

Přírodovědecká fakulta  
Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

**Podmínky změn relokačního chování u kompetičně dominantního  
koprofágního brouka *Heliocoprís japetus***

Bakalářská práce

Jakub Pawlik

Školitel: RNDr. František Xaver Jiří Sládeček, Ph.D.

České Budějovice, 2020

Pawlik, J. (2020): **Podmínky změn relokačního chování u kompetičně dominantního koprofágního brouka *Heliocopris japetus***. [Conditions of changes in relocation behavior in competitively dominant dung beetle *Heliocopris japetus*. Bc Thesis, in Czech] – 50 pp., Faculty of science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

## **ANOTACE**

Conditions of changes in relocation behavior in competitively dominant dung beetle *Heliocopris japetus* (Scarabaeidae: Scarabaeinae) were studied. The effects of intraspecific competition, hardness of soil and the months of observation were examined.

Tato práce vznikla ve spolupráci s univerzitou v Pretorii.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval/a samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, 22. 5. 2020

.....  
Jakub Pawlik

#### Poděkování:

Předně bych chtěl poděkovat svému školiteli Františku X. J. Sládečkovi za zasvěcení do problematiky koprofilních společenstev a ekologických vztahů, vedení při statistickém vyhodnocování této práce, poskytnutí literatury a samozřejmě za jeho trpělivost. Dále bych rád poděkoval Tomáši Zítkovi za věcné připomínky týkající se především terénního sběru a svým kolegům Ondřeji Váchovi a Michaele Helclové za velkou výpomoc při něm. Samozřejmě děkuji svým rodičům za mou výchovu a podporu při studiu a své sestře za odlehčení stresových chvil spjatých se sepsáním této práce. V neposlední řadě bych chtěl poděkovat také Adrianu Davisovi, Christianu Deschodtovi, Clarke Scholtzovi a Catherine Sole z univerzity v Pretorii a rodině Yzelle za ubytování a poskytnutí pozemku pro sběr dat.

## Obsah

1. Úvod.....	1
1.1. Kompetice .....	3
1.1.1. Mechanismy kompetice .....	3
1.1.2. Mezidruhová kompetice.....	5
1.1.3. Vnitrodruhová kompetice.....	7
1.2. Biologie koprofágních brouků.....	14
1.2.1. Proč se koprofágními brouky zabývat?.....	15
1.2.2. Adaptace spojené s koprofagií .....	15
1.2.3. Ekologické gildy.....	16
1.2.4. Životní cyklus koprofágních brouků.....	17
1.2.5. Mezidruhová kompetice u koprofágních brouků .....	18
1.2.6. Vnitrodruhová kompetice u koprofágních brouků .....	21
1.3. Zaměření této práce – <i>Heliocopris japetus</i> .....	23
1.4. Cíle práce.....	23
2. Metodika .....	24
2.1. Lokalita .....	24
2.2. Sběr dat.....	25
2.3. Určování jedinců.....	27
2.4. Statistické zpracování .....	29
3. Výsledky .....	30
4. Diskuze.....	35
5. Zdroje.....	39

# 1. Úvod

Každý žijící organismus svou existencí a činností mění své prostředí. A jelikož máme na světě organismů nepřehledné množství, jejich vzájemná setkání a ovlivňování se navzájem jsou prakticky nevyhnutelná (Begon et al., 1997). Přesto jsou však různé organismy schopny spolu koexistovat ve velkých počtech na základě mechanismů a interakcí, bez kterých by dominoval pouze jeden samostatný druh (Gause, 1934).

Jednou z hlavních interakcí (krom například predace či mutualismu) udržující jak mezidruhovou variabilitu, tak jejich koexistenci je kompetice (Begon et al., 1997; Keddy, 2001). Všechny organismy, od nejjednodušších bakterií až po druh *Homo sapiens*, potřebují zdroje jako například dusík, kyslík nebo vodu. Bez těchto zdrojů by organismy nepřežily, schopnost tyto zdroje nalézt, zpracovat a zkonsumovat, je tudíž pro organismy životně důležitá. Nicméně spotřebou zdrojů daný organismus přirozeně ochuzuje jiné, nedílnou součástí přežívání je tedy jak zásah do zdrojů svých „kolegů“, tak i schopnost si před nimi ochránit zdroje své. Kompetice, v podstatě tedy „soutěž“, o tyto nedostatkové zdroje tak mezi dvěma organismy působí jako negativní vztah. (Milne, 1961; Price, 1984; Keddy, 2001).

Kompetice si podle toho v rámci kolika druhů působí, můžeme rozdělit na mezidruhovou a vnitrodruhovou. Oba tyto typy kompetice působí intenzivně v efemerních habitatech – na živiny velice bohatých avšak časově omezených zdrojích potravy. (Hanski & Cambefort, 1991; Finn, 2001). Jedním z organismů často využívaných efemerních habitatů je zvířecí trus, především trus velkých savčích herbivorů (Halffter & Matthews, 1966; Davis et al., 2002). Konzumací a dekompozicí trusu koprofilní organismy výrazně pomáhají odstraňování fekálního materiálu z povrchu, úpravě půdní struktury a recyklaci živin (Holter, 1979; Doube et al., 1988; Bishop et al., 2005; Nichols et al., 2008).

Ekologicky nejzajímavější složku koprofilních společenstev tvoří koprofágní brouci, kteří jsou svou spotřebou a relokací fekálního materiálu natolik dominantní, že značně redukují vliv zbylých koprofilních organismů, kompetičně jsou tak omezováni především sami sebou. (Hanski & Cambefort, 1991). Mezidruhová kompetice u koprofágních brouků úzce souvisí s různými typy relokace fekálního materiálu (Doube, 1991), Vnitrodruhová kompetice je u koprofágních brouků také intenzivní, nicméně některé druhy jsou ji schopny do určité míry redukovat (Cook, 1990; Emlen, 1997), například behaviorálními změnami souvisejícími se strategií relokace fekálního materiálu (Sato, 1998).

Tato práce je zaměřena na vnitrodruhovou kompetici dominantního koprofágního brouka druhu *Heliocopris japeus* (Scarabaeidae: Scarabaeinae), u kterého byla vyzorována behaviorální změna relokační strategie.

## 1.1. Kompetice

Kompetici si můžeme definovat jako negativní vztah jednoho organismu vůči organismu jinému, kdy prvně jmenovaný konzumuje či brání přístupu ke zdroji, jehož dostupnost je limitovaná (Milne, 1961; Price, 1984; Keddy, 2001). Abychom tedy vůbec mohli mluvit o kompetici, je nezbytné, aby dva organismy měli podobné nároky na zdroje a prostředí, jejich ekologické niky se tudíž musí alespoň do určité míry překrývat. K tomu může docházet výběrem podobných zdrojů či společným výskytem na časové nebo prostorové ose (Schoener, 1974). Čím větší je míra těchto překryvů, tím větší je logicky míra kompetice mezi danými organismy (MacArthur & Levins, 1967; Schoener, 1974).

Kompetice je tedy interakce fungující v rámci jedné trofické úrovně (Fedriani et al., 2000). Nejshodnější požadavky poté obecně nalezneme mezi jedinci stejného druhu, pokud tedy kompetice probíhá mezi nimi, hovoříme o vnitrodruhové (intraspecifické) kompetici. V ostatních případech, kdy kompetice probíhá mezi jedinci patřícími do odlišných druhů hovoříme o kompetici mezidruhové (interspecifické).

### 1.1.1. Mechanismy kompetice

Jedním z kritérií, na základě kterých můžeme kompetici rozdělit jsou mechanismy, kterými organismy negativně ovlivňují jiná individua (Miller, 1967). Tyto mechanismy členíme podle toho, zda dochází k přímé konfrontaci mezi dvěma jedinci nebo ne, tudíž na mechanismy nepřímé a přímé. Většinu těchto mechanismů do určité míry pozorujeme jak u mezi-, tak i u vnitrodruhové kompetice. Mezi nepřímé mechanismy řadíme tzv. exploataci a zdánlivou kompetici (Holt & Lawton, 1993; Wootton, 1994; White et al., 2006)

Exploatace je nepřímý mechanismus, kdy jeden jedinec ovlivňuje jedince druhého výhradně tím, že spotřebovává společný zdroj. Zdroj zde tedy hraje roli mediátoru, přes který je zprostředkována kompetice mezi jedinci (Wootton, 1994; Keddy, 2001; White et al., 2006). V případě primárních producentů jsou tímto zdrojem živiny, v případě primárních a sekundárních konzumentů jsou to pak živné rostliny, respektive kořist (White et al., 2006; Vanderhaeghe et al., 2016).

Nepřímé mechanismy lze rozdělit na specifitější typy. Prvním z nich je typ konzumační a prakticky se shoduje s definicí exploatace. Druhý typ je typ preemptivní, ve kterém dochází ke kompetici o prostor, nejčastěji tak bývá spojován s organismy přisedlými nebo s dutinovými ptáky. Třetím typem je přerůstání, kdy jeden organismus přeroste svého

souseda, a tím mu naruší přístup k potřebným zdrojům. U rostlin to může být například přístup ke světlu, u živočichů, ve většině případů u přisedlých vodních filtrátorů, zase přístup k potravě (Schoener, 1983).

Dalším typem nepřímého mechanismu, který se však vyskytuje pouze u mezidruhové kompetice, je tzv. zdánlivá kompetice. Ke zdánlivé kompetici dochází v tom případě, kdy dva druhy kořisti (A a B) sdílí stejného predátora (Holt & Lawton, 1993). Zvýší-li se abundance druhu A, zvýší se tím také dostupnost potravy pro predátora. To má za následek zvýšení abundance predátora, který následně vyvíjí větší predační tlak nejen na druh A, ale také na druh B. Druh A tak měl svou úspěšností negativní dopad na stav druhu B. Jako konkrétní příklad nám může posloužit mořští měkkýši. Dostatečným zvýšením počtu preferované potravy, mlžů (*Chama arcana*), dojde k nárůstu predátorů (chobotnice *Octopus bimaculatus*, humr *Panulirus interruptus*) do takové míry, že silně redukuje také počty sekundární potravy, například plžů rodu *Tegula* (Schmitt, 1987).

K přímým mechanismům kompetice řadíme ty, které zahrnují fyzické interakce mezi dvěma jedinci, kdy jeden z nich skutečně a cíleně brání druhému v zisku zdroje či přístupu k němu. Tyto mechanismy nazýváme interferencemi, a mohou se vyskytovat v různé míře, od mírnějších, jako je teritorialita či výhružné chování, až po fyzické konfrontace, kdy dochází ke zranění či úmrtí jednoho nebo obou aktérů (Schoener, 1983; Hawes et al., 2013).

Extrémním druhem interference u mezidruhových vztahů je vnitrogildová predace (Polis et al., 1989). Obecně je predace považována za interakci působící, na rozdíl od kompetice, napříč trofickými úrovněmi, nicméně v mnoha ekologických systémech může jeden druh fungovat současně jako predátor i kompetitor (Fedriani et al., 2000). Zjednodušeně tento systém funguje tak, že máme společnou kořist pro podřadného i vrcholového predátora. Vrcholový predátor se tedy živí, jak podřadným predátorem, tak i společnou kořistí a vyvíjí tak na podřadného predátora nejen predační, ale i kompetiční tlak (Holt & Polis, 1997). Američtí kojoti (*Canis latrans*), lišky (*Urocyon cinereoargenteus*) i ryši (*Felis rufus*) jsou predátoři lovcí malé savce, nicméně kojoti jsou také zodpovědní za velkou část úmrtí místních rysů a především lišek (Fedriani et al., 2000). Mezi hlavní dravé bezobratlé v oblastech po ústupu ledovců jsou střevlíkovití (Carabidae), plachetnatkovití (Linyphiidae) a slíd'ákovití (Lycosidae) pavouci, popřípadě také sekáči (Opiliones). V tomto prostředí jsou důležitou složkou potravy těchto predátorů chvostoskoci (Collembola), přičemž však navzájem u všech predátorů, až na plachetnatky, dochází k vnitrodruhové predaci, kde se jako nejsilnější kompetitoři/predátoři jeví střevlíci. (Raso et al., 2014).



Přímé mechanismy kompetice mohou být také více specifikovány. U pohyblivých organismů můžeme pozorovat kompetici potkávací, kdy dochází během setkání ke ztrátám (zdroje, energie nebo času) či fyzickým zraněním a kompetici teritoriální, kdy jeden jedinec brání druhému ve vstupu do určité oblasti (Schoener, 1983). Zvláštním typem kompetice ležícím někde na pomezí mezi přímým a nepřímým mechanismem je kompetice chemická (alelopatie), kdy organismy uvolňují do okolí toxické látky jako prostředky v kompetici o prostor (Heisey, 1990).

### **1.1.2. Mezidruhá kompetice**

Podle toho zda kompetice probíhá mezi jedinci stejného druhu nebo ne ji rozdělujeme na vnitro- a mezidruhou. Podstatou mezidruhou kompetice je vzájemná inhibice dvou jedinců (či populací) náležících do odlišných druhů tím, že si navzájem odčerpávají společný nedostatkový zdroj nebo přinejmenším brání přístupu k němu. (Schoener, 1983; Keddy, 2001; Gilad, 2008). Intenzita kompetice pak roste s tím, jak moc se niky druhů překrývají. Překryvy nik mohou znamenat využívání stejného potravního zdroje nebo výskyt ve stejném prostoru ve stejný čas (Schoener, 1974). Při kompetici o tyto životní nároky si druhy navzájem snižují svou míru růstu, délku života, plodnost či početnost populace, což ve finále ovlivňuje druhové složení ekosystémů (Connell, 1961; Hairston, 1980; Begon et al., 1997), z těchto důvodů je mezidruhá kompetice jedním z hlavních a často studovaných mechanismů druhové variability a koexistence (např. Schoener, 1974, 1983; Chesson, 2000; Park & Jang, 2019).

Pokud jsou u dvou či více druhů požadavky na prostředí příliš shodné, měl by být v daném prostředí schopen přežít pouze jeden, kompetitivně nejsilnější, druh (Volterra, 1926). Gause (1934) toto téma rozpracoval podrobněji a na základě laboratorního výzkumu s trepkami zavedl princip kompetičního vyloučení (Gauseho princip), který říká, že pokud v homogenním prostředí mají dva druhy shodné nároky, ten, který má sebemenší kompetiční výhodu, musí slabší druh vykonkurovat. Pokud se tedy v daném prostředí nachází více druhů, k čemuž obvykle dochází, je to zapříčiněno prostorovou, časovou či potravní heterogenitou, na jejíž základě dochází u druhů k diferenciaci nik.

Diferenciace nik a rozrůznění vlastností druhů s ní související, je hlavním mechanismem vyhnutí se mezidruhou kompetici a umožnění mezidruhou koexistence (Maire et al., 2012). Potencionální kompetitoři se mohou vyhýbat díky specializacím na různé druhy potravy (Van Veen et al., 2008; Hreck et al., 2013), mohou využívat stejný zdroj, ale k rozrůznění dochází na prostorové ose, ať už vertikální (Opatovsky et al., 2016) nebo

horizontální (Droge et al., 2017). Při využití stejného zdroje může mezi dvěma druhy dojít také k diferenciaci v rámci časové osy (Adams & Thibault, 2006; de Camargo et al., 2016).

Ačkoliv je mezidruhová kompetice vztah, který postihuje oba zapojené druhy, jedná se často o vztah silně asymetrický, nepůsobící na oba druhy stejnou mírou. Dochází k tomu, že je jeden druh kompetitivně silnější než jeho konkurent a je kompeticí inhibován v menší míře (Lawton & Hassell, 1981; Doube, 1991). Například orobinec *Typha latifolia* vytěsňuje orobinec *Typha angustifolia* z mělčích vod, ale sám není kompeticí příliš ovlivněn (Grace & Wetzel, 1981). Obdobně je tomu také například u dvou druhů svjonožců přílivové zóny, *Chthamalus stellatus* a *Balanus balanoides*. Jedinci rodu *Balanus* vytlačili jedince *Chthamalus* z nižších oblastí, kde se výskyt obou druhů překrývá, do oblastí vyšších, kde *Balanus* není schopen vlivem vysychání přežít. Stav rodu *Balanus* v nižších oblastech však nebyl příliš negativně ovlivněn (Connell, 1961). Pokud je jeden druh natolik silný, že na něj kompetice nemá žádný dopad, hovoříme o amensalismu (Begon et al., 1997).

