 - 15.
- Stejskal V & Verner PH (1996) Long-term changes of cockroach infestations in Czech and Slovak food-processing plants. *Medical and Veterinary Entomology* 10: 103-104.
- Tallamy DW & Wood TK (1986) Convergence patterns in subsocial insects. *Annual Review of Entomology* 31: 369-390.
- Team RDC (2008) *R: A language and Environment for Statistical Computing*: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Terry MD & Whiting MF (2005) Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. *Cladistics* 21: 240-257.
- Van Baaren J & Deleporte P (2001) Comparison of gregariousness in larvae and adults of four species of Zetoborinae cockroaches. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 99: 113-119.
- Van Baaren J, Deleporte P & Grandcolas P (2002a) Cockroaches in French Guiana Icteridae birds nests. *Amazoniana-Limnologia Et Oecologia Regionalis Systemae Fluminis Amazonas* 17: 243-248.
- Van Baaren J, Deleporte P, Grandcolas P, Biquand V & Pierre JS (2002b) Measurement for solitariness and gregarism: Analysing spacing, attraction and interactions in four species of Zetoborinae (Blattaria). *Ethology* 108: 697-712.
- Van Baaren J, Deleporte P, Vimard A, Biquand V & Pierre JS (2007) Weakly aggressive behaviour towards nymphs in the cockroach *Schultesia nitor* (Blattaria : Zetoborinae). *Aggressive Behavior* 33: 498-507.
- Van Baaren J, Eckstein E, Deleporte P, Biquand V, Le Rouzo T & Pierre JS (2003) Social interactions during development in the ovoviviparous cockroach *Schultesia lampyridiformis*. *Behaviour* 140: 721-737.

- Vidlička Ľ (2001) Blattaria - Šváby, Mantodea - Modlivky (Insecta: Orthopteroidea). VEDA, vydavateľstvo Slovenskej akadémie vied, Bratislava.
- Wendelken PW & Barth RH (1987) The Evolution of Courtship Phenomena in Neotropical Cockroaches of the Genus *Blaberus* and Related Genera.: Advances in Ethology - Supplement 27 to Ethology, formerly Zeitschrift für Tierpsychologie (ed. by GM Burghardt, W Pflumm & W Wickler) Paul Parey Scientific Publishers, Berlin and Hamburg.
- Wileyto EP, Boush GM & Gawin LM (1984) Function of Cockroach (Orthoptera, Blattidae) Aggregation Behavior. Environmental Entomology 13: 1557-1560.
- Willis ER (1966) Biology and behaviour of *Panchlora irrotata*, a cockroach adventive on bananas (Blattaria: Blaberidae). Annals of the Entomological Society of America 59: 514 - 516.
- Willis ER, Riser GR & Roth LM (1958) Observations on reproduction and development in cockroaches. Annals of the Entomological Society of America 51: 53 - 69.
- Wytenbach R & Eisner T (2001) Defense mechanisms of arthropods. Use of defensive glands during mating in a cockroach (*Diploptera punctata*). Chemoecology 11: 25-28.

Appendix

Nasledujúci rukopis ako celok vyslovene nie je súčasťou vlastnej diplomovej práce. Pretože však na túto prácu tematicky i vecne nadväzuje, je zaradený do prílohy a to výhradne pre dokreslenie širších výsledkov diplomového projektu a súvisiacej publikačnej činnosti autorky.

(manuscript for submission to *Entomologia Experimentalis et Applicata*)

**Patterns of aggregation behaviour in six species of cockroaches
(Blattaria: Blaberidae): comparing two experimental approaches**

Varadínová Z.^{1,2}, Stejskal V.², Frynta D.^{1*}

¹) Department of Zoology, Faculty of Science, Charles University in Prague, Viničná 7,
CZ-128 44 Praha 2, Czech Republic; e-mail frynta@centrum.cz

²) Crop Research Institute, Drnovská 507, 161 06, Prague 6, Czech Republic

Running title: Aggregation behaviour of cockroaches

Abstract

Cockroaches are considered as universally gregarious insects. In this work we tested hypothesis that even related species and sexes may exhibit different aggregation patterns. We compared aggregation behaviour in six cockroach species belonging to three groups: *Eublaberus*, *Blaberus* and *Gromphadorhina-Princisia*. For comparison binary choice and free aggregation arena tests were used.

The results revealed that blaberid clades clearly differed in their aggregation patterns.

(1) Females of *Eublaberus* species aggregated while only a low aggregation tendency was recorded in conspecific males. (2) Both sexes of *Blaberus* species aggregated, especially when tested in the arena. (3) The Madagascar hissing cockroaches of the *Gromphadorhina-Princisia* clade are not gregarious: the aggregation tendency was entirely absent in males of both species and females of *P.vanwaerebeki*, and it was only weak in females *G.portentosa*. The observed patterns of aggregation are compared with previous reports concerning social behaviour of blaberid species.

