

Přírodovědecká fakulta
Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

**Vyskytuje se vnitrodruhová agregace jedinců ve společenstvech
afrického koprofilního hmyzu?**

Bakalářská práce

Ondřej Vácha

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

České Budějovice, 2020

Vácha, O. (2020): **Vyskytuje se vnitrodruhová agregace jedinců ve společenstvech afrického koprofilního hmyzu?** [Does intraspecific aggregation of individuals occur in African coprophilic insect communities? Bc Thesis, in Czech] – 52pp., Faculty of science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

ANOTACE

Intraspecific aggregation of individuals in South African coprophilic insect communities were studied. The presence and effect of intraspecific and interspecific aggregation on coexistence 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

.....

Ondřej Vácha

Poděkování:

V první řadě bych rád poděkoval mému školiteli Františku Xaveru Jiřímu Sládečkovi za vedení a edukaci v oblasti koprofilních společenstev. Zároveň mu patří můj dík za pomoc se statistickou analýzou v mém projektu. Rád bych také poděkoval Tomáši Zítkovi za praktické připomínky k práci a za pomoc při sběru vzorků, na kterém se také podíleli i moji kolegové Jakub Pawlik a Michaela Helclová, kterým také děkuji. Jakubovi patří zvláštní dík za pomoc při určování vzorků. Dále bych rád poděkoval své rodině, která mě podobu studia silně podporovala a od mala ve mně pěstovala k lásce k přírodě. Nakonec bych poděkoval kolegům z Pretorie Adrianu Davisovi, Christianu Deschodtovi, Clarke Scholtzovi a Catherine Sole a také rodině Yzelleovým, zejména Dirkovi za mnoho zábavy, ubytování a přístup na pastvinu kvůli sběru dat.

Obsah

1. Úvod.....	1
1.1. Přežívání druhů (snižování kompetice).....	2
1.1.1. Princip kompetitivního vyloučení	2
1.1.2. Kompetice a její snižování.....	2
1.1.3. Ekologické niky („niche differentiation“).....	4
1.1.4. Habitat filtering.....	4
1.1.5. Neutrální teorie	5
1.1.6. Teorie prostorové koexistence	6
1.1.6.1. Mechanismy teorie prostorové koexistence	6
1.1.6.2. Rozdělení stabilizačních mechanismů	7
2. Agregace	9
2.1. Mezidruhová agregace	9
2.2. Vnitrodruhová agregace	9
2.3. Výhody agregovanosti	10
2.4. Antipredační význam agregace.....	11
2.4.1. Zředovací efekt („dilution effect“).....	11
2.4.2. Efekt zvýšení ostražitosti ve skupině („improved vigilance effect“ / „many eyes hypothesis“).....	12
2.4.3. Efekt zmatení predátora („predator confusion effect“).....	12
2.4.4. „Trafalgar Effect“	12
2.4.5. Teorie sobeckého stáda („selfish herd theory“)	13
2.4.6. Zesílení aposematických (varovných) signálů díky agregaci.....	13
2.5. Agregace a druhové soužití.....	14
3. Koprofilní brouci	15
3.1. Význam koprofilního hmyzu	15
3.2. Potravní zdroj koprofágních brouků.....	16
3.3. Ekologické dělení	17
3.4. Tropické a temperátní společenstvo	19
3.5. Přežívání druhů v koprofilních společenstvech	19
3.6. Agregace koprofilních brouků.....	20
4. Cíl práce	22
5. Metodika.....	23
5.1. Lokalita a období sběru.....	23
5.2. Sběr vzorků a jejich determinace.....	24
5.3. Statistická analýza dat	27

5.3.1. Vyskytuje se vnitrodruhová agregace ve společenstvu koprofilních brouků jižní Afriky a pokud ano, má vliv na přežívání jednotlivých druhů?	27
5.3.2. Vyskytuje se v koprofilním společenstvu brouků jižní Afriky agregace mezi ekologickými gildami?.....	28
5.3.3. Agregují se kompetičně slabší druhy v exkrementech, kde se nevyskytují kompetičně nejsilnější druhy?	28
6. Výsledky:	29
6.1. Vyskytuje se vnitrodruhová agregace ve společenstvu koprofilních brouků a pokud ano, má vliv na přežívání jednotlivých druhů?	29
6.2. Vyskytuje se v koprofilním společenstvu brouků agregace mezi ekologickými gildami?.	33
6.3. Agregují se kompetičně slabší druhy v exkrementech, kde se nevyskytují kompetičně nejsilnější druhy?	34
7. Diskuze	36
8. Citovaná literatura	40

1. Úvod

Koexistence druhů ve společenstvech je jednou ze základních otázek ekologie (Weiher & Keddy 1999). Problémem při koexistenci různých druhů je jejich vzájemná kompetice (Elton 1946). Pokud je kompetice příliš velká, dochází ke kompetičnímu vyloučení (Gause 1935). Tuto problematiku se snaží objasnit různé přístupy. Od vlivů náhodných jevů (Grinnell 1922; Bell 2000; Hubbell 2001), přes nikovou teorii (Hutchinson 1957), až po teorii koexistenční (Chesson 2000(b)). Jako modelový příklad pro studium této problematiky může posloužit společenstvo koprofilního hmyzu. V tomto, i v jiných společenstvech efemérních habitatů (mršiny, rozkládající se houby a ovoce), fungují všechny procesy (například sukcese) mnohem rychleji a kompetice o zdroje je zde vyšší, neboť se jedná o pomíjivý zdroj (Sladeczek et al. 2013). Z toho důvodu je zajímavé pro studium otázek druhového soužití.

Jedním z mechanismů koexistence druhů ve společenstvech je vnitrodruhová agregace. Vnitrodruhová agregace zvyšuje vnitrodruhovou kompetici, čímž snižuje kompetici mezi druhy (Ives 1991). Tento mechanismus podporuje přežívání druhů v druhově bohatých společenstvech, jako je právě společenstvo koprofilního hmyzu (Hanski 1981; Ives 1991; Hutton & Giller 2004).

Koprofilní společenstvo je významné nejen z hlediska zkoumání koexistenčních a jiných ekologických otázek. Jedná se o nesmírně důležitou složku fauny, která zpracovává fekální hmotu, čímž pomáhá vracet živiny zpět do oběhu. Zejména koprofágní brouci, jejichž velká část zahrabává trus pod zem, mají hlavní vliv na odstraňování trusu (Edwards & Aschenborn 1987; Tixier, Lumaret & Sullivan 2015).

Tato práce je tedy zaměřena na koprofilní brouky a na jejich vnitrodruhovou agregaci, jako jeden z mechanismů umožňující koexistenci druhů v tomto společenstvu.

1.1. Přežívání druhů (snižování kompetice)

1.1.1. Princip kompetitivního vyloučení

V podmínkách, kde žije více druhů pohromadě a využívají stejné zdroje, by měl teoreticky přežít pouze jeden druh, který je kompetičně nejsilnější (Grinnell 1922; Volterra 1926; Gause 1934). Princip kompetitivního vyloučení byl poprvé experimentálně potvrzen v laboratorních podmínkách za využití jednoho živného média a dvou druhů trepky, kdy v živném médiu nakonec přežil pouze dominantnější druh, tento postup se k určení kompetiční dominance využívá dodnes (Gause, Nastukova & Alpatov 1934; Hibbing et al. 2010). V experimentu nezohledňují změny prostředí a jeho různorodost v čase, migraci, ani rozrůznění ekologických nik. Jelikož v přirozených podmínkách hraje roli velké množství faktorů, které ovlivňují koexistenci, může se někdy zdát, že některá pozorování kompetitivní vyloučení vyvrací (paradox planktonu) (Hutchinson 1961). V přírodě přežívá velké množství druhů, z čehož se dá usoudit, že zde existují mechanismy umožňující toto druhové soužití.

1.1.2. Kompetice a její snižování

Kompetice neboli konkurence, je podstatná síla formující společenstva. Jedná se o negativní typ interakce mezi dvěma, nebo i více jedinci, využívající stejné nebo podobné zdroje. Dělí se na dva hlavní typy: mezidruhovou a vnitrodruhovou (Elton, 1946).

Mezidruhová kompetice vzniká mezi dvěma, nebo i více různými druhy (Elton 1946). Ta se dělí na dva hlavní typy, interferenci a exploataci (Hawes, Evans & Stewart 2013). Při interferenční kompetici dochází k přímým interakcím mezi jedinci. Jedná se například o teritoriální a potkávací kompetici, kdy jedinci aktivně brání v přístupu ostatním na určité území, či způsobují ztráty při potkávání jiných jedinců (Schoener 1983; Hawes, Evans & Stewart 2013).

Exploatace se vyznačuje nepřímými interakcemi, kdy jeden druh spotřebovává zdroj ostatním, čímž je omezuje. Dělí se na konzumační kompetici (jeden druh konzumuje zdroj jiným), preemptivní kompetici (druhy mezi sebou soutěží o prostor - přisedlé organismy, rostliny) a kompetici přerůstáním (jedinec přeroste druhého, čímž ho omezí v přístupu ke zdroji – rostliny, koráli) (Schoener 1983).

Speciálním případem mezidruhové kompetice je alelopatie, jedná se o chemickou obranu, kdy jedinec vypouští toxické látky, čímž omezuje jiné druhy v jeho okolí (ořešák -*Juglans*) (Whittaker & Fenny 1971). Zdánlivá kompetice („apparent competition“) je podobná exploataci, neboť se jedná o nepřímou interakci. Za kompetitory se v tomto případě označují skupiny se stejným predátorem, parazitem, nebo herbivorem (Holt 1977). Za předpokladu že druhy A a B mají společného predátora a populace druhu A vzroste, tak vzroste i populace predátora, což negativně ovlivní oba druhy A a B (Holt 1977). Speciální případ zdánlivé kompetice je hyperpredace, kdy je zvýšená predace původních druhů zaviněna introdukcí druhů nepůvodních (Smith & Quin 1996). Zdánlivá kompetice byla dobře popsána ve studii zabývající se hyperpredací introdukovaných koček na ostrově Macquarie, kdy byli na ostrov po 60 letech od introdukce koček itrodukováni králíci. V důsledku zvýšení množství potravy se zvýšilo i množství koček, načež poklesl počet původních ptáků (Courchamp et al. 2000).

Jedním z nejextrémnějších případů mezidruhové kompetice je vnitro-gildová predace. Na rozdíl od klasické predace, která probíhá mezi více trofickými úrovněmi, tento typ funguje pouze na jedné, nebo podobné trofické úrovni, proto se dá označit za kompetici (Polis et al. 1989; Raso et al. 2014).

Jedním z mechanismů vedoucí ke snížení mezidruhové kompetice je potravní specializace jednotlivých druhů, neboť každý z nich využívá jiný zdroj (MacArthur 1958; MacArthur & Levins 1967; Schoener 1974). Potravní specializace ovšem nesnižuje kompetici v rámci jedinců jednoho druhu ve stejném stádiu vývoje, na stejném místě, kteří se vzájemně omezují, tento jev se označuje jako vnitrodruhová kompetice (Begon et al. 1996).

Přežívání jedinců v rámci jednoho druhu je často ovlivněno jejich množstvím na určité ploše. Pokud denzita jedinců vzroste na určitou hladinu, začnou si konkurovat natolik, že to omezí nebo zastaví růst jejich biomasy. Dojde tedy k ustálení velikosti populace na základě nosné kapacity prostředí (Branch 1975). Jedná se o negativně frekvenčně závislý růst (HilleRisLambers et al. 2012). Velké druhy mají obvykle nižší hustoty populací a vyskytují se ve větším areálu, který pokryje jejich nároky na prostředí (Cotgreave 1993). V některých případech je celková biomasa populace v určité míře nezávislá na hustotě populace, například přílipky *Scutellastra cochlear* (*Patella cochlear*) při nižších hustotách rostou do větších rozměrů (Branch 1975). Vysoká kompetice mezi

jedinci jednoho druhu ve stejném stádiu vývoje, na stejném místě je zapříčiněna stoprocentním překrytím ekologických nik (Branch 1975).

1.1.3. Ekologické niky („niche differentiation“)

Pokud se druhy nevyhýbají potravně, mají tedy stejný potravní zdroj, mohou přesto koexistovat. Mezi mechanismy zajišťující toto soužití patří ekologické niky (Hutchinson 1957). Teorie nik předpovídá odlišnosti druhů na základě toho, jakou niku obývají (Maire et al. 2012). Druhy mohou být rozděleny do nik, a tak se vzájemně vyhýbat, na základě různých faktorů. Jedním z těchto faktorů je čas. Druhy se mohou vyhýbat jak sezónně, tak i v rámci dne a noci, nebo také v různých fázích denního cyklu (Schoener 1974; de Camargo et al. 2016).

Jiným faktorem je prostor. K vyhýbání jedinců může docházet na vertikální ose v rámci menší plochy (různé hladiny lesního porostu, hloubka rostlinných kořenů) (MacArthur 1958; HilleRisLambers et al. 2012), nebo na větší ploše (Droge et al. 2017). Ke snížení kompetice vede také využívání jiných částí zdroje různými druhy. K tomu může vést například rozdílná velikost ústních ústrojí (Hutchinson 1959).

Čím více se překrývají niky jednotlivých druhů, tím větší je kompetice mezi nimi, neboť dochází k využívání většího množství společných zdrojů. Pokud se niky překrývají příliš, dojde ke kompetičnímu vyloučení slabšího druhu (Gause 1934). Tento stav se nazývá limitní podobnost (MacArthur & Levins 1967).

1.1.4. Habitat filtering

Kromě teorie ekologických nik vysvětluje koexistenci druhů i takzvaná „habitat filtering“ teorie. Která popisuje přežívání druhů přes nepříznivé podmínky prostředí, ve kterých se daný druh vyskytuje (Keddy 1992; Kraft et al. 2015).

Některé druhy jsou adaptovány na určité podmínky lépe nežli jiné a jsou schopny v nich lépe přežít. Mezi hlavní abiotické podmínky omezující přežívání druhů patří teplota. Některé druhy jsou konkurenceschopné hlavně díky schopnosti přežít

v extrémních teplotách, nebo v širokém teplotním rozsahu (Verdu et al. 2007). Další omezující podmínkou je vlhkost (Ramos, Diniz & Valls 2014).

Biotické faktory negativně ovlivňující přežívání druhů jsou často podníceny obranou potravy, která tuto obranu záměrně vytváří. Jedná se o chemické látky a morfologické změny zejména rostlin, které se brání svým herbivorům (Volf et al. 2015), nebo kořisti v rámci živočichů (Kajita et al. 2014).

Druhy, které jsou schopny překonat tyto nepříznivé prostředí mají podobné vlastnosti a koexistují spolu (Maire et al. 2012). Jelikož se prostředí neustále mění v čase, ať už disturbancemi, nebo přirozenou dynamikou, mění se faktory omezující výskyt jednotlivých druhů. Tyto změny prostředí vytváří nové niky, kde se mohou uchytit nové druhy, které v nich budou přežívat lépe.

Jedná se například o narušení kůže u mršiny, což dává možnost uchycení se mnoha nekrofágním bezobratlým (Pechal et al. 2014). Nebo postupné snížení vlhkosti v trusu, které vede k možnosti jeho využití větším množstvím druhů koprofágních brouků v různých fázích vysychání (Holter 1982; Whipple, Cavallaro & Hoback 2013). Z rostlinné říše lze zmínit pionýrské druhy vyskytující se například v lomech (Prach & Hobbs 2008). Prvotní druhy často také usnadňují uchycení druhům následujícím (Prach & Hobbs 2008; Pechal et al. 2014). Obvykle se tyto sukcesní změny společenstev odvíjejí od specialistů (extrémní podmínky), ke generalistům (mírné podmínky) (Hanski & Koskela 1977).

1.1.5. Neutrální teorie

Poměrně rozdílný pohled na druhové soužití přináší takzvaná neutrální teorie (Bell 2000; Hubbell 2001). Neutrální teorie je založena na principu náhodných událostí mající vliv na strukturu společenstva. Mezi tyto náhodné události počítáme náhodnou migraci, demografickou stochasticitu (náhodná variabilita ve velikosti a složení populace) a náhodnou speciaci. Podle teorie mají jedinci různých druhů v podobné ekologické gildě stejnou pravděpodobnost, že se u nich vyskytne některá z událostí ovlivňující jejich přežití, a tak je jejich vzájemný vztah neutrální (Hubbell, 2001).