Při studiu mezidruhová koexistence je obvykle zkoumána tzv. párová (pairwise) mezidruhová kompetice, kdy je výzkum zaměřen na konkurenci pouze dvou druhů mezi sebou (Keddy, 2001). Párová mezidruhová kompetice je pak srovnávána s kompeticí vnitrodruhovou, jak v terénních (Schoener, 1983; Warren et al., 2019), tak laboratorních experimentech (Longstaff, 1976; Widden, 1984; Warren et al., 2019). Mnoho studií ukázalo, že jeden druh je často ve vnitrodruhové i v několika párových mezidruhových kompeticích najednou. (Longstaff, 1976; Mitchley & Grubb, 1986; Uvarov et al., 2019), což následně pokládá otázku, která kompetice má největší intenzitu na stav druhu (Giller & Doube, 1989; Keddy, 2001; Uvarov et al., 2019).

Společný vliv vnitro- i mezidruhové kompetice je zajímavý především svým vlivem na druhovou abundanci a koexistenci (Connell, 1983; Giller & Doube, 1989; Yang et al., 2010). Pokud je druh A silnějším mezidruhovým kompetitorem než druh B, měl by druh A časem vytlačit druh B. Pokud je však v rámci druhu A vnitrodruhová kompetice silnější než kompetice s druhem B, druh A by měl sám sebe limitovat natolik, že není schopen druhu dostatečně B konkurovat. (Underwood, 1978; Creese & Underwood, 1982). Jako konkrétní příklad mohou sloužit severoameričtí mravenci. Původní mravenci, především druh *Aphaenogaster picea*, byli potlačeni invazním evropským druhem *Myrmica rubra*, přičemž hlavním faktorem, který stojí za úspěchem druhu není rozdílná nika, ani kompetiční výhoda nad původními druhy, ale nízká vnitrodruhová kompetice, díky které není *M. rubra* omezena, a může tak rychle expandovat (Warren et al., 2019).

### 1.1.3. Vnitrodruhová kompetice

Vnitrodruhová kompetice, probíhající mezi jedinci stejného druhu, má podobné důsledky jako kompetice mezidruhová, má vliv na intenzitu růstu, délku života a plodnost zúčastněných jedinců, čímž ve finále ovlivňuje jejich reprodukční výkon a příspěvek do budoucích generací (Keddy, 2001; Gilad, 2008). U jedinců stejného druhu můžeme předpokládat, že budou mít velice podobnou niku a budou si více či méně rovni. Z tohoto důvodu je vnitrodruhová kompetice symetričtější vztah než kompetice mezidruhová (Begon et al., 1997). Samozřejmě ale musíme brát v úvahu, že v přírodě se často druhy živí jinak podle toho, v jaké fázi vývoje jsou, většinou býložraví pulci tedy nebudou v kompetici o potravu pro dospělé žáby představovat konkurenta (MacArthur & Levins, 1967; Schoener, 1974).

Vnitrodruhová kompetice je nicméně stále poměrně asymetrický vztah. Tato nesouměrnost je však dána především individuálními dědičnými rozdíly v rámci jedinců. Silnější, větší a mladší jedinci jsou potom v kompetici více favorizováni než jedinci mladší a starší (Young, 1978; Peck & Forsyth, 1982; Cambefort, 1984; Bauer et al., 2004) nicméně i zde existují výjimky, kdy je kompetice menších a větších jedinců souměrná (Berntson & Wayne, 2000) nebo dokonce favorizuje jedince menší (Schenk, 2006). Kompetičně úspěšnější jedinci potom do dalších generací přispívají více, jedinci slabí buďto málo nebo vůbec. Zdá se, že silní jedinci se projevují více právě při kompetici intenzivní než při nízké či nulové, jelikož mají možnost se projevit a zlepšit své postavení vůči kompetičně slabým jedincům. Díky silným jedincům tak v populaci daného druhu může během kompetice dojít k nárůstu celkové fitness, i když dojde k redukci reprodukce (Begon et al., 1997).

Jedním z hlavních mechanismů, který ovlivňuje intenzitu vnitrodruhové kompetice je počet soupeřících jedinců, a tím pádem tedy hustota populace daného druhu. Mortalita potěmníka *Tribolium confusum* se při nízké populační hustotě nezmění a populace rychle roste. Při stejném množství dostupné potravy avšak vyšší hustotě se vlivem kompetice začíná mortalita zvyšovat a populace tak roste pomaleji. Jakmile je hustota populace a kompetice příliš vysoká, mortalita převyšuje natalitu a velikost populace tak začíná klesat. Pokud by byla hustota jedinců navýšena příliš, je pravděpodobné, že dospělosti se nedožije jediný brouk, jelikož by si navzájem spotřebovali všechnu potravu ještě předtím, než by dokončili vývoj (Bellows, 1981).

Vliv hustoty populace, a s ní související míry vnitrodruhové kompetice, na mortalitu druhu dokazují také další práce (Branch, 1975a; Hess et al., 1996; Thiéry, 2014; Uvarov et al., 2019). U sóji *Glycine soya* se po 22 dnech od zasazení semen neprojevila téměř žádná

mortalita bez ohledu na počáteční hustotu. S přibývajícím dnem, a tedy i s rostoucí biomasou jedinců, se začala mortalita závislá na hustotě projevovat, a od 61. dne se ukázala být mortalita natolik vysoká, že převážila nárůst hustoty jedinců Yoda (1963). U pstruhů *Salmo trutta* k vnitrodruhové kompetici a mortalitě jedinců dochází i při velice nízkých počátečních hustotách. Nicméně u vyšších hustot nepřesáhne mortalita nárůst počtu jedinců, nýbrž ho přesně vyvažuje. Od určitého bodu tak populace dosahuje poměrně konstantního počtu přežívajících jedinců, nehlédě na počáteční hustotu (Le Cren, 1973). U druhu skokana *Rana tigrina* na druhou stranu nemá počáteční hustota na stupeň mortality téměř žádný vliv (Dash & Hota, 1980). Z těchto poznatků lze vyvodit, že vnitrodruhová kompetice se v hustých populacích často projevuje zvýšenou mortalitou jedinců, nicméně síla tohoto efektu se liší druh od druhu.

Zrcadlově k mortalitě ovlivňuje vnitrodruhová kompetice skrz hustotu také natalitu druhů (Begon et al., 1997). V tomto případě s rostoucí hustotou klesá počet potomků na jednoho jedince. Při nízkém počtu jedinců je natalita na hustotě nezávislá, s přibývajícím jedincem však natalita klesá (Arcese & Smith, 1988; Uvarov et al., 2019), a to i do bodu, kdy může znamenat razantní pokles v počtu narozených mláďat (Arcese & Smith, 1988). Vlivem jak na mortalitu, tak i na natalitu vnitrodruhová kompetice prakticky reguluje velikost populací daných druhů. Při nízkých hustotách je natalita vyšší, než mortalita a velikost populace tedy stoupá. S rostoucí hustotou však začíná růst i mortalita, která může klesající natalitu převýšit, a početnost populace tedy začne klesat. Z toho vyplývá, že by měl existovat bod, neboli hustota populace, kdy se míra natality a mortality rovná, stejný počet jedinců se rodí a umírá, a populace má tedy stálý počet jedinců. Taková hustota se nazývá nosná kapacita prostředí a ostatní hustoty populace k ní časem směřují (Begon et al., 1997). Její název je odvozen od velikosti populace, kterou jsou zdroje v daném prostředí schopny udržet, aniž by došlo k jejímu poklesu či růstu. Jelikož je však vnitrodruhová kompetice pouze jedním z mnoha mechanismů (další jsou např. predace, množství dostupné potravy či kompetice mezidruhová), který stav populace ovlivňuje, nosná kapacita prostředí je v praxi spíše než daný počet jedinců, tak jakýsi interval, kolem kterého hustota dané populace fluktuje.

Je dobré poznamenat, že hustota, ač se týká celé populace, nemusí mít nutně vliv na všechny jedince, a když působí, tak to není její přímý vliv, ale vliv a „útisk“ pouze nejbližších sousedů, se kterými daný jedinec přímo interaguje (Begon et al., 1997). Ty části koruny břízy *Betula pendula*, které interferují s větvemi jiných stromů mají kratší větve a vyšší mortalitu pupenů, ale ty části koruny které nekompetují, mají vyšší počet pupenů i delší větve. Ačkoliv

je tedy hustota populace konstantně vysoká, neovlivňuje moduly jednoho organismu stejnou měrou (Jones & Harper, 1987a, b).

Krom toho, že vnitrodruhová kompetice ovlivňuje početnost populací daných druhů, má vliv také na stav samotných jedinců. Jedním z často ovlivňovaných faktorů je růstová rychlost (Begon et al., 1997; Keddy, 2001), která může být při velké populační hustotě značně zpomalena (Branch, 1975a; Dash & Hota, 1980; Amundsen et al., 2007; Yang et al., 2019). K tomuto však nemusí docházet vždy, u pošvatek *Megarcys signata* a *Kogotus modestus* (Plecoptera: Perlodidae) větší počet larev sice může znamenat větší rozpětí jejich velikostí, nicméně jejich průměrná růstová rychlost se signifikantně nezmění (Peckarsky & Cowan, 1990).

Společně s růstem ovlivňuje hustota populace také průměrnou velikost jedinců. Obecně pak většinou platí, že s vyšší hustotou se zmenšuje průměrná (často i maximální) velikost těla jedinců (Skogland, 1983; Uvarov et al., 2019). U přílipek *Patella cochlear* se ukázalo, že s rostoucí hustotou jedinců postupně roste i celková biomasa, nicméně od určitého bodu (okolo 450 ks/m<sup>2</sup>) se biomasa ustálí (okolo 125 gm/m<sup>2</sup>), a to i přes stále rostoucí počet jedinců, jejichž velikost se tudíž začne zmenšovat (Branch, 1975a). Při nízkých hustotách sivenů *Salvelinus alpinus* se jejich váha během jednoho roku téměř zdvojnásobí, během vysokých hustot je však jejich váhový přírůstek během roku pouhých 15 % (Amundsen et al., 2007). Vliv kompetice se tak opět liší napříč druhy.

Vlivem na rychlost růstu a velikost jedinců působí vnitrodruhová kompetice přirozeně také na plodnost ovlivněných jedinců a tudíž úzce souvisí s produkcí gonád (Begon et al., 1997). U přílipek nemá nízká hustota populace na velikost gonád žádný vliv. Od hustoty okolo 430 ks/m<sup>2</sup> se však začne celková produkce gonád zmenšovat, což je nejspíš způsobeno velikostí těl jedinců, která se okolo podobné hustoty také zmenšují (Branch, 1975a). Kompetice mezi larvami hálkující vrtule *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae), může mít negativní dopad na plodnost dospělých samic. Dospělci tohoto druhu nepřijímají potravu, a jsou tedy závislí na úspěchu svého larválního stádia. Pokud se tedy slabší larva vyvine v menší samičku, mohlo by to znamenat méně nakladených vajíček (Hess et al., 1996). Tento dopad můžeme pozorovat u pošvatek (Plecoptera: Perlodidae), jejichž velké samičky také kladou více vajíček, než ty malé a jejich příspěvek do další generace je tudíž větší (Peckarsky & Cowan, 1990). Negativní vliv vysoké hustoty na plodnost se ukazuje i u žízal (Lumbricidae), kde větší počet jedinců znamená menší velikost i počet kokonů. (Uvarov et al., 2019). Kompetice se však opět neprojevuje stejně napříč druhy. U obalečů *Lobesia botrana*

(Lepidoptera: Tortricidae) s rostoucí hustotou sice rostle i mortalita larev, nicméně plodnost přeživších jedinců zůstává napříč různými denzitami vcelku neměnná (Thiéry et al., 2014).

#### 1.1.4. Mechanismy redukce vnitrodruhové kompetice

Různé druhy se vyhýbají vzájemné kompetici především díky rozrůznění svých nik (Maire et al., 2012), kdy se sobě navzájem vyhýbají v prostoru (Opatovsky et al., 2016; Droge et al., 2017), čase (Adams & Thibault, 2006; de Camargo et al., 2016) či různými potravními preferencemi (Van Veen et al., 2008; Hrcek et al., 2013). Jedinci v rámci jednoho druhu jsou si však mnohem více podobní. Jejich niky a požadavky na prostředí jsou téměř shodné, čímž se možnosti jak se vyhnout konspecifickým konkurentům značně komplikují. Druhy si proto osvojili různé mechanismy, jak vnitrodruhovou kompetici redukovat nebo se jí vyhnout.

Jedna z možností, jak redukovat vnitrodruhovou kompetici, je přizpůsobení se novému zdroji potravy. *Eurosta solidaginis* je druh hálkující vrtule (Tephritidae), jejíž hostitelskou rostlinou je druh *Solidago altissima* (Asteracea), dochází však i k využití druhu *Solidago gigantea*. (Waring et al., 1990; Abrahamson et al., 1993). Jedinci využívající druh *altissima*, a jedinci využívající druh *gigantea*, se geneticky rozcházejí (Waring et al., 1990), přičemž využití druhu *altissima* je ancestrální a populace využívající druh *gigantea* jsou z něj odvozené (Brown et al., 1996). Samice *E. solidaginis* kladou vajíčka méně do již napadených pupenů, což je pravděpodobně důvod, proč při vysokých densitách byly nuceny klást do druhu *S. gigantea*, aby se tak vyhnuly silné kompetici mezi larvami (Hess et al., 1996). Autoři také tvrdí, že lze předpokládat, že nový hostitelský druh mohl být pro larvy letální, jak se však ukázalo, pokud jsou původní a nový hostitelský druh blízké příbuzné, mohli být larvy schopny se vyvinout až do dospělosti. Tento přesun na nového hostitele byl přesto riskantní, pokud však byla kompetice a mortalita na původním hostiteli příliš vysoká, mohlo se jedincům vyplatit využít nového druhu, a tím rozšířit potravní možnosti (Abrahamson et al., 1993; Hess et al., 1996). Vnitrodruhová kompetice tak byla pravděpodobně jedním z hlavních faktorů přechodu na nového hostitele (Hess et al., 1996).

Výběru potravy, jako mechanismu redukce intraspecifické kompetice využívá také motýl *Acrobasis vaccinii* (Lepidoptera: Pyralidae). Larvy tohoto motýla se živí na plodech rostliny *Vaccinium oxycoccos* (Ericaceae). Tato rostlina mění barvu svých nezralých plodů po tom, co jsou napadeny larvami, ze zelené na červenou, a to díky zvýšení koncentrace antokyanů v plodech (Marchand & McNeil, 2004). Tato reakce nejspíš funguje jako chemický (Harborne, 1991) či vizuální (Prokopy & Owens, 1983) odpuzovač některých herbivorů,

nicméně na larvy *A. vaccinii* zjevně nemá výraznější efekt. Larvy si však přesto vybírají mnohem častěji plody zelené, než červené. Zdá se tedy, že larvy *A. vaccinii* využívají obranných mechanismů rostliny, aby dle barvy plodů rozpoznaly, které jsou již obsazené, a tak se vyhnuly vnitrodruhové interferenci (larvy tohoto druhu na sebe reagují agresivně) i exploataci (Marchand & McNeil, 2004).

Přílipky využívají několik odlišných způsobů souvisejících s výběrem potravy k redukci vnitrodruhové kompetice. U druhu *Patella compressa* (Patellidae) dochází k odlišnému rozmístění juvenilů a dospělců na živných chaluhách (Branch, 1975b). Juvenilové druhu *P. miniata* se dospělcům pro změnu vyhýbají tak, že jsou silně geopositivní, a většinu času tráví pod kameny, na rozdíl od dospělých jedinců, kteří žijí téměř výhradně na kamenech. Krom toho se také juvenilové a dospělci liší ve složení potravy, kdy se dospělci živí výhradně řasami rodu *Lithothamnion* (Hapalidiaceae) (Branch, 1971), kdežto juvenilové, ačkoli stále preferují *Lithothamnion*, jsou schopni se živit i jinými řasami či mechovci (Bryozoa) (Branch, 1975b).

