

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Scavenging na mrtvých bezobratlých v různých typech
agrocenóz**

Diplomová práce

Bc. Jan Fiala

Vedoucí práce: RNDr. Pavel Foltan, Ph.D.

České Budějovice 2014

Fiala J. (2014): Scavenging na mrtvých bezobratlých v různých typech agrocecnóz

[Scavenging on invertebrate carcass in different agricultural habitats. Master thesis, in Czech.] 40 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

Práce se zabývá mrchožroutstvím bezobratlých na mršinách bezobratlých. Zjišťuje rychlost jejich odhalování a odstraňování mrchožrouty při ovlivnění různými parametry ve dvou antropogenních ekosystémech – louce a poli.

Annotation

The thesis deals with scavenging on invertebrate cadavers. The goal was to estimate the dynamics of revelation and consumption of the cadavers by scavengers and to evaluate different effects influencing the dynamics in two agricultural habitats – meadow and arable field.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracoval 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 diplomové 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 dne 12. 12. 2014

.....
Jan Fiala

Poděkování

Děkuji svému školiteli Pavlovi Foltanovi za jeho trpělivost a ochotu s jakou se věnoval zdárnému vzniku této práce i mé osobě, kterého naučil mnoho zajímavých věcí, kterých jsem využil během psaní této práce i mimo školní aktivitu. Děkuji také Honzovi Okrouhlíkovi, bez jehož ochoty a cenných rad bych si nedovedl představit vypracování kvalitní práce a vlastně posledních pár let vůbec. Martinovi Reslovi děkuji za poskytnutí části surových dat, které zde analyzuji. Velký dík patří mému otci, mamce a babičce, kteří mě podporovali ve studiu i psaní práce vůbec. Děkuji také svým kamarádům Terce Baďurové a Ondrovi Srbovi za jejich optimistické řeči a Zdendovi Ipserovi, který mi podal pomocnou ruku, když mi teklo do bot. Rovněž děkuji Kláře Hajšmanové, že mi půjčila její počítač, když se ten můj rozhodl v kritické chvíli stávkovat.

Obsah

1. Úvod a cíle práce	1
2. Literární rešerše	2
2.1. Mrchožroutství jako ekosystémový proces	2
2.2. Málo prozkoumané mrchožroutství	4
2.3. Bezobratlé mršiny	5
2.4. Konkurence s mikroby a houbami	8
3. Metodika	10
4. Výsledky	15
4.1. Rychlost nalezení a odstranění návnady	15
4.2. Relativní rychlost nalezení a odstranění návnady	17
4.2.1. Vliv typu ekosystému na relativní rychlost a nalézání návnad	17
4.2.2. Vliv hmotnosti návnady na relativní rychlost a nalézání návnad	19
4.2.3. Vliv sezóny na relativní rychlost a nalézání návnad	20
4.2.4. Vliv začátku pokusu v určitou denní dobu na rychlost odstraňování a nalézání	21
4.3. Morfologické skupiny živočichů zaznamenané při manipulaci s návnadami	23
4.4. Druhy chycené do zemních pastí	24
4.5. Počty neodstraněných a nenalezených návnad	25
5. Diskuse	28
5.1 Rychlost mizení a odhalování návnad	28
5.2 Skupiny podezřelé z mrchožroutství	33
6. Závěr	35
7. Použitá literatura	36
8. Přílohy	41

1. Úvod a cíle práce

Bezobratlých je obrovská biomasa, přičemž jsou pro ně typické rychlé generační cykly a krátká doba života obvykle nepřesahující jednu sezónu. Často umírají po rozmnožení nebo z dalších příčin, jiných než je predace. Značná část jejich těl tak zůstává dostupná pro mrchožrouty. I přes zjevný ekologický význam mrchožroutství na mrtvých bezobratlých je však tato problematika málo studována.

Cílem této práce bylo:

1. Zjistit dynamiku mizení mršin ve dvou agrocenózách.
2. Stanovit vliv morfotypu mršiny a její velikosti na rychlost odhalování a odstraňování mrchožrouty
3. Zjistit jak tuto dynamiku ovlivňuje typ ekosystému, sezóna a denní doba.
4. Zaznamenat mrchožrouty živící se na bezobratlých mršinách

2. Literární rešerše

2.1. Mrchožroutství jako ekosystémový proces

Teorie potravní pyramidy (popsána např. v Begon *et al.* 1990) předpokládá koloběh živin a energie od bazálních až do nejvyšších úrovní a z nich zase zpět. Nejnižší úrovní jsou primární producenti (autotrofní organismy), vytvářející z anorganických látek, energeticky chudých, látky organické, energeticky bohaté. Další úrovně jsou značeny jako konzumenti prvního až n-tého řádu (heterotrofní organismy), podle délky potravního řetězce. Energie a živiny postupují z bazální úrovně do vyšší úrovně a z té opět do vyšší. Část hmoty i energie (odumřelé části těl či těla samotná, exkrementy aj.) se přesouvá do rozkladného řetězce, který tyto rozloží a vrátí do bazální úrovně. Z každé úrovně se ztrácí energie, vyzařovaná ve formě tepla, a organická hmota, jež je uvolňovaná dýcháním. Ztráty energie a organické hmoty při přechodu do vyšší úrovně pyramidy jsou také zapříčiněny účinností asimilace živin z potravy. Ke ztrátám energie a biomasy dochází na všech stupních pyramidy, pouze na posledním – nejvyšším – stupni veškerá odumřelá organická hmota přechází přes rozkladný řetězec do bazální úrovně. Celá pyramida funguje na následujícím principu: konzumenti vyšších řádů se živí organismy na nižších trofických úrovních. Rozkladný řetězec pak tvoří zejména detritofágní živočichové a mikroorganismy (houby a mikrobiální saprofágní organismy), které jsou považovány za schopné využití těl odumřelých organismů všech trofických vrstev. Tento základní model neuvažuje recyklaci či posun do vyšších vrstev živin z odumřelých organismů organismy vyšších trofických úrovní – mrchožrouty.

Rozliční obratlovci (DeVault *et al.* 2003) a bezobratlí predátoři (Sunderland 1996) jsou známí svým mrchožroutským chováním (Juen *et Traugott* 2005). Mrchožrout je organismus konzumující buďto mršiny výhradně (obligátní mrchožrout, např. sup) nebo příležitostně (fakultativní mrchožrout, např. vlk), přičemž fakultativní mrchožrouti jsou často zároveň predátory a jsou běžnější (Wilson *et Wolkovich* 2011). Na mrchožroutství je nahlíženo spíše jako fascinující okrajový jev bez zvláštního významu, než jako na důležitý ekosystémový proces (DeVault *et al.* 2003), a to navzdory řadě studií (např. Yee *et Juliano* 2006), které podtrhují důležitost detritu (Wilson *et Wolkovich* 2011). Pokud tedy mnoho predátorů pravidelně žere mršiny (Calder *et al.* 2005), a využívá je jako doplňkový zdroj při nedostatku kořisti, má možná podstatný dopad na dynamiku jeho kořisti (DeVault *et al.* 2003), pak tato skutečnost může mít vážné důsledky pro kvantitativní analýzy dynamiky predace (Calder *et al.* 2005).

Organismy si obvykle nevybírají, kde zemrou. Značný počet zvířat umírá z jiných příčin než je predace a stávají se dostupnými pro mrchožrouty (DeVault *et al.* 2003). Tyto příčiny mohou být různé – od neúspěšné predace, nehody, dehydrataci, vyhladovění, přes nemoci, parazitoidy, až po stáří (Putman 1983, Sunderland 1996, DeVault *et al.* 2003).