Keywords: aggregation index, aggression, behavioral ecology, binary choice tests, evolution, gregariousness, Blaberinae, Oxyhaloinae

Introduction

Behaviour resulting in non-random spatial distribution and formation of groups is referred as aggregation behaviour (Eickwort, 1981). Such behaviour has been reported in various taxa of animals. Nevertheless, cockroaches (Blattaria) are considered to be nearly universally gregarious insect order (Bell et al., 2007; Roth & Cohen, 1973; Roth & Willis, 1960). Moreover, aggregation behaviour of cockroaches regularly involves a tendency to actively seek the proximity of other conspecifics (i.e., congregation according to Parrish et al., 1997).

Earlier authors were searching for aggregation pheromone putatively deposited in faeces and responsible for aggregation behaviour of cockroaches (Bell et al., 1972; Ishii & Kuwahara, 1967; Persoons & Ritter, 1979; Sakuma & Fukami, 1990; Stejskal, 1997). Later on, the researchers focused on more variable semiochemical substances as cuticular hydrocarbons (Ame et al., 2004; Rivault & Cloarec, 1998; Rivault et al., 1998; 2002; Roux et al., 2002; Said et al., 2005). Current research emphasises the complex nature of the aggregation stimuli. It was unequivocally demonstrated that individual behaviour can modulate collective decision-making (Halloy et al., 2007) and tactile stimuli itself is sufficient to cause group effect of German cockroaches (Lihoreau & Rivault, 2008). This makes experimental designs in which live cockroaches instead of chemical substances are used as stimuli more relevant to natural situation.

Most research effort has been devoted to the behaviour of German and American cockroaches and other domiciliary species (Dambach & Goehlen, 1999; Jeanson & Deneubourg, 2007; Leoncini & Rivault, 2005; Rust & Appel, 1985; Said et al., 2005; Stejskal & Verner, 1996). It was clearly demonstrated that these species aggregate almost universally (Bell et al., 1972). Less attention was paid to tropical species

representing major part of species richness of this group. The distribution of gregariousness and solitariness across four subfamilies of the family Blaberidae (Grandcolas, 1997; 1998b; Pellens et al., 2007) lead to the conclusion that gregariousness is the ancestral character state in this group. Nevertheless, comparative data available in four species of the subfamily Zetoborinae (Blaberidae) indicated that patterns of aggregation may differ between species and/or their instars (Van Baaren & Deleporte, 2001). For example, all instars of *Phortioeca nimbata* form aggregations, while this behaviour was partially (*Lanxoblatta emarginata*) or even fully (*Schultesia lampyridiformis*) restricted to adults. However, some species as *Thanatophyllum akinetum* are even solitary (Van Baaren & Deleporte, 2001; Van Baaren et al., 2002b; Van Baaren et al., 2007; Van Baaren et al., 2003). Clearly, there is a controversy between universality of gregariousness in cockroaches and observed variability of aggregation behaviour on detailed taxonomic scale.

In this paper, we hypothesised that aggregation patterns differ considerably within a set of common laboratory blaberid species and phylogenetic relatedness is a good predictor of shared aggregation patterns. In contrast to most previous studies we tested adult males and females instead of nymphs and employed two distinct approaches for testing aggregation behaviour. Traditionally, clumped distribution of cockroaches allowed moving freely within an experimental arena is used as evidence for aggregation behaviour. In this free interaction arena test, the experimental animals are kept in a group and thus behaviour of these individuals is mutually dependent (e.g. Jeanson & Deneubourg, 2007; Rivault & Cloarec, 1999; Rust & Appel, 1985). In our alternative design, imprisoned cockroach serves as stimulus and tested subject is allowed to choose to move to its proximity or not. This binary choice test design permits to partially

reduce the group response to individual decision making. However, it more deviates from natural conditions.

Our particular aims were (1) to describe and compare aggregation patterns in adult male and female cockroaches belonging to six blaberid species; (2) to compare the results of the binary choice tests and free interaction arena tests; (3) to assess and discuss the effects of phylogenetic relatedness, species and sex on observed aggregation patterns.

Material and methods

Breeding and experimental conditions

Adult males and females belonging to six species of blaberid cockroaches (*Eublaberus posticus*, *Eublaberus distanti*, *Blaberus discoidalis*, *Blaberus craniifer*, *Gromphadorhina portentosa*, *Princisia vanwaerebeki*) were the experimental subjects.

The colonies come from the laboratory strains held in the Crop Research Institute in Prague. They were kept in glass cages (60 x 30 x 25 cm) at 27 ± 1 °C. Water and mixture of commercial cat pellets and oat flakes (1:2) were provided ad libitum. Cardboards were provided as shelters and mulching bark as a digging substrate.