Další možností jak se vyhnout vnitrodruhové kompetici, je pomocí chemické signalizace, nejčastěji feromonů. Tento způsob velice často využívají vrtule (Tephritidae), například druh *Rhagoletis pomonella*. Samičky toho druhu ihned po naklazení do plodu hostitelské rostliny (především čeleď Rosaceae) vypouští ze svého kladélka na povrch plodu feromon, který odrazuje další samičky od ovipozice (Prokopy, 1972). Zdá se, že dávka feromonu jedné samice označuje přibližně tolik masy plodu, která je potřeba pro vývin jedné larvy. Poukazuje na to fakt, že po naklazení do malých plodů (třešně), stačila dávka feromonu na odrazení samic po čtyři dny, kdežto při naklazení do plodů velkých (jablka), jedna dávka na odpuzení dalších samic nestačila (Prokopy, 1972). Podobným principem využívají feromony také například vrtule *Anastrepha fraterculus* (Prokopy et al., 1982), vrtule třešňová (*Rhagoletis cerasi*) (Katsoyannos, 1975) či minující vrtalka *Agromyza frontella* (Agromyzidae) (McNeil & Quiring, 1983).

Lumčík *Ephedrus cerasicola* (Aphidiidae) je parazitoid mšic, který využívá dva způsoby detekce odpuzujícího feromonu k zjištění, zda je daná mšice již parazitována, a tedy i k snížení šance výskytu superparasitismu. První je detekce krátkodobého vnějšího hormonu, a to pomocí receptorů na tykadlech. Druhý způsob využívá receptory na kladélku, pomocí kterých je samice schopna detekovat dlouhodobější interní feromon (Hofsvang & Hagvar, 1986; Hofsvang, 1988).

Odpuzující feromon můžeme však pozorovat i u dravého hmyzu. Zlatoočka *Chrysopa oculata* (Chrysopidae) využívá tento feromon podobně jako vrtule, avšak s tím rozdílem, že feromon produkují až vylíhlé larvy, ne samičky po naklazení (Ruzicka, 1994). Míra sekrece feromonu klesá, s tím jak larva dospívá, nejspíše proto, že mladší larvy představují pro vajíčka a nově se vylíhlé larvy největší ohrožení, ať už z důvodu exploatace či kanibalismu (Canard & Duelli, 1984; Ruzicka, 1994). Larvální sekrece odpuzujícího feromonu je dále potvrzena i u sluněčka *Adalia bipunctata* (Coccinellidae), u kterého také zabráňuje kanibalismu na vajíčkách a vysoké densitě a kompetici mezi larvami (Hempton et al., 2001).

„Značující“ feromony lze použít i k rovnoměrnější distribuci dospělců. Využívá jich žlabatka *Alloxysta victrix* (Alloxystidae), hyperparazitoid primárních parazitů mšic. Ukázalo se, že jak samci, tak samice využívají feromon, který nejen láká samce, a tudíž usnadňuje hledání partnera, ale i odpuzuje samice tohoto druhu, čímž kontroluje jejich distribuci v prostoru a redukuje tak jejich vzájemnou kompetici (Micha et al., 1993).

Vhodnější distribuce konspecifických jedinců lze dosáhnout také pomocí migrace. Nemíníme však obligátní migrace jako součásti životních cyklů, jak je známo např. u vodních živočichů (Aarestrup et al., 2009; Silva et al., 2012) ani velké migrace živočichů za potravou související se změnou roční doby (Dingle & Drake, 2007), nýbrž periodické stěhování jedinců či skupin jedinců, u kterých bylo vyzorováno migrační chování jako prostředek snížení vnitrodruhové kompetice (Dingle & Drake, 2007).

Blešivec *Gammarus pulex* za účelem redukce kompetice využívá vertikální migrace v prostoru. Pokus na vliv vnitrodruhové kompetice a teploty na migraci blešivců z hladiny do hyporheické zóny (oblast pod povrchem říčního dna) ukázal, že dostatečné zvýšení počtu jedinců vede ke zvýšení procent individuí migrujících do hyporheické zóny (Vander Vorste, 2017), což souhlasí s chováním blešivce *Gammarus pseudolimnaeus* (Williams & Moore, 1985).

Migrační chování je poměrně hojné u jihoafrických přílipek (např. *Patella granularis*). Menší juvenilní jedinci zůstávají nízko na pobřeží v blízkosti vody, kdežto větší jedinci během zimy migrují do vyšších poloh a zpět se vrací pouze občasně, a to na krátkou dobu během léta. Přední výhodou této migrace je rozšíření areálu, na kterém se daný druh rozprostírá, čímž dochází k rozšíření nabídky potravy, a tím pádem redukcí exploatace zdrojů. Výsledkem je tak zonace populace, kdy se menší jedinci nachází na nižších částech pobřeží, a větší na vyšších (Branch, 1975b), což lze pozorovat i u přílipek z jiných taxonů a oblastí (Breen, 1972).



U přílipek se krom migrace vyvinuly i jiné mechanismy jak se vyhnout konspicifickým konkurentům. Juvenilové druhů *Patella cochlear* a *Patella argenvillei* se při vysokých densitách vyhýbají dospělým jedincům tak, že se pohybují a krmí řasami rostoucími na ulitách dospělých jedinců (Branch, 1971; Branch, 1975b). Tímto způsobem neriskují poškození od krmících se dospělců, a ani jim nespoteřebávají potravu, čímž se kompetici mezi juvenilny a dospělci výrazně redukuje. Následně, po zhruba dvou letech, juvenilové slézají z dospělců a žíví se volně na skalách (Branch, 1975b).

V neposlední řadě lze redukce vnitrodruhové kompetice dosáhnout díky alternativním behaviorálním strategiím. Ty často souvisí s rozmnožováním a zamezují především přímému střetu mezi samci. Samci mořského stejnonožce *Paracerceis sculpta* (Sphaeromatidae) se vyskytují ve třech různých formách souvisejících s pářením. Velcí a dominantní samci si samice monopolizují ve svém teritoriu, střední samci vzhledem připomínají samice, mezi kterými se schovávají, a malí samci žíví skrytě v teritoriích dominantních samců a se samicemi se rozmnožují potají. Tento případ je variace Sneak-Guard modelu (Parker, 1990) a ukázalo se, že všechny tři samčí formy mají přibližně stejný pařící úspěch (Shuster & Wade, 1991). Podobný případ byl také potvrzen u sladkovodní ryby *Xiphophorus nigrensis* (Poeciilidae) (Ryan et al., 1992) a u orangutanů sumaterských *Pongo abelii* (Utami et al., 2002).

U hmyzu najdeme Sneak-Guard koncept například u koprofágních brouků. Tunelující koprofágní brouci si staví svá hnízda v zemi pod potravním zdrojem. U těchto brouků také najdeme dva typy samců. Dominantní samci mají plně vyvinuté rohy a své samičky si namlouvají a pomáhají jim při stavbě hnízd, které následně brání před kleptoparazity a samozřejmě před jinými samci (Cook, 1990; Emlen, 1997). Submisivní samci na druhou stranu mají rohy zakrnělé a plíží se nebo se prokopávají kolem dominantních samců do hnízd, kde samičku oplodní (Cook, 1990; Emlen, 1997; Simmons et al., 2007).

Behaviorální změny však nemusí souviset pouze s rozmnožovacími taktikami samců. U afrického koprofágního *Scarabaeus catenatus* (Scarabaeidae: Scarabaeinae) využívají obě pohlaví dvě různé taktiky relokace potravy – válení a již zmíněné tunelování, přičemž koprofágní brouci typicky využívají pouze jednu taktiku. Výběr relokační strategie u tohoto druhu nezávisí na tělesné velikosti, nýbrž na typu hnízda které staví. Při stavbě krmného hnízda (pro vlastní spotřebu dospělců) dochází především k využití válení a při stavbě hnízda plodového (pro odchov potomků) k využití tunelování (Sato, 1998).

Na základě těchto informací jsem se rozhodl věnovat problematice vnitrodruhové kompetice koprofágních brouků větší pozornost, a to se zaměřením na druh *Heliocopris japedus* (Scarabaeidae: Scarabaeinae), u kterého bylo taktéž pozorováno využití dvou různých relokačních strategií.

## 1.2. Biologie koprofágních brouků

V současné době zahrnuje pojem koprofágní brouci tři taxony ze skupiny Scarabaeoidea. Patří mezi ně dvě podčeledi z čeledi Scarabaeidae, a to podčeledi Scarabaeinae a Aphodiinae, a dále pak také čeleď Geotrupidae (Zunino, 1984; Hanski & Cambefort, 1991; Finn & Gittings, 2003).

Primární zdrojem potravy (a odkud také pochází jejich český název) koprofágních brouků je savčí trus, a to především trus velkých býložravců (Halfpter & Matthews, 1966; Davis et al., 2002). Ten, společně například s mršinami či houbami, patří mezi tzv. efemerní habitaty, které se vyznačují tím, že v krajině vznikají náhodně a bodově, a obsahují velké množství živin, nicméně jsou poměrně časově omezené. Vysoká energetická hodnota a časové omezení jsou hlavními důvody silné kompetice o efemerní zdroje (Hanski & Cambefort 1991; Finn, 2001).

Efemerní habitaty jsou svými vlastnostmi velice podobné také rostlinnému humusu, který byl hlavním zdrojem obživy původních koprofágních brouků. Nedostatečný humus byl poté nahrazován kompetičně volným a bohatým zdrojem živin – savčím herbivorním trusem (Hanski & Cambefort, 1991). Tomuto komenzálismu a následné radiaci koprofágních brouků tak výrazně pomohlo šíření velkých savčích herbivorů (Scholtz et al., 2009).

Společně s koprofágními brouky žijí v efemerních habitatech také zástupci nepatřící mezi koprofágní brouky. Jsou jimi například zástupci dravých čeledí Histeridae a Staphylinidae (Hanski & Koskela, 1977), či některé druhy čeledi Hydrophilidae. Dospělí jedinci z čeledi Hydrophilidae se sice živí koprofágně, nicméně jejich larvy jsou dravé (Holter, 2004).

### 1.2.1. Proč se koprofágními brouky zabývat?

Z organismů obývajících efemerní habitaty jsou koprofágní brouci ekologicky nejzajímavější a nejvýznamnější skupinou. Relokací a konzumací fekálního materiálu mají ze všech koprofilních organismů největší podíl na dekompozici trusu, a tím na strukturu půdy a recyklaci živin (Holter, 1979; Nichols et al., 2008). Navíc svou disturbanční činností navíc pomáhají usnadnit rozklad hmoty také dalším rozkladačům, především žížalám (Lumbricina) (Holter, 1979).

Dekompozice trusu a role v efemerních habitatech je u koprofágních brouků natolik dominantní, že silně potlačuje zbylý koprofágní hmyz. Z toho důvodu jsou nejvíce kompetičně omezováni jinými koprofágními brouky (Hanski & Cambefort, 1991). Dominance koprofágních brouků je v subtropích a tropech nejsilnější především během období dešťů, kdy je jejich aktivita ještě vyšší.

Kromě role dekompozitorů dále koprofágní brouci zastávají také funkci kontroly populací jiného koprofágního hmyzu. K tomu dochází přímým poškozením například mušičích vajíček nebo rychlým odstraněním fekální hmoty, což znemožňuje například larvám much dokončit svůj vývoj (Doubé et al., 1988; Bishop et al., 2005), toho bylo využito mimo jiné v Austrálii, kde po introdukci velkých herbivorů došlo k přemnožení much, které byly následně kontrolovány nově vysazenými koprofágními brouky (Bornemissza, 1979). U některých koprofágních brouků, především rodu *Onthophagus*, byla také pozorována role opylovatelů rostlin z čeledi Araceae (Gibernau et al., 2004).

### 1.2.2. Adaptace spojené s koprofagií

K tomu aby byli koprofágní brouci schopni čelit silné konkurenci o efemerní zdroje, se během jejich evoluce objevilo několik významných adaptací (Hanski & Cambefort, 1991). Jednou z nich je filtrační ústní ústrojí dospělých jedinců. To je tvořeno laloky na speciálně tvarovaných mandibulách a také chloupky, kterými je ústní ústrojí pokryto (Miller, 1961). Tento aparát pomáhá dospělcům z trusu filtrovat drobné a dobře stravitelné částice (například buňky střevního epitelu a bakterie) a vyhýbat se velkým částicím celulózy, přičemž velikost požíraných částic se zvětšuje s hmotností brouka (Holter & Scholtz, 2005; Holter & Scholtz, 2007). Larvy koprofágních brouků mají klasické kousací ústní ústrojí, a díky svým symbiontům jsou schopny požírat a trávit celulózní částice (Holter & Scholtz, 2007).

Jelikož jsou koprofágní brouci silně vázáni na savčí herbivory, byli někteří zástupci nuceni změnit svou způsob obživy v oblastech, odkud tyto velcí producenti trusu vymizeli, velice často v neotropech (Halffter, 1991). Přejít na jiný efemerní habitat se zdá být logický,

u rodu *Coptorhina* dochází k využití hub (Frolov et al., 2008), u jiných zase k nekrofagii, a to jak obratlovců (např. rody *Canthon*, *Coprophaneus*, *Deltophilum*), tak bezobratlých (některé druhy rodu *Onthophagus*) (Halffter & Matthews, 1966; Tshikae et al., 2013).

Další, pravděpodobně ještě důležitější, adaptací koprofágních brouků je relokace fekálního materiálu z potravního zdroje, a s ní spojená konstrukce podzemních hnízd (Halffter & Edmonds, 1982). Tato adaptace chrání potomstvo před predátory a silně redukuje mezi- i vnitrodruhovou kompetici larev, přičemž v hnízdech často dochází i k rodičovské péči o potomky (Klemperer & Boulton, 1976; Sanchez, 2008). Dospělci konstruují na konci svých podzemních tunelů pro své potomstvo hnízda s masou fekální hmoty (brood mass), která je u mnoha druhů ještě vytvarována do tzv. plodové koule (brood ball). V těchto plodových útvarech (souhrnný název pro plodové masy i koule) se larvy pohybují ve speciálních komůrkách (Halffter & Matthews, 1966; Halffter & Edmonds, 1982). Larvám brouků z podčeledi Scarabaeinae navíc při pohybu v komůrkách pomáhá dorzální hrbol (Halffter & Matthews, 1966).

### 1.2.3. Ekologické gildy

Na základě typu relokace materiálu z potravního zdroje, a od ní se odvíjející kompetiční hierarchie rozdělujeme koprofágní brouky do čtyř gild, přičemž zástupci jednotlivých gild zpracovávají fekální materiál totožným způsobem (Doube, 1991) (Obr. 1).

První gildou jsou váleči (ang. „rollers“), kteří z části potravního zdroje vytvoří objekt přibližně sférického tvaru, který odválí do určité vzdálenosti od zdroje, a následně ho zahrabou. „Klasičtí“ váleči se pohybují po přední holeních, přičemž kouli trusu válí zadními končetinami směrem dozadu a směr určují díky polarizovanému světlu (Sato, 1998; Federico & Philips, 2005; Dacke et al., 2013).

Dále u válečů najdeme také tzv. přenášení, kdy jedinci přenášejí materiál pomocí předních holení, a také postrkování, což je poměrně vzácný typ relokace, kdy jedinec tlačí trus před sebou pomocí clypeu (Halffter & Matthews, 1966; Federico & Philips, 2005).

Příslušníci druhé gildy se nazývají štolari (ang. „tunnelers“). Tito brouci si vyhrabávají tunely (a staví svá hnízda) vertikálně přímo pod potravním zdrojem. Můžeme je rozdělit na pomalu a rychle zahrabávající. Pomalu zahrabávající štolari si nejdříve vyhloubí svůj tunel, a do něj si opakovaně přemisťují fekální materiál ze zdroje. Rychle zahrabávající štolari si nejdříve nahromadí potřebné množství trusu, a poté si vyhrabou chodbu, do které již připravený materiál rychle zatáhnou (Doube, 1991; Hanski & Cambefort, 1991; Vitner, 1998).

Třetí gildu tvoří obývači (ang. „dwellers“), což jsou brouci, kteří trus nerelokují, a jejich larvy tudíž žijí přímo v potravním zdroji. Obývače lze rozdělit na hnízdní, kteří si staví hnízda přímo v mase potravního zdroje (Vitner, 1998; Huerta et al., 2005), a nehnízdní, kteří hnízda nestaví, ale kladou přímo do potravního zdroje, popřípadě do plodové masy vytvořené na zdroji, a jejich larvy tak žijí v exkrementu volně (Vitner, 1998; Owen et al., 2006).

Poslední gildou jsou kleptoparazité, kteří vyhledávají trus již zpracovaný příslušníky válečů či štolářů. Kleptoparazité spotřebovávají zásoby svých hostitelů, nebo likvidují jejich vajíčka a nahrazují je vlastními. Kleptoparazitismus je však strategie využívaná pouze fakultativně, a to pouze některými příslušníky obývačů a štolářů. (Martin-Pierra & Lobo, 1993).