Rychlá dekompozice rostlinných a živočišných produktů (opadanka, mršiny a trus), zajišťuje rychlý návrat zdrojů do ekologického systému s tím svázaného (Putman 1978). Mrchožrouti nevracejí materiál výlučně zpět na to stejné místo v ekosystému, můžou tedy přispívat k výměně materiálu napříč ekosystémem (Laidre 2013). Proto i mravenčí mrchožroutství na mršinách (členovců) může být důležitým mechanismem přerozdělování živin v travnatých ekosystémech (Bestelmeyer *et Wiens* 2003). Tvorba mrtvol je pak základní složkou realistického modelu toku energie (DeVault *et al.* 2003), neboť mršina obecně reprezentuje snadno dostupný a vysoce kvalitní zdroj energie a živin (Lang *et Gsödl* 2001, DeVault *et al.* 2003, Wilson *et Wolkovich* 2011), ve formě heterogenních přílivů energie a živin (Farwig *et al.* 2014). Mrchožroutství tedy reprezentuje významný zdroj přenosu energie mezi trofickými úrovněmi (Wilson *et Wolkovich* 2011). Obrat a distribuce živin z mršin jsou urychlovány mrchožrouty, kteří hrají nezastupitelnou roli v cyklu dusíku (Putman 1978, Towne 2000). Důkladnější pohled na mršiny využívané terestrickými obratlovci zlepšuje naše porozumění tohoto kritického ekologického procesu, zvláště ve spojení s energetickým tokem a trofickými interakcemi (DeVault *et al.* 2003), stejně tak pohled na mršiny využívané bezobratlými. Dekompozice mršiny představuje vhodný proces, ze kterého lze zjistit přímé účinky změny životního prostředí z nepřímých změn biologie druhu (Farwig *et al.* 2014). Většinu predátorů vede k mrchožroutství úspora energie – lev by vždy preferoval mrtvou zebrou, když by byla dostupná, spíše než problémy a potenciální nebezpečí spojené s chytáním živé zebry (Calder *et al.* 2005), jako je zranění či zbytečně vynaložen energie při neúspěchu predace. Možným rizikem je, že konkurenti mohou rychle zaměřit a bránit potravní zdroj (Jackson *et Hallas* 1986), ale současně agregace dalších mrchožroutů v bezprostřední blízkosti mršiny může přitahovat predátory těchto mrchožroutů a zvýšit tak riziko predace (Young 1984).

Rozklad mrtvého organického materiálu je v ekosystémech klíčovým procesem (Putman 1983), mrchožrouti odstraňují z většiny terestrických ekosystémů mezi 50 a 100 % mršin (např. Seastedt *et al.* 1981, Fellers *et Fellers* 1982, Young 1984, Retana *et al.* 1991, Bestelmeyer *et Wiens* 2003, DeVault *et al.* 2003, Olson *et al.* 2012) a ve většině společenství

jsou zapojeni v prvních stádiích odbourávání velkých částí mrtvé organické hmoty (Young 1984). Mrchožrouti mají v zásadě stejný enzymatický mechanismus trávení jako masožravci, neboť chemické složení jejich potravy je zpravidla stejné (Putman 1978, Begon *et al.* 1990), což není překvapivé vzhledem k velkému překryvu predátorů a fakultativních mrchožroutů. Detritus, jako obecný pojem pro mrtvou organickou hmotu, je nerozlišená mrtvá organická hmota velmi velkého kvalitativního rozpětí: od velice nízké kvality (vysoký poměr uhlíku ku dusíku nebo uhlíku ku fosforu) mrtvých a rozkládajících se rostlinných zbytků k vysoké kvalitě mršin (Wilson *et al.* 2011). Chemické složení jídelníčku konzumentů mršin se zcela liší od jídelníčku ostatních detritivorů, což se odráží ve složení komplexu jejich enzymů (Begon *et al.* 1990). Ačkoliv mrtvá zvířata nevyvíjejí obrany proti mrchožroutům (DeVault *et al.* 2003) a tedy se aktivně nebrání (Foltan *et al.* 2005), enzymy v mrtvých tkáních mohou zahájit autolýzu a štěpit cukry a bílkoviny na jednodušší, rozpustné formy (Begon *et al.* 1990).

2.2. Málo prozkoumané mrchožroutství

Termín mrchožrout neznamena vznešený životní styl a druhy, jež jsou tímto známé, byly v minulosti málo studovány a jejich význam v ekosystémech není zcela stanoven (DeVault *et al.* 2003, Laidre 2013). Studií zabývajících se mrchožrouty a jejich rolí v ekosystému je relativně málo, což souvisí také s lidskou averzí k rozkládající se hmotě (DeVault *et al.* 2003, Lyabzina 2013), přestože jsou mršiny poměrně často nacházeny ve vodních i terestrických ekosystémech (Lyabzina 2013).

Protože využívání mršiny mrchožrouty je komplexní proces zprostředkovaný vnějšími faktory a behaviorální adaptací na mrchožroutství (Selva *et al.* 2005), důležitost bezobratlé mršiny jako zdroje přitahuje překvapivě málo pozornosti (Wilson *et al.* 2010). O roli mršiny v terestrických ekosystémech je toho aktuálně relativně málo známo (Selva *et al.* 2005). Studium trofických vztahů je zásadní, jestliže chceme porozumět struktuře a funkci rostlinných a živočišných společenstev (Juen *et al.* 2005). Fakultativní mrchožroutství je patrně jednou z nejobecnějších potravních strategií obratlovců (DeVault *et al.* 2003) i bezobratlých (Foltan *et al.* 2005), mrchožrouti jsou zvláštní často neobvykle velkým počtem propojení uvnitř potravních sítí (Laidre 2013). To mimo jiné naznačuje překryv ekosystémových funkcí mezi druhy (Sugiura *et al.* 2013). V minulosti vědci striktně rozlišovali mezi predátory a mrchožrouty např. Buckle (1923) rozlišoval živočichy na mrchožrouty a predátory se shodným 20–30% podílem (zbytek tvořili herbivoři). Mršina se

stává v přírodě vyhledávanou ploškou, dokud není využita. Na místě v potravní síti, kde je nadbytek organických zdrojů, poskytuje nezbytnou výživu pro životní styl mrchožroutů (Laidre 2013). Na rozdíl od živé kořisti není nutné u mršiny překonávat aktivní obranu a zároveň jsou mršiny relativně levné k využití (DeVault *et al.* 2003). Určení trofických vazeb je obzvláště obtížné u běžných bezobratlých predátorů, jako jsou stěvlíkovití brouci a pavouci, stejně tak u mnoha menších, kteří mají noční aktivitu nebo žijí v podzemí (Berg *et al.* 2012), ačkoliv v poslední době jsou tyto obtíže stále častěji překonávány molekulárními metodami detekce, např. PCR (Symondson 2002). Mršiny poskytují energetický přenos potravním řetězcem jako trofický zdroj pro mnoho skupin (Moreno-Opo *et Margalida* 2013). Fakultativní mrchožroutství může vážně komplikovat kvantitativní analýzy dynamiky predace (Calder *et al.* 2005) a při využívání mršin jako doplňkového zdroje během nedostatku kořisti možná mít podstatný dopad na populační dynamiku predátora a zároveň fakultativního mrchožrouta i jeho kořisti (DeVault *et al.* 2003). Přestože jsou to podstatné otázky, nejsou zcela zodpovězeny.

V závislosti na teplotě může být vývoj bezobratlých uspíšen natolik, že jsou schopni zkonsumovat větší část obratlovcí mršiny než obratlovci nebo je dokonce úplně vykompetovat, pokud obsadí mršinu první (Ray *et al.* 2014). Možným rizikem je rychlé zaměření a obrana potravního zdroje konkurenty (Jackson *et Hallas* 1986), které zvyšuje agregace dalších mrchožroutů v bezprostřední blízkosti mršiny, která se může pro jejich predátory jevit jako atraktivní a zvýšit tak riziko predace (Young 1984). Jak velký bude konkurenční boj mezi obratlovcími a bezobratlými mrchožrouty závisí na teplotě (DeVault *et al.* 2004), sezóně (Ray *et al.* 2014) a vlhkosti (Lauber *et al.* 2014). Obratlovcí mrchožrouti jsou zodpovědní za rychlé odstraňování velkých obratlovcích mršin. Zbylé části nebo mršiny tak malé, že je obratlovcí mrchožrouti nežerou, zbývají na bezobratlé mrchožrouty a další skupiny dekompozitorů jako jsou houby a bakterie. Bezobratlí jsou jako mrchožrouti poměrně zásadní vzhledem ke své velikosti, množství, pestrosti forem i výskytu – ve vzduchu, ve vodě, na zemi i pod zemí – v celém ekosystému.