Each experimental individual was marked by an oil based opaque permanent marker to prevent multiple usages. Because the dark period is the time of peak activity of cockroaches (Appel & Rust, 1986), the each experimental trial has started shortly before the end of light period and the animals were allowed to explore, make decisions and aggregate throughout the night. At the beginning of the next light period, i.e., after approximately 12 hours from the beginning of the trial, the position of each tested individual was recorded and photographed. Cockroaches were deprived of food and water during the trial.

Binary choice test

In binary choice test (Figure 1 A and B), two circular shelters (d = 90 mm) were placed into an empty Perspex box (260 × 145 mm). Each shelter was compound of lower and upper part. The lower part was freely accessible to tested cockroach through the lateral entrance opening (35 mm). The upper part of the shelter enabled to imprison the stimulus individual. The lower and upper parts of the shelter were separated by the

opening ($d = 50$ mm) covered with a plastic grid (2×2 mm). This arrangement allow free acoustic, chemical and partially also tactile communication between the imprisoned and tested individuals

At the beginning of the experiment, stimulus individual of the same species and sex was imprisoned in a randomly selected shelter of the dyad. The tested individual was placed at the center of the box and left undisturbed until the end of the trial. In the morning, the preferred shelter was recorded. Presence of the tested cockroach inside or in a clear body and/or antennae contact with the shelter was used as a criterion of preference. This criterion was reached in all the trials and thus no cases were excluded. Aggregation intensity in binary choice test was expressed as a percentage of individuals preferred to aggregate with imprisoned stimulus cockroaches.

Free interaction arena test

Large plastic circle containers, 450 mm in diameter, were adopted as experimental arenas. The bottom of the arena was covered by a filter paper subdivided into four equal sections (= sectors) (Figure 1 C). A small shaded circular shelter ($d = 90$ mm) was placed in every sector equidistantly to each other and the centre of the arena. Each shelter had capacity to host four cockroaches

Four individuals, all belonging to the same species and sex were placed simultaneously into the arena. During the experiment tested cockroaches were allowed to move freely, communicate to one another and enter any of the shelters.. At the end of the trial cockroaches present in each sector were counted.

Statistical analyses

Aggregation intensity in binary choice test was plotted as a percentage of individuals preferred to aggregate with imprisoned stimulus cockroaches. In arena tests standard deviation (SD) of the mean number of cockroaches per sector in a particular trial was used as a simple aggregation index. Aggregation was considered significant if the lower limit of 95% confidence interval of this index exceeded 1 (the value corresponding to equality between mean and variance).

Generalized linear models (GLM) analyses were performed to detect effect of the species, sex and interaction in both types of experiments. If there was no interaction we created new simplified model. The simplified model was compared (Chi – square test) to the previous model to see if the change in residual deviance was significant. Probabilities of separated groups were resolved by binomial test. All the calculations were performed with R 2.8.0 (R Developmental Core Team, 2008).

Results

Results of the binary choice tests were expressed as the percentage of tested individuals that chose the dish with conspecific (Table 1, Figure 2). We recorded the highest tendency to aggregate in females of both *Eublaberus* species: 79.3 % in *E.posticus* and 78.7 % of *E.distanti*. Corresponding values in both sexes of *Blaberus* species (*B.discoidalis*: 68.3 % in males and 64.5 % in females; *B.craniifer*: 63.5 % in males and 66.1 % in females) and females of *Gromphadorhina portentosa* (65.2 %) were also considerable. In contrast, values recorded for males of *E.posticus* (57.5 %), *E.distanti* (60.3 %), *G.portentosa* (55.6 %), *P.vanwaerebeki* (44.2 %) and also females of the last mentioned species (55.0 %) were close to 50 % level expected by chance (Table 1, Figure 2).

GLM performed on this data has revealed significant effects of species (Dev. = 22.8, $P = 0.0004$) and sex (Dev. = 11.1, $P = 0.0008$), but not their interaction (Dev. = 7.6, $P = 0.18$) on the results of the binary choice tests. Aggregation was significant in all combinations of species and sex except males of both *Eublaberus* species, males of *Gromphadorhina* and both sexes of *Princisia* (Table 1, Model I).

Next we joined species belonging to a single clade (*Eublaberus*, *Blaberus* and *Gromphadorhina-Princisia*). This change has not significantly affected the residual deviance of the model ($P = 0.63$). The resulting model revealed significant effect of clade (Dev. = 18.6, $P < 0.0001$), sex (Dev. = 11.34, $P = 0.0008$) and in contrast to the previous model also the interaction between clade and sex (Dev. = 7.2, $P = 0.03$). The model showed that: (1) *Eublaberus* females aggregate strongly, while males of this genus exhibit only weak, but still significant aggregation behaviour; (2) both sexes of *Blaberus* aggregate regularly and obviously do not differ one from another in this respect; (3) only females of *Gromphadorhina-Princisia* clade exhibited a slight

tendency to aggregate, while no such tendency was recorded in the case of males (Table 1, Model II.).