#### **1.2.4. Životní cyklus koprofágních brouků**

K zobecnění životního cyklu koprofágních brouků využijeme příklad na velkém štolari *Heliocopris japeus* (Klemperer & Boulton, 1976):

Na konstrukci podzemního hnízda má největší podíl samice. Samec pravděpodobně vypomáhá s vyhazováním písku ven z tunelu. Samice následně tahá fekální hmotu do vykopaného hnízda, kde z ní vytvoří plodovou masu, a z ní poté přibližně po dvou týdnech jednotlivé plodové koule. Během tohoto procesu většinou samec hnízdo opouští. Postupně do každé plodové koule naklade samice po jednu vajíčku. Po několika dnech se vylíhne larva prvního instaru, která se postupně prokusuje trusem plodové masy. Symbioti v trávicím traktu larvy obohacují štěpením celulózy její trus dusíkem, a larva tak nepožírá pouze trus plodového útvaru, ale i své vlastní fekálie (Hanski & Cambefort, 1991). U larev druhého a třetího instaru je plodová koule obalená vrstvou substrátu. Celý vývoj trvá přibližně osm měsíců, kdy nově vylíhlí dospělci postupně opouští své rodné hnízdo začátkem vlhkého období (Klemperer & Boulton, 1976).

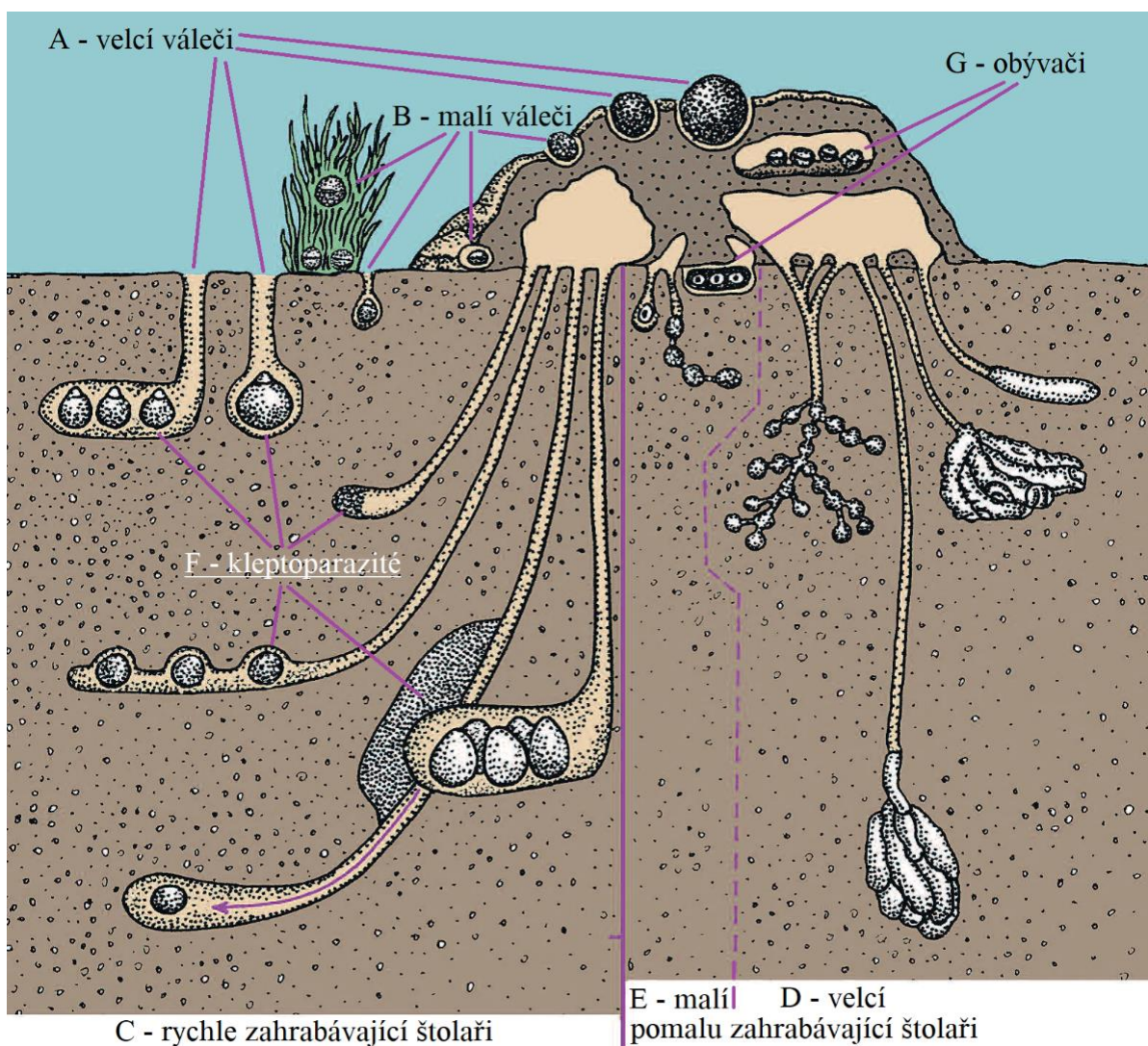
Vývoj larev koprofágních brouků je závislý na množství fekálního materiálu z plodových útvarů, nicméně probíhá velice rychle. Tyto dva faktory mají za následek nutnost mladých dospělců projít tzv. obdobím žíru („feeding stage“), kdy se dospělci vykrmují, aby jim dozrály svaly, smyslové orgány a především gonády, a oni se tak mohli úspěšně rozmnožovat (Halfiter & Matthews, 1966).

### 1.2.5. Mezidruhová kompetice u koprofágních brouků

Krátkodobý výskyt efemerních habitatů znamená silnou kompetici v boji o ně. Koprofágní hmyz, jehož dominantní složku tvoří koprofágní brouci, se v jednotlivých exkrementech vyskytuje v desítkách až tisících jedinců (Doube, 1986; Doube et al., 1991; Scholtz et al., 2009). Mezidruhová kompetice hraje v tomto komplexu interakcí přirozeně důležitou roli a nyní se zaměříme na tu mezi koprofágními brouky, kterou ovlivňuje mnoho faktorů, například množství a stáří daného exkrementu, půdní typ a vegetace nebo také čas depozice exkrementu (Scholz et al., 2009). Druhy mají na základě těchto faktorů vytvořené preference pro určitý typ exkrementu, a dle těchto preferencí, způsobu zpracování fekální hmoty a především kompetiční schopnosti je lze rozdělit do sedmi funkčních skupin, v rámci kterých panuje kompetiční hierarchie (Doube, 1991; Scholtz et al., 2009).

Funkční skupina I (velcí váleči) a III (rychle zahrabávající štoláři) jsou většinou velcí (existují však i výjimky) a poměrně agresivní brouci, kteří jsou schopni velice rychle ze zdroje odstranit větší množství fekální hmoty, což z nich obecně dělá nejdominantnější kompetitory. Za nimi v hierarchii najdeme skupinu II (malí váleči), která odstraňuje fekální materiál v malém množství, nicméně stále rychle. Následují skupiny IV (velcí pomalu zahrabávající štoláři) a V (malí pomalu zahrabávající štoláři), kteří trus zahrabávají i několik dní. Skupina V navíc trus zahrabává do nižších hloubek. Skupina VII (obývači) je celkově nejslabší, jelikož trus nerelokuje, a je tudíž odkázána na množství dostupného trusu. Kleptoparazité (skupina VI) využívají trus zpracovaný ostatními skupinami, a tudíž do hierarchie nezapadají (Obr. 1) (Doube, 1991).

Dle toho rozdělení můžeme pak koprofágní brouky klasifikovat na kompetičně silnější – váleče a rychle zahrabávající štoláře a slabší – pomalu zahrabávající štoláře a obývače (Doube, 1991). Funkční rozdělení je vypracováno na základě tropického složení společenství koprofágních brouků, nicméně tato hierarchie je aplikovatelná i pro společenství v temperátu (Doube, 1991; Finn & Gittings, 2003).



**Obr. 1:** Schéma hnízdních strategií u jednotlivých funkčních skupin (převzato z: Sladeczek, 2014). A = velcí váleči – schopni rychle odstranit velké množství trusu válením, B = malí váleči - schopni rychle odstranit malé množství trusu válením, C = rychle zahrabávající štoláři – schopni rychle odstranit velké množství trusu zahrabáváním, D = velcí pomalu zahrabávající štoláři - pomalu zahrabávající větší množství trusu, E = malí pomalu zahrabávající štoláři - pomalu zahrabávající menší množství trusu, F = kleptoparazité – využívají trus zpracovaný ostatními skupinami, nezapadají do hierarchie, G = obyvači – trus nerelokují.

Přední výhoda strategie válení spočívá v rychlosti, jakou jsou brouci schopni trus zpracovat, a ve vyhnutí se konkurenci o prostor, jelikož si svou kouli trusu válí daleko od potravního zdroje. Za toto však platí tím, že k potravnímu zdroji mají jen dočasný přístup, a dospělci a jejich larvy jsou odkázáni jen na trus z vytvořené koule (Sato, 1998). O již vytvořené koule trusu se tak často svádí souboje, a to i mezi příslušníky různých druhů, přičemž energie spotřebována během soubojů je nejspíše vykompenzována krádeží již vytvořené (popřípadě i odválené) koule (Heinrich & Bartholomew, 1979; Hanski & Cambefort, 1991).

Souboj o kouli trusu může probíhat i mezi několika druhy najednou, jak dokládá pozorování z Korsiky. Druh *Scarabaeus typhon* si vytvořil kouli trusu, kterou nejdříve úspěšně ubránil před *S. sacer*. Následoval souboj mezi majitelem a *S. laticollis*, během kterého se jedinec *S. sacer* vrátil, a o kouli bojovali všichni tři jedinci. Souboj skončil úspěšnou obranou druhu *S. typhon* (Hanski & Cambefort, 1991).

Obecně platí, že větší druhy jsou kompetičně silnější než menší (Young, 1978). Váleči však kompetují nejčastěji s druhy přibližně podobné velikosti, jelikož mají podobné nároky na množství trusu. To potvrzuje výzkum na osmi nejdominantnějších válečích Západní Afriky, kdy na základě průměrné váhy bylo všech osm druhů rovnoměrně rozloženo mezi 8 až 1675 mg (Cambefort, 1991).

Zajímavý je případ válečů *Kheper nigroaeneus* a *Scarabaeus galenus*. Tyto druhy se živí převážně na peletovém trusu antilopy *Aepyceros melampus* a mají téměř shodné nároky na potravu, nicméně *K. nigroaeneus* je o něco větší druh a funguje jako klasický váleč. Menší *S. galenus* válí rychleji a postupně zahrabává jednotlivé pelety, přičemž je schopen do hnízda nashromáždit až desetinásobek trusu než *K. nigroaeneus* klasickou metodou (Ybarrondo & Heinrich, 1996).

Štolaři v exkrementech většinou dominují nejen svou biomasou, ale i počtem druhů. Ačkoliv mají všechny druhy základní požadavky na potravu a vhodnou půdu, v tropech mohou být rozdíly mezi největšími a nejmenšími druhy v několika velikostních řádech (Scholtz et al., 2009). Od toho se odvíjí jejich rozmanitost při tvorbě hnízd, respektive jejich hloubce. Malé pomalu zahrabávající druhy si staví jednoduchá hnízda těsně pod povrchem, kdežto velcí brouci rodu *Heliocopris* mohou své komplexní hnízda konstruovat i ve hloubkách okolo jednoho metru (Klemperer & Boulton, 1976; Doube, 1991; Scholtz et al., 2009). Tato hloubková stratifikace silně redukuje kompetiční tlak o prostor na submisivní druhy ze strany těch dominantních. Menší druhy jsou také více schopny hrabat v hlíněných a tvrdších půdách, kdežto ty větší jsou na tvrdost půdy náchylné více a jsou fixovány především na půdy měkké, ve kterých se hrabe snadněji, což obecně platí i pro váleče (Doube, 1991).

Rozdíly ve stavbě hnízd redukují u štolařů kompetici o prostor, nicméně kompetice o zdroj stále přetrvává. Úspěch druhů v uzurpování dostatečného množství fekálního materiálu je pak většinou založen na hierarchii funkčních skupin (Doube, 1991). Druhy *Copris elphenor* a *Catharsius tricornutus* patří mezi rychle zahrabávající štolaře (dominantní funkční skupina III) a *Onitis alexis* je velký pomalu zahrabávající štolař (kompetičně lehce slabší skupina IV). Ukázalo se, že množství zpracovaného trusu brouky ze skupiny III nebylo přítomností *O. alexis* příliš ovlivněno, kdežto při přítomnosti dvou a více párů ze skupiny III bylo množství



trusu zahrabaného druhem *O. alexis* značně sníženo (Doube et al., 1988; Giller & Doube, 1989).

Vzhledem ke kompetičně slabšímu postavení v rámci koprofágních brouků jsou obývači silně ovlivňováni silnějšími funkčními skupinami a množstvím dostupného materiálu (Scholz et al., 2009). Tomu se přizpůsobili především tím, že kolonizují trus, který je pro zbylé koprofágní brouky nevhodný (většinou starý a suchý) nebo se rozmnožují v době, kdy zbylí brouci nejsou aktivní. Dva druhy afrických obývačů *Oniticellus planatus* a *O. formosus* jsou aktivní po celý rok, nicméně během vlhkého období, kdy je velká aktivita štolařů, jsou jejich průměrné nejvyšší počty v exkrementech starých 3-7 dní. Naopak během suchých období jsou průměrné nejvyšší počty v exkrementech až 14 dní starých, což poukazuje na to, že obývači k rozmnožování hledají vhodná místa již zbavená kompetice ze strany dominantnějších funkčních skupin (Davis, 1989). Obývačům pomáhá také to, že trus nerelokují, a nejsou tudíž ovlivněni typem půdy, na kterém se exkrement nachází (Doube, 1991).

#### **1.2.6. Vnitrodruhová kompetice u koprofágních brouků**

O vnitrodruhové kompetici koprofágních brouků se toho, v porovnání s tou mezidruhovou, příliš mnoho neví. Je to zapříčiněno především tím, že se koprofágní brouci v exkrementech většinou shromažďují v mnohadruhových složeních čítajících až stovky (někdy i tisíce) jedinců, což výrazně komplikuje studie vlivu vnitrodruhové kompetice (Doube, 1986; Doube et al., 1991; Scholtz et al., 2009).

Obecně lze říci, že je vnitrodruhová kompetice koprofágních brouků redukována stavbou hnízd (až na obývače, viz. dále v textu). Hnízda nejenže separují rodičovské páry a jejich potomky, úplně však eliminují kompetici larev cizích páru, jelikož jsou odkázány výhradně na zásoby (plodové útvary) shromážděné a vytvořené rodiči (Halfpter & Matthews, 1966; Klemperer & Boulton, 1976; Hanski & Cambefort, 1991; Sanchez, 2008). Kompetici larev žijících v jednom hnízdě navíc u mnoha druhů redukuje tvorba plodových koulí, jelikož samice klade do jedné koule vždy jen jedno vajíčko. Každá larva má tak svou část potravy již „přidělenou“. (Klemperer & Boulton, 1976; Sato, 1998).

Nejvíce je vnitrodruhová kompetice prozkoumaná u válečů. Tato ekologická gilda je nejlépe pozorovatelná díky její horizontální relokaci trusu. U štolařů a obývačů se výzkum komplikuje jejich „skrytým“ pobytem pod potravním zdrojem, respektive přímo v něm (Hanski & Cambefort, 1991). Interferenční i exploatační vnitrodruhovou kompetici pozorujeme u druhů válečů různých velikostí, a to jak v lesích, tak v oblastech pokrytých

travinami, přičemž obecně platí, že větší jedinci jsou kompetičně silnější než menší (Young, 1978, Peck & Forsyth, 1982; Cambefort, 1984; Tomkins et al., 1999).

U druhu *Kheper laevistriatus* (Scarabaeidae: Scarabaeinae) se přišlo na to, že boj o kouli trusu není ovlivněn pouze velikostí jedinců, ale také teplotou jejich thoraxu. Souboje o kouli přitom začínají ihned po příletu na zdroj, pravděpodobně k zužitkování tělesné teploty zvýšené letem. Zvyšující se tělesná teplota u toho druhu také pozitivně koreluje s rychlostí tvorby koule trusu, a teplota tak pomáhá nejen při interferenci, ale i při rychlejšímu zpracování zdroje (Heinrich & Bartholomew, 1979).