V takovýchto podmínkách je přežívání jedinců, a tím pádem i druhů, otázkou náhody, stejně jako i jejich speciace. Vztah mezi extinkcí a speciací je také neutrální, což

může vysvětlovat druhovou bohatost společenstev (Adler, HilleRisLambers, & Levine 2007). I přesto, že je tato teorie v mnoha ohledech logická, její všeobecná platnost byla mnohokrát zpochybněna a ani autoři ji za všeobecnou nepovažují (Bell 2000; Hubbell 2001; Adler, HilleRisLambers, & Levine 2007).

1.1.6. Teorie prostorové koexistence

Teorie prostorové koexistence přináší velice komplexní pohled na problematiku přežívání druhů ve společenstvech, přičemž jako jeden z koexistenčních mechanismů popisuje vnitrodruhovou agregaci (Chesson 2000(a)). Podobně jako niková teorie, bere v úvahu rozdílné vlastnosti prostředí, které vytvářejí prostor pro rozdílné druhy. Zahrnuje ale i rozdíly mezi druhy. Rozdíly mezi druhy se dělí na dva typy podle toho, zda podporují druhové soužití, jsou to rozdíly nikové a fitness.

Nikové rozdíly jsou zde chápány stejně jako v nikové teorii, a to tak, že se druhy odlišují ve využívání zdrojů (Hutchinson 1957). Tyto odlišnosti snižují mezidruhovou kompetici a podporují soužití druhů (MacArthur 1958; MacArthur & Levins 1967; Schoener 1974).

Oproti tomu fitness rozdíly zvyšují mezidruhovou kompetici. Jedná se o rozdílnou relativní fitness druhů a jejich konkurenceschopnost v daném prostředí, kde se nemohou vzájemně vyhýbat. Druhy jejichž relativní fitness je vyšší mají menší šanci, že u nich dojde ke kompetičnímu vyloučení. Pokud nikové rozdíly převyšují fitness rozdíly je koexistence druhů snazší a stabilní (Chesson 2000(a); HilleRisLambers et al. 2012).

Pokud nejsou rozdíly mezi druhy přítomny, kompetice na druhy nepůsobí a platí tak neutrální teorie (Bell 2000; Hubbell 2001; Adler, HilleRisLambers, & Levine, 2007).

1.1.6.1. Mechanismy teorie prostorové koexistence

Mechanismy zajišťující koexistenci druhů se dělí na dva typy, vyrovnávací a stabilizační (Chesson 2000(a)).

Vyrovnávací, snižují rozdíly v relativní fitness a konkurenceschopnosti mezi druhy u nichž nedochází ke specializované diferenciaci. Podobné druhy se vyrovnávají ve

vzájemné konkurenci například tak, že druh s vyššími nároky na minimální množství potravního zdroje si ubrání jeho větší díl, díky čemuž přežije a zároveň zbyde dost na druhy s nižšími nároky. Toto dělení zdroje je klasifikováno jako vyrovnávací mechanismus. Pokud by byl zdroj rozdělen rovnoměrně, druh s nejnižšími nároky by byl nejsilnějším kompetitorem, a vytlačil by ostatní druhy (Tilman & David 1980).

Stabilizační mechanismy podporují soužití druhů tak, že zvyšují vnitrodruhovou kompetici, čímž snižují kompetici mezi druhy. Díky tomuto vztahu také zvyšují rychlost populačního růstu druhů s nízkou populační hustotou. Rychlost růstu je negativně frekvenčně závislá, to znamená, že se snižuje se zvyšující se hustotou populace druhu ve společenstvu, až do naplnění nosné kapacity prostředí (Branch 1975; HilleRisLambers et al. 2012). Zatímco u druhů, jejichž populační růst klesá se snižující se populační hustotou, dochází ke kompetičnímu vyloučení (Chesson 2008). Stabilizačních mechanismů je mnoho a popisují je i klasické koexistenční hypotézy (niková teorie, habitat filtering...) (Hutchinson 1957; Keddy 1992; Kraft et al. 2015).

1.1.6.2. Rozdělení stabilizačních mechanismů

Chesson (1994) rozdělil stabilizační mechanismy na 4 typy.

Zprvé to jsou mechanismy nezávislé na fluktuacích. Fungují na jednotném místě v jednotném čase. jedná se například o rozdělení zdrojů, rozdělení predátorů a predaci závislé na frekvenci. Jednotlivci druhů s nízkými hustotami jsou ve výhodě, neboť jsou méně omezeni vnitrodruhovou konkurencí, nebo jsou méně často obětmi predátorů v případě predace závislé na frekvenci kořisti (Chesson 1994, 2000(b)).

Zadruhé je to mechanismus označovaný jako „storage effect“ (Chesson & Warner 1981). „Storage effect“ popisuje rozdílné reakce druhů na změny v prostoru a čase. Například rostliny rostou různě na jiných místech díky rozdílným typům půdy. Aby mohl „storage effect“ fungovat musí mít druh schopnost využít a uchovat výhody příznivých reprodukčních podmínek (období, oblast) pro překonání nepříznivých podmínek (Sears & Chesson 2007). To se děje díky různým strategiím, například: dlouho žijící dospělý jedinci, semenné banky, stádia diapauzy, nebo rozsáhlé šíření do okolí (Chesson & Warner 1981; Chesson 1994, 2000(b)). „Storage effect“ také zvýhodňuje jedince druhů s nízkou

hustotou, jedinci těchto druhů si tolik nekonkurují za příznivých podmínek, neboť je menší šance, že se jich vyskytne více pohromadě (Chesson 1994).

Třetím mechanismem koexistence je takzvaná „relativní nelinearita“, která se ve společenstvu vyskytuje, když druhy těží z konkurenčních faktorů různými způsoby (Chesson 1994,2000(b)). Například se jedná o dva druhy rostlin, kdy jeden druh preferuje půdy chudší na zdroje a druhý preferuje půdy bohaté. Druh preferující na živiny bohaté půdy tyto živiny vyčerpává, a tím půdu ochuzuje, čímž omezuje sám sebe a také vytváří vhodné prostředí pro druh vyskytující se na chudých stanovištích. U druhu preferující chudá stanoviště je větší pravděpodobnost, že způsobí výkyv v hustotě zdrojů, a tím umožní uchycení další druhům (Amstrong et al. 1980).

Posledním, čtvrtým mechanismem, který podporuje druhové soužití je „fitness-density covariance“. „Fitness-density covariance“ popisuje nerovnoměrné rozprostření jedinců daného druhu v krajině, lze jej popsat jako efekt koncentrace (agregace) (Chesson 1994). Například samičky komárů často kladou vajíčka nerovnoměrně na různá místa v krajině (Bowatte et al. 2013). Jelikož jsou jedinci alespoň částečně fyzicky oddělení od jiných druhů, konkurují si převážně mezi sebou. V takovémto případě nízká hustota populace znamená pro jedince výhodu, neboť je vnitrodruhová kompetice nižší. Další výhodou nízké hustoty populace je to, že se menší množství jedinců snáze vejde do vhodných podmínek určitého území, kde se mohou koncentrovat a přesto koexistovat. Oproti tomu, když se druh stane běžným a jeho populace stoupne, už se na nejvhodnější místo všichni jedinci nevejdou, a tak začnou obývat i méně příznivá území (Chesson 1994, 2000(b)). Tento koncentrační efekt lze chápat jako vnitrodruhovou agregaci jedinců.

2. Agregace

Pojmem agregace se rozumí shromáždění jedinců jednoho nebo i více druhů na určitém místě. O agregaci hovoříme tehdy pokud se v ní nachází více než jeden partnerský pár jedinců a neexistuje v ní vnitřní organizace nebo hierarchie (Matthews & Matthews 1978). Agregace může být definována i jinými způsoby, například tak, že se jedná o skupinu individuí, které mohou být vystaveny predaci v daném okamžiku (Ruxton & Sherratt 2006). Jako příklady agregace lze uvést rovnokřídlý hmyz, zejména sarančata (Caelifera), některá rybí a ptačí hejna a některá stáda kopytníků (Uvarov 1977; Ruxton & Johansen 2016).

Jedinci mnoha druhů mají tendence k agregačnímu chování z různých příčin, například: větší množství vodné potravy, přečkání nepříznivých podmínek, větší šance k nalezení sexuálního partnera, lepší kontrola snůšky a antipredační strategie (Bertram 1978; Hokit & Blaustein 1997; Krause & Ruxton 2002). Zřejmá nevýhoda agregace je, že si v ní jedinci vzájemně konkurují o zdroje (Krause & Ruxton 2002).

2.1. Mezidruhov^á agregace

Agregace mezi více druhy lze pozorovat u brouků prskavců (Brachinus) z čeledi střevlíkovití (Carabidae), tato agregace má za následek zesílení aposemantického signálu, její funkce je tedy antipredační (viz zesílení aposematických (varovných) signálů díky agregaci) (Bonacci et al. 2008). Také u mnoha druhů stejnonožců (Isopoda) se vyskytují mezidruhov^á agregace, má zde význam zejména kvůli zlepšení retence vody (Allee 1926). Důležité je zmínit, že za mezidruhovou agregaci se nepovažuje společný náhodný výskyt více druhů o vysoké populační hustotě na jednom území, takovýto jedinci nemají na výběr, zda se budou vyskytovat společně s ostatními druhy (Hotová Svádová et al. 2014).

2.2. Vnitrodruhov^á agregace

Ke shlukování jedinců v rámci jednoho druhu dochází obecně častěji, a to obvykle z logických příčin. Například housenky motýlů mohou být agregované, jelikož jako vajíčka byly nakladeny v agregátu pospolu, a ani po vylíhnutí neopouštějí živnou rostlinu

(Stamp 1980; Clark a Faeth 1998). Příslušníci jednoho druhu mají shodný potravní zdroj, a tak se mohou agregovat v jeho blízkosti (Stamp 1980; Hokit & Blaustein 1997). Jedinci některých druhů často hibernují na vhodných místech ve skupinách, příkladem pro toto chování mohou být slunéčka (Coccinellidae) (Allee 1926).

U stovek druhů již bylo zdokumentováno, že k vytváření agregací přispívají agregační feromony. Ty se prokazatelně vyskytují u hmyzu – u brouků (Coleoptera), švábů (Blattaria), všekazů (Isoptera), kudlanek (Mantodea), polokřídlicích (Hemiptera) a rovnokřídlicích (Orthoptera). Tyto feromony produkují obvykle samci (Matthews & Matthews 1978; Jutsum & Gordon 1989; Landolt 1997). Agregační feromony využívají i suchozemští stejnonožci (Isopoda) (Kuenen & Nootboom 1963).

2.3. Výhody agregovanosti

Shlukování do větších či menších skupin často přináší jedincům výhody. Zejména u homoiotermních živočichů přináší agregovanost zvýšení schopnosti udržet stálou tělesnou teplotu. Toto chování se označuje jako „sociální termoregulace“ (Gilbert et al. 2010). Příkladem tohoto jevu je shlukování tučňáků císařských (*Aptenodytes forsteri*). Sociální termoregulace vede k možnosti snížení rychlosti metabolismu (Gilbert et al. 2010). Agregovanost ovlivňuje termoregulaci i u některých členovců (například u housenek motýla *Chlosyne janais*) (Denno & Benrey 1997). Ovlivnění termoregulace v závislosti na agregaci bylo pozorováno i u pulců žab (*Bufo japonicus*) nebo hadů (*Crotalus viridis viridis*) (Wassersug 1973; Graves & Duvall 1987).

Další z mnoha výhod je lepší využití potravního zdroje. Snazší a efektivnější zpracování potravy nastává často u seskupení herbivorního hmyzu. Například u strašilek (Phasmatodea) větší jedinci okusují tvrdé listy, čímž pomáhají nymfám v jejich zpracování. V takovýchto uskupeních se nymfy vyvíjejí rychleji (Ribeiro 1989). Nymfy ploštic *Jadera haematoloma* se svlékají synchronizovaně a rychleji pokud se vyskytují v agregaci (Ribeiro 1989).

Agregovanost může ovlivňovat hospodaření s vodou. Snížení odpařování vody jako důsledku agregace bylo prokázáno u dospělců i vajíček (Branch 1975; Stamp 1980; Ribeiro 1989). Typickým příkladem shlukování za účelem lepší retence vody jsou stejnonožci (Isopoda) (Allee 1926). Stejnonožci vytvářejí poměrně velké agregace,

například stínka obecná (*Porcellio scaber*) maximalizuje retenci vody při počtu přibližně 50 jedinců (Broly et al. 2014). Dalším příkladem je motýl *Chlosyne lacinia* jehož samičky kladou vajíčka do agregátů, tyto vajíčka mají větší šance na dokončení vývoje, jelikož mají nižší ztráty vody a nevysychají tak snadno jako solitérní vajíčka. (Clark & Faeth 1998). Agregovanost pomáhá s lepším udržováním vlhkosti i mořským předožábrym plžům přílipkám (Patellidae). Shluky přílipek lépe přečkávají období odlivu, kdy jsou vystaveny snížené vlhkosti. Toto tvrzení bylo prokázáno konkrétně u druhu *Cymbula granatina* (*Patella granatina*) (Branch 1975).

Agregovanost příbuzných jedinců mimo jiné také zvyšuje inkluzivní fitness (Hamilton 1964).

2.4. Antipredační význam agregace

2.4.1. Zřed'ovací efekt („dilution effect“)

Princip zřed'ovacího efektu spočívá v tom, že pokud se jedinci nacházejí v agregaci, pravděpodobnost útoku na konkrétního jedince se snižuje úměrně s velikostí agregace. S velikostí skupiny se zároveň snižuje pravděpodobnost, že predátor zkonzumuje všechny příslušníky dané skupiny (Bertram 1978; Sillén-Tullberg & Leimar 1988). Konkrétní jedinec v agregaci má zvýšené šance na přežití v důsledku času, který predátor stráví konzumací ostatních jedinců, zatímco před ním jedinec může utéct. Zároveň může dojít k nasycení predátora, který následně nebude mít potřebu zkonzumovat všechny příslušníky dané agregace (Turner & Pitcher 1986).

Toxicita nebo nechutnost kořisti může vést ke zvýšení zřed'ovacího efektu. Predátor, který zkonzumuje prvního jedovatého nebo nechutného člena agregace může odmítnout zkonzumovat ostatní členy (Tullberg et al. 2000). Pokud jsou jedinci z určité plochy agregováni na jednom místě, snižuje se pro ně pravděpodobnost, že budou nalezeni predátorem, než kdyby se v prostoru vyskytovali jednotlivě (Turner & Pitcher 1986).

2.4.2. Efekt zvýšení ostražitosti ve skupině („improved vigilance effect“ / „many eyes hypothesis“)

Díky většímu počtu jedinců na jednom místě jsou skupiny schopny zvýšit pravděpodobnost detekce predátora a včasně na ni zareagovat. Takovéto agregace jsou schopny detekovat predátory dříve nebo na větší vzdálenost nežli jednotlivci (Miller 1922; Caro 2005). Čím je agregace větší tím se zvyšuje pravděpodobnost včasné detekce predátora (Lazarus 1972).

Ostražitost jednotlivců může klesat v závislosti na velikosti skupiny. Jelikož je ve větších skupinách vyšší pravděpodobnost detekce predátora, jednotlivci si mohou dovolit strávit méně času pozorováním okolí, a přesto být v relativním bezpečí. Tento ušetřený čas mohou využít například ke krmení (Lazarus 1972; Krause & Ruxton 2002).

2.4.3. Efekt zmatení predátora („predator confusion effect“)

Efekt zmatení predátora nastává v momentě, kdy je útok veden na agregovanou skupinu podobných jedinců, kteří se naráz rozprchnou. Při takovéto akci se predátor nedokáže soustředit na jeden cíl a kořist uniká (Miller 1922; Krakauer 1995).

K zmatení predátora může dojít i opačným způsobem, kdy se kořist seskupí a vytvoří jednolitou skupinu. V takovém případě se může stát, že predátor nedokáže vyselektovat vhodné individuum a neodváží se k útoku (Seghers 1974). Při zmatení predátora pomocí vytvoření kompaktní skupiny může hrát důležitou roli zbarvení a pohyb jedinců ve skupině (Stevens et. al. 2011). Efekt zmatení predátora je pozitivně korelovaný s mírou agregace (Neill & Cullen 1974).