2.3. Bezobratlé mršiny

Výzkum potravních vztahů mezi bezobratlými je majoritně zaměřen na studium interakce predátor-kořist (Berg *et al.* 2012). Mrchožroutství je podceňované při výzkumu potravních sítí (Wilson *et Wolkovich* 2011). O tom, že mrchožroutství není jen obskurní jev s malou frekvencí výskytu, svědčí mimo jiné i přizpůsobení hád'átek (Pechová *et Foltan*

2008), která se vyvíjejí v mršinách. Hád'átka (např. *Phasmarhabditis hermafrodita*, *Steinernema affine*, součást hád'átkových biopesticidů) napadají svého hostitele, např. slimáka, a manipulují s ním, aby se mohla rozmnožit, sama přenáší bakterie, které se šíří hostitelem a kterými se hád'átka živí. Hád'átka svým chováním zabíjí hostitele (Foltan *et* Půža 2009). Bezobratlé mršiny jsou rychle odstraňovány během minut až hodin (Seastedt *et al.* 1981, Fellers *et* Fellers 1982, Foltan *et al.* 2005), ale hád'átka potřebují na své rozmnožení mnohem více času (několik dní; Pechová *et* Foltan 2008, Foltan *et* Půža 2009), proto manipulují s nakaženým slimákem, aby zemřel v půdě, kde je tlak mrchožroutů slabší než na půdním povrchu (Pechová *et* Foltan 2008). Tlak mrchožroutů je patrně velmi velký, když jenom mravenci odstraní nebo zničí kolem 45 % hád'átky zabitého hmyzu (Baur *et al.* 1998), čímž získává mrchožroutství kromě ekologického i ekonomický význam (Buckle 1923), zejména při ochraně plodin pak může být zásadně snížena účinnost ochranných opatření v agroekosystémech. Mrchožroutská aktivita predátorů obývajících agroekosystémy není (dosud) důkladně prozkoumána (Zilnik *et* Hagler 2013), ačkoliv jsou společenstva mrchožroutů v zemědělské krajině extrémně účinná (Ray *et al.* 2014). Například mortalita slimáků kvůli nemocem, fyzickému poškození během kultivace (agroekosystému) a aplikace kontrolních opatření (hád'átkových biopesticidů nebo syntetických moluskocidů) může vést k velkému množství mrtvých slimáků na zemském povrchu (Calder *et al.* 2005). Konzumace mrtvých jedinců nepřímo kontroluje škůdce (Sunderland 1996), neboť mrtví škůdci mohou být zdrojem nemocí či parazitů a jejich odstranění zlepšuje zdravotní stav populace.

Porozumění interakci predátor-kořist v komunitách členovců v daném ekosystému je zásadní pro zvýraznění biologické kontroly poskytované přirozenými nepřáteli (Hagler *et* Blackmer 2013). Zatímco porozumění výskytu mrchožroutství u predátorů je rozhodující pro určení účinnosti biologické ochrany (Zilnik *et* Hagler 2013). Řada nepřesností při zkoumání trofických a energetických vztahů vzniká (Juen *et* Traugott 2005) častým podceňováním úmrtnosti nezpůsobené predátory. Úmrtnost nezpůsobená predátory je málokdy uvažována v bioenergetických studiích (Seastedt *et al.* 1981), proto si tím znesnadňujeme pochopení struktury společenstev (Juen *et* Traugott 2005). Protože velikost a morfortyp těla bezobratlého zřejmě ovlivňuje stupeň využití mrchožrouty (Young 1984), liší se i rychlost jejich odstraňování v ekosystémech. Znalost potravních preferencí bezobratlých predátorů se proto jeví jako nutnost k porozumění trofickým interakcím, nejen z důvodu obrovského množství biomasy, které bezobratlí zahrnují, ale také z důvodů ekonomických, neboť bezobratlí přichází neustále do konfliktu s člověkem, ať už jako jím využívání (bourec morušový), jemu

škodící (polní škůdci) nebo jím ovlivňovaní (pesticidy a biologická kontrola). Potřeba identifikovat klíčové druhy podílejících se na konzumaci mrtvých těl je pak dána biologickými a ekonomickými důvody.

Mrchožrouti vydělávají na nepředpověditelných zdrojích velkoplošné mortality, jako jsou nemoci (Houston 1979) či špatný svlek (White *et al.* 1979). 31 % cikád (*Magicalcada cassini*) umírá kvůli špatnému svleku (White *et al.* 1979), mršiny také mohou vzniknout v důsledku nadbytečného zabíjení (wasteful killing; Lang *et Gsödl* 2003, Trubl *et al.* 2011). Lang *et Gsödl* (2003) jej experimentálně zjistil u druhu *Poecilus cupreus*, kdy se vzrůstající tendencí při nadbytku kořisti, nicméně není jasné, v jaké míře k tomuto dochází v přírodě.

Studie zkoumající preferenci kořisti (mrtvá / živá) doposud byly hlavně laboratorní a byly vedeny v jednoduchém predátor-kořist systému Petriho misek (např. Lang *et Gsödl* 2001, Foltan *et al.* 2005), na rozdíl od těchto studií, von Berg *et al.* (2012) ve své laboratorní studii použili jeden typ kořisti (buď živá, nebo mrtvá mšice – živá *Sitobion avenae* a mrtvá *Rhopalosiphum padi*), ale do mesokosmu (plastová nádoba s hlínou a rostoucí pšenicí) dali více predátorů z různých skupin zároveň (brouky – *Nebria brevicollis*, *Notiophilus biguttatus*, *Platynus dorsalis*, *Poecilus cupreus*, *Harpalus rufipes*, *Ocypus similis* a *Philonthus fuscipennis* a pavouky *Trochosa ruricola* a *Pachygnatha degeeri*). Výsledkem bylo, že všichni predátoři žrali mrtvé mšice s výjimkou pavouků. *T. ruricola* žrala výhradně živé mšice a *P. degeeri* převážně živé mšice.

Bezobratlími využívající obratlovčí mršiny jsou druhy např. z čeledi mrchožroutovitých (Sylphidae), mršníkovitých (Histeridae), masařkovitých (Sarcophagidae) či bzučivkovitých (Calliphoridae), nicméně není zřejmé, zda existuje i nějaký bezobratlý obligátní mrchožrout bezobratlých mršin. Ruxton a Houston (2004) si myslí, že na obratlovčí masožravce není vyvíjen dostatečný selekční tlak směrem k závaznému mrchožroutství. Foltan *et al.* (2005) naznačoval, že není žádný důkaz o obligátním mrchožroutovi bezobratlých mršin v terestrických ekosystémech, protože mršiny se vyskytují nepředpověditelně v čase a prostoru, což znemožňuje specializaci na mršiny jako potravní zdroj. Ruxton *et Houston* (2004) v tom vidí náklady na vyhledávání kořisti, což pokládají za hlavní energetický constraint. Nedostupnost bezobratlé mršiny tedy limitovala evoluci obligátních mrchožroutů a bezobratlé mršiny jsou odstraňovány fakultativními mrchožrouty, v principu generalistickými predátory (Foltan *et al.* 2005).

Přesto mezi bezobratlými existuje skupina obligátních mrchožroutů bezobratlých mršin – někteří brouci z čeledí Scarabaeoidea a Hybosoridae, kteří se vyskytují v Africe, jihovýchodní Asii (Krell *et al.* 1997, Brühl *et Krell* 2003) a Mexiku (Bedoussac *et al.* 2007). Tito brouci vyhledávají mrtvé mnohonožky jako potravu i kvůli množení (Brühl *et Krell* 2003). Nepotřebují cítit rozkládající se mršinu mnohonožek, stačí jim přítomnost obranných sekretů mnohonožek (Krell *et al.* 1997, Brühl *et Krell* 2003). Vyhledávání těchto sekretů dává mrchožroutovi výhodu toho být první u mršiny mnohonožky (Krell *et al.* 1997).