Arena experiments showed, the females of all combination of species and sexes except the males of *E.distanti* and *G.portentosa* and both sexes of *P.vanwaerebeki* were significantly aggregated (i.e., lower 95% CI of S.D. > 1, Table 2, Figure 3). This aggregation was especially apparent in females of all *Eublaberus* and *Blaberus* species as well as in males of *E.posticus* and *B.craniifer*. The effects of species ($F_{5,292} = 12.0$, $P < 0.0001$), sex ($F_{1,292} = 38.1$, $P < 0.0001$) and their interactions ($F_{5,292} = 5.6$, $P < 0.0001$) significantly affected the aggregation index.

The results of the binary choice tests and the arena test agreed in the species not exhibiting significant aggregation, except the case of males *E.posticus* that apparently aggregated in the arena, but exhibited no preference in the binary choice tests. Nevertheless, the positive correlation between the results of testing in the arena and the binary choice designs was significant ($P = 0.0460$), but explained only 34.2 % of variance (Figure 4). Most apparent disagreement concerned females of the genus *Blaberus*. They were the best aggregating groups in the arena, but exhibited only a medium tendency to aggregate in the binary choice tests.

Discussion

Our results strongly support the view that the patterns of blaberid aggregation behaviour differ between species. Moreover, the distribution of these patterns exhibits a clear phylogenetic dependence: closely related species obviously shared their aggregation behaviour: (1) Females of *Eublaberus* species aggregate while only a slight and less consistent tendency to this behaviour was recorded in conspecific males. (2) Both sexes of *Blaberus* species aggregate, especially when tested in the arena. (3) The Madagascar hissing cockroaches of the *Gromphadorhina-Princisia* clade are not gregarious, the aggregation tendency was entirely absent in males of both species and females of *P.vanwaerebeki*, and it was only weak in females *G.portentosa*.

In our experiments, sexual differences in aggregation behaviour were most apparent in the case of both *Eublaberus* species. These differences can be explained by intrasexual aggression and territorial behaviour. Males, but not females of *Eublaberus posticus* were previously reported as highly aggressive and territorial (Bell et al., 1978; Gorton et al., 1979). Aggressiveness, dominance and subordinate relationship between the males of *Blaberus* species in laboratory and natural conditions were described by Gautier (reviewed in Schal et al., 1984) and later confirmed by other authors (Bell et al., 1979; Wendelken & Barth, 1987). But there is a big contrast between *Eublaberus* and *Blaberus* species. While the aggressive *Eublaberus* males performed just a slight aggregation preference, aggressive *Blaberus* males were regularly aggregated and didn't deviate from females in this behaviour.

Ritualized territorial combat and formation of dominance hierarchies are well documented in males of *G.portentosa* (Breed et al., 1981; Clark, 1998; Clark & Moore, 1994; 1995; Guerra & Mason, 2005) and can be reasonably expected also in males of other Madagascar hissing cockroaches. The absence of aggregation tendency found in

males of both *G.portentosa* and *P.vanwaerebeki* is thus not much surprising.

Nevertheless, no attention has been previously paid to females of this cockroach clade and thus our results provide just a first insight to their aggregation patterns.

There was a qualitative agreement between the results of binary and arena tests, however, males of *E.posticus* aggregated in arena only. Moreover, females of *Blaberus* species were the most aggregated groups in arenas, while less regularly in the binary tests. These partial disagreements may be attributed to disparity in interaction number between binary and arena tests. In the latter design, all experimental cockroaches are allowed to move freely and interact frequently. This considerably elevates probability to stop movement and form a temporal aggregation (cf. Jeanson et al., 2005). In contrast, the binary choice tests record just individual responses of free moving experimental animal, while the role of the stimulus animal is restricted by imprisoning. This dramatically reduces the interaction number and makes these tests fundamentally more conservative. Reduced sensitivity is, however, balanced by easier interpretability of the results in terms of individual behaviour and by a clear separation of acts performed by stimulus and responding subjects.

Acknowledgements

This work was funded by NAZV project (QH91146) from the Ministry of Agriculture, Czech Republic. We are grateful to Ján Lukáš for assistance with statistics.