Další zdokumentovaný případ vlivu vnitrodruhové kompetice je u druhu *Neosisyphus spinipes* (Scarabaeidae: Scarabaeinae). Tento, původně africký, váleč byl introdukován do Austrálie, kde se v exkrementech často vyskytuje jako téměř jediný druh, a to v počtech čítajících několik tisíc jedinců. V těchto případech pak dochází k tomu, že jeden exkrement neobsahuje dostatečné množství fekální hmoty pro všechny jedince, a ačkoliv je takový zdroj rozebrán do 24 hodin, jen malá část jedinců uspěje ve vytvoření a zahrabání koule trusu. (Doube et al., 1991).

Váleči si svou potravu přemístí a staví svá různě v určité vzdálenosti od potravního zdroje, štoláři si však svá hnízda konstruují vertikálně pod zdrojem, při větších počtech se tak kompetici o prostor nevyhnou. Jak již bylo řečeno, různé druhy tuto kompetici redukují stavbou hnízd v různých hloubkách, konspecifičtí jedinci však mají nároky na hloubku v podstatě stejné, a u štolářů tak často dochází k soubojům o hnízda (Klemperer, 1984; Emlen, 1997); Velcí samci si namlouvají samičky a brání je a jejich společné hnízdo před vetřelci – především jinými samci (Cook, 1990; Hanski & Cambefort, 1991; Emlen, 1997). Malí samci se zakrnělými rohy se tomuto přizpůsobili a interferencím se silnějšími jedinci se často vyhýbají, přičemž využívají „sneaking“, aby proplížili do hnízda, kde oplodní samičku (Cook, 1990; Emlen, 1997; Simmons et al., 2007).

Dále bylo u štolářů, na rozdíl od již zmíněného váleče *N. spinipes*, pozorováno, že překročení kritické hustoty jedinců na jeden exkrement má za následek snížení množství zpracovaného trusu, a tím pádem i produkce plodových útvarů (Hanski & Cambefort, 1991). Ta se u druhu *Onthophagus binodis* (Scarabaeidae: Scarabaeinae) zvyšuje s rostoucí densitou jedinců, a to až po množství 20-30 jedinců na litr fekální hmoty, kdy může docházet k vytvoření až 100 plodových koulí na jeden exkrement. Od tohoto bodu však produkce s rostoucí densitou klesá, a při počtech okolo 320 jedinců na litr dochází k vytvoření pouze 5 plodových koulí (Ridsdill-Smith et al., 1982).

Vzhledem k malým vzrůstům a kompetičně nižšímu postavení v rámci koprofágních brouků jsou obývači ovlivňováni především mezidruhovou kompeticí (Scholz et al., 2009). Na jejich vnitrodruhovou kompetici nebyly vypracovány konkrétnější práce, nicméně lze předpokládat, že při vysokých densitách bude znatelný vliv vnitrodruhové kompetice o potravu i prostor, a to včetně larev, které žijí v potravním zdroji volně (Vitner, 1998; Owen et al., 2006). Někteří brouci rodu *Aphodius* a brouci rodu *Oniticellus* (Scarabaeidae: Scarabaeinae) se tomuto však vyhýbají díky konstrukci hnízd uvnitř potravního zdroje (Vitner, 1998; Huerta et al., 2005). Poměrně zajímavý je poznatek, že u larev brouků rodu *Aphodius* dochází často ke kanibalismu (např. Holter, 1974), větší pozornost však této problematice věnována nebyla.

### **1.3. Zaměření této práce – *Heliocopris japedus***

*Heliocopris japedus* (Klug, 1855) (Scarabaeidae: Scarabaeinae) je nočním rychle zahrabávajícím štolářem Jižní Afriky. Délka těla tohoto brouka může dosahovat až 5.5 cm (Pokorný et al., 2009). Relokační strategie a velikost tohoto druhu z něj činí kompetitora, který ve svém společenství téměř nemá konkurenci. Díky pozorování Františka X. J. Sládečka, Tomáše Zítka a Adriana L. V. Davise (osobní konzultace) v Jižní Africe jsem se ale dozvěděl, že tento druh občasně využívá také relokační strategii válení. Na základě této informace jsem se rozhodl této problematice věnovat podrobněji, přičemž jako podklad mi sloužila práce na druhu *Scarabaeus catenatus*, u kterého se podobný fenomén také vyskytuje (Sato, 1998).

### **1.4. Cíle práce**

Cílem této práce bylo během tříměsíčního pozorování v Jihoafrické republice zjistit, proč by druh koprofágního brouka *Heliocopris japedus* poměrně drastickým způsobem měnil svou relokační strategii z tunelování na válení. Zajímalo mě jaké jsou příčiny tohoto chování, přičemž mé hlavní předpoklady byly, že se jedná o strategii, jak se vyhnout vnitrodruhové kompetici či popřípadě nevhodné půdě. V závislosti na problematice a mých hypotézách jsem si vytyčil tyto otázky:

- 1) Co ovlivňuje výskyt válení u *H.japedus*?**
- 2) Jaký je vliv velikosti a pohlaví brouka na válení?**
- 3) Ovlivňuje přítomnost jedinců stejného pohlaví výskyt válení?**

## 2. Metodika

### 2.1. Lokalita

Tuto studii jsem vypracoval na lokalitě s poměrně bohatým množstvím brouků *Heliocopris japedus*, a to na pastvině u města Modimolle v Jihoafrické republice (provincie Limpopo), přibližně 135 km severně od hlavního města Pretorie (24°40'18.27''S, 28°29'E) (Obr. 2). Tato pastvina je soukromým majetkem místního farmáře a po domluvě s ním již nebylo nutné obstarávat žádná speciální povolení. Pastvina má celkovou rozlohu 33,7 ha, písčité podloží a je pravidelně spásána stádem krav čítající asi 30 jedinců. Nadmořská výška této lokality činí 1155 m n. m., průměrná roční teplota je 18,4 °C a průměrné roční srážky se pohybují okolo 630 mm.



**Obr. 2:** Zaznačení experimentální pastviny na mapě Jihoafrické republiky (Google Maps, 2020).

## 2.2. Sběr dat

Aktivitu brouků jsem na pastvině pozoroval v letních měsících po prvních silnějších deštích, konkrétně od 19. 12. roku 2018 do 19. 2. roku 2019, a to v nočních hodinách přibližně od 19:00 do 02:00. Tuto dobu jsem zvolil především proto, že jsou tehdy brouci rodu *Heliocopris* nejaktivnější a je jich nejvíce k nalezení (Klemperer & Boulton, 1976).

Zajímalo mě, zda daný jedinec druhu *Heliocopris japetus* válí nebo zahrabává, jakého je pohlaví a velikosti, a také zda se v daném exkrementu, který jedinec zpracovává, nacházejí další jedinci. Pokud tomu tak bylo, zaměřil jsem se opět na jejich pohlaví, velikost a relokační strategii. Další kritérium, které jsem sledoval byla tvrdost půdy pod daným exkrementem.

Sběr spočíval v obchůzce pastvin a hledání trusu zpracovaného brouky *Heliocopris japetus*. Tímto druhem narušené exkrementy jsem rozeznal poměrně snadno, jelikož si tyto brouci své chodby hloubí, vzhledem ke své velikosti, dosti rozměrné a vstup do nich je dobře zpozorovatelný. Pomáhá tomu také písek, který je broukem vykopáván na povrch u vchodu (Klemperer & Boulton, 1976) (Obr. 3).



Obr. 3: Trus zpracovaný druhem *Heliocopris japetus* (ilustrační foto).

Jedno mé pozorování odpovídá jednomu exkrementu, ve kterém se nachází alespoň jeden jedinec druhu *Heliocopris japedus*, exkrementy ve kterých se tento brouk nevyskytoval jsem do mých dat nezapočítával. Sbíral, určil a zapsal jsem všechny jedince, kteří se u daného exkrementu nacházeli a podíleli se na jeho zpracování (Obr. 4). Nečinné jedince jsem nechával na pokoji dokud nebylo zcela jasné, že trus zahrabává na místě nebo válí, až poté jsem je určil.

Brouky jsem sbíral ručně, častěji jsem však byl nucen je vykopat rýčem či lopatkou z chodeb v půdě pod potravním zdrojem nebo v místě, kde si zahrabali trus odválený. Po postupném určení a zapsání všech jedinců došlo k jejich vypuštění zpět do přírody (alespoň 10 m od daného zdroje). Následně jsem provedl test tvrdosti půdy, který spočíval v zabodnutí kovového kolíku do půdy v místech trusu. Na základě subjektivní škály jsem následně určil a zaznamenal, zda se jedná o půdu tvrdou či měkkou. Nakonec jsem daný trus zlikvidoval a zahrabal společně s vykopanou zeminou.

U válejících brouků jsem většinou neměl problém rozeznat, ze kterého exkrementu jeho odválený trus pochází, jelikož jsem je nejčastěji zastihl ještě poměrně blízko původnímu zdroji, nastaly však i situace, kdy jsem tímhle způsobem nebyl schopen jednoznačně určit původní zdroj, a proto jsem daného brouka přiřazoval k nejbližšímu exkrementu v jeho okolí.



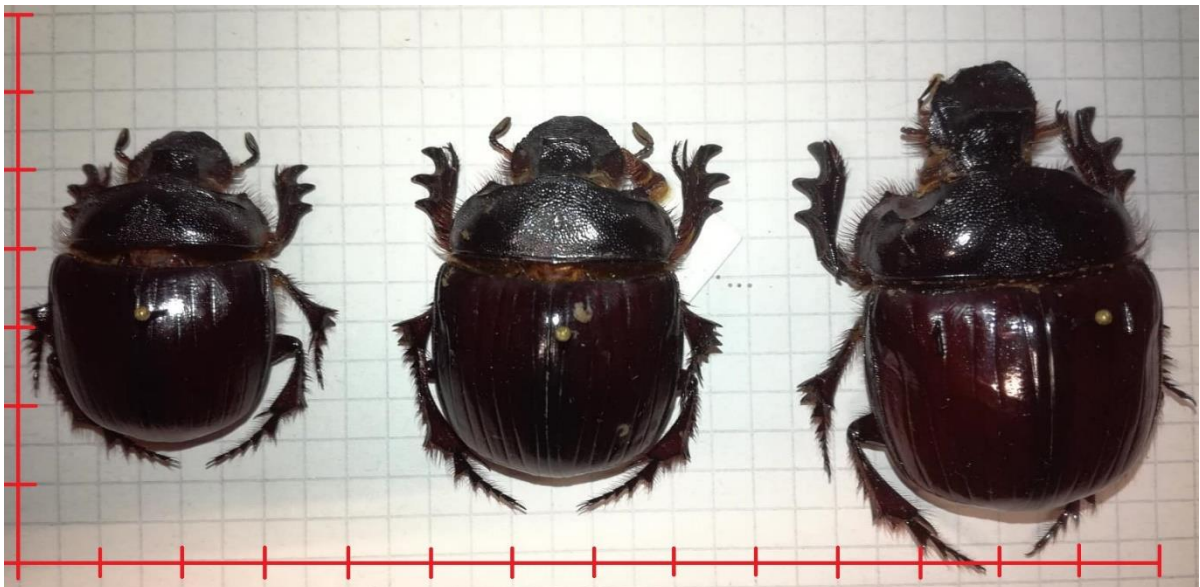
**Obr. 4:** Šest jedinců brouka *Heliocopris japedus* zpracovávající jeden exkrement.

### 2.3. Určování jedinců

U jednotlivých jedinců jsem určil pohlaví a zařadil je do jedné z velikostních tříd – malé, střední či velké (viz Obr. 5 a 6). Brouky jsem byl schopen do těchto tříd rozdělit na základě mnohých předchozích pozorování a určení pomyslné škály ještě předtím, než jsem samotnou studii začal vypracovávat.



**Obr. 5:** Ukázky velikostních tříd samic *Helicopris japetus*. Zleva: malá, střední a velká třída.

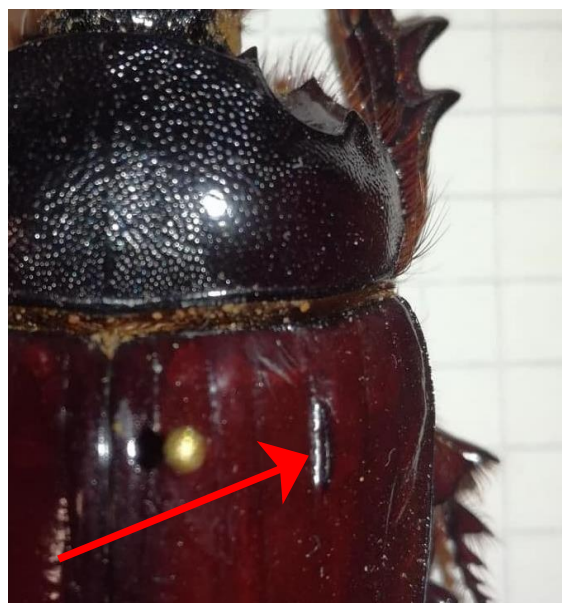


**Obr. 6:** Ukázky velikostních tříd samců *Helicopris japetus*. Zleva: malá, střední a velká třída.

Jedince jsem podle pohlaví determinoval především na základě klíče Pokorný et al., 2009 a našich předchozích pozorování. Jako hlavní znak pro určení samců mi sloužily hluboké polokruhové výkroje na stranách jejich štítu (Obr. 7) a také lišty na jejich krovkách (Obr. 8). Ani jedna z těchto struktur se na tělech samic nenachází. Lišty na krovkách jsou těžce pozorovatelné, nebo se dokonce na malých jedincích nevyskytují, nicméně výkroje na štítu můžeme do určité míry pozorovat na tělech samců vždy.



**Obr. 7:** Výkroj na štítu samce *H. japetus*.



**Obr. 8:** Krovková lišta na těle samce *H. japetus*.



## 2.4. Statistické zpracování

### 1) Co ovlivňuje výskyt válení u *H.japetus*?

Zde mě zajímalo, která z proměnných ovlivňuje u výskyt válení u *H. japetus*. Toho jsem docílil pomocí zobecněných lineárních modelů (Generalized Linear Models (GLM)) s binomickým rozdělením v programu R (R Core Team, 2020). Jedno pozorování představuje jeden ekrement a výskyt válení na tomto ekrementu (0/1) představuje vysvětlovanou proměnnou. Nejdříve jsem sestavil nulový model pro postupný výběr proměnných. Následně došlo k postupnému výběru proměnných a vytvoření finálního modelu na základě AIC (Akaike information criterion) statistiky. Vysvětlující proměnné pro výběr do finálního modelu byly: počet samců v ekrementu, počet samic v ekrementu, přítomnost páru (ano/ne), tvrdost půdy (normální/tvrdá) a měsíc pozorování (prosinec, leden, únor). Výsledný model jsem nakonec validoval v knihovně DHARMA (Hartig, 2020), abych předešel tzv. „overdispersion“.

### 2) Jaký je vliv velikosti a pohlaví brouka na válení?

Opět jsem využil GLM s binomickou distribucí a vytvořil jsem model pravděpodobnosti výskytu válení v závislosti na pohlaví a velikosti (malý/střední/velký) brouka. Model jsem opět otestoval knihovnou DHARMA (Hartig, 2020).

### 3) Ovlivňuje přítomnost jedinců stejného pohlaví výskyt válení?

Zde jsem chtěl přijít na to, co má největší vliv na výskyt válení u jednotlivých pohlaví. Opět jsem použil GLM s binomickou distribucí. Obě proměnné (pravděpodobnost výskytu válení u samců/válení u samic) jsem testoval zvlášť v samostatných testech. Následně jsem vytvořil dva výsledné modely, jeden, který testoval vliv počtu samců a samic v ekrementu na výskyt válení u samců a druhý, který testoval vliv přítomnosti samců a samic v ekrementu na výskyt válení u samic. Testy jsem nakonec opět validoval knihovnou DHARMA (Hartig, 2020).

### 3. Výsledky

Během mého tříměsíčního pozorování jsem zaznamenal 663 pozorování (exkrementů), přičemž k válení došlo v 61 případech, ve zbylých (602) pozorováních došlo výhradně k zahrabávání. V přepočtu na brouky jsme celkově zaznamenali 824 jedinců.