2.4. Konkurence s mikroby a houbami

Mikroby jsou známí jako dekompozitoři ovlivňující ekosystémy a společenstva (Burkpile *et al.* 2006). Role půdních mikroorganismů jako dekompozitorů je nezastupitelná (Lauber *et al.* 2014). Mikrobi užívají toxiny a degradaci substrátu k monopolizaci mršiny (Janzen 1977) a odrazení větších mrchožroutů (Burkpile *et al.* 2006). Tato strategie mikroorganismů je zvláště efektivní v teplém klimatu, kde je jejich aktivita maximální (Putman 1976). Protože jsou mikrobi zřídka schopní rychle kolonizovat všechny požitelné materiály v mršině, vyprodukují problematické látky, které následně znehodnotí celou mršinu jako nejedlou nebo toxickou (Janzen 1977, Burkpile *et al.* 2006). Jako poctivý signál dovolující obratlovčím mrchožroutům okamžitě identifikovat kus masa jako shnilý a nepoživatelný slouží při vysokých koncentracích široké variety aminů a sirných sloučenin charakteristických pro mikrobiální aktivitu (Janzen 1977). Půdní mikrobiální společenstva mají významný vliv na rychlost rozkladu mršiny (Lauber *et al.* 2014). I přes to, nepředstavují obecně houby a mikroorganismy pro mrchožrouty vážnou konkurenci, mnohem většími konkurenty jsou jim ostatní mrchožrouti. A protože si o bezobratlé mršiny konkurují bezobratlí mrchožrouti a mikroorganismy, je na místě stanovení maximálního podílu mršin, který již není dále konzumován a bude rozložen. Práce, které se zabývají mrchožroutstvím bezobratlých, toto obvykle neřeší – např. Bestelmeyer *et Wiens* (2003) pozorovali mršiny do odstranění nebo maximálně 20 minut, jiní neuvádí zbývající návnady. Seastedt *et al.* (1981) uvádí, že z návnad (mršiny cvrčků) zahrabaných v lesní hrabance po deseti dnech zůstaly jen fragmenty exoskeletu.

Bezobratlí jsou malí a žijí krátkou dobu (Corlett *et Tan* 2011), tím produkují množství mršin. Bezobratlé mršiny jsou obvykle dostatečně malé na to, aby byly kompletně odstraňovány. Rychlost odstranění mršin stanovili v rámci minut či desítek minut (Seastedt *et al.* 1981, Fellers *et Fellers* 1982, Retana *et al.* 1991, Bestelmeyer *et Wiens* 2003, Tan *et*

Corlett 2011) až v rámci hodin (Foltan *et al.* 2005). Společným rysem těchto studií bylo soustředění se na rychlost odstraňování bezobratlých mršin. Autoři těchto studií vybírali různé typy biotopů – step, lesní hrabanku i povrch lesní půdy – v různých částech světa. V těchto studiích nestanovovali rychlost do prvního kontaktu návnady s mrchožrouty v terénu. Foltan *et al.* (2005) rychlost prvního kontaktu kvantifikovali v laboratorním experimentu (mezi živým slimákem a jeho mršinou), ačkoliv tento čas byl stejný jako čas, kdy došlo ke konzumaci mršiny slimáka. Panuje značná nejistota ohledně rychlosti lokalizace bezobratlé mršiny mrchožrouty, protože se tím zatím nikdo nezabýval.

Bezobratlí mrchožrouti využívají obratlovčí i bezobratlé mršiny. Na obratlovčích mršinách byla často zkoumána sukcese bezobratlých mrchožroutů, kdežto bezobratlí jsou malí a často kompletně odstranitelní mrchožrouty vhodné velikosti. Bezobratlých je obrovská biomasa, vyskytující se v každém prostředí našich zeměpisných šířek, včetně zemědělských ekosystémů. Stanovení rychlosti odstraňování mršin čtyř typů – muší larvy, cvrčka, žížaly a ulitnatého plže – ve dvou typech ekosystémů, ve dvou ročních obdobích, podle denní doby začátku pokusu a hmotnosti, stejně tak rychlosti prvního kontaktu mrchožroutů s návnadami je záměrem této práce.

3. Metodika

Data

Použitá data byla získána v rámci širšího projektu, na jehož řešení jsem se podílel. Širší řešitelský tým je sbíral během let 2009 a 2010. Spoluautoři dat ústně souhlasili s jejich využitím v této práci.

Výzkumná plocha

Pokusná plocha (48°58'18"N, 14°23'30"E) se nacházela mezi obcemi Třebín a Branišov, poblíž Českých Budějovic. Mizení mršin bylo pozorováno ve čtyřech transektech ve dvou antropogenních ekosystémech – na louce a poli – umístěných v katastru obce Třebín a oddělených od sebe vozovkou. Na louce i na poli byly umístěny dva transekty (A+B a C+D), každý o 80 ploškách s návnadou rozmístěné jeden metr od sebe, rozstup mezi transekty byl deset metrů. Na každé plošce 5×5 cm byla vegetace zkrácena, aby se umístěná návnada dobře ověřovateli hledala a zjištění poškození návnady bylo snazší. Ploška měla své rozlišovací znaky (číslo a vlaječku), aby byla jasně definovaná a naležitelná. Louka byla kosena jednou ročně vprostřed léta. Pole bylo zoráno po posekání ječmene (září 2009) a oseto pšenicí (květen 2010).

Návnady

Jako návnady byly zvoleny čtyři typy těl bezobratlých živočichů zastupující běžně se vyskytující morfotypy v agroekosystémech střední Evropy. Jako návnady byly použity: cvrček domácí (*Acheta domestica*, Gryllidae, Orthoptera), larva mouchy domácí (*Mus domestica*, Muscidae, Diptera), žížala obecná (*Lumbricus terrestris*, Lumbricidae, Opisthophora) a ulitnatý plž (páskovka; *Capaea* sp., Helicidae, Pulmonata). Tyto čtyři typy těl byly zvoleny pro jejich odlišnou hmotnost.

Žížaly byly sebrány během deštivého počasí na téže lokalitě. Muší larvy pocházely z chovů AV ČR EntÚ, cvrčci byli zakoupeni v obchodě s potřebami pro domácí zvířata, jako krmivo. Ulitnatí plži byli sesbírání poblíž Přírodovědecké fakulty JU. Všechny návnady byly usmrceny zmrazením. Návnady byly jednotlivě zváženy a hmotnost zaznamenána. Návnady byly umístovány na lokalitu v přesném pořadí (typy návnad se střídaly). Od každého typu návnady bylo umístěno 20 kusů na transekt, celkem 80. Návnady byly pokládány jedna doprostřed plošky 5×5 cm k patě vlaječky (špejle s praporkem, viz Obr. 1).

Kontrola transektů

Pokus probíhal na louce a na poli dohromady na čtyřech transektech. Umístění návnad proběhlo během noci a o dva dny později během dne. Kontrola transektů probíhala v časových intervalech, vždy po několika hodinách (tab. 1). Začínání pokusů jednou v noci a podruhé ve dne mělo za cíl zjistit, zda probíhá rychlost odstraňování návnad různou rychlostí, když probíhá několik prvních hodin pokusu ve tmě nebo naopak za denního světla.

U každé plošky se zaznamenávalo několik údajů. Prvním údajem byla přítomnost či nepřítomnost návnady na plošce. Druhý údaj kódoval poškození návnady na škále bez zjevného poškození / se zjevným poškozením. Třetí údaj zaznamenával živočichy, kteří se krmili na návnadě. Záznam živočichů byl v obecných parataxonomických kategoriích (slimák, moucha, střevlíček...). Povaha pokusu neumožňovala spatřené živočichy sbírat a detailněji determinovat, neboť mrchožrouti mohli během pokusu měnit různé návnady a jejich sběr by mohl ovlivnit výsledné rychlosti odstraňování a prvního kontaktu s návnadami. Proto byly využity zemní pasti k identifikaci potenciálních mrchožroutů, kteří žijí ve zkoumaných ekosystémech.

Pokus byl zopakován ve dvou dnech a posunut o 12 hodin v rámci denní doby, abychom zjistili rozdíly v zastoupení druhů a případné změny v dynamice mrchožroutství.

Tab. 1: Časy počátku pokusů a časové vzdálenosti kontrol během pokusu od jejího počátku.

Podzim 2009

začátek v noci 21. 9. 2009 3:00, kontroly: +4 h, +7 h, +10 h, +15 h, +21 h +27 h

začátek ve dne 23. 9. 2009 15:00, kontroly: +4 h, +7 h, +10 h, +16 h +22 h

Jaro 2010

začátek v noci 13. 5. 2010 1:00, kontroly: +3 h, +6 h, +9 h, +17 h, +35 h

začátek ve dne 15. 5. 2010 13:00, kontroly: +3 h, +6 h, +9 h, +17 h, +23 h



Obr. 1: Názorná ukázka plošky v transektu. Jedná se o vlaječku a návnadu (páskovka).