References

- Ame JM, Rivault C & Deneubourg JL (2004) Cockroach aggregation based on strain odour recognition. *Animal Behaviour* 68: 793-801.
- Appel AG & Rust MK (1986) Time activity budgets and spatial distribution patterns of the smokybrown cockroach *Periplaneta fuliginosa* (Dictyoptera Blattidae). *Annals of the Entomological Society of America* 79: 104-108.
- Bell WJ, Gorton RE, Tourtellot MK & Breed MD (1979) Comparison of Male Agonistic Behavior in five Species of Cockroaches. *Insectes Sociaux* 26: 252-263.
- Bell WJ, Parsons C & Martinko EA (1972) Cockroach aggregation pheromones: Analysis of aggregation tendency and species specificity (Orthoptera: Blattidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 45: 414 - 421.
- Bell WJ, Robinson S, Tourtellot MK & Breed MD (1978) Ethometric Analysis of Agonistic Behavior and Social Hierarchies in Cockroach, *Eublaberus-Posticus*. *Zeitschrift Fur Tierpsychologie-Journal of Comparative Ethology* 48: 203-218.
- Bell WJ, Roth LM & Nalepa CA (2007) *Cockroaches: ecology, behavior and natural history*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Breed MD, Meaney C, Deuth D & Bell WJ (1981) Agonistic Interactions of 2 Cockroach Species, *Gromphadorhina-Portentosa* and *Supella-Longipalpa* (Orthoptera (Dictyoptera), Blaberidae, Blattellidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 54: 197-208.

- Clark DC (1998) Male mating success in the presence of a conspecific opponent in a Madagascar hissing cockroach, *Gromphadorhina portentosa* (Dictyoptera : Blaberidae). *Ethology* 104: 877-888.**
- Clark DC & Moore AJ (1994) Social Interactions and Aggression among Male Madagascar Hissing Cockroaches (*Gromphadorhina-Portentosa*) in Groups (Dictyoptera, Blaberidae). *Journal of Insect Behavior* 7: 199-215.**
- Clark DC & Moore AJ (1995) Variation and Repeatability of Male Agonistic Hiss Characteristics and Their Relationship to Social Rank in *Gromphadorhina-Portentosa*. *Animal Behaviour* 50: 719-729.**
- Dambach M & Goehlen B (1999) Aggregation density and longevity correlate with humidity in first-instar nymphs of the cockroach (*Blattella germanica* L., Dictyoptera). *Journal of Insect Physiology* 45: 423-429.**
- Eickwort GC (1981) Presocial Insects: Social Insects, vol. 2 (ed. Academic Press, New York, pp. 199-280.**
- Gorton RE, Fulmer J & Bell WJ (1979) Spacing patterns and Dominance in the Cockroach, *Eublaberus posticus* (Dictyoptera: Blaberidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 52: 334 - 343.**
- Grandcolas P (1997) Is presocial behaviour evolutionarily reversible in cockroaches? *Ethology Ecology & Evolution* 9: 69-76.**
- Grandcolas P (1998) The evolutionary interplay of social behavior, resource use and anti-predator behavior in Zetoborinae plus Blaberinae plus Gyninae plus Diplopterinae cockroaches: A phylogenetic analysis. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 14: 117-127.**

- Guerra PA & Mason AC (2005) Information on resource quality mediates aggression between male Madagascar hissing cockroaches, *Gromphadorhina portentosa* (Dictyoptera : Blaberidae). *Ethology* 111: 626-637.**
- Halloy J, Sempo G, Caprari G, Rivault C, Asadpour M, Tache F, Said I, Durier V, Canonge S, Ame JM, Detrain C, Correll N, Martinoli A, Mondada F, Siegwart R & Deneubourg JL (2007) Social integration of robots into groups of cockroaches to control self-organized choices. *Science* 318: 1155-1158.**
- Ishii S & Kuwahara Y (1967) An aggregation pheromone of the German cockroach *Blattella germanica* L. (Orthoptera: Blattellidae). *Applied Entomology and Zoology* 2: 203 - 217.**
- Jeanson R & Deneubourg JL (2007) Conspecific attraction and shelter selection in gregarious insects. *American Naturalist* 170: 47-58.**
- Jeanson R, Rivault C, Deneubourg JL, Blanco S, Fournier R, Jost C & Theraulaz G (2005) Self-organized aggregation in cockroaches. *Animal Behaviour* 69: 169-180.**
- Leoncini I & Rivault C (2005) Could species segregation be a consequence of aggregation processes? Example of *Periplaneta americana* (L.) and *P. fuliginosa* (Serville). *Ethology* 111: 527-540.**
- Lihoreau M & Rivault C (2008) Tactile stimuli trigger group effects in cockroach aggregations. *Animal Behaviour* 75: 1965-1972.**
- Parrish JK, Hamner WM & Prewitt CT (1997) From individuals to aggregations: Unifying properties, global framework, and the holy grail of congregation.: *Animal groups in three dimensions*. (ed. by JK Parrish & WM Hamner) Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1 - 14.**