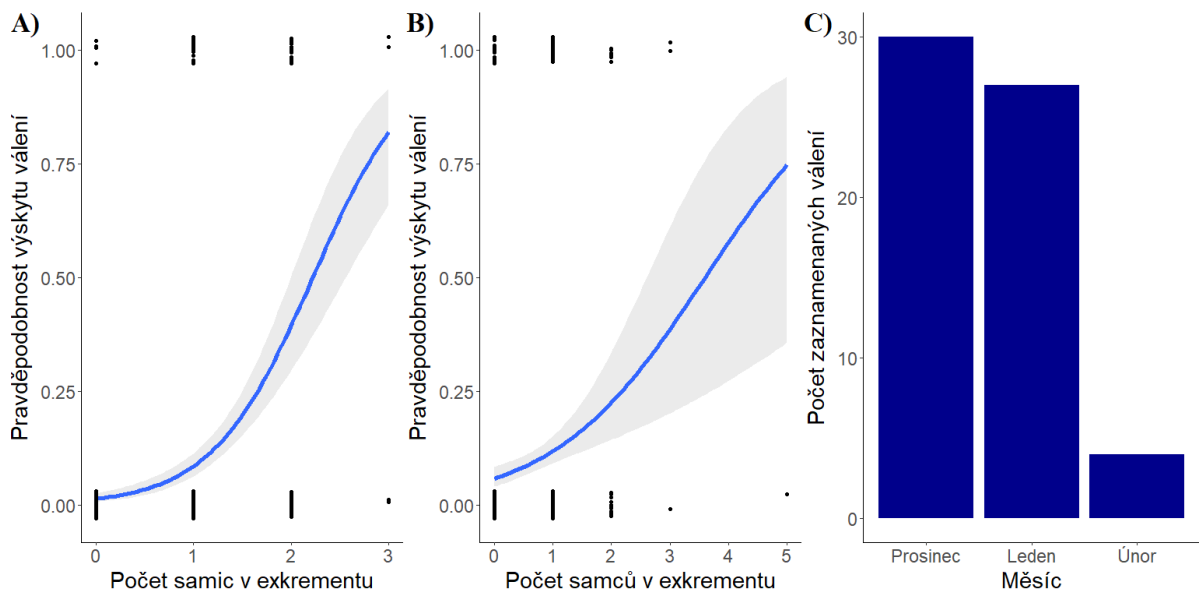
U druhu *Heliocopris japetus* probíhá strategie válení následovně: Po příchodu či přiletu k exkrementu jedinec nejdříve pár minut exkrement zkoumá. Následně z exkrementu oddělí část o přibližné hmotnosti 150-200 g a zformuje ji do podoby elipsoidu. Takto zformovaný trus začne jedinec válet zadními končetinami směrem dozadu, přičemž se pohybuje po předních holeních (Obr. 9). Jedinec trus válí do vzdálenosti 3-10 m od původního potravního zdroje, kde následně začne vykopávat tunel, do kterého později odválený trus zatáhne.



**Obr. 9:** Středně velký samec druhu *Heliocopris japetus* právě válející kus trusu.

### 1) Co ovlivňuje výskyt válení u *H. japetus*?

Dle postupného výběru je pravděpodobnost výskytu válení nejvíce ovlivněna počtem samic v exkrementu (Deviance = 86, 831;  $p < 1 \times 10^{-6}$ ), poté počtem samců v exkrementu (Deviance = 29,058;  $p < 1 \times 10^{-6}$ ) a nakonec měsícem pozorování (Deviance = 6,403;  $p = 0,041$ ). Počet samic ( $z = 8,313$ ;  $p < 1 \times 10^{-6}$ ) (Obr. 10A) i samců ( $z = 4,708$ ;  $p < 1 \times 10^{-5}$ ) (Obr. 10B) v exkrementu měl pozitivní vliv na výskyt válení. (Tab. 1). Nejvíce se válení objevilo v prosinci (30/61) (Obr. 10C), přičemž v únoru bylo signifikantně méně válení než v prosinci ( $z = -2,228$ ;  $p = 0,026$ ).



**Obr. 10:** Vliv počtu samic a počtu samců v exkrementu na pravděpodobnost výskytu válení u brouka *H. japetus* a porovnání počtů válení v jednotlivých měsících.

- A) Vliv počtu samic *H. japetus* v exkrementu na výskyt válení.
- B) Vliv počtu samců *H. japetus* v exkrementu na výskyt válení.
- C) Porovnání počtů zaznamenaných válení v jednotlivých měsících.

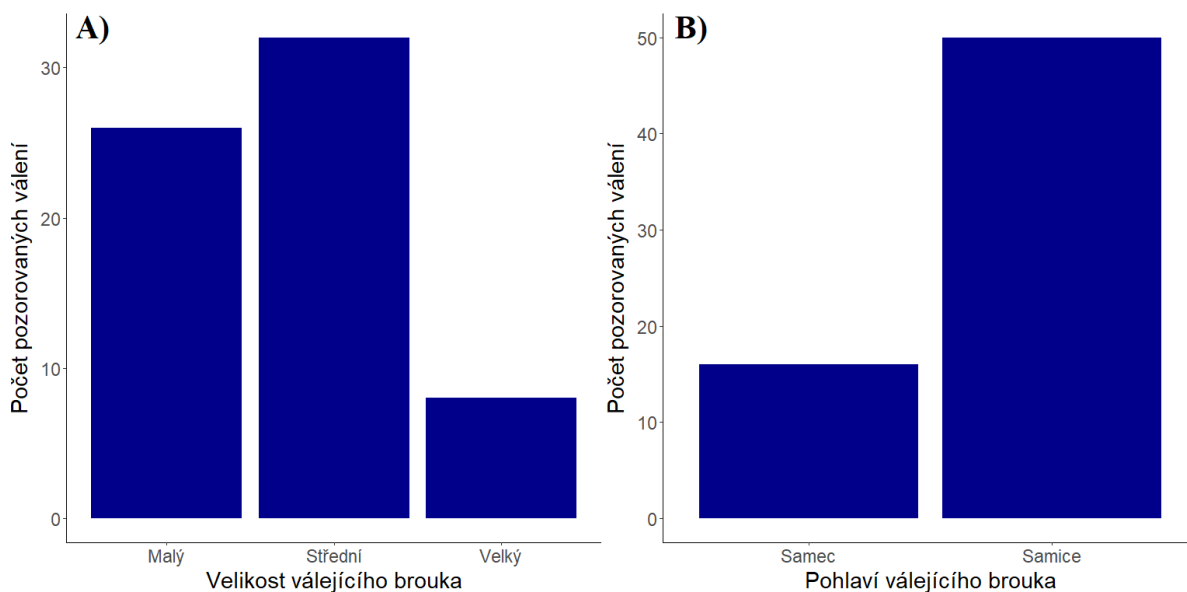
**Tab. 1:** Výsledky finálních GLM, které testují jednotlivé proměnné ovlivňující výskyt válení u druhu *H. japedus*.

Estimate = sklon regresní přímky, Std. Error = střední chyba průměru, z = hodnota testového kritéria, p = signifikance. **Otázka 1** = Co ovlivňuje výskyt válení u *H. japedus*?, **Otázka 2** = Jaký je vliv velikosti a pohlaví brouka na válení?, **Otázka 3** = Ovlivňuje přítomnost jedinců stejného pohlaví výskyt válení? Testováno zvlášť pro samce (Samci) a samice (Samice). Počet samců = vliv počtu samců *H. japedus* v exkrementu, Počet samic = vliv počtu samic *H. japedus* v exkrementu, Únor = rozdíl v pravděpodobnosti výskytu válení mezi únorem a prosincem, Leden = rozdíl v pravděpodobnosti výskytu válení mezi lednem a prosincem, Střední vel. = rozdíl v pravděpodobnosti výskytu válení mezi střední a velkou velikostní třídou u *H. japedus*, Malá vel. = rozdíl v pravděpodobnosti výskytu válení mezi malou a velkou velikostní třídou u *H. japedus*.

	Estimate	Std. Error	z	p
<b>Otázka 1</b>				
Počet samic	2,047	0,246	8,313	< 1x10 <sup>-6</sup>
Počet samců	1,115	0,237	4,708	< 1x10 <sup>-5</sup>
Únor	-1,347	0,605	-2,228	0,026
Leden	-0,526	0,337	-1,557	0,119
<b>Otázka 2</b>				
Střední vel.	1,410	0,398	3,544	< 0,001
Malá vel.	1,196	0,407	2,941	0,003
Samci	-1,161	0,289	-4,011	< 1x10 <sup>-4</sup>
<b>Otázka 3 - Samci</b>				
Počet samic	1,147	0,370	3,104	0,002
Počet samců	2,002	0,382	5,238	< 1x10 <sup>-6</sup>
<b>Otázka 3 - Samice</b>				
Počet samic	2,209	0,271	8,165	< 1x10 <sup>-6</sup>
Počet samců	0,486	0,238	2,043	0,041

## 2) Jaký je vliv velikosti a pohlaví brouka na válení?

Velikost (Deviance = 16,721;  $p < 0,001$ ) i pohlaví (Deviance = 18,747;  $p < 1 \times 10^{-4}$ ) brouka mají signifikantní vliv na pravděpodobnost válení. Malí ( $z = 2,941$ ;  $p = 0,003$ ) a střední ( $z = 3,544$ ;  $p < 0,001$ ) jedinci válí častěji než velcí, přičemž střední jedinci válí vůbec nejčastěji (Obr. 11A). Samci válí méně než samice ( $z = -4,011$ ;  $p < 1 \times 10^{-4}$ ) (Obr. 11B).



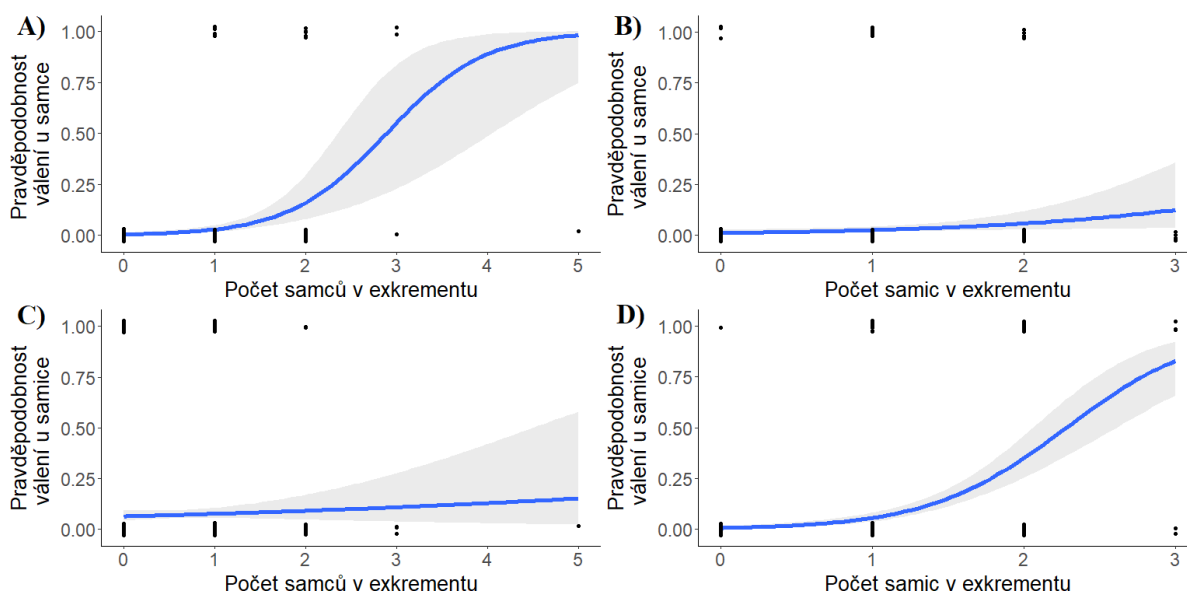
**Obr. 11:** Vliv velikosti a pohlaví brouka *H. japytus* na pravděpodobnost výskytu válení.

- A)** Velikost (velký/střední/malý) válejšího jedince.
- B)** Pohlaví (samice/samec) válejšího jedince.

### 3) Ovlivňuje přítomnost jedinců stejného pohlaví výskyt válení?

Na výskyt válení u samců má vliv počet samců (Deviance = 31,423;  $p < 1 \times 10^{-6}$ ) i samic (Deviance = 9,568;  $p = 0,002$ ), přičemž vliv samců ( $z = 5,238$ ;  $p < 1 \times 10^{-6}$ ) na válení je větší než vliv samic ( $z = 3,104$ ;  $p = 0,002$ ) (Obr. 12A, B).

Počet samců na samičí válení neměl signifikantní vliv (Deviance = 3,762;  $p = 0,052$ ) (Obr. 12C), byl však prokázán vliv počtu dalších samic (Deviance = 87,124;  $p < 1 \times 10^{-6}$ ) (Obr. 12D), tudíž čím více samic v exkrementu, tím větší je pravděpodobnost výskytu samičího válení ( $z = 8,165$ ;  $p < 1 \times 10^{-6}$ ).



**Obr. 12:** Vliv přítomnosti samců a samic na výskyt válení u jednotlivých pohlaví.

- A) Vliv počtu samců na výskyt válení u samce.
- B) Vliv počtu samic na výskyt válení u samce.
- C) Vliv počtu samců na výskyt válení u samice.
- D) Vliv počtu samic na výskyt válení u samice.

## 4. Diskuze

Z celkového počtu 663 pozorování jsem zaznamenal výskyt válení pouze u 61 z nich, což naznačuje, že obecně je využití strategie válení u druhu *Heliocopris japetus* pouze ojediněle se vyskytující jev.

Technika válení se u druhu *Heliocopris japetus* zdá být téměř totožná s klasickými váleči jako jsou například rody *Scarabaeus* a *Kheper* (např. Heinrich & Bartholomew, 1979; Ybarrondo & Heinrich, 1996; Sato, 1998). Brouk se pohybuje po předních holeních, zatímco trus válí dozadu končetinami zadními. To zda *H. japetus* využívá k orientaci při pohybu vzad hvězdy Mléčné dráhy, jak je tomu u nočních válečů (Dacke et al., 2013), nebylo dosud testováno. Já se však domnívám, že by tomu tak být mohlo, jelikož válející jedinci *H. japetus* se nezdáli od potravního zdroje k místu zahrabání pohybovat po příliš složitých či chaotických trasách. Rozdíl mezi pravými váleči a *H. japetus* je však ve formě a množství váleného trusu. U pravých válečů má trus sféroidní formu, kdežto u druhu *H. japetus* má válený trus formu elipsoidu. V poměru k velikosti těla se zdá, že *H. japetus* také není schopen odválet takové množství fekální hmoty jako praví váleči (Sato & Imamori, 1987). Tyto rozdíly si vysvětlují především tím, že *H. japetus* je primárně štolář, který využívá válení pouze minoritně, a tudíž nemá vyvinuté morfologické adaptace související s válením, jako jsou například prodloužené zadní holeně (Hanski & Cambefort, 1991).

### 1) Co ovlivňuje výskyt válení u *H. japetus*?

Výsledky experimentu prokázaly pozitivní vliv počtu jedinců *H. japetus* v exkrementu na výskyt válení u tohoto druhu. To souhlasilo s mým předpokladem, že změna relokační strategie bude silně záviset na množství konspecifických jedinců v daném potravním zdroji. Tato domněnka byla založena především na tom, že u štolářů stejného druhu často dochází ke kompetici o hnízdo či prostor pro něj pod potravním zdrojem (Klemperer, 1984; Emlen, 1997).

Postupný výběr taktéž ukázal, že počet přítomných samic v exkrementu má větší vliv na výskyt válení než počet přítomných samců. Vliv počtu jedinců daných pohlaví na pravděpodobnost využití alternativní strategie nebyl, pokud vím, u jiných druhů studován, v případě druhu *H. japetus* je to nejspíše zapříčiněno tím, že samice využívají válení značně častěji než samci, přičemž na válení samic má vliv především přítomnost jiných samic.

Vliv na výskyt válení byl prokázán také u měsíce, ve kterém byla daná pozorování zaznamenána. Nejvíce válení bylo pozorováno v prosinci a nejméně v únoru. Jedinci začali být zaznamenáváni v prosinci tudíž na začátku období dešťů, kdy se začínají objevovat čerství dospělí jedinci (Klemperer & Boulton, 1976). Čerství dospělci však před rozmnožováním musí projít obdobím žíru („feeding stage“), kdy se musí vykrmit, aby jim dozrály gonády (Halffter & Matthews, 1966). Klemperer & Boulton (1976) tvrdí, že vzhledem k tomu, že v březnu již čerstvé dospělce rodu *Heliocopris* nenalezli, lze předpokládat, že během celého roku dochází k produkci pouze jedné generace, přičemž doba od prosince do března slouží dospělcům k fázi žíru. Sato (1998) prokázal, že volba relokační strategie u druhu *Scarabaeus catenatus* závisí na typu hnízda, které jedinec konstruuje. Dospělci využívají válení především ke stavbě hnízda krmného (pro vlastní spotřebu dospělců) a ke stavbě hnízda plodového (pro odchov potomků) využívají tunelování.