2.4.4. „Trafalgar Effect“

„Trafalger effect“ označuje chování vyskytující se například u bruslařek (*Halobates robustus*). Při tomto úkazu dochází k řetězové reakci, kdy se po vyrušení některého jedince ve skupině šíří „vlna“ úprku k ostatním členům skupiny. Pakliže na okraj skupiny zaútočí

predátor, „trafalgar effect“ zaručí, že se informace o nebezpečí pomocí dotyku nohou dostane i k jedincům, kteří by jinak o predátorovi nemohli vědět, díky čemuž včas uprchnou (Treherne & Foster 1981). Tento jev se vyskytuje také u jiných skupin živočichů, například u ryb (Laland, Atton & Webster 2011)

2.4.5. Teorie sobeckého stáda („selfish herd theory“)

„Selfish herd theory“ vysvětluje výhody agregací pro jedince nacházející se v centrální části skupiny, kteří jsou obklopeni ostatními členy. Tito „krytí“ jedinci mají menší šance stát se obětí predace, neboť je vysoká pravděpodobnost, že si predátor vybere okrajové členy skupiny (Hamilton 1971). Centrální pozice v agregaci, které jsou z hlediska predace nejbezpečnější, obvykle získají nejsilnější a nejdominantnější jedinci (Eshel, Sansone & Shaked 2011). Tato teorie vysvětluje, proč populace s vyšším rizikem predace často tvoří kompaktnější skupiny (Morrell, Ruxton & James 2010).

2.4.6. Zesílení aposematických (varovných) signálů díky agregaci

Aposematicky zbarvení živočichové se často vyskytují v agregacích (Cott 1940). Agregovanost těchto jedinců může vést k celkovému zesílení varovného signálu, který v konečném důsledku může odradit predátora (Cott 1940; Sillén-Tullberg 1985). Agregovanost nejedlé kořisti s výstražným zbarvením může vést k rychlejšímu učení predátora. Tímto způsobem je zvýrazněna pouze vizuální obrana (Gagliardo & Guilford 1993). Zkušenost získaná díky silnějšímu vizuálnímu vjemu může být rychleji zobecněna, což povede k zvýhodnění podobně vypadajících živočichů (Alatalo & Mappes 1996).

Agregovanost jako antipredační strategie skýtá tu nevýhodu, že větší skupiny jsou častěji cíleně vyhledávány predátory, pokud se jedná o jedlé živočichy (Watt & Chapman 1998).

2.5. Agregace a druhové soužití

V prostředí, kde se vyskytuje větší množství druhů, které mají málo možností k tomu se vzájemně vyhýbat a využívají stejné zdroje, se předpokládá vysoká mezidruhová kompetice (Gause 1935; Elton 1946). Tento koexistenční problém alespoň částečně dokáže vyřešit vnitrodruhová agregace.

Čím je vnitrodruhová agregace silnější, tím více se kompetice mezi druhy snižuje a zvyšuje se kompetice vnitrodruhová (Ives 1991). Tento vztah, označovaný jako „agregační model koexistence“, má za následek snazší soužití více druhů využívajících stejné zdroje. S rostoucí hustotou populací roste i míra mezidruhové kompetice a předpokládá se tak silnější míra vnitrodruhové agregace.

Vnitrodruhová agregace má vliv na druhové soužití zejména ve společenstvech efemérních habitatů, mezi které patří také společenstvo koprofilního hmyzu (Hanski 1981; Ives 1991). Nicméně se jedná o obecný model, který může být aplikován na širokou škálu organismů (Shorrocks & Sevenster 1995).

Pozitivní asociace mezi druhy působí proti koexistenčnímu vlivu vnitrodruhové agregace, neboť vztah mezi vnitrodruhovou a mezidruhovou agregací je takový, že čím je vnitrodruhová vyšší oproti mezidruhové, je koexistence druhů snazší (Shorrocks et al. 1990). U *Drosophila spp.* se tyto mezidruhové asociace původně považovaly za náhodné (Shorrocks et al. 1990). Později ale bylo potvrzeno, že asociace se během let příliš nemění a mělo by se s nimi počítat jako s nenáhodnými jevy (Sevenster & Van Alphen 1996). Zároveň se ale obecně usuzuje, že jsou mezidruhové asociace příliš slabé na to, aby zcela narušili vliv vnitrodruhové agregace a znemožnili tak druhové soužití (Shorrocks et al. 1990).

3. Koprofilní brouci

Jako koprofágní brouky („dung beetles“) označujeme zástupce z čeledi chrobákovití (Geotrupidae) a dvou podčeledí čeledi vrubounovití (Scarabaeidae), konkrétně se jedná o podčeledi hnojníků (Aphodiinae) a „pravých koprofágních brouků“ („true dung beetles“ - Scarabaeinae) (Halffter & Matthews 1966; Hanski & Cambefort 1991; Finn & Gittins, 2003).

Další brouci obývající trus jsou zástupci z podčeledí Hydrophilinae a Sphaeridiinae patřící společně do čeledi Hydrophilidae. Tito brouci jsou někdy rovněž označováni jako koprofágní, neboť se jejich imaga živí trusem, ovšem jejich larvy jsou predátoři (Gittings & Giller 1998).

Poslední skupinou brouků obývajících trus jsou predátoři. Jedná se o čeledi Staphylinidae, Histeridae a Carabidae (Hanski & Koskela 1977).

V této části se nadále zaměřím zejména na koprofágní brouky z čeledí chrobákovití (Geotrupidae) a vrubounovití (Scarabaeidae). Pro tyto skupiny by měla mít agregace největší význam z hlediska koexistence, neboť si jejich zástupci nejvíce konkurují o potravní zdroje. Ostatní skupiny brouků obývajících trus přiblížím pouze okrajově, ale i ony mohou ovlivňovat agregace výše zmíněných koprofágních skupin, a i jejich zástupci mohou vykazovat agregovanost. Toto všechno jsem bral v úvahu při vyhodnocování výsledků.

3.1. Význam koprofilního hmyzu

Koprofilní bezobratlí jsou nepostradatelnou součástí ekosystémů. Nejpodstatnější část koprofilních společenstev tvoří koprofágní brouci, kteří se nejvíce podílejí na dekompozici trusu, a to především v tropech a subtropích během vlhkých období (Hanski & Cambefort 1991). Dekompozice probíhá přímou spotřebou trusu, anebo jeho předzpracováním pro ostatní dekompozitory (zejména žížaly) (Holter 1979).

Díky své schopnosti rychle spotřebovat fekální hmotu znemožňují larvám koprofágních much dokončit jejich vývoj, a tak udržují společenstvo krevsajících much, které škodí dobytku i lidem, pod kontrolou (Edwards & Aschenborn 1987). Během období sucha se na hlavní části dekompozice podílejí termiti (Coe 1977).

Význam koprofágních brouků je natolik velký, že někteří byli dokonce vysazeni na místa, kde se zavedl chov velkých býložravců. Jelikož na těchto místech (např. Austrálie) původní fauna nedokázala dostatečně efektivně zpracovávat přebytečnou fekální hmotu, trus zvířat se zde příliš hromadil a také docházelo k přemnožení koprofilních much (Bornemissza 1979).

Mezi predátory koprofilních brouků řadíme hlavně obratlovce, zejména ptáky (Horgan & Berrow 2004). Bezobratlí predátoři obvykle nejsou tak výrazní, patří mezi ně pavouci, sršňovité vosy (Vespidae), roupci (Asilidae), zákeřnice (Reduviidae), mršníkovití brouci (Histeridae) a další (Robinson & Robinson 1970; Young 1980; Jones 1984).

Především se ale jedná o koprofilní drabčíky (Staphylinidae), kteří mohou v extrémních případech tvořit i přes 40 % dospělého hmyzu v exkrementu (Peitzmeier et al. 1992). Většina z nich se ale nepovažuje za predátory brouků, nýbrž larev koprofilních much (Davis 1994). Přímý vliv drabčíků v exkrementech na koprofágní brouky doposud nebyl důkladně prozkoumán, ovšem některá pozorování dokazují pokles populací koprofágních brouků po vystavení vlivům drabčíků (*Philonthus rubripennis* a *Quedius liangshanensis*) (Wu et al. 2011).

3.2. Potravní zdroj koprofágních brouků

Trus savců je primárním potravním zdrojem koprofágních brouků (Halfiter & Matthews 1966). Společně s rostlinným humusem, plodnicemi hub a mršinami spadá do kategorie označované jako „efemérní habitat“. Jedná se převážně o potravní zdroje, které jsou bohaté na živiny, nicméně jsou náhodně distribuovány v prostoru a jejich trvání je značně časově omezeno, což vede k vysoké kompetici (Finn 2001).

Předci koprofágních brouků byli saprofágové, kteří se živili rostlinným humusem. Jelikož je trus býložravců složením blízký rostlinnému humusu, ba dokonce je obohacený o bakterie a epiteliální částice, nebyl přechod na tento potravní zdroj překvapující (Hanski & Cambefort 1991).

Vzhledem k tomu, že dospělci jsou mikrofágové a jejich potravu tvoří mikroskopické na dusík bohaté částice, došlo během evoluce u koprofágních brouků k přizpůsobení ústního ústrojí k tomuto typu konzumace (Holter & Sholtz 2005). Larvy

mají ústní ústrojí kousací a tvrdé a konzumují i větší částice trusu (Hanski & Cambefort 1991).

Někteří původně koprofágní brouci přešli k alternativním potravním strategiím, jako je nekrofágie na mršinách obratlovců. Stalo se tomu tak zejména v oblastech, kde chybí, anebo druhotně částečně, či zcela vymizeli velcí býložraví producenti trusu (Halffter & Matthews 1966). Většina nekrofágních druhů, až na výjimky (*Methacatarsius opacus*), se vyskytuje mimo Afriku, kde žije velké množství velkých herbivorích savců (Tshikae et al. 2013). Některé druhy přešly k nekrofagii bezobratlých, často mnohonožek (Schmitt et al. 2004).

V extrémních případech došlo k přechodu na predaci *Canthon* (*C. dives*, *C. virens*). (Hertel & Colli 1998). Jako další odvozené životní strategie koprofágních brouků lze uvést život v odpadu mravenčích hnízd, vázanost na houby (Basidiomyceta), nebo přežívání na velkých plžích (*Zonocopris*) (Vaz-de-Mello 2007; Frolov et al. 2008).

Koprofágní brouci jsou ohrožováni užíváním antihelmintik a insekticidů u hospodářských zvířat. Tyto látky jsou často nedokonale metabolizovány a prochází do značné míry, až do trusu, což znemožňuje broukům dokončit vývojový cyklus (Floate 1998).

3.3. Ekologické dělení

V rámci společenstva koprofilního hmyzu panuje silná kompetice o potravní zdroj. Jako důsledek této kompetice se zde vyvinulo mnoho adaptací jako jsou různé hnízdní a relokační strategie (Halffter & Edmonds 1982).

Dominantní hnízdní strategie je tvoření hnízd v podzemí. Vytváření podzemních hnízd vede ke snížení kompetice mezi larvami a ochraňuje je před predátory a nepříznivými vlivy počasí. Brouci vytvářejí podzemní hnízda vícero typů. Hnízdo je obvykle umístěno na konci tunelu. Tvoří ho fekální hmota, která může být pouze nahromaděna bez tvarové úpravy (brood mass), nebo může být zpracována do hruškovitého či vejčitého tvaru (brood balls). V „plodových koulích“ se vyvíjí larvy jednotlivě (Halffter & Edmonds 1982; Sanchez 2008).

Obecně se u koprofilních brouků rozeznávají čtyři základní způsoby využívání potravního zdroje, podle kterých se brouci rozdělují do čtyř základních ekologických gild (Blondel 2003). Gildy se liší hlavně relokační strategií a kompetiční silou (Krell et al. 2004).

Nejikoničtější gildou jsou pravděpodobně váleči (rollers, telecoprids). Váleči se vyznačují oddělováním fekální hmoty od hlavního zdroje a jejím horizontálním přemísťováním po povrchu na vhodné místo k zahrabání. Po zahrabání obvykle kulovitěho objektu tvořeného trusem, z něj vytvoří hnízdo pro larvy. V této gildě existují tři infragildy: praví váleči (válejí trus ve formě kulovitěho objektu zadními končetinami, přičemž se od povrchu odstrkují předními, takže s trusem couvají), přenašeči (přemísťují trus pomocí předních končetin) a postrkovači (trus přemísťují za pomocí předních končetin a clypeu) (Halffter & Matthews 1966; Federico & Philips 2005).

Další výraznou gildou jsou štoláři (tunnelers, paracoprids). Štoláři si tvoří hnízda hluboko přímo pod potravním zdrojem. Relokace trusu tedy probíhá na vertikální ose. Gilda štolářů se dále dělí na dvě infragildy: rychle zahrabávající štoláře (nejprve zahrabou všechn potřebný trus a až poté tvoří plodové koule) a pomalu zahrabávající štoláře (tvoří plodové koule postupně, při zahrabávání trusu) (Doube 1991).

Velikostně nevýraznou, ale početnou skupinou jsou obývači (dwellers, endocoprids). Obývači se dělí na dvě vývojové linie. Hnízdní obývači (např. rod *Oniticellus*) vytvářejí hnízda přímo uvnitř potravního zdroje (Doube 1991). Nehnízdní obývači hnízda netvoří a jejich larvy žijí přímo v potravním zdroji. Vajíčka kladou volně do exkrementu, nebo v něm vytvoří plodovou masu ze které se larvy později prožerou přímo do potravního zdroje. Mezi nehnízdni obývače patří zejména rod *Aphodius* (Davis 1989; Vitner 1998).

Poslední skupinou jsou kleptoparazité (cleptoparasites, cleptocoprids). Jak je z jejich označení patrné, kleptoparazité parazitují na trusu, který již přemístili, nebo zpracovali ostatní členové společenstva. Kleptoparazité se prohrabávají do již vytvořených hnízd, nebo napadají koule trusu při relokaci. Většina kleptoparazitů patří do rodů, které fungují jako štoláři. (Martin-Piera & Lobo 1993).

3.4. Tropické a temperátní společenstvo

Na rozdíl od evropských společenstev pro ta tropická doposud nebylo provedeno mnoho studií zabývajících se druhovou koexistencí i přesto, že v tropických společenstvech koprofilních brouků můžeme nalézt všechny výše uvedené ekologické gildy (Krell et al. 2003; Horgan 2006). Z tohoto důvodu je v tropickém společenstvu vyšší kompetice o zdroje, neboť se zde vyskytují i kompetičně nejdominantnější druhy, které dokáží monopolizovat celý potravní zdroj v řádů desítek minut (Klemperer & Boulton, 1976; Doube 1991; Krell et al. 2003). Společenstvo se zde také dělí na dvě skupiny, denní a noční. Dominantní skupinou ve dne jsou váleči, zatímco v noci rychle zahrabávající štolari (Krell et al. 2003).

V temperátním společenstvu je oproti tropickému kompetice o zdroj výrazně nižší, neboť hlavní zastoupení ve společenstvu mají obyvatelé rodu *Aphodius*. Jednotlivé druhy tohoto rodu se vyznačují sezonním výskytem, což také snižuje mezidruhovou kompetici, neboť se druhy vyhýbají po časové ose (Holter 1982; Vitner 1998).

3.5. Přežívání druhů v koprofilních společenstvech

Koprofilní brouci se vyhýbají kompetici různými způsoby. Obyvatelé často hnízdí mimo dobu aktivity kompetičně dominantnějších druhů, nebo vyhledávají trus na místech, kde dominantnější druhy neoperují (stín, nepříznivé podmínky pro relokaci) (Davis 1989; Davis 1994). Kompetice mezi brouky a mouchami je také z velké části řešena sezonalitou. Mouchy se vyskytují zejména v nejteplejších částech sezóny, kdy je aktivita broučího společenstva nejnižší, jelikož špatně snášejí vysoké teploty (Gittings & Giller 1997; Sladeczek et al. 2013). Dalším mechanismem snižující kompetici mezi koprofilními brouky je „habitat filtering“, jedná se například o měnící se vlhkost trusu a chemických látek v průběhu času. Čerstvý trus obsahuje velké množství vody a je tak velice nepříznivým prostředím pro brouky. V průběhu času trus vysychá a podmínky v něm jsou stále mírnější. Různé druhy jsou přizpůsobeny různě extrémním podmínkám (Gittings & Giller 1998).