- Pellens R, Legendre F & Grandcolas P (2007) Phylogenetic analysis of social behavior evolution in [Zetoborinae plus Blaberinae plus Gyninae plus Diplopterinae] cockroaches: an update with the study of endemic radiations from the Atlantic forest. Studies on Neotropical Fauna and Environment 42: 25-31.**
- Persoons CJ & Ritter FJ (1979) Pheromones of Cockroaches: Chemical Ecology: Odour Communication in Animals (ed. by FJ Ritter) Elsevier / North Holland Biomedical Press.**
- Rivault C & Cloarec A (1998) Cockroach aggregation: discrimination between strain odours in *Blattella germanica*. Animal Behaviour 55: 177-184.**
- Rivault C & Cloarec A (1999) Aggregation and discrimination between strains in *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera : Blattellidae). Annales De La Societe Entomologique De France 35: 169-174.**
- Rivault C, Cloarec A & Sreng L (1998) Cuticular extracts inducing aggregation in the German cockroach, *Blattella germanica* (L.). Journal of Insect Physiology 44: 909-918.**
- Rivault C, Cloarec A & Sreng L (2002) Are differences in hydrocarbon profiles able to mediate strain recognition in German cockroaches (Dictyoptera : Blattellidae)? European Journal of Entomology 99: 437-444.**
- Roth LM & Cohen S (1973) Aggregation in Blattaria. Annals of the Entomological Society of America 66: 1315-1323.**
- Roth LM & Willis ER (1960) The biotic associations of cockroaches. Smithsonian Institution, Washington.**

- Roux E, Sreng L, Provost E, Roux M & Clement JL (2002) Cuticular hydrocarbon profiles of dominant versus subordinate male *Nauphoeta cinerea* cockroaches. *Journal of Chemical Ecology* 28: 1221-1235.**
- Rust MK & Appel AG (1985) Intra- and interspecific aggregation in some nymphal Blattellid cockroaches (Dictyoptera: Blattellidae). *Annals of the Entomological Society of America* 78: 107 - 110.**
- Said I, Costagliola G, Leoncini I & Rivault C (2005) Cuticular hydrocarbon profiles and aggregation in four *Periplaneta* species (Insecta : Dictyoptera). *Journal of Insect Physiology* 51: 995-1003.**
- Sakuma M & Fukami H (1990) The Aggregation Pheromone of the German-Cockroach, *Blattella-Germanica* (L) (Dictyoptera, Blattellidae) - Isolation and Identification of the Attractant Components of the Pheromone. *Applied Entomology and Zoology* 25: 355-368.**
- Schal C, Gautier J-Y & Bell WJ (1984) Behavioural ecology of cockroaches. *Biological Reviews*: 411-423.**
- Stejskal V (1997) Distribution of faeces of the German cockroach, *Blattella germanica*, in a new refuge. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 84: 201-205.**
- Stejskal V & Verner PH (1996) Long-term changes of cockroach infestations in Czech and Slovak food-processing plants. *Medical and Veterinary Entomology* 10: 103-104.**
- Team RDC (2008) *R: A language and Environment for Statistical Computing*: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.**

- Van Baaren J & Deleporte P (2001) Comparison of gregariousness in larvae and adults of four species of Zetoborinae cockroaches. Entomologia Experimentalis et Applicata 99: 113-119.**
- Van Baaren J, Deleporte P, Grandcolas P, Biquand V & Pierre JS (2002) Measurement for solitariness and gregarism: Analysing spacing, attraction and interactions in four species of Zetoborinae (Blattaria). Ethology 108: 697-712.**
- Van Baaren J, Deleporte P, Vimard A, Biquand V & Pierre JS (2007) Weakly aggressive behaviour towards nymphs in the cockroach *Schultesia nitor* (Blattaria : Zetoborinae). Aggressive Behavior 33: 498-507.**
- Van Baaren J, Eckstein E, Deleporte P, Biquand V, Le Rouzo T & Pierre JS (2003) Social interactions during development in the ovoviviparous cockroach *Schultesia lampyridiformis*. Behaviour 140: 721-737.**
- Wendelken PW & Barth RH (1987) The Evolution of Courtship Phenomena in Neotropical Cockroaches of the Genus *Blaberus* and Related Genera.: Advances in Ethology - Supplement 27 to Ethology, formerly Zeitschrift für Tierpsychologie (ed. by GM Burghardt, W Pflumm & W Wickler) Paul Parey Scientific Publishers, Berlin and Hamburg.**