Na základě výzkumu druhu *Scarabaeus catenatus* a mých výsledků tudíž docházím k závěru, že druh *Heliocopris japedus* využívá strategii válení především k tvorbě krmných hnízd, a to především v období žíru, která pravděpodobně u většiny jedinců probíhá především v prosinci a lednu, tudíž v prvních měsících po vynoření čerstvých dospělců (Klemperer & Boulton, 1976). Tato volba strategií souhlasí s výsledky a tvrzeními Sata (1998), jelikož válením dochází k redukci interferenční kompetice o prostor při hnízdění, nicméně za cenu menšího množství fekálního materiálu. Tunelování na druhou stranu nabízí přístup k většímu množství potravy, nicméně za cenu silné interferenční kompetice o hnízdo. Jedinci *H. japedus* tak nejspíš využívají strategii válení především během období žíru proto, že v tuto dobu menší množství potravy pravděpodobně nepředstavuje tak velký problém jako při stavbě hnízda plodového. Toto tvrzení podporuje i fakt, že koprofágní brouci zpracovávají menší množství fekálního materiálu, když staví potravní hnízda pro svou spotřebu než kdy staví hnízda plodová (Sato & Imamori, 1987; Hanski & Cambefort, 1991), kdy se naopak vyplatí podstoupit silnou kompetici za cenu většího množství potravy pro potomstvo. Bylo však dobré tato tvrzení utvrdit, a to především jasným určením hnízda, které daný jedinec konstruuje.

Na základě toho, že se rychle zahrabávající štolari jako je i *Heliocopris japedus* zdržují především na písčítých půdách, ve kterých se snadněji hrabe (Doube, 1991), byla jedna z mých hypotéz, že *H. japedus* využívá strategii válení, aby přesunul fekální hmotu z tvrdé půdy pod potravním zdrojem na vhodnější lokaci. Vliv tvrdosti půdy na pravděpodobnost vzniku válení však potvrzen nebyl. Zdá se tedy, že *H. japedus* je schopen se prohrabat i tvrdou půdou a jeho preference pro půdu měkkou je především kvůli snížení námahy a spotřeby energie.



## 2) Jaký je vliv velikosti a pohlaví brouka na válení?

Test prokázal pozitivní vliv velikosti jedinců na pravděpodobnost výskytu válení. U velkých jedinců dochází k využití válení podstatně méně než u jedinců středních a malých, a jejich relokační strategií je tak téměř výhradně tunelování. To se jeví logicky, jelikož velcí jedinci jsou v interferenční kompetici obecně více favorizováni než menší (Young, 1978, Peck & Forsyth, 1982; Cambefort, 1984; Tomkins et al., 1999). Přestože intenzita intrasexuálních soubojů nebyla u rodu *Heliocopris* dostatečně prozkoumána, lze předpokládat, že velcí dominantní samci mají mnohem větší šanci ubránit své hnízdo před vetřelci než jedinci menší. Zdá se tedy, že tomuto znevýhodnění se menší jedinci druhu *H. japeus* přizpůsobili alternativní strategií – válením. Ačkoliv se tyto výsledky liší od těch na druh *Scarabaeus catenatus*, kde vliv velikosti jedince na volbu relokační strategie potvrzen nebyl (Sato, 1998), shodují se však s alternativním chováním jiných štolářů, kdy slabší jedinci využívají taktik „sneakingu“, aby se vyhnuli interferenci s dominantními samci (Cook, 1990; Emlen, 1997; Simmons et al., 2007). V mém experimentu je pak častější výskyt válení u středních jedinců oproti těm malým pravděpodobně zapříčiněn tím, že ze zaznamenaných jedinců *H. japeus* tvořili středně velcí jedinci téměř polovinu, oproti ostatním dvěma velikostním kategoriím tak čítali mnohem více jedinců.

Vliv pohlaví jedince na výskyt válení byl u druhu *H. japeus* také potvrzen, což opět neodpovídá výsledkům na druh *Scarabaeus catenatus*, kde u obou pohlaví docházelo k využití válení v přibližně stejném poměru (Sato, 1998). U druhu *H. japeus* využívají samice válení mnohem častěji než samci. Domnívám se, že je to zapříčiněno především tím, že u samic je náročnost a energetická investice do vývinu gonád a následně i do rozmnožování často vyšší než u samců (Trivers, 1972; Norton & MacFarlane, 1995; Price, 1997). U druhu *H. japeus* je navíc samičí investice do rozmnožování oproti té samčí zvýšena rodičovskou péčí o vajíčka a larvy v hnízdě (Klemperer & Boulton, 1976. Samice tak mohou být hnány silnou potřebou za každou cenu sehnat alespoň nějaké množství potravy pro fázi žíru a nemohou si tak dovolit prohrát souboje o fekální materiál a prostor pod potravní zdrojem se silnějšími jedinci.

### 3) Ovlivňuje přítomnost jedinců stejného pohlaví výskyt válení?

U samců i samic bylo potvrzeno, že na výskyt válení u jedince *H. japeus* má větší vliv přítomnost jedinců stejného pohlaví v exkrementu než pohlaví opačného. Tento výsledek se dal předpokládat především díky tomu, že setkání dvou brouků opačného pohlaví většinou vede k páření těchto jedinců. Setkání brouků stejného pohlaví na druhou stranu obvykle vede k intrasexuálním soubojům o prostor a potencionálního partnera (Klemperer, 1984; Cook, 1990; Emlen, 1997). Vliv samic na válení samců si pak lze vysvětlit velikostními či kondičními rozdíly, jelikož obvykle velikost partnerů u koprofágních brouků pozitivně koreluje (Cambefort, 1984). Větší samice se tedy může odmítnou spářit s či dokonce tolerovat menšího samce, což je chování u koprofágních brouků se vyskytující (Matthews, 1963; Sato & Imamori, 1987). Menší samec tak může být přinucen přejít k válející strategii, toto vysvětlení by si však vyžadovalo názornější a důkladnější prověření.

### 4) Závěr

Výsledkem tříměsíčního pozorování bylo zjištění, že druh koprofágního brouka *Heliocopris japeus* ojediněle využívá, krom své preferované relokační strategie tunelování, také strategii válení. K této behaviorální změně dochází především u jedinců menšího vzrůstu, předně samic, a to v období žíru, kdy se čerství koprofágní brouci musí vykrmit, aby se jim dovyvinuli gonády. Tímto způsobem válející jedinci redukuje interferenční vnitrodruhovou kompetici pod potravním zdrojem, která na ně vyvstává ze strany silnějších jedinců, a jsou tak spíše schopni se řádně dovyvinout a rozmnožit.

V budoucnu bych chtěl dlouhodobějším pozorováním druhu *Heliocopris japeus* jasně určit typy hnízd, které staví válející a tunelující jedinci, a tím si potvrdil svá tvrzení. Tento výzkum by však nejspíše vyžadoval destruktivní výkopy hnízd. Dál bych se rád blíže zaměřil na interakce samců a samic, přičemž bych zvažil pracovat s rovným předem určeným počtem samců a samic, abych tak zamezil nevyrovnanosti pohlaví.

## 5. Zdroje

- Aarestrup, K., Økland, F., Hansen, M., Righton, D., Gargan, P., Castonguay, M., Bernatchez, L., Howey, P., Sparholt, H., Pedersen, M. & McKinley, R. (2009): Oceanic spawning migration of the European eel (*Anguilla anguilla*). *Science*, 325, 1660.
- Abrahamson, W., Brown, J., Roth, S., Sumerford, D., Horner, J., Hess, M., How, S., Craig, T., Packer, R. & Itami, J. (1993): Gallmaker speciation: an assessment of the roles of host-plant characters and phenology, gallmaker competition, and natural enemies. *In*: Price, P., Mattson, W. & Baranchikov, Y., eds.: The ecology and evolution of gall forming insects. North Central Forest Experimental Station, Forest Service, USDA, St. Paul, MN.
- Adams, R. & Thibault, K. (2006): Temporal resource partitioning by bats at water holes. *Journal of Zoology*, 270, 466-472.
- Amundsen, P., Knudsen, R. & Klemetsen, A. (2007): Intraspecific competition and density dependence of food consumption and growth in *Arctic charr*. *Journal of Animal Ecology*, 76, 149-158.
- Arcese, P. & Smith, J. (1988): Effects of population density and supplemental food on reproduction in song sparrows. *Journal of Animal Ecology*, 57, 119-136.
- Bauer, S., Wyszomirski, T., Berger, U., Hildenbrandt, H., Grimm, V. (2004): Asymmetric competition as a natural outcome of neighbour interactions among plants: results from the field-of-neighbourhood modelling approach. *Plant Ecology*. 170, 135-145.
- Begon, M., Harper, J. & Townsend, C. (1997): *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc.
- Bellows, T. (1981): The descriptive properties of some models for density dependence. *Journal of Animal Ecology*, 50, 139-156.
- Berntson, G. & Wayne, P. (2000): Characterizing the size dependence of resource acquisition within crowded plant populations. *Ecology*, 81, 1072-1085.
- Bishop, A., McKenzie, H., Spohr, L., & Barchia, I. (2005): Interactions between dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) and the arbovirus vector *Culicoides brevitarsis* Kieffer (Diptera: Ceratopogonidae). *Australian Journal of Entomology*, 44, 89-96.

- Bornemissza, G. (1979): Australian Dung Beetle Research Unit in Pretoria. *South African Journal of Science*, 75, 257-260.
- Branch, G. (1971): The ecology of *Patella* Linnaeus from the Cape Peninsula, South Africa. I. Zonation, movements and feeding. *Zoologica Africana*, 6, 1-38.
- Branch, G. (1975a): Intraspecific competition in *Patella cochlear* Born. *Journal of Animal Ecology*, 44, 263-281.
- Branch, G. (1975b): Mechanisms reducing intraspecific competition in *Patella* spp.: migration, differentiation and territorial behaviour. *Journal of Animal Ecology*, 44, 575-600.
- Breen, P. (1972): Seasonal migration and population regulation in the limpet *Acmaea (Collisella) digitalis*. *Veliver*, 15, 133-141.
- Brown, J, Abrahamson, W. & Way, P. (1996): Mitochondrial DNA phylogeography of host races of the goldenrod ball gallmaker, *Eurosta solidaginis* (Diptera:Tephritidae). *Evolution*, 50, 777-786.
- Cambefort, Y. (1984): Étude écologique des Coléoptères Scarabaeidae de Côte d'Ivoire. *Travaux des Chercheurs de la Station de Lamto*, 3, 1-294.
- Cambefort, Y. (1991): Dung beetles in tropical savannas. In: Hanski, I. & Cambefort, Y.: *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, USA, 156-178.
- Canard, M. & Duelli, P. (1984): Predatory behaviour of larvae and cannibalism. In: Canard, M., Séméria, Y. & New, T.: *Biology of Chrysopidae*. W. Junk Publishers, The Hague, 92-100.
- Connell, J. (1961): The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42, 710-723.
- Cook, D. (1990): Differences in courtship, mating and postcopulatory behaviour between male morphs of the dung beetle *Onthophagus binodis* Thunberg (Coleoptera, Scarabaeidae). *Animal Behaviour*, 40, 428-436.
- Creese, R. & Underwood, A. (1982): Analysis of inter- and intraspecific competition amongst intertidal limpets with different methods of feeding. *Oecologia*, 53, 337-346.
- Dacke, M., Baird, E., Byrne, M., Scholtz, C., Warrant E. (2013): Dung beetles use the milky way for orientation. *Current Biology*, 23, 298–300.
- Dash, M. & Hota, A. (1980): Density effects on the survival, growth rate, and metamorphosis of *Rana tigrina* tadpoles. *Ecology*, 61, 1025-1028.

- Davis, A. (1989): Residence and breeding of *Oniticellus* (Coleoptera: Scarabaeidae) within cattle pads: inhibition by dung-burying beetles. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 52, 229-236.
- Davis, A., Scholtz, C. & Philips, T. (2002): Historical biogeography of scarabaeine dung beetles. *Journal of Biogeography*, 29, 1217-1256.
- de Camargo, N., de Camargo, W., Correa, D., de Camargo, A. & Vieira, E. (2016): Adult feeding moths (Sphingidae) differ from non-adult feeding ones (Saturniidae) in activity-timing overlap and temporal niche width. *Oecologia*, 180, 313-324.
- Dingle, H. & Drake, A. (2007): What is Migration? *BioScience*, 57, 113-121.
- Doube, B. (1986): Biological control of the buffalo fly in Australia: the potential of the southern African dung fauna. In: Patterson, R. & Rutz, D.: Biological Control of Muscoid Flies. Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America, College Park, Maryland, USA, 16-34.
- Doube, B. (1991): Dung beetles of Southern Africa. In: Dung beetle ecology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 133-155.
- Doube, B., MacQueen A. & Fay, H. (1988): Effects of dung fauna on survival and size of buffalo flies (*Haematobia* spp) breeding in the field in South-Africa and Australia. *Journal of Applied Ecology*, 25, 523-536.
- Doube, B., MacQueen, A., Ridsdill-Smith, T. & Weir, T. (1991): Native and introduced dung beetles in Australia. In: Hanski, I. & Cambefort, Y.: Dung beetle ecology. Princeton University Press, Princeton, USA, 255–278.
- Droge, E., Creel, S., Becker, M. & M'soka, J. (2017): Spatial and temporal avoidance of risk within a large carnivore guild. *Ecology and Evolution*, 7, 189-199.
- Emlen, D. (1997): Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera:Scarabaeidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41, 335-341.
- Federico, C. & Philips, T. (2005): Food relocation and nesting behavior of the Argentinian dung beetle genus *Eucranium* and comparison with the southwest African *Scarabaeus* (*Pachysoma*) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 64, 53-59.
- Fedriani, J., Fuller, T., Sauvajot, R. & York, E. (2000): Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia*, 125, 258-270.

- Finn, J. (2001): Ephemeral resource patches as model systems for diversity-function experiments. *Oikos*, 92, 363-366.
- Finn, J. & Gittings, T. (2003): A review of competition in north temperate dung beetle communities. *Ecological Entomology*, 28, 1-13.
- Frolov, A., Akhmetova, L. & Scholtz, C. (2008): Revision of the obligate mushroom-feeding African "dung beetle" genus *Coptorhina* Hope (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Journal of Natural History*, 42, 1477-1508.
- Gause, G. (1934): The struggle for existence. The Williams & Wilkins Company, Baltimore.
- Gibernau, M., Macquart, D. & Przetak G. (2004): Pollination in the Genus *Arum* – a review. *Aroideana*, 27, 148-166.
- Gilad, O. (2008): Competition and Competition Models. *Encyclopedia of Ecology*, 707-712.
- Giller, P. & Doube, B. (1989): Experimental analysis of inter- and intraspecific competition in dung beetle communities. *The Journal of Animal Ecology*, 58, 129-142.
- Google Maps. Google [online]. c2020 [cit. 2020-5-20]. Dostupné z: <https://www.google.cz/maps/place/Olifantspoort+Bush+Camp+%26+Caravan+Park/@25.9213848,22.2163264,5.53z/data=!4m5!3m4!1s0x1ebf67cd5ebb4083:0xff495500b62724d1!8m2!3d-24.6717418!4d28.4983903>
- Grace, J., Wetzel, R. (1981): Habitat partitioning and competitive displacement in cattails (*Typha*): experimental field studies. *The American Naturalist*, 118, 463-474.
- Hairston, N. (1980): The experimental test an analysis of field distributions: competition in terrestrial salamanders. *Ecology*, 61, 817-826.
- Halfpter, G. (1991): Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera:Scarabaeidae:Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 82, 195-238.
- Halfpter, G. & Edmonds, W. (1982): The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. Mexico: Instituto de ecología.
- Halfpter, G. & Matthews, E. (1966): The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae. *Folia entomologica mexicana*.
- Hanski, I. & Cambefort, Y. (1991): Dung beetle ecology. Priceton university press, Priceton, New Jersey.