3.6. Agregace koprofilních brouků

Agregace má vliv na druhové soužití zejména ve společenstvech efemérních habitatů. Do této kategorie spadá i společenstvo koprofilních brouků (Hanski 1981; Ives 1991).

Již bylo dokázáno, že mezidruhová segregace v čase není dostatečná k tomu, aby bylo možné efektivně rozdělit potravní zdroj pro všechny (Palestrini et al. 1995). Vnitrodruhová agregace brouků byla již mnohokrát pozorována, a to jak v temperátu, tak i tropické oblasti (Hutton & Giller 2004; Horgan 2006). V temperátu byla dokonce agregace pozorována u převážné většiny studovaných druhů (zejména rod *Aphodius*) (Hutton & Giller 2004; Wall & Lee 2010).

Mechanismy, které vedou k agregaci jsou stále předmětem debaty (Ives 1991). Bylo zdokumentováno, že agregace v přirozených exkrementech je obvykle častější a silnější (Hutton & Giller 2004). To může být vysvětleno vícero faktory. Na agregaci v přirozeně se vyskytujícím trusu má vliv rozdílná přitažlivost jednotlivých exkrementů pro dané druhy. Tato přitažlivost může být ovlivněna denní dobou, kdy byl exkrement vytvořen, místem, počasím, stářím nebo přítomností veterinárních farmaceutických reziduí (Holter 1979; Floate 1998; Hutton & Giller 2004). Bylo také prokázáno, že s velikostí exkrementu se zvyšuje počet jedinců, kteří jej obývají. Přirozené exkrementy se liší velikostí z čehož vyplývá, že ve větších bude více brouků. Tento jev se označuje jako „pseudoagregace“ a nejedná se o pravou agregaci (Hutton & Giller 2004).

I přesto, že se brouci agregují více v přirozených exkrementech, byla agregace prokázána i v exkrementech uměle vytvořených, které byly homogenní a měly konstantní objem. (Holter 1982; Hanski & Cambefort 1991; Palestrini et al. 1998). Z tohoto pozorování lze usoudit, že existují i jiné mechanismy na základě kterých se brouci vnitrodruhově agregují.

Tento jev může být vysvětlen tím, že aktivita prvotních kolonizátorů v trusu má vliv na atraktanci pozdějších kolonizátorů pozdějších v důsledku změny složení plynů, které se uvolňují z exkrementu. Aktivita různých druhů, nebo pohlaví se může lišit, takže každý druh může měnit složení plynů v trusu jinak (Penttilä et al., 2013). Bylo prokázáno, že i akustické signály mohou mít vliv na agregace koprofilních brouků (*Aphodius sp.*). Jsou ovšem funkční pouze v krátkém dosahu, neboť jsou přijímány mechanicky přímo

z trusu, nejsou tedy dostačujícím vysvětlením toho, jak dochází k agregacím v koprofilním společenstvu (Kasper & Hirschberger 2005).

Dalším možným vysvětlením by mohly být feromony (Palestrini et al. 1998). Feromonovou hypotézu podporují pozorování, kdy samice (*Aphodius fossor*) přednostně vybíraly trus kolonizovaný samci stejného druhu a cíleně se vyhýbali trusu, který byl kolonizován jinými samicemi. A samci byli naopak přitahováni trusem, který byl kolonizován samicemi (Manning & Ford 2016). To že se samice vzájemně vyhýbají mohou mít za následek „antiagregační feromony“, „nebo feromony potlačující ovipozici“. Pomocí těchto feromonů se samice snaží zajistit co nejmenší konkurenci pro své potomky. Produkce těchto feromonů byla zdokumentována u jiných skupin hmyzu, například u vrtulovitých much (Tephritidae) nebo u zlatooček (Chrysopidae) (Prokopy 1975; Ruzicka 2013). To že samice upřednostňovaly trus kolonizovaný samci naznačuje, že samci mohou produkovat přitažlivý agregační feromon. Tato pozorování dokazují, že přitažlivost specifická pro pohlaví by mohla mít značný vliv na vnitrodruhovou agregaci (Manning & Ford 2016).

Možný mechanismus vypouštění feromonů je takový, že brouk vyhledá exkrement, z poloviny se do něj zahrabe, přičemž jeho zadečková část zůstává na povrchu. Někdy je tento jev doprovázen defekací brouka. Na základě těchto pozorování se předpokládá, že jsou feromony uvolňovány právě ze zadečku. Toto chování bylo pozorováno jak u *Aphodius fossor*, tak i u jiných druhů, například *Typhaeus typhoeus* (častá defekace při uvolňování feromonů) (Brussaard 1983; Manning & Ford 2016). Vysvětlení agregovanosti pouze pomocí feromonů je pravděpodobně nedostatečné, neboť feromony jsou častěji používány k rozeznání druhů v blízkém okolí, nikoliv na dlouhé vzdálenosti (Ridsdill-Smith 1990).

4. Cíl práce

Cílem práce bylo prozkoumat zejména vnitrodruhovou agregaci tropických koprofilních brouků a její vliv na druhové soužití. Agregální model koexistence byl popsán zejména u společenstev efemérních habitatů (Hanski 1981; Ives 1991). Vnitrodruhová agregace koprofilních brouků již byla prokázána zejména v temperátní oblasti (Hutton & Giller 2004; Wall & Lee 2010). Nicméně v tropickém společenstvu panuje mnohem větší kompetice o potravní zdroj, a i přesto se zde vyskytuje velké množství druhů (Doube, 1991; Krell et al. 2003). Proto by se dalo očekávat, že se v tropickém společenstvu bude vnitrodruhová agregace vyskytovat ve větší míře a bude tak mít silnější vliv na koexistenci. V mém experimentu jsem se soustředil na následující otázky.

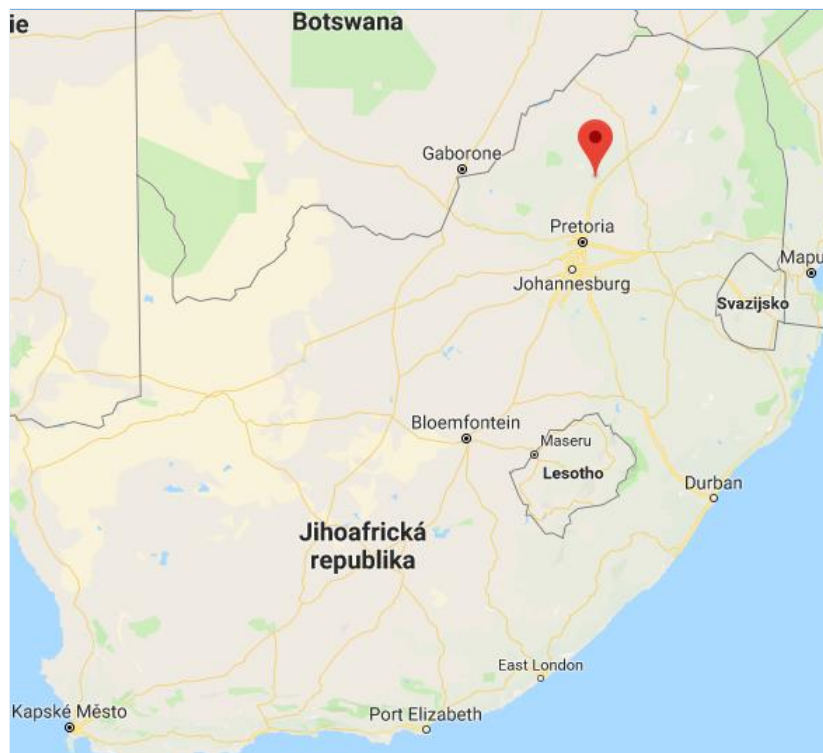
- 1) Vyskytuje se vnitrodruhová agregace ve společenstvu koprofilních brouků jižní Afriky a pokud ano, má vliv na přežívání jednotlivých druhů?
- 2) Vyskytuje se v koprofilním společenstvu brouků jižní Afriky agregace mezi ekologickými gildami s rozdílnou kompetiční dominancí?
- 3) Agregují se kompetičně slabší druhy v exkrementech, kde se nevyskytují kompetičně nejsilnější druhy?

5. Metodika

5.1. Lokalita a období sběru

Experiment jsem provedl na pastvině skotu v Jihoafrické republice nedaleko města Modimolle, (24°40'18,27"S 28°29'E). Modimolle (provincie Limpopo) leží přibližně 135 km severně od hlavního města Pretorie, na úpatí pohoří Waterberg. Pro tuto oblast, označovanou jako bushveld (křovinatý veld), je charakteristické subtropické podnebí. Krajinu zde tvoří převážně traviny a keře.

Pastvina má písčité podloží, její rozloha činí 33,7 ha a nachází se v nadmořské výšce 1155 m. n. m. Porost zde spásá stádo krav o velikosti přibližně 30 jedinců. Mimo pastvinu se zde ze zvířat produkující větší množství trusu vyskytují antilopy kudu a ovce. Tento pozemek je majetkem farmáře, s jehož svolením jsem zde vykonával svůj experiment, včetně sběru vzorků. Období sběru bylo od 11. prosince do 18. února na přelomu let 2018 a 2019. V této době - začátkem prosince zde končí krátkodobé vlhčí období dešťů a aktivita broučícího společenstva je na vrcholu (Hanski & Cambefort 1991). Průměrná roční teplota je 18,4 °C a srážky se pohybují kolem 630 mm.



Obr.1: Lokalita výzkumu na mapě Jihoafrické republiky (Google Maps, 2020).

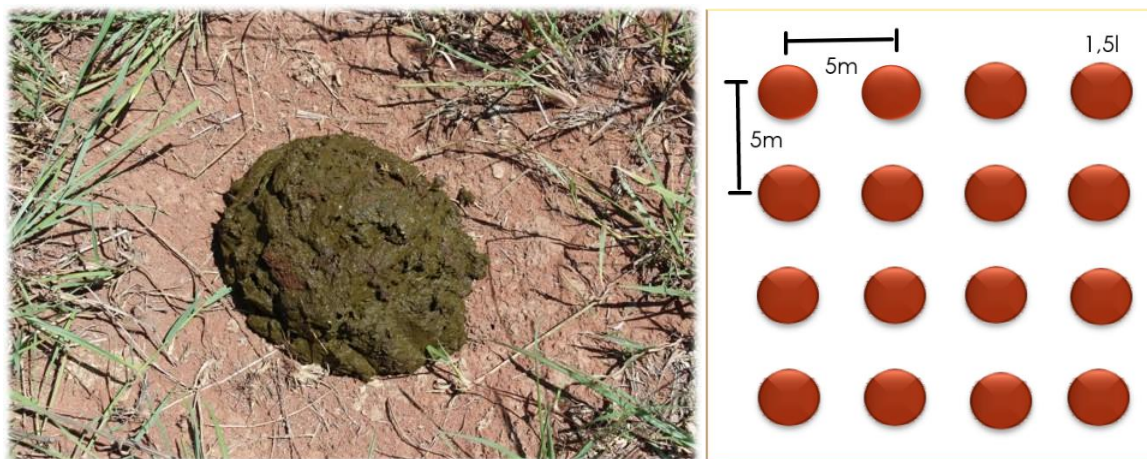
5.2. Sběr vzorků a jejich determinace

Experiment jsem provedl podle standardizované metodiky rovnoměrné potravní sítě s „uměle vytvořenými exkrementy“ o konstantním objemu (Hutton & Giller 2004).

Vytvořil jsem čtvercovou síť 4x4. Vzdálenost mezi jednotlivými exkrementy byla 5 m. Tyto exkrementy jsem vytvářel z předem nashromážděné čerstvé a homogenizované fekální hmoty, která neobsahovala žádné brouky, ani jiné živočichy, kteří by mohli ovlivnit experiment.

Čerstvý trus jsem hledal na pastvině před započítím každé jednotlivé replikace mého experimentu. Sbíral jsme ho tedy v ranních (6-7:00) a ve večerních hodinách (17-18:00). Z tohoto trusu jsem následně s pomocí odměrky a lopatky tvaroval „kravské exkrementy“, co nejpodobnější přirozeným, o objemu 1,5 l.

Díky rovnoměrnému rozmístění a konstantnímu objemu i složení exkrementů jsem eliminoval faktory vzácnosti, velikosti a kvality potravního zdroje na agregaci jedinců v něm. Tím jsem nasimuloval ideální, avšak přirozené podmínky ke studiu agregace koprofilních brouků. Všechny replikace daného experimentu jsem provedl na jedné pastvině na stejném místě.



a)

b)

Obr.2: a) „Uměle vytvořený kravský exkrement“ (foto: Michaela Helclová), b) Schéma experimentální plochy.

Celý experiment sestával z 8 denních a 8 nočních replikací. Exkrementy denní replikace jsem rozmístil v 9:00, což je čas, kdy je denní část společenstva již dostatečně aktivní, a vybíral jsem je za pomoci mých kolegů ve 12 hodin. Experimentální plochy nočních replikací jsem připravil v 19:00, kdy se začíná stmívat a započíná aktivita nočního společenstva, a brouky jsem za pomoci mých kolegů vybíral ve 22:00 (Hanski & Cambefort 1991 + vlastní pozorování).

Čas 3 hodiny jsem určil na základě předchozího výzkumu Františka X. J. Sládečka, který ukázal, že po 3-4 hodinách je v exkrementu nejvíce hmyzu (Sladeczek et al. v přípravě) Abych sbíral brouky co nejrychleji, a nedocházelo tak k časové prodlevě mezi vybráním prvního a posledního exkrementu, probíhal sběr ve dvou týmech po dvou lidech, takže celková doba sběru nepřesáhla 1 - 1,5 hodiny.

Pro co možná nejefektivnější vybírání brouků z trusu jsem použil takzvanou „vyplavovací metodu“ kombinovanou s výběrem brouků zahrabaných v písku pod exkrementem (Sladeczek et al. v přípravě). Princip vyplavovací metody spočívá v bezesbytkovém přenesení exkrementu do kýble, kde je následně zalit dostatečným množstvím vody, ideálně tak, aby se celý exkrement ponořil. Brouci obývající daný exkrement jsou nuceni vyplavat k povrchu hladiny, kde jsou sbíráni. Absolutní menšina brouků, která nevyplave zůstane ve fekální hmotě. Tito brouci jsou dovybráni pomocí sítky a pinzety.

Na výběru jednoho exkrementu se podíleli vždy dva lidé, jeden „vyplavoval“ a druhý, ve stejnou chvíli, za pomoci lopatky vybíral brouky z písku pod exkrementem. K jistotě, že byla sebrána většina brouků z pod povrchu, bylo nutné vykopat jámu o průměru přibližně 25 cm a hloubce přibližně 15 cm. Pokud byly i poté patrné chodby vyhloubené většími brouky, bylo nutné jámu rozšířit. Brouky jsem sbíral jak v průběhu kopání, tak i při následném ručním probírání písku během jeho návratu zpět do jámy.

Posbírané brouky jsem zakonzervoval v lahvičkách s ethanolem. Brouky, které jsem byl schopen identifikovat ihned na místě, jsem zapsal do deníku a po dokončení replikace je vypustil zpět do přírody. Jednalo se především o větší druhy, převážně z rodů *Onitis*, *Heliocopris*, *Catharsius*, *Kheper* a *Pachylomera*. U problematičtějších druhů (např. *O. deceptor* x *O. fabricii*) jsem využil odborné pomoci Františka X. J. Sládečka.

Před závěrečným uskladněním jsem vzorky promyl a probral od zbylé fekální hmoty a nečistot, které by dělaly problém při pozdějším určování. Pročištěné vzorky jsem společně s malým množstvím ethanolu uzavřel v „zip-lock“ pytlíčcích. Při determinaci jsem hojně využíval referenční sbírku vytvořenou F. X. J. Sládečkem, podle materiálů od našich jihoafrických kolegů (Adrian L.V. Davis, Christian M. Deschodt, Clarke H. Scholtz) pro jejich připravovanou knihu (Conservation Assessment of Scarabaeine DUNG BEETLES in South Africa, Botswana and Namibia) které obsahovaly téměř všechny druhy se kterými jsem se při určování mohl setkat.