Kontrolní zemní past

V každé ploše v blízkém okolí transektu bylo zakopáno deset zemních pastí. Byly použity modifikované kontrolní nevnazené zemní pasti s detergentem na dně (viz např. Young 1984 nebo Foltan *et al.* 2005). Zemní past se sestávala ze dvou hlavních částí – pevné části umístěné v zemi a vyjímatelné části.

Pevnou část tvořila plastová trubka dva centimetry delší než vyjímatelná část, aby v případě běžných srážek nedocházelo k vyplavení pasti. Pevná část pasti byla na výzkumné ploše zakopána zároveň s povrchem půdy, aby past nebyla překážkou a bezobratlí past neobcházeli.

Vyjímatelnou část tvořil pivní kelímek o objemu 0,5 l a past byla nevnazena. Na dně pasti byly nality přibližně čtyři cm jarové vody, sloužící jako detergent. Detergent sloužil jako usmrcovací prostředek lapené kořisti. Pokud by lapená kořist nebyla usmrcena, hrozilo by nebezpečí vzájemného napadání se nebo útěk z pasti a tím snížení účinnosti zemní pasti.

Pasti byly vybírány během 48 hodin osmkrát po časovém odstupu šesti hodin. Obsah zemních pastí byl determinován. Tyto pasti byly ve výzkumné ploše umístěné v termínu 3.–5. 9. 2009 a 12.–14. 5. 2010.

Statistické vyhodnocení

Získaná data byla aproximována a vyhodnocena v programu R (R Core Team R version 3.0.2, 2013) při použití knihovny Survival (Therneau *et Lumley* 2013) a knihovny MASS (Ripley *et al.* 2013) za pomoci analýz přežívání (Survival analysis). Cenzorování zprava se používá v případech, kdy známe začátek pokusu. Data o přítomnosti/nepřítomnosti návnady a odhalení/neodhalení návnady byla spolu s časem úplného odstranění návnady či prvního poškození návnady postupně testována proti vlivu druhu návnady, typu ekosystému, hmotnosti, sezóně a začátku pokusu v určité denní době. Odhady míry rizika byly provedeny pomocí Fleming-Harringtonovou metodou. Z této analýzy byly získány časy pro odstranění 50 % návnad a nalezení 50 % návnad mrchožrouty. Pro některé návnady byly získány časy pro nižší míru nalezení či poškození.

Relativní rychlosti mizení byly zjištěny za pomoci Coxova modelu relativního rizika (Cox proportional hazard model, knihovna Survival). Model byl nejprve zhodnocen AIC (funkce stepAIC) a poté vyhodnocen přímo Coxovým modelem relativního rizika postupnou výměnou prediktorů.

Využita byla statistická funkce knihovny Survival „survfit“. Pro základní analýzy byla data použita celá se zaostřením na konkrétní prediktor. Rychlost odstranění a nalezení návnady (Tab. 3), „celkem“ – do analýzy byla zahrnuta všechna data, stanovena je rychlost odstranění či nalezení návnady obecně, „louka“ do analýzy byla zahrnuta pouze data z modelového ekosystému louka a to zároveň jarní i podzimní sezóna, „louka-jaro“ do analýzy byla zahrnuta pouze data z louky a pouze z jarní sezóny. Totéž analogicky pro „louka-podzim“, „pole“, „pole-jaro“ a „pole-podzim“. Během pokusu nedošlo k odstranění 50 % nebo více mršín ulitnatých plžů a žížal (podzim-louka a podzim-pole). Čas odstranění byl odhadnut dopočtem pomocí trojčlenky z procentuální hodnoty zbývajících návnad nad 50 %: žížala-louka-podzim: 54 %, žížala-pole-podzim: 70,1 %, ulitnatý plž-celkem: 81,2 %, ulitnatý plž-louka: 90 %, ulitnatý plž-louka-jaro: 92,5 %, ulitnatý plž-louka-podzim: 87,6 %, ulitnatý plž-pole: 72,5 %, ulitnatý plž-pole-jaro: 61,5 % a ulitnatý plž-pole-podzim: 61,5 %.

Do analýzy zkoumající relativní rychlost odstraňování či nalézání návnad byla zahrnuta všechna data, zkoumaným vlivem bylo, zda se vzájemně liší. Coxův model relativního rizika vybral jako pro vytvoření referenční křivky návnadu cvrčka a k němu se vztahovaly všechny ostatní relativní rychlosti jednotlivých návnad. Referenční křivka pro odstranění byla počítána z dat pro odstranění a referenční křivka pro nalezení byla počítána z dat pro nalezení. Referenční křivka návnady cvrčka má hodnotu 1, neboli 100 %.

Do analýz zkoumající relativní rychlost odstraňování či nalézání návnad byla zahrnuta všechna data, ale zkoumán byl vliv, v tomto případě, typu ekosystému, tedy louky nebo pole. Coxův model relativního rizika vybral louku pro sestavení referenční křivky, každá křivka byla počítána zvlášť pro odstranění i nalezení, bez rozlišení typů návnad (výsledné hodnoty jsou uvedeny v textu u dané analýzy). Referenční křivka louky má hodnotu 1, neboli 100 %.

Do analýz zkoumajících relativní rychlost odstraňování či nalézání jednotlivých typů návnad (např. Tab. 5) byla zahrnuta pouze data s daným typem návnady a byl zkoumán vliv, v tomto případě, typu ekosystému. Coxův model relativního rizika vybral daný typ návnady na louce pro sestavení referenční křivky, každá křivka byla počítána zvlášť pro odstranění i nalezení pro jednotlivé typy návnad. Referenční křivka návnady cvrčka má hodnotu 1, neboli 100 %. Analogicky jsem postupoval i u ostatních analýz.

Pro statistickou analýzu byly využity funkce „survfit“ a „survdiff“ (knihovna Survival), sestavení grafů pak funkce „plot“, u Coxova modelu pak funkci „coxph“ (knihovna Survival).

Výsledky byly považovány za statisticky průkazné, pokud bylo $p < 0,05$.

Použité zkratky:

První kontakt, nalezení: PK

Odstranění: O

Hodina: h

Rychlost odstranění poloviny návnad: RO_{50}

Rychlost nalezení poloviny návnad: RN_{50}

Relativní rychlost: RR

Relativní rychlost odstranění: RRO

Relativní rychlost nalezení: RRN

4. Výsledky

4.1. Rychlost nalezení a odstranění návnady

Tabulka 3 ukazuje čas rychlosti odstranění poloviny návnad (Obr. 2). RO_{50} mršín cvrčků a muších larev je celkově přibližně stejná (7,1–7,2 hodin), ale při bližším pohledu na jednotlivé sezóny byla srovnatelná již jen pro pole na jaře (3,8 h) a louku na jaře (3,4–3,4 h). Všechna ostatní srovnání cvrčka a muší larvy se více či méně liší. Pro žízaly byla RO_{50} 35 hodin. Nejdelší čas RO_{50} byl u ulitnatých plžů (odhadnutý na 58,5 hodiny), jakožto návnady zastupující nejhmotnější tělo. Obecně byla RO_{50} rychlejší na louce v případě cvrčků (7,1 h proti 7,7 h) a žízal (23,4 proti 35,8 h). Ulitnatí plži a muší larvy byli odstraňováni rychleji na poli než na louce (muší larvy 9,2 h proti 6,7 h; ulitnatí plži 64,8 h proti 52,2 h). Na podzim byla RO_{50} pomalejší než na jaře s výjimkou ulitnatých plžů na louce, kde byl odhadovaný čas o téměř dvě a půl hodiny nižší (65,5 h louka proti 63 h pole).

Tab. 3: Medián času nalezení a odstranění návnad v hodinách. * – časy byly odhadnuty (viz metodika). Pomocí analýzy přežívání byl stanoven medián rychlosti odstraňování a nalézání čtyř typů návnad na louce, poli, na jaře a na podzim.