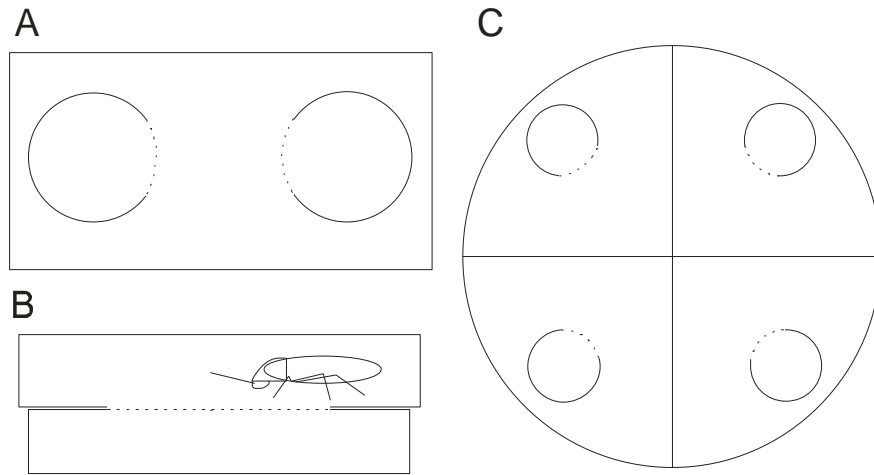


Figure 1. Experimental arenas: (A) The binary choice tests arena; (B) Shelter design in the binary choice tests; (C) Free interaction tests arena. Dotted lines indicate openings

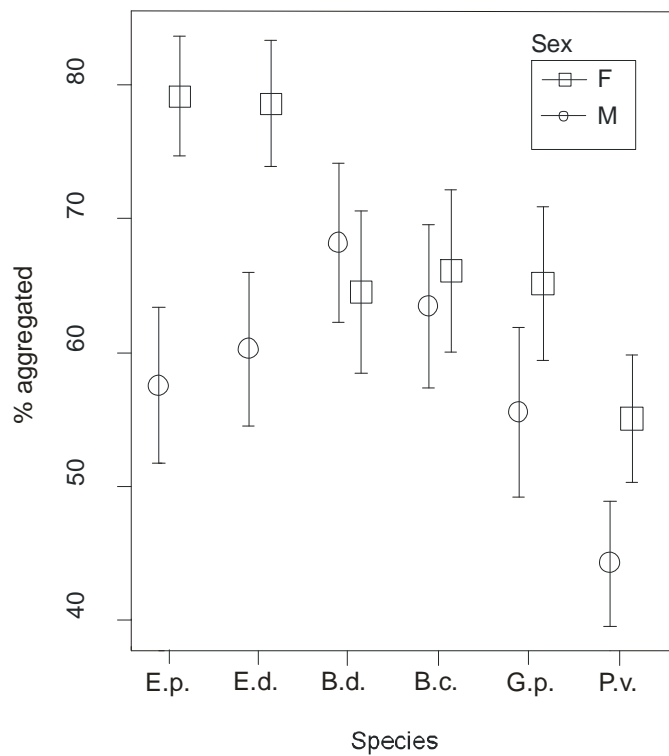


Figure 2. The percentage (mean \pm se) of blaberid cockroaches aggregated with conspecific in the binary choice tests. M = males, F = females, E.p. = *Eublaberus posticus*, E.d. = *Eublaberus distanti*, B.d. = *Blaberus discoidalis*, B.c. = *Blaberus craniifer*, G.p. = *Gromphadorhina portentosa*, P.v. = *Princisia vanwaerebeki*

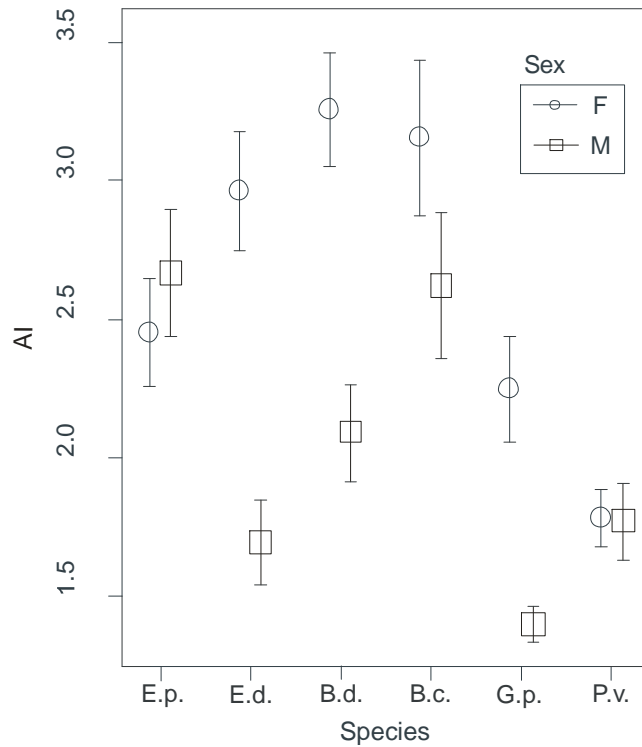


Figure 3. Aggregation index (mean \pm se) of blaberid cockroaches from the free interaction arena tests. M = males, F = females, E.p. = *Eublaberus posticus*, E.d. = *Eublaberus distanti*, B.d. = *Blaberus discoidalis*, B.c. = *Blaberus craniifer*, G.p. = *Gromphadorhina portentosa*, P.v. = *Princisia vanwaerebeki*