Pro názornější a jednodušší práci s daty jsem vytvořil novou škálu ekologických gild na základě toho jakou potravní strategii využívají a kolik fekálního materiálu jsou druhy jednotlivých gild schopny monopolizovat. Míru, s jakou je schopen druh monopolizovat potravní zdroj nazývám kompetiční silou. Podle této kompetiční síly jsem rozdělil brouky do pěti gild (Tab.1).

Tab.1: Rozdělení, definice a příklady jednotlivých kompetičních gild.

Gilda = gildy určené na základě kompetiční síly, sestupně od nejsilnějších „dominantní“, „silní“, „slabí“, „obývači“, „predátoři“. Definice = definice jednotlivých gild. Funkční skupina = příklady funkčních skupin (rozdělených podle Douba 1991) pro jednotlivé gildy.

Gilda	Definice	Funkční skupina podle Douba (1991)
Dominantní	Monopolizace velkého množství trusu v krátkém čase	Velcí váleči Velcí rychle zahrabávající štolari
Silní	Monopolizace menšího množství trusu v krátkém čase, nebo velkého množství trusu v delším čase,	Malí váleči Velcí pomalu zahrabávající štolari
Slabí	Monopolizace menšího množství trusu v delším čase	Malí pomalu zahrabávající štolari Kleptoparazité (<i>Pedaria</i> sp.)
Obývači	K relokaci trusu nedochází	Obývači
Predátoři	Predují na ostatních obyvatelích trusu	Predátoři

5.3. Statistická analýza dat

5.3.1. Vyskytuje se vnitrodruhová agregace ve společenstvu koprofilních brouků jižní Afriky a pokud ano, má vliv na přežívání jednotlivých druhů?

Pro zodpovězení této otázky jsem vypočítal agregační index J_x , který udává, s jakou pravděpodobností se daný druh bude vyskytovat ve vnitrodruhové agregaci. Pokud je agregační index $J_x = 0,5$, pak je u daného druhu o 50% větší pravděpodobnost, že se bude vyskytovat v agregaci, pokud by platilo, že $J_x = 0$, tak by se druh vyskytoval v prostředí zcela rovnoměrně (Ives 1988). Vzorec pro agregační index J_x je:

$$J_x = \frac{V_x}{m_x^2} - \frac{1}{m_x}$$

Kde V_x je variance a m_x je průměr počtu jedinců ve vzorku (Ives 1988). Variance je definovaná jako aritmetický průměr čtverců odchylek jednotlivých hodnot sledované proměnné x od průměru celého souboru. Agregační index J_x jsem vypočítal pouze u druhů, které se ve výsledných datech vyskytovali minimálně v počtu 15 kusů. Pomocí χ^2 disperzního testu („Poisson dispersion test“) jsem v programu R určil signifikanci hodnot agregačního indexu J_x (R Core Team 2019).

U druhů, u nichž byla agregace signifikantně prokázána jsem provedl analýzu toho, zda má tato agregace vliv na jejich přežívání ve společenstvu. Pro výpočet indexu vlivu vnitrodruhové agregace na přežívání – T_{xy} , jsem nejprve musel vypočítat index mezidruhové agregace C_{yx} pomocí vzorce (Ives 1988):

$$C_{xy} = \frac{Cov_{xy}}{m_x m_y}$$

Příčemž indexy x a y označují jednotlivé druhy a Cov_{xy} je kovariance počtu jedinců obou druhů. Kovariance udává míru lineární závislosti dvou proměnných. Pokud $C_{xy} = 0,5$, pak je o 50% vyšší šance, že dva druhy budou nalezeny společně, nežli by tou bylo u náhodného rozdělení (Ives 1988).

Jelikož ke kompetici nedochází v rámci druhových dvojic, ale v rámci celého společenstva, porovnával jsem druh x se superdruhem y (Sevenster & Van Alphen 1996). Superdruh y jsem vytvořil sloučením abundancí všech ostatních druhů. Toto jsem udělal zvláště pro koprofágy, kdy jsem porovnával druh x se superdruhem y vytvořeným ze všech

ostatních koprofágů a zvláště pro predátory, kdy jsem porovnával druh x se seuperdruhem y vytvořeným ze všech ostatních predátorů. Poté jsem mohl vypočítat index T_{xy} , který udává, zda má vnitrodruhová agregace vliv na koexistenci (Sevenster 1996). Vzorec pro T_{xy} je:

$$T_{xy} = \frac{1 + C_{xy}}{1 + J_y}$$

Index T_{xy} může nabývat hodnot od 0 do nekonečna. Pokud $T_{xy} < 1$, tak má vnitrodruhová agregace dostatečný vliv na přežívání druhu ve společenstvu (Sevenster 1996).

5.3.2. Vyskytuje se v koprofilním společenstvu brouků jižní Afriky agregace mezi ekologickými gildami?

Analýzu této problematiky jsem provedl v programu R v knihovně „Hmisc“ (Harrell et al. 2020; R Core Team 2019), kde jsem vytvořil spearmanovu korelační matici pro ekologické gildy rozdělené podle kompetiční síly. Tuto matici jsem vytvořil zvláště pro denní a noční společenstvo. Vztah mezi gildami může být pozitivní (gildy se vyskytují společně) i negativní (gildy se vyhýbají).

5.3.3. Agregují se kompetičně slabší druhy v exkrementech, kde se nevyskytují kompetičně nejsilnější druhy?

Pro analýzu mezidruhové agregace jsem použil RDA – redundanční analýzu („redundancy analysis“) v programu Canoco5 (ter Braak & Šmilauer 2012). Jedná se o mnohorozměrnou analýzu dat předpokládající, že druhy mají lineární trend na gradientu, druhová data byly abundance jednotlivých druhů v jednotlivých vzorcích. Jako faktoriální proměnnou (přítomen/nepřítomen) jsem použil přítomnost nejsilnějších kompetitorů z gildy „dominantní“ (velcí váleči v denním společenstvu a velký rychle zahrabávající štolář *Heliocopris japeus* v nočním) na vliv na ostatní, kompetičně slabší druhy. Signifikanci výsledku jsem ověřil Monte-Carlo permutačním testem s 999 permutacemi.

6. Výsledky:

Celkově bylo nasbíráno 32676 brouků patřících do 105 druhů. Do druhu byly určeni pouze praví koprofágové z čeledi Scarabaeinae, ostatní byli určeni jako morfotypy (morfodruhy).

6.1. Vyskytuje se vnitrodruhová agregace ve společenstvu koprofilních brouků a pokud ano, má vliv na přežívání jednotlivých druhů?

Vnitrodruhová agregace byla signifikantně prokázána u 51 druhů z 57 testovaných (Tab.2). Pozitivní vliv vnitrodruhové agregace byl určen u 31 druhů (Tab.2).

Vnitrodruhová agregace byla prokázána téměř u všech druhů napříč všemi ekologickými gildami. Výjimku tvořili dva „dominantní“ druhy (*Copris cassius*, *Heliocopris japedus*) a dva predátorské druhy (*Philonthus* sp. 2, *Philonthus* sp. 3) v nočním společenstvu. V denním společenstvu nebyla agregace prokázána u jednoho „silného“ druhu (*Neosisyphus barbarossa*), u dvou „slabých“ druhů (*Drepanocerus patrizii*, *Proagoderus sapphirinus*) a u jednoho predátora (*Aleochara* sp. 1) (Tab.2).

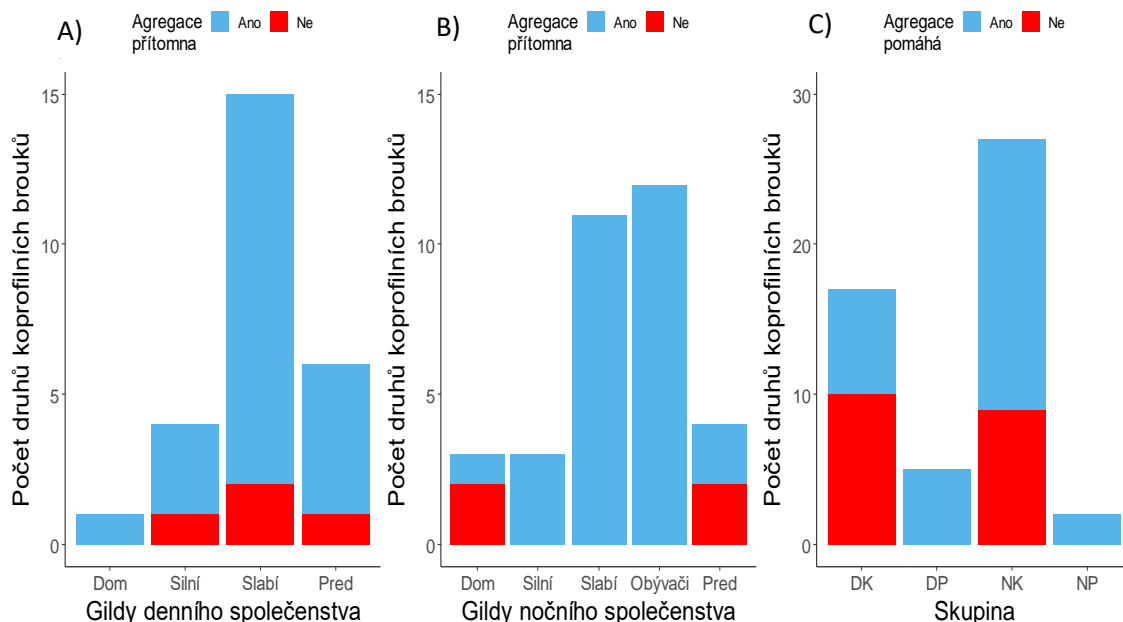
Pozitivní vliv vnitrodruhové agregace byl prokázán u všech denních i nočních predátorů (celkově 6 druhů). Pozitivní vliv byl prokázán zejména v nočním společenstvu a to u 2/3 všech testovaných druhů (18/27) nočních koprofágů. V denním společenstvu byl pozitivní vliv prokázán u méně než poloviny (7/17) druhů (Tab.2). U mnoho druhů (6 druhů v denním a 7 druhů v nočním společenstvu) byla hodnota pro index T_{xy} , který určuje, zda má agregace pozitivní vliv na koexistenci, lehce nad 1 (Tab.2).

Tab.2: Seznam druhů denního společenstva koprofilních brouků.

Druh = rodové a druhové jméno brouka. Zkratka druhu = zkratka druhu vytvořená zkrácením rodového a druhového jména (tyto zkratky jsou použity i v dalších grafech a obrázcích). Gilda = příslušnost ke gildě určené na základě kompetiční síly (podle množství monopolizovaného trusu v čase), sestupně od nejsilnějších: „dominantní“ (monopolizují velké množství trusu v krátkém čase), „silní“ (monopolizují menší množství trusu v krátkém čase, nebo velké množství trusu v delším čase), „slabí“ (monopolizují menší množství trusu v delším čase), „obývači“ (nerelokují trus), „predátoři“ (predují na ostatních obyvatelích trusu). Sběr = kdy byli brouci sebráni (den/noc). Počet = celkový počet kusů. J_x = hodnota agregačního indexu (pravděpodobnost toho, že se daný druh vyskytuje v agregaci), (NS = nesignifikantní, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$). T_{xy} = hodnota indexu určující, zda má agregace pozitivní vliv na přežívání druhu ve společenstvu, pokud $T_{xy} < 1$, tak ano – označeno ◀.

Druh	Zkratka druhu	Gilda	Sběr	Počet	J_y	T_{xy}
<i>Pachylomera femoralis</i>	PaF	Dominantní	Den	44	4,612***	0,770 ◀
<i>Allogymnopleurus splendidus</i>	AGyS	Silní	Den	45	4,621***	0,777 ◀
<i>Neosisyphus barbarossa</i>	NSB	Silní	Den	18	1,438 NS	-
<i>Neosisyphus fortuitus</i>	NSF	Silní	Den	399	1,847***	1,063
<i>Sisyphus Sordidus</i>	S	Silní	Den	27	3,631***	1,209
<i>Aphodius</i> sp. 10	A10	Slabí	Den	375	1,548***	1,028
<i>Drepanocerus kirby</i>	D	Slabí	Den	87	1,253***	0,893 ◀
<i>Drepanocerus patrizii</i>	DP	Slabí	Den	31	-0,17 NS	-
<i>Euoniticellus intermedius</i>	EIn	Slabí	Den	1543	0,194***	0,691 ◀
<i>Hyalonthophagus alcyonidas</i>	HA	Slabí	Den	146	0,718***	0,905 ◀
<i>Latodrepanus laticollis</i>	LaL	Slabí	Den	765	0,958***	1,013
<i>Liatongus militaris</i>	LiM	Slabí	Den	136	1,734***	1,120
<i>Onthophagus aeruginosus</i>	OA	Slabí	Den	62	0,821**	1,078
<i>Onthophagus fugitivus</i>	OFu	Slabí	Den	98	2,334***	1,112
<i>Onthophagus pallidipennis</i>	OPal	Slabí	Den	250	1,638***	1,104
<i>Onthophagus pauxillus</i>	OPau	Slabí	Den	264	1,080***	1,071
<i>Onthophagus probus</i>	OPro	Slabí	Den	98	0,990***	1,024
<i>Onthophagus rasipennis</i>	ORas	Slabí	Den	159	2,132***	0,806 ◀
<i>Proagoderus sapphirinus</i>	PS	Slabí	Den	15	1,353 NS	-
<i>Tiniocellus eurypygus</i>	TiE	Slabí	Den	687	0,650***	0,992 ◀
<i>Aleochara</i> sp. 1	Ale1	Predátoři	Den	15	1,353 NS	-
<i>Histerid</i> sp. 1	Hi1	Predátoři	Den	49	1,377**	0,784 ◀
<i>Histerid</i> sp. 2	Hi2	Predátoři	Den	275	0,786***	0,621 ◀
<i>Histerid</i> sp. 3	Hi3	Predátoři	Den	47	1,350**	0,663 ◀
<i>Philonthus</i> sp. 1	Ph1	Predátoři	Den	21	1,965*	0,995 ◀
<i>Philonthus</i> sp. 2	Ph2	Predátoři	Den	162	0,552***	0,760 ◀

Druh	Zkratka druhu	Gilda	Sběr	Počet	J_y	T_{xy}
<i>Catharsius tricornotus</i>	CaT	Dominantní	Noc	225	0,388***	0,858 ◀
<i>Copris cassius</i>	CC	Dominantní	Noc	32	0,535 NS	-
<i>Helicopris japetus</i>	HJ	Dominantní	Noc	98	-0,299 NS	-
<i>Onitis alexis</i>	OniA	Silní	Noc	60	1,446***	0,753 ◀
<i>Onitis deceptor</i>	OniD	Silní	Noc	233	1,549***	0,708 ◀
<i>Onitis fulgidus</i>	OniF	Silní	Noc	130	0,817***	0,834 ◀
<i>Caccobius cavatus</i>	CaCa	Slabí	Noc	450	1,348***	1,000
<i>Digitonthophagus gazella</i>	DiG	Slabí	Noc	348	0,753***	0,857 ◀
<i>Euonthophagus carbonarius</i>	EOCa	Slabí	Noc	7182	0,363***	0,837 ◀
<i>Onthophagus discretus</i>	OD	Slabí	Noc	735	0,540***	0,985 ◀
<i>Onthophagus fimetarius</i>	OFim	Slabí	Noc	780	0,387***	0,969 ◀
<i>Onthophagus quadrinodosus</i>	OQua	Slabí	Noc	334	1,278***	0,906 ◀
<i>Onthophagus suffusus</i>	OS	Slabí	Noc	117	1,074***	0,996 ◀
<i>Onthophagus venustulus</i>	OVen	Slabí	Noc	657	0,782***	1,018
<i>Onthophagus verticalis</i>	OVer	Slabí	Noc	1166	0,375***	0,913 ◀
<i>Onthophagus vinctus</i>	OVin	Slabí	Noc	2603	0,439***	0,916 ◀
<i>Pedaria</i> sp.	Ped	Slabí	Noc	242	1,217***	0,892 ◀
<i>Aphodius</i> sp 1	A1	Obývači	Noc	457	1,201***	1,046
<i>Aphodius</i> sp 2	A2	Obývači	Noc	1349	0,668***	0,993 ◀
<i>Aphodius</i> sp 3	A3	Obývači	Noc	421	0,740***	0,857 ◀
<i>Aphodius</i> sp 4	A4	Obývači	Noc	510	2,700***	1,203
<i>Aphodius</i> sp 5	A5	Obývači	Noc	446	1,541***	1,092
<i>Aphodius</i> sp 6	A6	Obývači	Noc	1323	0,911***	1,015
<i>Aphodius</i> sp 7	A7	Obývači	Noc	2874	0,641***	0,919 ◀
<i>Aphodius</i> sp 11	A11	Obývači	Noc	45	1,690**	0,766 ◀
<i>Aphodius</i> sp 12	A12	Obývači	Noc	260	1,327***	0,768 ◀
<i>Aphodius</i> sp 13	A13	Obývači	Noc	1893	4,476***	1,240
<i>Anotylus</i> sp. 1	A	Obývači	Noc	23	5,864***	1,055
<i>Anotylus</i> sp. 2	An2	Obývači	Noc	92	1,076***	1,012
<i>Philonthus</i> sp. 1	Ph1	Predátoři	Noc	206	0,481***	0,797 ◀
<i>Philonthus</i> sp. 2	Ph2	Predátoři	Noc	49	0,195 NS	-
<i>Philonthus</i> sp. 3	Ph3	Predátoři	Noc	19	-0,24 NS	-
<i>Philonthus</i> sp. 6	Ph6	Predátoři	Noc	86	0,434*	0,655 ◀



Obr.3: Přítomnost agregace u jihoafrických koprofilních brouků a její pozitivní vliv na jejich koexistenci.