Typ mršiny	Cvrček	Muší larva	Žízala	Ulitnatý plž
Odstranění ½ návnad – celkem	7,14	7,22	35,04	*58,46
<i>Louka</i>	6,48	9,15	23,39	*64,80
jaro	3,43	3,41	23,26	*65,51
podzim	7,38	15,44	*29,67	*63,07
<i>Pole</i>	7,73	6,66	35,82	*52,19
jaro	3,84	3,81	6,86	*44,27
podzim	15,63	22,88	*38,91	*46,54
Nalezení ½ návnad – celkem	4,52	4,94	6,03	7,60
<i>Louka</i>	4,37	7,04	6,34	10,35
jaro	3,37	3,37	3,33	6,25
podzim	7,16	15,22	15,12	22,18
<i>Pole</i>	4,67	4,61	4,75	6,72
jaro	3,79	3,79	3,82	3,90
podzim	7,78	10,97	7,90	7,89

Během prvních 24 hodin bylo nalezeno 89 % a odstraněno 60 % návnad. Rychlost byla obecně vyšší na jaře. Mršín cvrčků a muších larev byly odstraněny mrchožrouty z 50 % do 7 hodin 14 minut (7,2 h) a k zetlení zůstalo méně než 10 % jejich biomasy.

Tabulka 3 ukazuje čas rychlosti odhalení (prvního kontaktu) poloviny návnad (obr. 3). Nejrychleji byli odhaleni cvrčci (4,5 h), po nich muší larvy (4,9 h), následovány žízalami (6,03 hodiny) a nakonec ulitnatými plži (7,6 h). Tato tendence byla narušena na louce, kdy se

muší larva posunula za žížalu, tento posun byl patrně způsoben nízkou rychlostí odhalování na podzim. Na poli byla situace jiná, kdy muší larva (4,6 h), cvrček (4,7 h) a žížala (4,8 h) byli odhaleni téměř stejně rychle a nejpomaleji ulitnatý plž (6,7 h). Na jaře se situace srovnala a všechny typy návnad jevíly známky napadení zhruba ve stejné době (3,8–3,9 h). Na podzim byly zhruba stejnou rychlostí nalezeny cvrčci, žížaly a ulitnatí plži (7,8–7,9 h) oproti muším larvám, které jsou odhaleny až po skoro jedenácti hodinách (10,97 h). Na jaře byly návnady odhalovány rychleji než na podzim. Obrázky (Obr.16–31) ukazující odstraňování návnad mrchožrouty nebo první kontakt mrchožroutů s návnadami v konkrétním typu ekosystému na jaře, na podzim a se začátkem pokusu ve dne a se začátkem pokusu v noci byly vytvořeny pro ilustraci dynamiky mrchožroutství v této studii.

Mršiny cvrčků mizely rychleji z louky (7,1 h) než z pole (7,7 h), ačkoliv nijak výrazně. Podobný rozdíl v rychlosti byl zaznamenán i pro louku a pole z jara. Z louky na podzim mizely asi po 7,38 hodinách a z pole až po 15,6 hodinách. První kontakt byl opět nevýrazný rozdílem mezi polem a loukou (4,4 h a 4,7 h), loukou a polem na jaře (3,4 h a 3,8 h) a loukou a polem na podzim (7,2 h a 7,8 h).

Muší larvy byly odstraněny průměrnou rychlostí 7,2 hodiny. Odstranit polovinu návnad z louky trvalo celkově 9,2 hodiny, na jaře jen 3,4 h a na podzim 15,4 hodiny. Z pole zmizely po 6,7 hodinách, na jaře po 3,8 hodinách a na podzim až po 22,9 hodinách. RP_{50} byla zaznamenána po 4,9 hodinách, na louce po sedmi hodinách, na jaře po 3,4 h a na podzim po 15,2 hodinách. Na poli byly muší larvy nacházeny rychleji (4,6 h) a to zejména na podzim (11 h oproti 15,2 h na louce na podzim), na poli na jaře byly nalezeny o něco pomaleji (3,8 h) než na louce v téže době (3,4 h).

Polovina žížal zmizela po 35 hodinách, na louce po 23,4 hodinách (z toho jaro 23,3 h a podzim odhadem 29,7 h). Na poli byla celková RO_{50} vyšší (38,8 h) a to zejména na podzim (odhadem 38,9 h), ale naopak žížaly mizely již po 6,9 hodinách z pole na jaře. Žížaly byly odhaleny po šesti hodinách (6 h), z toho na louce po 6,3 hodinách (jaro 3,3 h a podzim 15,1 h) a na poli rychleji po 4,8 hodinách (jaro 3,8 h a podzim 7,9 h).

Polovina mršin ulitnatých plžů mizela po tak dlouhé době (58,5 h), že uvedené hodnoty jsou všechny pouhé doložené odhady z poslední zaznamenané pravděpodobnosti nalezení návnady na ploše. Na louce by zmizely asi po 64,8 hodinách (na jaře 65,5 h a na podzim po 63 h) a na poli po 52,2 h (na jaře po 44,2 h a na podzim po 46,5 h). K RP_{50} došlo

po 7,6 hodinách, z toho na louce po více než deseti hodinách (10,4 h; jaro 6,3 h, podzim 22,2 h) a poli po více než šesti a půl hodinách (6,7 h; jaro 3,9 h a podzim 7,9 h). Na poli mizely mršiny ulitnatých plžů rychleji o zhruba 40 % než na louce a to i na jaře, na podzim je pak rychlost mizení na poli na podzim asi třikrát tak vyšší.

4.2. Relativní rychlost odstraňování a nalézání návnad

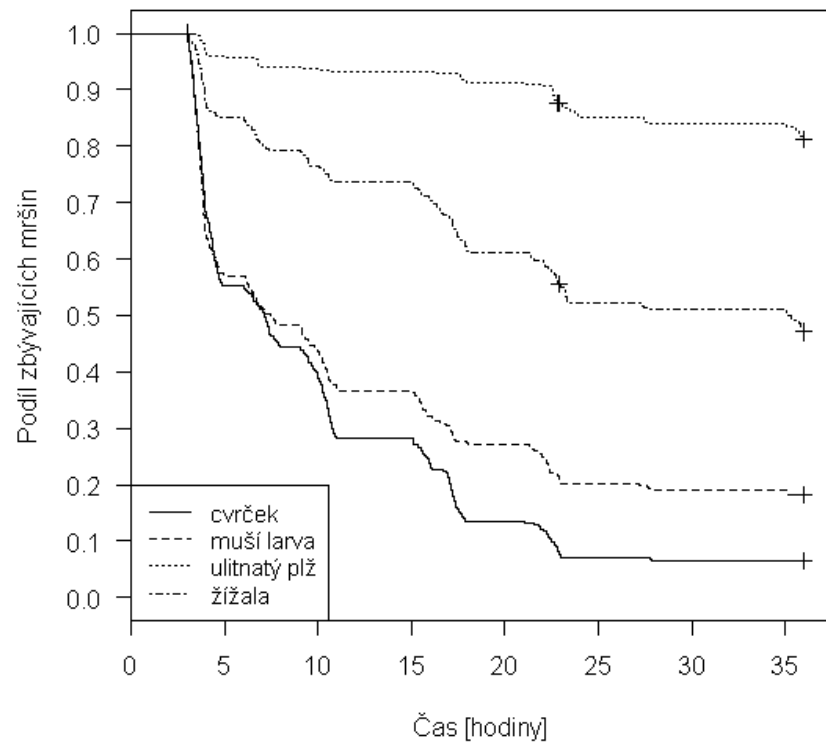
Rychlost odstraňování návnad se vzájemně lišila. Mršina cvrčka byla nejrychleji odstraňovaný typ návnady, stejně tak byla nejrychleji napadána. Nejvíce se od mršiny cvrčka odlišovala mršina ulitnatého plže, který byl napadán o 45,8 % pomaleji. Mršiny muších larev a žížal byly oproti mršinám cvrčků napadány pomaleji, ale podobnou rychlostí (o 30 % a 29 % pro mršiny žížal). V případě odstranění ve srovnání s cvrčkem byly odstraňovány mršiny muších larev o 26,7 % pomaleji, žížal o 72,4 % pomaleji a ulitnatých plžů až o 92,4 % pomaleji.

Tab. 4: Relativní rychlost nalézání a odstraňování jednotlivých typů návnad. Coxův model relativního rizika vybral návnadu cvrček pro sestavení referenční křivky, každá křivka byla počítána zvlášť pro O z dat pro odstraňování a pro PK na základě dat pro první kontakt.