- Hanski, I. & Koskela, H. (1977): Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia*, 28, 203-231.
- Harborne, J. (1991): Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press, San Diego.
- Hartig, F. (2020): DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.2.7. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- Hawes, C., Evans, H. & Stewart, A. (2013): Interference competition, not predation, explains the negative association between wood ants (*Formica rufa*) and abundance of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Ecological Entomology*, 38, 315-322.
- Heinrich, B. & Bartholomew, G. (1979): Roles of endothermy and size in inter- and intraspecific competition for elephant dung in an African dung beetle, *Scarabaeus laevistriatus*. *Physiological Zoology*, 52, 484-496.
- Heisey, R. (1990): Evidence for allelopathy by tree-of-heaven. *Journal of Chemical Ecology*, 16, 2039-2055.
- Hemptinne, J., Lognay, G., Doumbia, M. & Dixon, A. (2001): Chemical nature and persistence of the oviposition deterring pheromone in the tracks of the larvae of the two spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Chemoecology*, 11, 43-47.
- Hess, M., Abrahamson, W. & Brown, J. (1996): Intraspecific Competition in the Goldenrod Ball-Gallmaker (*Eurosta solidaginis*): Larval Mortality, Adult Fitness, Ovipositional and Host-Plant Response. *The American Midland Naturalist*, 136, 121-133.
- Hofsvang, T. (1988): Mechanisms of host discrimination and intraspecific competition in the aphid parasitoid *Ephedrus cerasicola*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 48, 233-239.
- Hofsvang, T. & Hagvar, E. (1986): Oviposition behaviour of *Ephedrus cerasicola* (Hym.: Aphidiidae) parasitizing different instars of its aphid host. *Entomophaga*, 31, 261-267.
- Holt, R. & Lawton, J. (1993): Apparent Competition and Enemy-Free Space in Insect Host-Parasitoid Communities. *American Naturalist*, 142, 623-645.
- Holt, R. & Polis, G. (1997): A theoretical framework for intraguild predation. *The American Naturalist*, 149, 745-764.

- Holter, P. (1974): Food Utilization of Dung-Eating Aphodius Larvae (Scarabaeidae). *Oikos*, 25, 71-79.
- Holter, P. (1979): Effect of dung-beetles (*Aphodius spp.*) and earthworms on the disappearance of cattle dung. *Oikos*, 32, 393-402.
- Holter, P. (2004): Dung feeding in hydrophilid, geotrupid and scarabaeid beetles: examples of parallel evolution. *European Journal of Entomology*, 101, 365-372.
- Holter, P. & Scholtz, C. (2005): Are ball-rolling (Scarabaeini, Gymnopleurini, Sisyphini) and tunneling scarabaeine dung beetles equally choosy about the size of ingested dung particles? *Ecological Entomology*, 30, 700-705.
- Holter, P. & Scholtz, C. (2007): What do dung beetles eat? *Ecological Entomology*, 32, 690-697.
- Hreck, J., Miller, S., Whitfield, J., Shima, H. & Novotny, V. (2013): Parasitism rate, parasitoid community composition and host specificity on exposed and semi-concealed caterpillars from a tropical rainforest. *Oecologia*, 173, 521-532.
- Huerta, C., Halfpfer, G. & Halfpfer, V. (2005): Nidification in *Eurysternus foedus* Guérin-Ménéville: its relationship to other dung beetle nesting patterns (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 44, 75-84.
- Chesson, P. (2000): Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343-366.
- Jones, M. & Harper, J. (1987a): The influence of neighbours on the growth of trees. I. The demography of buds in *Betula pendula*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 232, 1-18.
- Jones, M. & Harper, J. (1987b): The influence of neighbours on the growth of trees. II. The fate of buds on long and short shoots in *Betula pendula*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 232, 19-33.
- Katsoyannos, B. (1975): Oviposition-deterring, male-arresting, fruitmarking pheromone in *Rhagoletis cerasi*. *Environmental Entomology*, 4, 801-807.
- Keddy, P. (2001): Competition, 2nd edition. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Klemperer, H. (1984): Nest construction, fighting, and larval behaviour in a geotrupine dung beetle, *Ceratophyus hoffmannseggi* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Zoology*, 204, 119-127.
- Klemperer, H. & Boulton, R. (1976): Brood burrow construction and brood care by *Heliocopris japedus* (Klug) and *Heliocopris hamadryas* (Fabricius) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 1, 19-29.



- Lawton, J., Hassell, M. (1981): Asymmetrical competition in insects. *Nature*, 289, 793-795.
- Le Cren, E. (1973): The population dynamics of young trout (*Salmo trutta*) in relation to density and territorial behaviour. *Rapports et proces-verbaux des reunions. Conseil international pour l'exploration de la mer.*, 164, 241-246.
- Longstaff, B. (1976): The dynamics of collembolan populations: competitive relationships in an experimental system. *Canadian Journal of Zoology*, 54, 948-962.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967): The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting Species. *American Naturalist*, 101, 377-385.
- Maire, V., Gross, N., Borger, L., Proulx, R., Wirth, C., Pontes, L., Soussana, J. & Louault, F. (2012): Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytologist*, 196, 497-509.
- Marchand, D. & McNeil, J. (2004): Avoidance of intraspecific competition via host modification in a grazing, fruit-eating insect. *Animal Behaviour*, 67, 397-402.
- Martin-Piera, F. & Lobo, J. (1993): New data and observations on kleptoparasitic behaviour in dung beetles from temperate regions (Coleoptera:Scarabaeoidea). *Acta Zoologica Mexicana*, 57, 15-18.
- Matthews, E. (1963): Observations on the ball-rolling behavior of *Canthon pilularius* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Psyche*, 70, 75-93.
- McNeil, J. & Quiring, D. (1983): Evidence of an Oviposition-Deterring Pheromone in the Alfalfa Blotch Leafminer, *Agromyza frontella* (Rondani) (Diptera: Agromyzidae). *Environmental Entomology*, 12, 990-992.
- Micha, S., Stammel, J. & Holler, C. (1993): 6-methyl-5-heptene-2-one, a putative sex and spacing pheromone of the aphid hyperparasitoid, *Alloxysta victrix* (Hymenoptera: Alloxystidae). *European Journal of Entomology*, 90, 439-442.
- Miller, R. (1967): Pattern and process in competition. *Advances in Ecological Research*, 4, 1-74.
- Miller, A. (1961): The mouth parts and digestive tract of adult dung beetles (Coleoptera:Scarabaeidae), with reference to ingestion of helminths eggs. *The Journal of Parasitology*, 47, 735-744

- Milne, A. (1961): Definition of competition among animals. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 15, 40-61.
- Mitchley, J., Grubb, P. (1986): Control of relative abundance of perennials in chalk grassland in southern England. I. Constancy of rank order and results of pot- and field-experiments on the role of interference. *Journal of Ecology*, 74, 1139-1166.
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcuita, S., Favila, M., & Network, T. (2008): Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological conservation*, 141, 1461-1474.
- Norton, E., & MacFarlane, R. (1995): Nutritional dynamics of reproduction in viviparous yellowtail rockfish. *Sebastes flavidus*. *Fishery Bulletin*, 93, 299-307.
- Opatovsky, I., Gavish-Regev, E., Weintraub, P. & Lubin, Y. (2016): Various competitive interactions explain niche separation in cropdwelling web spiders. *Oikos*, 125, 1586-1596.
- Owen, W., Lloyd, J., Legg, D. & Kumar, R. (2006): Endocoprid activity of *Aphodius fossor* (Coleoptera: Scarabaeidae) related to bovine dung decomposition in a mixed grass prairie. *Journal of Economic Entomology*, 99, 2210-2215.
- Park, J. & Jang, B. (2019): Robust coexistence with alternative competition strategy in the spatial cyclic game of five species. *CHAOS*, 29.
- Parker, G. (1990): Sperm competition games: sneaks and extra-pair copulations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 242, 127-133.
- Peck, S. & Forsyth, A. (1982): Composition, structure, and competitive behaviour in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Canadian Journal of Zoology*, 60, 1624-1634.
- Peckarsky, B. & Cowan, C. (1991): Consequences of Larval Intraspecific Competition to Stonefly Growth and Fecundity. *Oecologia*, 88, 277-288.
- Pokorny, S., Zidek, J. & Werner, K. (2009): Giant dung beetles of the genus *Heliocopris* (Scarabaeidae). Taita Publishers sro.
- Polis, G., Myers, C., Holt, R. (1989): The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 297-330.
- Price, P. (1984): Alternative paradigms in community ecology. *A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems* (P. Price, C. Slobodchikoff and W. Gaud, eds.). Wiley, New York, 354-383.
- Price, P. (1997): *Insect ecology*. John Wiley & Sons.

- Prokopy, R. (1972): Evidence for a Marking Pheromone Deterring Repeated Oviposition in Apple Maggot Flies. *Environmental Entomology*, 1, 326-332.
- Prokopy, R., Malavasi, A. & Morgante, J. (1982): Oviposition deterring pheromone in *Anastrepha fraterculus* flies. *Journal of Chemical Entomology*, 8, 763-771.
- Prokopy, R. & Owens, E. (1983): Visual Detection of Plants by Herbivorous Insects. *Annual Review of Entomology*, 28, 337-364.
- R Core Team (2020): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Raso, L., Sint, D., Mayer, R., Plangg, S., Recheis, T., Brunner, S., Kaufmann, R. & Traugott, M. (2014): Intraguild predation in pioneer predator communities of alpine glacier forelands. *Molecular Ecology*, 23, 3744-3754.
- Ridsdill-Smith, T., Hall, G. & Craig, G. (1982): Effect of population density on reproduction and dung dispersal by the dung beetle *Onthophagus binodis* in the laboratory. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 32, 80-85.
- Ruzicka, Z. (1994): Oviposition-deterring pheromone in *Chrysopa oculata* (Neuroptera: Chrysopidae). *Eur. J. Entomol*, 91, 361-370.
- Ryan, M., Pease, C. & Morris, M. (1992): A genetic polymorphism in the swordtail *Xiphophorus nigrensis*: testing the prediction of equal fitnesses. *The American Naturalist*, 139, 21-31.
- Sanchez, M. (2008): Nest and brood chamber structure of two South American dung beetles: *Gromphas lacordairei* Brulle and *Ontherus sulcator* (Fabricius) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Coleopterists Bulletin*, 62, 49-61.
- Sato, H. (1998): Payoffs of two alternative nesting tactics in the African dung beetle, *Scarabaeus catenatus*. *Ecological Entomology*, 23, 62-67.
- Sato, H. & Imamori, M. (1987): Nesting behaviour of a subsocial African ball-roller *Kheper platynotus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 12, 415-425.
- Shuster, S., & Wade, M. (1991): Equal mating success among male reproductive strategies in a marine isopod. *Nature*, 350, 608-610.
- Schenk, H. (2006): Root competition: beyond resource depletion. *Journal of Ecology*, 94, 725-739.
- Schoener, T. (1974): Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science*, 185, 27-39.

- Schoener, T. (1983): Field Experiments on Interspecific Competition. *The American Naturalist*, 122.
- Scholtz, C., Davis, A., Kryger, U. (2009): Evolutionary biology and conservation of dung beetles. Pensoft Publishers, Bulgaria.
- Schmitt, R. (1987): Indirect Interactions Between Prey: Apparent Competition, Predator Aggregation, and Habitat Segregation. *Ecology*, 68, 1887-1897.
- Silva, S., Servia, M., Vieira-Lanero, R. & Cobo, F. (2012): Downstream migration and hematophagous feeding of newly metamorphosed sea lampreys (*Petromyzon marinus* Linnaeus, 1758). *Hydrobiologia*, 700, 277–286.
- Simmons, L., Emlen, D. & Tomkins, J. (2007): Sperm competition games between sneaks and guards: A comparative analysis using dimorphic male beetles. *Evolution*, 61, 2684-2692.
- Skogland, T. (1983): The effects of density dependent resource limitation on size of wild reindeer. *Oecologia*, 60, 156-168.
- Sladeczek, F. (2014): „Jen trochu blíže hrdobci...“ aneb ne každý hovnivál válí. *Živa*, 5, 227.
- Thiéry, D., Monceau, K. & Moreau, J. (2014): Larval intraspecific competition for food in the European grapevine moth *Lobesia botrana*. *Bulletin of Entomological Research*, 104, 517-524.
- Tomkins, J., Simmons, L., Knell, R. & Norris, K. (1999): Correlates of ball size and rolling speed in the dung beetle *Kheper nigroaeneus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Zoology*, 248, 483-487.
- Trivers, R. (1972): Parental Investment and Sexual Selection. In: Campbell, B. (ed.): Sexual selection and the descent of man. Aldine, Chicago, 136-179.
- Tshikae, R., Davis, A., Scholtz, C. (2013): Does an aridity and trophic resource gradient drive patterns of dung beetle food selection across the Botswana Kalahari? *Ecological Entomology*, 38, 83-95.
- Underwood, A. (1978): An experimental evaluation of competition between three species of intertidal prosobranch gastropods. *Oecologia*, 33, 185-202.
- Utami, S., Goossens, B., Bruford, M., de Ruiter, J., & van Hooff, J. (2002): Male bimaturism and reproductive success in Sumatran orang-utans. *Behavioral Ecology*, 13, 643-652.

- Uvarov, A., Ilieva-Makulec, K., Karaban, K., Yakovenko, N. & Uchmański, J. (2019): Effects of Intra- and Interspecific Interactions in Earthworm Assemblages: A Comparative Study. *Biology Bulletin*, 46, 475-482.
- Vanderhaeghe, F., Ruyschaert, S., van den Berg, L., Roelofs, J., Smolders, A. & Hoffmann, M. (2016): Coexistence and niche differentiation at large spatial scale in a West-European softwater plant community. *Plant Ecology*, 217, 369-382.
- Vander Vorste, R., Mermillod-Blondin, F., Hervant, F., Mons, R. & Datry, T. (2017): *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda) avoids increasing water temperature and intraspecific competition through vertical migration into the hyporheic zone: a mesocosm experiment. *Aquatic Sciences*, 79, 45-55.
- Van Veen, F., Mueller, C., Pell, J. & Godfray, H. (2008): Food web structure of three guilds of natural enemies: predators, parasitoids and pathogens of aphids. *Journal of Animal Ecology*, 77, 191-200.
- Vitner, J. (1998): Reproductive biology of the Central European *Aphodius* species with large scutellum (Coleoptera:Scarabaeidae:Aphodiinae). *Acta Societa Zoologica Bohemica*, 62, 227-253.
- Volterra, V. (1926): Variazione e fluttuazione del numero d'individui in specie animali conviventi. *Memoire della Regia Accademia Nazionale dei Lincei*, 2, 31-113.
- Waring, G., Abrahamson, W. & Howard, D. (1990): Genetic differentiation among host-associated populations of the gallmaker *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae). *Evolution*, 44, 1648-1655.
- Warren, R., Reed, K., Mathew, A., Krupp, K., Goodman, M., Archibald, K. & Spiering, D. (2019): Release from intraspecific competition promotes dominance of a non-native invader. *Biological Invasions*, 21, 895-909.
- White, E., Wilson, J. & Clarke, A. (2006): Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. *Diversity and Distributions*, 12, 443-455.
- Widden, P. (1984): The effects of temperature on competition for spruce needles among sympatric species of *Trichoderma*. *Mycologia*, 76, 873-883.
- Williams, D. & Moore, K. (1985): The role of semiochemicals in benthic community relationships of the lotic amphipod *Gammarus pseudolimnaeus*: a laboratory analysis. *Oikos*, 44, 280-286.

- Wootton, J. (1994): The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 443-466.
- Yang, R., Wang, W., Lai, Y. & Grebori, C. (2010): Role of intraspecific competition in the coexistence of mobile populations in spatially extended ecosystems. *CHAOS*, 20.
- Yang, X., Zhang, W. & He, Q. (2019): Effects of intraspecific competition on growth, architecture and biomass allocation of *Quercus liaotungensis*. *Journal of Plant Interactions*, 14, 284-294.
- Ybarrondo, B. & Heinrich, B. (1996): Thermoregulation and response to competition in the African dung beetle *Kheper nigroaeneus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Physiological Zoology*, 69, 35-48.
- Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H. & Hozumi, K. (1963): Self thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology*, 14, 107-129.
- Young, O. (1978): Resource partitioning in a Neotropical necrophagous scarab guild. PhD dissertation, University of Maryland, College Park.
- Zunino, M. (1984): Analisi sistematica e zoogeografica della sottofamiglia Taurocerastinae Germain (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae). *dal Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali – Torino*, 2, 445–464.