A = Grafické znázornění počtu denních koprofilních brouků rozdělených do gild na základě jejich kompetiční síly a barevné označení toho, zda se u nich vyskytuje vnitrodruhová agregace.

B = Grafické znázornění počtu nočních koprofilních brouků rozdělených do gild na základě jejich kompetiční síly a barevné označení toho, zda se u nich vyskytuje vnitrodruhová agregace.

Gildy denního/nočního společenstva = příslušnost ke gildě určené na základě kompetiční síly (podle množství monopolizovaného trusu v čase), sestupně od nejsilnějších: „Dom“ = „dominantní“ (monopolizují velké množství trusu v krátkém čase), „Silní“ = „silní“ (monopolizují menší množství trusu v krátkém čase, nebo velké množství trusu v delším čase), „Slabí“ = „slabí“ (monopolizují menší množství trusu v delším čase), „Pred“ = „predátoři“ (predují na ostatních obyvatelích trusu). Přítomnost vnitrodruhové agregace je označena barevně: modrá – množství druhů, které se agregují, červená – množství druhů, které se neagregují.

C = Grafické znázornění počtu koprofilních brouků rozdělených do čtyř skupin podle potravní strategie a denno-noční aktivity, u kterých byl testován pozitivní vliv vnitrodruhové agregace na koexistenci ve společenstvu. Skupina = příslušnost ke skupině na základě potravní strategie a aktivity daného druhu. DK = denní koprofágové (aktivní ve dne, potrava – trus), DP = denní predátoři (aktivní ve dne, potrava – ostatní bezobratlí), NK = noční koprofágové (aktivní v noci, potrava – trus), NP = noční predátoři (aktivní v noci, potrava – ostatní bezobratlí). Přítomnost pozitivního efektu vnitrodruhové agregace na koexistenci je označena barevně: modrá – vnitrodruhová agregace pomáhá koexistenci, červená – vnitrodruhová agregace nepomáhá koexistenci.

6.2. Vyskytuje se v koprofilním společenstvu brouků agregace mezi ekologickými gildami?

V denním společenstvu byla signifikantně prokázána korelace mezi gildami „silní“ a „slabí“ ($cor = 0,55$, $p < 0,001$, $n = 128$). Korelace byla signifikantně prokázána i mezi gildami „slabí“ a „predátoři“ ($cor = 0,28$, $p = 0,01$, $n = 128$) (Tab.2).

V nočním společenstvu byla signifikantně potvrzena negativní korelace mezi gildami „dominantní“ a „obývači“ ($cor = -0,19$, $p = 0,030$, $n = 128$) a mezi „silní“ a „obývači“ ($cor = -0,27$, $p = 0,02$, $n = 128$). Pozitivní korelace byly signifikantně prokázány mezi gildami „dominantní“ a „slabí“ ($cor = 0,21$, $p = 0,015$, $n = 128$), „silní“ a „predátoři“ ($cor = 0,20$, $p = 0,025$, $n = 128$), „slabí“ a „obývači“ ($cor = 0,28$, $p = 0,001$, $n = 128$) a mezi „slabí“ a „predátoři“ ($cor = 0,29$, $p = 0,001$, $n = 128$) (Tab.3).

Tab.3: Výsledné hodnoty „spearmanovy“ korelační matice ($n=128$) pro analýzu mezigildové agregace denního společenstva.

V závorkách jsou uvedeny hodnoty p pro signifikanci jednotlivých korelací (NS = nesignifikantní, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$). Gildy = příslušnost ke gildě určené na základě kompetiční síly (podle množství monopolizovaného trusu v čase), sestupně od nejsilnějších: „Dom“ = „dominantní“ (monopolizují velké množství trusu v krátkém čase), „Silní“ = „silní“ (monopolizují menší množství trusu v krátkém čase, nebo velké množství trusu v delším čase), „Slabí“ = „slabí“ (monopolizují menší množství trusu v delším čase), „Pred“ = „predátoři“ (predují na ostatních obyvatelích trusu).

Gildy	Dominantní	Silní	Slabí	Predátoři
Dominantní		0,05 (NS) (0,570)	-0,04 (NS) (0,624)	-0,11 (NS) (0,237)
Silní	0,05 (NS) (0,570)		0,55*** (0,000)	0,11 (NS) (0,212)
Slabí	-0,04 (NS) (0,624)	0,55*** (0,000)		0,28** (0,001)
Predátoři	-0,11 (NS) (0,237)	0,11 (NS) (0,212)	0,28** (0,001)	

Tab.4: Výsledné hodnoty „spearmanovy“ korelační matice (n=128) pro analýzu mezigidlové agregace nočního společenstva.

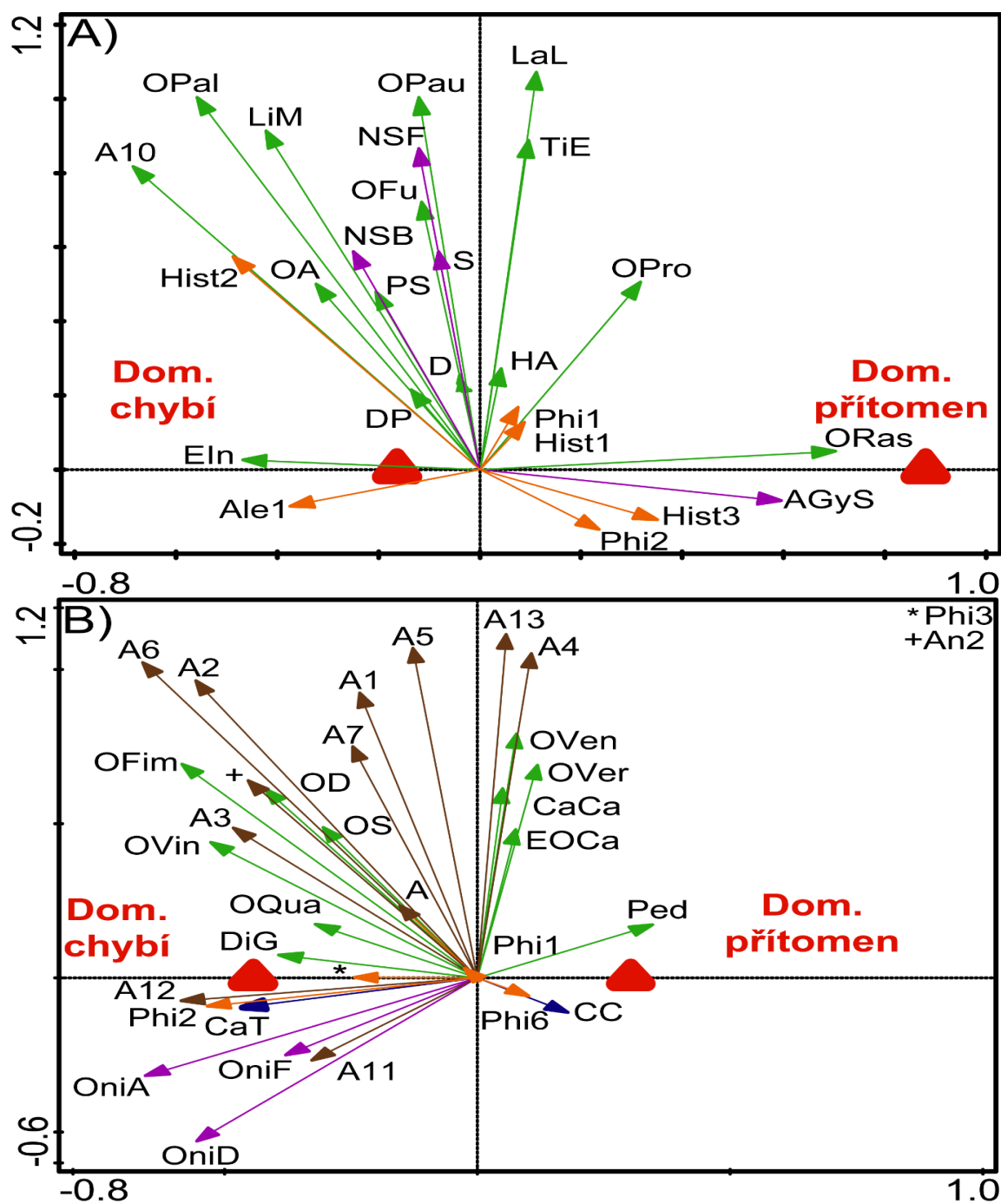
V závorkách jsou uvedeny hodnoty p pro signifikanci jednotlivých korelací (NS = nesignifikantní, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$). Gildy = příslušnost ke gildě určené na základě kompetiční síly (podle množství monopolizovaného trusu v čase), sestupně od nejsilnějších: „Dom“ = „dominantní“ (monopolizují velké množství trusu v krátkém čase), „Silní“ = „silní“ (monopolizují menší množství trusu v krátkém čase, nebo velké množství trusu v delším čase), „Slabí“ = „slabí“ (monopolizují menší množství trusu v delším čase), „Pred“ = „predátoři“ (predují na ostatních obyvatelích trusu).

Gildy	Dominantní	Silní	Slabí	Obývači	Predátoři
Dominantní		0,11 (NS) (0,218)	0,21* (0,015)	-0,19* (0,030)	0,10 (NS) (0,283)
Silní	0,11 (NS) (0,218)		0,08 (NS) (0,369)	-0,27** (0,002)	0,20* (0,025)
Slabí	0,21* (0,015)	0,08 (NS) (0,369)		0,28** (0,001)	0,29** (0,001)
Obývači	-0,19* (0,030)	-0,27** (0,002)	0,28** (0,001)		0,03 (NS) (0,739)
Predátoři	0,10 (NS) (0,283)	0,20* (0,025)	0,29** (0,001)	0,03 (NS) (0,739)	

6.3. Agregují se kompetičně slabší druhy v exkrementech, kde se nevyskytují kompetičně nejsilnější druhy?

Z výsledků redundanční (RDA) analýzy (Obr.č.4 A) pro denní společenstvo je patrné, že většina denních druhů se vyskytuje převážně mimo potravní zdroj, kde je přítomný velký kompetitor ($F = 2,9$, $P = 0,008$, první osa vysvětluje 2,2% variability). Druhy *Hyalonthophagus alcyonidas*, *Latodrepanus laticollis* a *Tiniocellus eurypygus* vykazují neutrální vztah k velkým kompetitorům. *Allogymnopleurus splendidus*, *Histerid* sp.3, *Onthophagus rasipennis* a *Philonthus* sp.2 vykazují pozitivní korelaci s velkými kompetitory. *Histerid* sp. 1, *Onthophagus probus* a *Philonthus* sp.1 vykazují lehce pozitivní korelaci s dominantním kompetitorem.

Z výsledků redundanční (RDA) analýzy (Obr.č.4 B) pro noční společenstvo je patrné, že většina nočních druhů se vyskytují převážně mimo potravní zdroj, kde je přítomný velký kompetitor (*Heliocopris japetus*) ($F = 2,3$, $P = 0,029$, první osa vysvětluje 1,81% variability). Druhy *Anotylus* sp.1, *Aphodius* sp.1, *Aphodius* sp.4, *Aphodius* sp.5, *Caccobius cavatus*, *Euonthophagus carbonarius*, *Onthophagus venustulus*, *Onthophagus verticalis*, *Philonthus* sp. 1 vykazují neutrální vztah k velkým kompetitorům. *Pedaria* sp, *Philonthus* sp.6 a *Copris cassius* vykazují pozitivní korelaci s velkým kompetitorem (*Heliocopris japetus*).



Obr.4: Ordinační diagramy mezidruhové agregace druhů s nejdominantnějším kompetitorem.

A = RDA ordinační diagram pro mezidruhovou agregaci denních druhů s nejdominantnějším kompetitorem denního společenstva jižní Afriky ($F = 2,9$, $P = 0,008$, první osa vysvětluje 2,2% variability).

B = RDA ordinační diagram pro mezidruhovou agregaci nočních druhů s nejdominantnějším kompetitorem nočního společenstva jižní Afriky ($F = 2,3$, $P = 0,029$, první osa vysvětluje 1,81% variability).

Názvy druhů jsou ve zkratkách uvedených v Tab.2. ▲ Dom. chybí/přítomen – (ne)přítomnost nejdominantnějšího kompetitora (velký váleč v denním společenstvu, *Heliocoprís japeus* v nočním). Příslušnost ke gildě (rozdělené podle kompetiční síly - množství monopolizovaného trusu v čase) je označena barvou: modrá – „dominantní“ (monopolizují velké množství trusu v krátkém čase), fialová – „silní“ (monopolizují menší množství trusu v krátkém čase, nebo velké množství trusu v delším čase), zelená – „slabí“ (monopolizují menší množství trusu v delším čase), hnědá – „obyvatel“ (nerelokují trus), oranžová – „predátoři“ (predují na ostatních obyvatelích trusu).

7. Diskuze

Výsledky experimentu potvrdily původní domněnky o tom, že vnitrodruhová agregace podporuje vysokou druhovou diverzitu v koprofilním společenstvu. Tyto předpoklady byly založené na předchozích agregačních experimentech (Hutton & Giller 2004; Horgan 2006; Wall & Lee 2010).

Vnitrodruhová agregace byla potvrzena u velké většiny druhů brouků koprofilního společenstva, které splňovali minimální počet 15 kusů. Tento výsledek byl očekáván, neboť předchozí výzkumy v temperátní oblasti také potvrdily vnitrodruhovou agregaci u většiny zkoumaných druhů (Hutton & Giller 2004). Jelikož v tropickém společenstvu panuje vyšší kompetice o potravní zdroj, předpokládali jsme, že agregace zde může hrát výraznější roli z hlediska druhové koexistence, než v temperátu (Klemperer & Boulton, 1976; Doube 1991; Krell et al. 2003). Nejméně agregovaných druhů pocházelo z gildy „dominantní“ v nočním společenstvu. Tento výsledek dává smysl, neboť dominantní kompetitoři nočního společenstva (zejména *Heliocopris japedus*) jsou schopni pro sebe zmonopolizovat velkou část, nebo i celý potravní zdroj. V takovém případě v exkrementu není místo pro více než jednoho brouka, nebo partnerský pár (Klemperer & Boulton, 1976; Doube 1991; Krell et al. 2003).