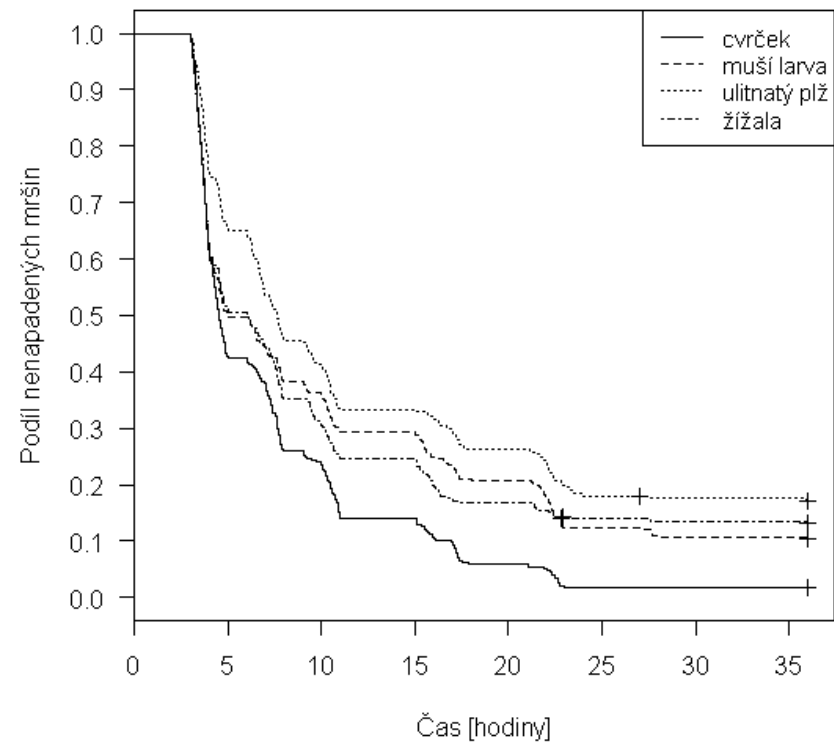
Návnada	Typ	RR	P
Muší larva	PK	0,70119	<0,0001
Ulitnatý plž	PK	0,54137	<0,0001
Žížala	PK	0,71057	<0,0001
Muší larva	O	0,73229	0,00026
Ulitnatý plž	O	0,07551	<0,0001
Žížala	O	0,27555	<0,0001

4.2.1. Vliv typu ekosystému na relativní rychlost odstraňování a nalézání návnad

Typ ekosystému statisticky neovlivňuje relativní rychlost odstraňování návnad. Návnady na poli byly nalézány o 22,5 % rychleji než na louce. Typ ekosystému ovlivnil RRO mršin ulitnatých plžů (3,12× rychlejší na poli než na louce) i RRN (1,85× rychlejší než na louce) a RRO mršin cvrčků (o 30 % pomalejší než na louce).



Obr. 2: Podíl zbývajících mršín všech typů návnad. Vynesena jsou všechna data bez rozlišení. Doba zdržení návnady je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu.



Obr. 3: Podíl nenapadených (nenalezených) mršín všech typů návnad. Vynesena jsou všechna data bez rozlišení. Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících neovlivněných návnad konkrétního typu.

Coxův model relativního rizika vybral typ ekosystému louka jako referenční a přiřadil jí hodnotu RR jedna, tato hodnota je počítána pro O na základě dat pro odstraňování a pro PK na základě dat pro první kontakt. RRO na poli (RR = 0,9889, p=0,875) se významně nelišila od RRO na louce. RRN na poli (RR1,2248, p=0,0007) se významně lišila od RRN na louce. Rychlost odstraňování návnad mrchožrouty na louce ukazuje Obr. 2 a na poli Obr. 8. Rychlost nalézání návnad mrchožrouty na louce ukazuje Obr. 3 a na poli Obr. 9.

Tab. 5: Vliv typu ekosystému na relativní rychlost odstraňování a nalézání jednotlivých typů návnad. Daný typ návnady v typu ekosystému louka (např. návnada cvrček na louce) vybral Coxův model relativního rizika pro sestavení referenční křivky, každá křivka byla počítána zvláště pro O na základě dat pro odstraňování a pro PK na základě dat pro první kontakt.

Návnada	Typ	RR	P
Cvrček	O	0,70000	0,0023
Cvrček	PK	0,95687	0,6970
Muší larva	O	0,85260	0,1990
Muší larva	PK	1,08217	0,5060
Ulitnatý plž	O	3,12160	<0,0001
Ulitnatý plž	PK	1,84650	<0,0001
Žížala	O	0,92141	0,5950
Žížala	PK	1,11210	0,3800

4.2.2. Vliv hmotnosti návnady na relativní rychlost odstraňování a nalézání návnad

Hmotnosti jednotlivých typů návnad byly následující (průměr ± směrodatná odchylka, rozsah hmotností v závorce). Muší larvy: 0,03622 g ± 0,03083 (0,00240–0,11380 g), cvrčci: 0,10345 g ± 0,03993 (0,01173–0,28390 g), žížaly: 0,59854 g ± 0,26685 (0,11650–1,77030 g), ulitnatí plži: 1,99074 g ± 0,82058 (0,49910–5,84130 g).

Coxův model relativního rizika pro všechna pozorování sestavil referenční křivku z hodnot hmotnosti a stanovil RRO pro hmotnost návnad (RRO = 0,2089, p = <0,0001) a RRN pro hmotnost (RR = 0,786, p = <0,0001). Čím byla těžší návnada, tím pomaleji byla odstraněna i nalezena. Těžší návnady byly napadány o 21 % pomaleji, zatímco odstraňovány jsou o 79 % pomaleji. Pro jednotlivé morfotypy významně vyšlo odstraňování a napadání těžších návnad pomaleji s výjimkou mršiny žížal (p>0,05).

Tab. 6: Vliv hmotnosti návnady na jednotlivé typy návnad. Coxův model relativního rizika pro všechna pozorování sestavil referenční křivku z hodnot hmotnosti dané návnady. Referenční křivka byla počítána pro O z dat pro odstranění a pro PK z dat pro nalezení konkrétního typu návnady.

Návnada	Typ	RR	P
Cvrček	O	0,00405	0,00028
Cvrček	PK	0,01748	0,00610
Muší larva	O	<0,0001	<0,0001
Muší larva	PK	<0,0001	<0,0001
Ulitnatý plž	O	0,4801	<0,0001
Ulitnatý plž	PK	0,69747	<0,0001
Žížala	O	0,2166	<0,0001
Žížala	PK	0,91511	0,69800

4.2.3. Vliv sezóny na relativní rychlost nalézání a odstraňování návnad

RRO návnad na podzim je nižší než na jaře. Sezónu jaro vybral Coxův model relativního rizika jako referenční a přiřadil jí hodnotu RR jedna, tato hodnota je počítána pro O na základě dat pro odstraňování a pro PK na základě dat pro první kontakt. RRO na podzim vyšla signifikantně ($RR = 0,4537$, $p = <0,0001$) nižší oproti jaru. RRN na podzim vyšla signifikantně ($RR = 0,2752$, $p = <0,0001$) nižší oproti jaru.

RRO i RRN mršín cvrčků na podzim byla velice podobná, nižší o přibližně 67 %. RRO mršín muších larev byla o 85 % nižší oproti jaru a RRN o 82 % nižší oproti jaru. RRO mršín ulitnatých plžů byla o 41 % nižší oproti jaru a RRN o 63 % oproti jaru. RRO mršín žížal byla o 60 % nižší a RRN o 81 % nižší oproti jaru. RRO na jaře byla Rychlost odstraňování návnad mrchožrouty na jaře je na Obr. 16 a na podzim na Obr. 14. Rychlost prvního kontaktu mrchožroutů s návnadami na jaře je na Obr. 15 a na podzim na Obr. 17. Obrázky (Obr. 32–39) ukazující odstraňování návnad mrchožrouty nebo první kontakt mrchožroutů s návnadami na jaře nebo na podzim a se začátkem pokusu ve dne a se začátkem pokusu v noci byly vytvořeny pro ilustraci dynamiky mrchožroutství v této studii.

Tab. 7: Vliv sezóny na relativní rychlost nalézání a odstraňování na jednotlivé typy návnad. Daný typ návnady v sezóně jaro (např. návnada cvrček na jaře) vybral Coxův model relativního rizika pro sestavení referenční křivky, každá křivka byla počítána zvlášť pro O na základě dat pro odstraňování a pro PK na základě dat pro první kontakt.