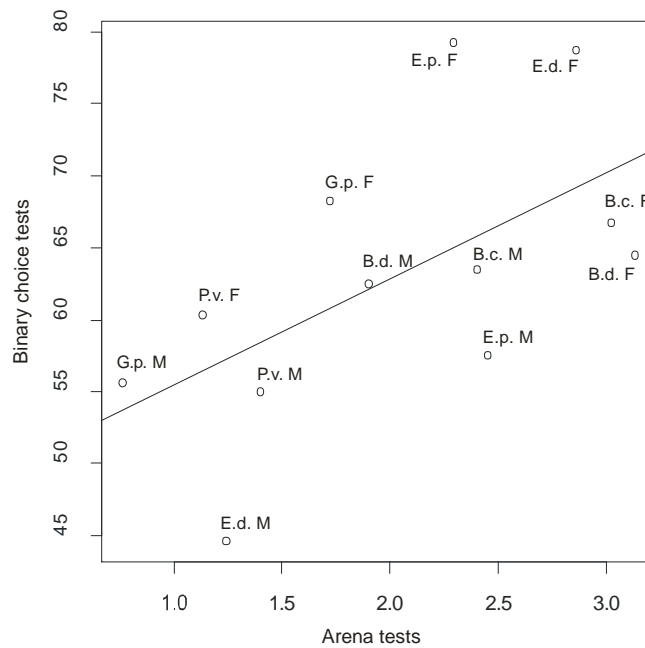


Figure 4. Regression of the results from the free interaction arena tests and the binary choice tests. Particular observations are described with the combination of species name and sex. M = males, F = females, E.p. = *Eublaberus posticus*, E.d. = *Eublaberus distanti*, B.d. = *Blaberus discoidalis*, B.c. = *Blaberus craniifer*, G.p. = *Gromphadorhina portentosa*, P.v. = *Princisia vanwaerebeki*

Table 1. Intraspecific aggregation in the binary choice tests expressed as percentage of individuals in aggregation with conspecific. N total number of observations; A number of aggregated individuals; Model I. primary model; Model II. simplified model with related species pooled; * binomial test

Species	Sex	N	A	Model I.		Model II.	
				Mean \pm se (%)	P*	Mean \pm se (%)	P*
<i>E. posticus</i>	M	73	42	57.5 \pm 5.8	0.2416	58.9 \pm 4.9	0.0382
<i>E. distanti</i>	M	73	44	60.3 \pm 5.8	0.1006		
<i>B. discoidalis</i>	M	63	43	68.3 \pm 5.9	0.0051	65.9 \pm 5.9	0.0002
<i>B. craniifer</i>	M	61	40	63.5 \pm 6.1	0.0204		
<i>G. portentosa</i>	M	63	35	55.6 \pm 6.3	0.4500	48.3 \pm 3.6	0.7625
<i>P. vanwaerebeki</i>	M	112	50	44.2 \pm 4.7	0.2986		
<i>E. posticus</i>	F	82	65	79.3 \pm 4.5	<0.0001	79.0 \pm 6.3	<0.0001
<i>E. distanti</i>	F	75	59	78.7 \pm 4.8	<0.0001		
<i>B. discoidalis</i>	F	60	40	64.5 \pm 6.1	0.0134	65.3 \pm 5.8	0.0004
<i>B. craniifer</i>	F	62	41	66.1 \pm 6.1	0.0151		
<i>G. portentosa</i>	F	69	45	65.2 \pm 5.8	0.0154	59.0 \pm 4.4	0.0199
<i>P. vanwaerebeki</i>	F	109	60	55.0 \pm 4.8	0.3382		

Table 2. Intraspecific aggregation in the free interaction arena tests. AI = aggregation index

Species	Sex	AI \pm se	Lower 95%CI	Upper 95%CI
<i>E. posticus</i>	M	2.45 \pm 0.22	2.02	2.88
<i>E. distanti</i>	M	1.13 \pm 0.23	0.68	1.57
<i>B. discoidalis</i>	M	1.72 \pm 0.21	1.30	2.14
<i>B. craniifer</i>	M	2.40 \pm 0.29	1.81	2.99
<i>G. portentosa</i>	M	0.76 \pm 0.23	0.32	1.21
<i>P. vanwaerebeki</i>	M	1.24 \pm 0.22	0.81	1.67
<i>E. posticus</i>	F	2.29 \pm 0.22	1.86	2.71
<i>E. distanti</i>	F	2.86 \pm 0.22	2.43	3.30
<i>B. discoidalis</i>	F	3.13 \pm 0.23	2.68	3.57
<i>B. craniifer</i>	F	3.02 \pm 0.29	2.44	3.60
<i>G. portentosa</i>	F	1.90 \pm 0.22	1.47	2.34
<i>P. vanwaerebeki</i>	F	1.40 \pm 0.21	0.98	1.82