Vliv vnitrodruhové agregace na přežívání druhu ve společenstvu byl potvrzen u většiny druhů, u kterých byla agregace přítomna. Zejména v noční části společenstva má vnitrodruhová agregace pozitivní vliv na přežívání. U všech agregovaných predátorů v denním společenstvu byl prokázán pozitivní vliv jejich agregace na druhové soužití, naproti tomu u denních koprofágů nebyl pozitivní vliv prokázán ani u poloviny agregovaných druhů. Tento výsledek lze vysvětlit tím, že jelikož v nočním společenstvu panuje větší kompetice o potravní zdroj, vnitrodruhová agregace může hrát důležitější roli v rámci druhového soužití (Klemperer & Boulton, 1976; Doube 1991; Krell et al. 2003). Zároveň je vhodné zmínit, že mnoho T_{xy} hodnot se pohybovalo lehce nad 1. Pokud by experiment trval déle nebo by se posbíralo více vzorků, mohlo by být více hodnot T_{xy} pod 1, a tak by se pozitivní efekt vnitrodruhové agregace prokázal u více druhů.

Důvod vnitrodruhové agregace predátorů bude nejspíše jiný, než je usnadnění druhové koexistence. Konkurence mezi predátory není tak velká, jako mezi koprofágy a ani jejich abundance nedosahuje vysoké úrovně. Vnitrodruhová agregace koprofilních predátorů, stejně jako i ostatních živočichů, může být podnícena snazším hledáním

partnera, nebo jako antipredační strategie (Bertram 1978; Hokit & Blaustein 1997; Krause & Ruxton 2002).).

Výsledky mezigildové agregace jsou opět zajímavější v nočním společenstvu. Byly odhaleny negativní korelace mezi ekologickými gildami „obývači“ a „silní“ a mezi „obývači“ a „dominantní“, z čehož jasně vyplývá, že nejslabší kompetitoři se vyhýbají silným a nejsilnějším druhům. Tato prostorová segregace může vést k dlouhodobému přežívání „obývačů“. Z ostatních signifikantních korelací v nočním společenstvu, je zajímavé, že se společně agregují predátoři a „slabí“ brouci. Tento společný výskyt může být zapříčiněn tím, že predátoři z řad koprofilního společenstva obvykle nejsou velikostně výrazní, a proto se agregují společně s dostatečně malou kořistí, toto pozorování podporuje teorii o tom, že se jedinci jednoho druhu, nebo určité skupiny agregují v blízkosti vhodného potravního zdroje (Hokit & Blaustein 1997). Korelace mezi „slabí“ a „obývači“ v nočním společenstvu může být vysvětlena tím, že obě skupiny patří mezi slabé kompetitory, a tak je jejich společný výskyt snazší z hlediska dělení zdroje a dlouhodobého soužití. Zároveň bylo prokázáno, že se „obývači“ vyhýbají gildám „dominantní“ a „silní“, takže jim nezbyvá jiná možnost, než se vyskytovat s gildou „slabí“. I přesto, že si gildy „slabí“ a „obývači“ konkurují, jejich společná agregace zvyšuje celkový zředovací efekt skupiny, takže může být výhodná pro každého jednotlivce v dané skupině (Bertram 1978; Sillén-Tullberg & Leimar 1988).

V denním společenstvu byla také prokázána korelace mezi gildami „predátoři“ a „slabí“, může být vysvětlena stejně jako v nočním společenstvu. I přesto, že není prokázáno, že drabčící z řad predátorů mají přímý negativní vliv na imaga ostatních brouků koprofilního společenstva, jejich přítomnost může mít negativní vliv na stabilitu populací ostatních druhů (Wu et al. 2011).

Překvapivou a silnou korelací je mezigildová agregace „silní“ a „slabí“. Jelikož je v denním společenstvu kompetice nižší, nemusí mít tento vztah zásadní význam, pro přežívání druhů. Nicméně by se dalo předpokládat, že jelikož do gildy „silní“ patří malí váleči, agregují se „slabí“ brouci s nimi, neboť malý váleči obvykle spotřebují malé množství potravního zdroje a zbyde po nich dostatek materiálu (Halffter & Matthews 1966).

Výsledky mezidruhové agregace názorně ukazují, že přítomnost dominantního kompetitora má obvykle negativní, nebo neutrální vliv na přítomnost ostatních druhů. Minimum druhů vykazuje pozitivní korelaci s velkým kompetitorem. V denním

společenstvu se jedná o druhy *Allogymnopleurus splendidus*, *Histerid* sp.3, *Onthophagus rasipennis* a *Philonthus* sp.2 a v nočním o *Pedaria* sp., *Philonthus* sp.6 a *Copris cassius*. U rodu *Pedaria* sp. byl pozorován kleptoparazitismus (Krell-Westerwalbesloh et al. 2004), což by mělo vysvětlovat výskyt těchto brouků společně s velkým kompetitorem. Stejně vysvětlení by mohlo objasnit výskyt *Onthophagus rsipennis* s velkými váleči. Pozitivní korelace predátorů s velkým kompetitorem nemusí být problémová, jelikož predátoři si s „dominantním“ druhem nekonkurují o potravní zdroj. Bylo by nutné důkladněji prostudovat, zda je výskyt predátorů s kompetičně nejsilnějšími brouky výhodný k tomu, aby šli usuzovat další závěry. Dalším pozitivně korelovaným broukem s „dominantním“ kompetitorem byl denní váleč *Allogymnopleurus splendidus*, který patří do gildy „silní“. Přesto, že je tento druh považovaný za silného kompetitora, neboť monopolizuje rychle menší množství trusu, může se díky své relokační strategii kompetici vyhýbat s „dominantním“ broukem, tak že si rychle zmonopolizuje dostatek trusu dříve, než dojde k negativní interakci mezi druhy. Tento stav by splňoval kritéria vyrovnávacího mechanismu koexistenční teorie, kdy si jednotlivé druhy musí ubránit minimální množství potravního zdroje, dochází tak k nerovnoměrnému dělení, podle minimálních nároků jednotlivých druhů a vyrovná se tak jejich vzájemná konkurenceschopnost ve společenstvu (Chesson 2000(a)). Pozitivní asociace mezi druhem *Copris cassius* a „dominantním“ kompetitorem (*Heliocopris japeus*) je zvláštní, neboť se jedná o dva „dominantní“ štolaře, kteří monopolizují velké množství fekální hmoty, a tak by jejich mezidruhová konkurence měla být vysoká. Dalo by se uvažovat, že výsledek této mezidruhové agregace může být negativní ovlivněn relativně malým množstvím pozorování. Neutrální vliv zejména na gildu „obývači“ může být vysvětlen na příkladu z teploty. Teplotní obývač *Aphodius prodromus* jako dospělec konzumuje fekální hmotu, nicméně v larválním stádiu se vyvíjí mimo exkrement (Gittings & Giller 1997). Pokud by podobnou strategii využívali obývači *Aphodius* sp.1, *Aphodius* sp.4, *Aphodius* sp.5, mohlo by to vysvětlit jejich neutrální odezvu na přítomnost dominantního kompetitora. Pokud brouci nemají potřebu monopolizovat část fekální hmoty pro své larvy, kompetiční tlak na ně se výrazně snižuje. Pro své vlastní krmení spotřebují jen malé množství potravy. Krmení lze také přerušit, pokud dojde k negativní interakci s dominantním kompetitorem a pokračovat v něm kdekoli jinde (Gittings & Giller 1997).

I přesto, že vnitrodruhovou agregaci považujeme za důležitý mechanismus druhové koexistence o jejích mechanismech se toho s jistotou příliš mnoho neví (podrobně je tento problém vysvětlen v kapitole agregace koprofilních brouků). Pakliže neznáme

mechanismus, jakým dochází k agregacím v koprofilním společenstvu, nemůžeme těmto jevům plně porozumět. Snaha o odhalení mechanismu vnitrodruhové agregace byla zejména u druhu *Aphodius fossor*, kdy byla velká váha přisuzována feromonům (Manning & Ford 2016). Nicméně feromony, jako jediný mechanismus agregace v koprofilním společenstvu, nejsou dostatečně prozkoumány a jejich hlavní úloha byla zpochybněna, neboť feromony by měly mít vliv zejména na krátké vzdálenosti (Ridsdill-Smith 1990). V budoucích agregačních experimentech by bylo vhodné lépe prozkoumat agregační feromony i další mechanismy agregace koprofilních brouků, což by vedlo ke komplexnějšímu porozumění agregací v těchto společenstvech.

V přirozených exkrementech byla prokázána vyšší míra agregace (Hutton & Giller 2004), z čehož vyplývá, že v přirozeném prostředí může mít agregace na přežívání druhů výraznější vliv, než tomu bylo v mém experimentu. Nicméně můj experiment byl zaměřen na odhalení agregace v homogenním prostředí, velikostní variabilita a její vliv na agregaci nebyla předmětem této studie. V budoucnu by bylo zajímavé prozkoumat i tuto problematiku na tropickém společenstvu.

Se sběrem vzorků v experimentu byla spojena časová prodleva ve vybírání brouků mezi první a posledním exkrementem. I přesto, že bylo vynaloženo maximální úsilí k tomu, aby tato prodleva (1-1,5h) byla co nejmenší, a na základě předchozího výzkumu bylo známo, že se množství a složení brouků v exkrementu mezi 3. – 4. hodinou od vytvoření exkrementu výrazně neliší (Sladeczek et al. v přípravě), může mít tento časový rozdíl také vliv na počty brouků a tím pádem i jejich agregace v exkrementech. Jako další nedostatek této práce bych uvedl použití morfotypů místo uvedení druhových názvů u brouků, které se nepodařilo určit

Vnitrodruhová agregace jako jeden z koexistenčních mechanismů (Chesson 1994) se potvrdila u mnoha druhů tropického koprofilního společenstva brouků. Její přímý vliv na koexistenci byl prokázán u více než poloviny testovaných druhů, tyto výsledky podporují teorii agregačního modelu koexistence (Ives 1991). Agregace ve společenstvech může mít kromě koexistence mnoho významů, může vést k větší šanci nalezení sexuálního partnera nebo jako antipredační strategie (Bertram 1978; Hokit & Blaustein 1997; Krause & Ruxton 2002). Na základě těchto pozorování lze usoudit, že se jedná o velice významný a komplexní jev, jenž je důležité zkoumat pro pochopení ekologických dějů v přírodě.

8. Citovaná literatura

- Adler, P., HilleRisLambers, J. & Levine, J. (2007): A niche for neutrality. *Ecology Letters*, 10, 95–104.
- Alatalo, R. & Mappes, J. (1996): Tracking the evolution of warning signals. *Nature*, 382, 708–710.
- Allee, W. (1926): Studies in animal aggregations: causes and effects of bunching in land isopods. *Journal of Experimental Zoology*, 45, 255–277.
- Armstrong, R. & McGehee, R. (1980): Competitive Exclusion. *The American Naturalist*, 115, 151–170.
- Begon, M., Harper, J. & Townsend, C. (1996): Intraspecific competition. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, Abingdon, UK: Blackwell Science, 265–313.
- Bell, G. (2000): The Distribution of Abundance in Neutral Communities. *The American Naturalist* 155, 5, 606-617.
- Bertram, B. (1978): Living in groups: predators and prey. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Blondel, J. (2003): Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos*, 100, 223-231.
- Bonacci, T., Brandmayr, P., Dalpozzo, R., De Nino, A., Massolo, A., Tagarelli, A., Brandmayr, T. (2008): Odour and Colour Similarity in Two Species of Gregarious Carabid Beetles (Coleoptera) from the Crati Valley, Southern Italy: A Case of Müllerian Mimicry?. *Entomological News*, 119, 325-337.
- Bornemissza, G. (1979): Australian Dung Beetle Research Unit in Pretoria. *South african journal of science*, 75, 257-260.
- Bowatte, G., Perera, P., Senevirathne, G., Meegaskumbura, S., Meegaskumbura, M. (2013): Tadpoles as dengue mosquito (*Aedes aegypti*) egg predators. *Biological Control*, 67, 469-474.
- Branch, G. (1975): Intraspecific competition in *Patella-cochlear* born. *Journal of Animal Ecology*, 44, 263-282.

- Broly, P., Devigne, L., Deneubourg, J., Devigne, C. (2014): Effects of group size on aggregation against desiccation in woodlice (Isopoda: Oniscidea). *Physiological Entomology*, 39, 165–171.
- Brussaard, L. (1983): Reproductive behaviour and development of the dung beetle *Typhaeus Typhoeus* (Coleoptera, Geotrupidae). *Tijdschrift voor entomologie*, 126, 203–231.
- Caro T. (2005): Antipredator Defenses in Birds and Mammals. *University of Chicago Press*, 115–149.
- Clark, B., & Faeth, S. (1998): The evolution of egg clustering in butterflies: A test of the egg desiccation hypothesis. *Evolutionary Ecology*, 12, 543–552.
- Coe M. (1977): The role of termites in the removal of elephant dung in the Tsavo (East) National Park Kenya. *East African Wildlife Journal*, 15, 49-55.
- Cotgreave, P. (1997): The relation between body size and abundance in a bird community: the effects of phylogeny and competition. *Royal Society of London*, B.256147–149.
- Cott, H. (1940): Adaptive Coloration in Animals. Methuen, London.
- Courchamp, F., Langlais, M. & Sugihara, G. (2000): Rabbits killing birds: modelling the hyperpredation process. *Journal of Animal Ecology*, 69, 154-164.
- Davis A. (1989): Nesting of Afrotropical Oniticellus (Coleoptera, Scarabaeidae) and its evolutionary trend from soil to dung. *Ecological Entomology*, 14, 11-21.
- Davis, A. (1994): Associations of afrotropical Coleoptera (Scarabaeidae: Aphodiidae: Staphylinidae: Hydrophilidae: Histeridae) with dung and decaying matter: implications for selection of fly-control agents for Australia. *Journal of Natural History*, 28, 383-399.
- 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.
- Denno, R. & Benrey, B. (1997): Aggregation facilitates larval growth in the neotropical nymphalid butterfly *Chlosyne janais*. *Ecological Entomology*, 22, 133–141.
- Doube B. (1991): Dung beetles of Southern Africa. In: *Dung beetle ecology*, 133-155. Princeton university press, Princeton, New Jersey.

- 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.
- Edwards, P. & Aschenborn, H. (1987): Patterns of nesting and dung burial in *Onitis* dung beetles - implications for pasture productivity and fly control. *Journal of applied ecology*, 24, 837-851.
- Elton, C. (1946): Competition and the Structure of Ecological Communities. *The Journal of Animal Ecology*, 15, 54.
- Eshel, I., Sansone, E., Shaked, A. (2011): On the evolution of group-escape strategies of selfish prey. *Theoretical Population Biology*, 80, 150–157.
- 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*, 53-59.
- Finn J. & Gittings T. (2003): A review of competition in north temperate dung beetle communities. *Ecological Entomology*, 28, 1-13.
- Finn J. (2001): Ephemeral resource patches as model systems for diversity-function experiments. *Oikos*, 92, 363-366.
- Floate, K. (1998): Off-target effects of ivermectin on insects and on dung degradation in southern Alberta, Canada. *Bulletin of Entomological Research*, 88, 25–35.
- 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.
- Gagliardo, A. & Guilford, T. (1993): Why do Warning-Coloured Prey Live Gregariously?. *Biological Sciences*, 251, 69–74.
- GAUSE, G. (1934): *The struggle for existence*. Williams and Wilkins, Baltimore, Maryland.
- Gause, G., Nastukova, O., & Alpatov, W. (1934): The Influence of Biologically Conditioned Media on the Growth of a Mixed Population of *Paramecium caudatum* and *P. aureliax*. *Journal of Animal Ecology*, 3, 222-230.

- Gilbert, C., McCafferty, D., Le Maho, Y., Martrette, J., Giroud, S., Blanc, S. & Ancel, A. (2010): One for all and all for one: The energetic benefits of huddling in endotherms. *Biological Reviews*, 85, 545–569.
- Gittings T. & Giller P. (1998): Resource quality and the colonisation and succession of coprophagous dung beetles. *Ecography*, 21, 581-592.
- Gittings, T. & Giller, P. (1997) Life history traits and resource utilisation in an assemblage of north temperate *Aphodius* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography*, 20, 55-66.
- 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>
- Graves, B. & Duvall, D. (1987): An Experimental Study of Aggregation and Thermoregulation in Prairie Rattlesnakes (*Crotalus viridis viridis*). *Herpetologica*, 43, 259-264.
- Grinnell, J. (1922): The Role of The "Accidental". *The Auk*, 39, 373-380.
- Halffter G. & Edmonds W. (1982): The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. Mexico: Instituto de ecología.
- Halffter G. & Matthews E. (1966): The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae. *Folia entomologica mexicana*.
- Hamilton, W. (1964): The genetical evolution of social behavior I., II. *Journal Theoretical Biology*, 7, 1-52.
- Hamilton, W. (1971): Geometry for the Selfish Herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31, 295–311.
- Hanski I. & Cambefort Y. (1991): Dung beetle ecology. Princeton university press, Princeton, New Jersey.
- Hanski I. & Koskela H. (1977): Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia*, 28, 203- 231.

- Hanski, I. (1981): Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos*, 37, 306- 312.
- Harrell, F., with contributions from Charles Dupont and many others. (2020). Hmisc: Harrell Miscellaneous. R package version 4.4-0. <https://CRAN.R-project.org/package=Hmisc>
- 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.
- Hertel F. & Colli G. (1998): The use of leaf-cutter ants, *Atta laevigata* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae), as a substrate for oviposition by the dung beetle *Canthon virens* Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeidae) in Central Brazilia. *The Coleopterists Bulletin*, 52, 105-108.
- Hibbing, M., Fuqua, C., Parsek, M., Peterson, S. (2010): Bacterial competition: surviving and thriving in the microbial jungle. *Nature reviews. Microbiology*, 8, 15–25.
- HilleRisLambers, J., Adler, P., Harpole, W., Levine, J., Mayfield, M. (2012): Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 227–48.
- Hokit, D., Blaustein, A. (1997): The effects of kinship on interactions between tadpoles of *Rana cascadae*. *Ecology* 78, 1722-1735.
- Holt, R. (1977): Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical population biology*, 12, 197-229.
- Holter P. (1979): Effect of dung-beetles (*Aphodius* spp) and earthworms on the disappearance of cattle dung. *Oikos*, 32, 393-402.
- Holter P. (1982): Resource utilisation and local coexistence in a guild of scarabaeid dung beetles (*Aphodius* spp.). *Oikos*, 39, 213–227.
- Holter, P. and Scholtz, C. (2005): Are ball-rolling (Scarabaeini, Gymnopleurini, Sisyphini) and tunnelling scarabaeine dung beetles equally choosy about the size of ingested dung particles?. *Ecological Entomology*, 30, 700-705.

- Horgan F. & Berrow S. (2004): Hooded crow foraging from dung pats: Implications for the structure of dung beetle assemblages. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, 104B, 119-124.
- Horgan, F. (2006): Aggregation and Coexistence of Dung Beetles in Montane Rain Forest and Deforested Sites in Central Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 359-370.
- Hotová Svádová, K., Exnerová, A. & Štys, P. (2014): Gregariousness as a defence strategy of moderately defended prey: Experiments with *Pyrrhocoris apterus* and avian predators. *Behaviour*, 151, 1617–1640.
- Hubbell, S. (2001): A Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Hutchinson, G. (1957): Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on *Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Hutchinson, G. (1959): Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals?. *The American Naturalist* 93, 870, 145-159.
- Hutchinson, G. (1961): The paradox of the plankton. *American Naturalist* ,137-145.
- Hutton S. & Giller S. (2004): Intra and interspecific aggregation of north temperate dung beetles on standardised and natural dung pads: the influence of spatial scale. *Ecological Entomology*, 29, 594–605.
- Chesson, P. & Warner, R. (1981): Environmental Variability Promotes Coexistence in Lottery Competitive Systems. *The American Naturalist*. 117, 923–943.
- Chesson, P. (1994): Multispecies Competition in Variable Environments. *Theoretical Population Biology*, 45, 227–276.
- Chesson, P. (2000(a)): Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343–66.
- Chesson, P. (2000(b)): General Theory of Competitive Coexistence in Spatially-Varying Environments. *Theoretical Population Biology*, 58, 211–37.
- Chesson, P. (2008): Quantifying and testing species coexistence mechanisms. 119– 164 in: Valladares, F., Camacho, A., Elosegui, A., Gracia, C., Estrada, M., Senar, J., Gili, J.

- editors. *Unity in diversity: reflections on ecology after the legacy of Ramon Margalef*. Fundacion BBKA, Bilbao, Spain.
- Ives R. (1991): Aggregation and Coexistence in a Carrion Fly Community. *Ecological Monographs*, 61, 75-94.
- Ives, A. (1988): Aggregation and the coexistence of competitors. *Annales Zoologici Fennici*, 25, 75-88.
- Ives, A. (1991): Aggregation and Coexistence in a Carrion Fly Community. *Ecological Monographs*, 61, 75-94.
- Jones, R. (1984): *Vespula germanica* (F.) wasps hunting dung beetles *Aphodius contaminatus* (L.). *Proceedings and Transactions of the British Entomology and Natural History Society*, 17, 36-37.
- Jutsum, A. & Gordon, R. (1989): Pheromones: importance to insects and role in pest management. *In: Insect pheromones in plant protection*. Ed. Jutsum A., Gordon. R., Wilen, J., & Sons Ltd. 1-13.
- Kajita, Y., Obrycki, J., Sloggett, J., Evans, E. & Haynes, K. (2014): Do Defensive Chemicals Facilitate Intraguild Predation and Influence Invasion Success in Ladybird Beetles? *Journal of chemical ecology*, 40, 1212-1219.
- Kasper, J. & Hirschberger, P. (2005): Stridulation in *Aphodius* dung beetles: Songs and morphology of stridulatory organs in North American *Aphodius* species (Scarabaeidae). *Journal of Natural History*, 39, 91–99.
- Keddy, P. (1992): Assembly and Response Rules - 2 Goals for Predictive Community Ecology. *Journal of vegetation science*, 3, 157-164.
- Klemperer, H. & Boulton, R. (1976): Brood burrow construction and brood care by *Heliocopris japetus* (Klug) and *Heliocopris hamadryas* (Fabricius) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 1, 19-29.
- Kraft, N., Adler, P., Godoy, O., James, E., Fuller, S., Levine, J. (2015): Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional ecology*, 29, 592-599.

- Krakauer, D. (1995): Groups of confuse predators by exploiting perceptual bottlenecks: a connectionist model of the confussion effect. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36, 421-429.
- Krause, J. a Ruxton, G. (2002): *Living in Groups*. Oxford University Press, Oxford.
- Krell-Westerwalbesloh S., Krell F. & Linsenmair K. (2004): Diel separation of Afrotropical dung beetle guilds - avoiding competition and neglecting resources (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Natural History*, 38, 2225-2249.
- Kuenen, D., Nooteboom, H. (1963): Olfactory orientation in some land isopods (Oniscidea, Crustacea). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 6, 133–142.
- Laland, K., Atton, N., & Webster, M. (2011): From fish to fashion: experimental and theoretical insights into the evolution of culture. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 366, 958–968.
- Landolt, J. (1997). Sex attractant and aggregation pheromones of male phytophagous insects. *American Entomologist* 43-1.
- Lazarus, J. (1972): Natural selection and the functions of flocking in birds: a reply to Murton. *Ibis*, 114, 556–558.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967): The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *American naturalist*, 101, 377-385.
- Macarthur, R. (1958): Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests. *ECOLOGY*, 39, 599-619.
- 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.
- Manning, P., & Ford, J. (2016): Evidence that sex-specific signals may support mate finding and limit aggregation in the dung beetle *Aphodius fossor*, *Ecological Entomology*, 41, 500–504.
- 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, R. & Matthews. J. (1979): Insect behavior. New York: Wiley C.
- Miller, R. (1922): The Significance of the Gregarious Habit. *Ecology*, 3, 122–126.
- Morrell, L., Ruxton, G., James, R. (2010): Spatial positioning in the selfish herd. *Behavioral Ecology*, 22, 16–22.
- Neill, S. & Cullen, J. (1974): Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *Journal of Zoology*, 172, 549–569.
- Palestrini, C., Barbero, E. & Rolando, A. (1998): Intra- and interspecific aggregation among dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in an Alpine pasture. *Journal of Zoology*, 245, 101–109.
- Palestrini, C., Rolando, A. & Barbero, E. (1995): Analysis of temporal segregation in a dung-inhabiting beetle community at a low-altitude area of the Italian Alps. *Italian Journal of Zoology*, 62, 257-265.
- Pechal, J., Benbow, M., Crippen, T., Tarone, A., Tomberlin. J. (2014): Delayed insect access alters carrion decomposition and necrophagous insect community assembly. *Ecosphere* 5, 45.
- Peitzmeier, B. Campbell, J. & Thomas, G. (1992): Insect fauna of bovine dung in northeastern Nebraska and their possible effect on the face fly, *Musca autumnalis* (Diptera: Muscidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 65, 267-274.
- Penttilä, A., Slade, E., Simojoki, A., Riutta, T., Minkkinen, K., Roslin, T. (2013): Quantifying beetle-mediated effects on gas fluxes from dung pats. *PloS one*, 8, e71454.
- 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
- Prach, K., & Hobbs, R. (2008): Spontaneous succession versus technical reclamation in the restoration of disturbed sites. *Restoration Ecology*, 16, 363– 366.
- Prokopy, R. (1975): Oviposition-detering Fruit Marking Pheromone in *Rhagoletis fausta*. *Environmental Entomology*, 4, 298–300.
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

- Ramos, D., Diniz, P. & Valls, J. (2014): Habitat filtering and interspecific competition influence phenological diversity in an assemblage of Neotropical savanna grasses. *Brazilian journal of botany*, 37, 29-36.
- 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.
- Ribeiro, S. (1989): Group effects and aposematism in *Jadera haematoloma* (Hemiptera: Rhopalidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 82, 466–475.
- Ridsdill-Smith, T., & Hayles, L. (1990): Stages of bush fly, *Musca vetustissima* (Diptera: Muscidae), killed by scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in unfavourable cattle dung. *Bulletin of Entomological Research*, 80, 473-478.
- Robinson, M., & B. Robinson. (1970): Prey caught by a sample population of the spider *Argiope argentata* (Araneae: Araneidae) in Panama: A year's census data. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 49: 345-357.
- Ruxton, G. & Johnsen, S. (2016): The effect of aggregation on visibility in open water. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 18, 259–269.
- Ruxton, G. & Sherratt, T. (2006): Aggregation, defence and warning signals: the evolutionary relationship. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 2417–2424
- Ruzicka, Z. (2013): Oviposition-detering pheromone in *Chrysopa oculata* (Neuroptera: Chrysopidae). *European journal of entomology*, 91, 361-370.
- 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.
- Sears, A., & Chesson, P. (2007): New methods for quantifying the spatial storage effect: an illustration with desert annuals. *Ecology* 88, 2240-2247.
- Seghers, B. (1974): Schooling behavior in the guppy (*Poecilia reticulata*): an evolutionary response to predation. *Evolution*, 28, 486–489.
- Sevenster, J. & van Alphen, J. (1996): Aggregation and coexistence. II. A neotropical *Drosophila* community. *Journal of Animal Ecology* 65, 308-324.

- Sevenster, J. (1996): Aggregation and coexistence I. Theory and analysis. *Journal of Animal Ecology*, 65, 297–303.
- Shorrocks, B. & Sevenster, J. (1995): Explaining local species diversity. *Proceedings of the Royal Society London B*, 260, 305-309.
- Shorrocks, B., Rosewell, J. & Edwards, K. (1990): Competition on a divided and ephemeral resource: testing the assumptions. II. Association. *Journal of Animal Ecology*, 59, 1003-1017.
- Schmitt T., Krell F-T., Linsenmair K. (2004): Quinone mixture as attractant for necrophagous dung beetles specialized on dead millipedes. *Journal of Chemical Ecology*, 30, 731-740.
- Schoener, T. (1974): Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science*, 185, 27-39.
- Schoener, T. (1983): Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122, 240-285.
- Sillén-Tullberg, B. & Leimar, O. (1988): The evolution of gregariousness in distasteful insects as a defense against predators. *The American Naturalist*, 132, 723–734.
- Sillén-Tullberg, B. (1985): Higher survival of an aposematic than of a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia*, 67, 411–415.
- Sladeczek, F., Hreck, J., Klimes, P., Konvicka, M. (2013): Interplay of succession and seasonality reflects resource utilization in an ephemeral habitat. *Acta oecologica*, 46, 17-24.
- Smith, A. & Quin, D. (1996): Patterns and causes of extinction and decline in Australian conilurine rodents. *Biological Conservation*, 77, 243-267.
- Stamp, N. (1980): Egg deposition patterns in butterflies: why do some species cluster their eggs rather than deposit them singly? *The American Naturalist*, 115, 367–380.
- Stevens, M., Searle, W., Seymour, J., Marshall, K., Ruxton, G. (2011): Motion dazzle and camouflage as distinct anti-predator defenses. *BMC Biology*, 9, 81.

- ter Braak, C. & Šmilauer, P. (2012): *CANOCO reference manual and user's guide: software for canonical community ordination (version 5.0)*. Biometris, Wageningen, The Netherlands.
- Tilman, D. (1980): Resources: A Graphical-Mechanistic Approach to Competition and Predation. *The American Naturalist*, 116, 362–393.
- Tixier, T., Lumaret, J. & Sullivan, G. (2015): Contribution of the timing of the successive waves of insect colonisation to dung removal in a grazed agro-ecosystem. *European journal of soil biology*, 69, 88-93.
- Treherne, J. & Foster, W. (1981): Group transmission of predator avoidance behaviour in a marine insect: the Trafalgar Effect. *Animal Behaviour*, 29, 911-917.
- 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.
- Tullberg, B., Gamberale-Stille, G. & Solbreck, C. (2000): Effects of food plant and group size on predator defence: Differences between two co-occurring aposematic Lygaeinae bugs. *Ecological Entomology*, 25, 220–225.
- Turner, G. & Pitcher, T. (1986): Attack abatement: a model for group protection by combined avoidance and dilution. *The American Naturalist*, 128, 228–240.
- Uvarov B. (1977): *Grasshoppers and Locusts*. London: C.O.P.R.
- Vaz-de-Mello F. (2007): Revision and phylogeny of the dung beetle genus *Zonocopris* Arrow 1932 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), a phoretic of land snails. *Annales de la Societe Entomologique de France*, 43, 231-239.
- Verdu, J., Arellano, L., Numa, C., Mico, E. (2007): Roles of endothermy in niche differentiation for ball-rolling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) along an altitudinal gradient. *Ecological entomology*, 32, 544-551.
- Vitner J. (1998): Reproductive biology of the Central European *Aphodius* species with large scutellum (Coleoptera:Scarabaeidae:Aphodiinae). *Acta Societa Zoologica Bohemica*, 62, 227-253.

- Volf, M., Hrcek, J., Julkunen-Tiitto, R., Novotny, V. (2015): To each its own: differential response of specialist and generalist herbivores to plant defence in willows. *Journal of animal ecology*, 84, 1123-1132.
- Volterra, V. (1926): Fluctuations in the Abundance of a Species considered Mathematically. *Nature*, 118, 558–560.
- Wall R. & Lee C. (2010): Aggregation in insect communities colonizing cattle-dung. *Bulletin of Entomological Research* 100, 481–487.
- Wassersug, R. (1973): Aspects of social behavior in anuran larvae. *In: Evolutionary biology of the anurans. Contemporary research on major problems.* J.L. Vial. Columbia: University of Missouri Press, 273-297.
- Watt, P., Chapman, R. (1998): Whirligig beetle aggregations: what are the costs and the benefits?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42, 179-184.
- Weiher, E., & Keddy, P. (1999): Relative Abundance and Evenness Patterns along Diversity and Biomass Gradients. *Oikos*, 87, 355–361.
- Whipple, S., Cavallaro, M. & Hoback, W. (2013): Immersion Tolerance in Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) Differs among Species but Not Behavioral Groups. *Coleopterists bulletin*, 67, 257-263.
- Whittaker, R., & Feeny, P. (1971): Allelochemics: Chemical Interactions between Species. *Science*, 171, 757-770.
- Wu, X., Duffy, J., Reich, P., Sun, S. (2011): A brown-world cascade in the dung decomposer food web of an alpine meadow: effects of predator interactions and warming. *Ecological Monographs* 81, 313-328.
- Young, O. (1980): Predation by tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae) on dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in Panama. *Coleopterists Bulletin* 34, 63-65.