Návnada	Typ	RR	P
Cvrček	O	0,3237	<0,0001
Cvrček	PK	0,3284	<0,0001
Muší larva	O	0,1461	<0,0001
Muší larva	PK	0,1697	<0,0001
Ulitnatý plž	O	0,5860	0,0442
Ulitnatý plž	PK	0,3669	<0,0001
Žížala	O	0,4016	<0,0001
Žížala	PK	0,1903	<0,0001

4.2.4. Vliv začátku pokusu v určitou denní dobu na relativní rychlost odstraňování a nalézání návnad

RRO nižší v noci o zhruba třetinu (31 %) a RRN je nižší o 25 %. RRO je pomalejší nežli RRN. Výsledky pro jednotlivé typy návnady vyšly průkazně pro cvrčka (PK, O), ulitnatého plže (O) a žížalu (PK, O). RRO cvrčka je o 31 % pomalejší, RRN je o 23 % pomalejší v noci než ve dne. RRO ulitnatého plže je o 48 % pomalejší v noc než ve dne. RRO žížaly je v noci o 60 % pomalejší, zatímco RRN je v noci pomalejší pouze o 25,5 % než ve dne. Pokusy v noci začínaly v 1 a ve 3 hodiny. Denní pokusy začínaly ve 13 a 15 hodin.

Začátku pokusu v určitou denní dobu měl vliv na relativní rychlost odstraňování ($RR = 0,6987$, $p = <0,0001$) a nalézání návnad ($RR = 0,8475$, $p = 0,0053$). Začátek pokusu ve dne vybral Coxův model relativního rizika pro vytvoření referenční křivky. Každá křivka byla počítána zvlášť pro O na základě dat pro odstraňování a pro PK na základě dat pro první kontakt. Rychlost odstraňování návnad mrchožrouty v pokusu začínajícím ve dne je na Obr. 10 a v pokusu začínajícím v noci na Obr. 12. Rychlost prvního kontaktu mrchožroutů s návnadami v pokusu začínajícím ve dne je na Obr. 11 a v pokusu začínajícím v noci na Obr. 13.

Tab. 8: Vliv začátku pokusu v určitou denní dobu na relativní rychlost odstraňování a nalézání jednotlivých typů návnad. Daný typ návnady v začátku pokusu ve dne (např. cvrček v začátku pokusu ve dne) vybral Coxův model relativního rizika pro vytvoření referenční křivky. Každá křivka byla počítána zvlášť pro O na základě dat pro odstraňování a pro PK na základě dat pro první kontakt.

Návnada	Typ	RR	P
Cvrček	O	0,6905	0,00165
Cvrček	PK	0,7676	0,02260
Muší larva	O	0,8577	0,21600
Muší larva	PK	0,9348	0,57000
Ulitnatý plž	O	0,5201	0,01470
Ulitnatý plž	PK	0,9560	0,71500
Žížala	O	0,4017	<0,0001
Žížala	PK	0,7443	0,01410

4.3. Morfologické skupiny živočichů zaznamenané při manipulaci s návnadami

Tab. 9: Morfologické skupiny bezobratlých zaznamenaných během pokusu při manipulaci s návnadami. Počty ukazují počet návnad, s kterými alespoň jeden zástupce skupiny manipuloval. Nejedná se o počet jedinců dané skupiny na návnadě daného typu, nýbrž o kvalitativní proměnnou (ano/ne; manipuloval s návnadou v době kontroly nebo nemanipuloval s návnadou v době kontroly). Řazeno dle nejvyššího celkového výskytu (sloupec „celkem“), tabulka je členěná dle jednotlivých návnad i podle ekosystémového typu (louka, pole).

Morfologická skupina	Cvrček	Muší larva	Žížala	Ulitnatý plž	Celkem	Louka	Pole
moucha	22	8	148	208	386	88	298
slimák	20	10	90	165	285	143	142
mravenec	38	5	163	50	256	171	85
střevlík malý	22	5	40	90	157	45	112
chvostoskok	5	6	21	21	53	2	51
pavouk se žlutým zadečkem	4	3	23	7	37	28	9
ploštice	11	16	0	6	33	1	32
střevlíček	8	1	9	6	24	0	24
slíd'ákový pavouk	0	1	14	7	22	15	7
pavouk černý	9	1	12	0	22	0	22
kovařík	0	0	10	6	16	9	7
larva	3	2	5	4	14	4	10
jantarka	0	1	1	2	4	4	0
drabčík	0	0	1	2	3	3	0
střevlík velký	0	0	1	2	3	1	2
Geometridae	0	0	1	2	3	3	0
roztoč	0	1	1	0	2	1	1
pavouk běžník	1	0	0	0	1	1	0
sekáč	0	1	0	0	1	1	0
páteříček	0	0	0	1	1	0	1
mnohonožka	0	0	0	1	1	1	0
Sylphidae	0	0	0	1	1	1	0

4.4. Druhy chycené do zemních pastí.

Tab. 10: Druhy nalezené v kontrolních pastech na jaře a na podzim ve dvou typech ekosystémů – na louce a na poli. Řazeno dle taxonomické příslušnosti a v rámci ní abecedně. Počty ukazují počet jedinců daného druhu, rodu či skupiny, kteří byli nalezeni v kontrolních pastech.

Druh	Louka	Pole	Taxonomické zařazení
<i>Drassyllus lutetianus</i>	1	1	Arachnida – Aranea – Gnaphosidae
<i>Oedothorax apicatus</i>	1	8	Arachnida – Aranea – Linyphiidae
<i>Alopecosa</i>	3	0	Arachnida – Aranea – Lycosidae
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	3	0	Arachnida – Aranea – Lycosidae
<i>Pardosa</i>	51	2	Arachnida – Aranea – Lycosidae
<i>Pardosa agrestis</i>	0	21	Arachnida – Aranea – Lycosidae
<i>Pardosa palustris</i>	42	2	Arachnida – Aranea – Lycosidae
<i>Trochosa</i>	6	1	Arachnida – Aranea – Lycosidae
<i>Trochosa ruricola</i>	35	4	Arachnida – Aranea – Lycosidae
<i>Pachygnatha</i>	2	0	Arachnida – Aranea – Tetragnathidae
<i>Pachygnatha clercki</i>	2	0	Arachnida – Aranea – Tetragnathidae
<i>Pachygnatha degeeri</i>	45	23	Arachnida – Aranea – Tetragnathidae
<i>Xysticus</i>	2	0	Arachnida – Aranea – Thomisidae
<i>Xysticus cristatus</i>	1	0	Arachnida – Aranea – Thomisidae
<i>Bembidion properans</i>	1	0	Insecta – Coleoptera – Carabidae
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	0	1	Insecta – Coleoptera – Carabidae
<i>Calathus fuscipes</i>	25	8	Insecta – Coleoptera – Carabidae
<i>Carabus granulatus</i>	0	6	Insecta – Coleoptera – Carabidae
<i>Carabus violaceus</i>	1	0	Insecta – Coleoptera – Carabidae
<i>Erigone dentipalpis</i>	1	4	Insecta – Coleoptera – Carabidae
<i>Harpalus affinis</i>	0	2	Insecta – Coleoptera – Carabidae
<i>Chlaenius nitidulus</i>	1	0	Insecta – Coleoptera – Carabidae
<i>Loricera pilicornis</i>	0	1	Insecta – Coleoptera – Carabidae
<i>Poecilus cupreus</i>	1	110	Insecta – Coleoptera – Carabidae
<i>Poecilus versicolor</i>	8	1	Insecta – Coleoptera – Carabidae
<i>Pterostichus melanarius</i>	8	15	Insecta – Coleoptera – Carabidae
<i>Pterostichus strenuus</i>	1	0	Insecta – Coleoptera – Carabidae
Mravenci	2	0	Insecta – Hymenoptera – Formicidae
<i>Deroceras sp.</i>	1	5	Gastropoda – Pulmonata – Agriolimacidae

4.5. Počty neodstraněných a nenalezených mršín

Tab. 11: Počty a podíl nenalezených návnad z louky a pole, na jaře a na podzim, ze začátku pokusu ve dne a ze začátku pokusu v noci, průměrná hmotnost nenalezených návnad a jejich hmotnostní minima a maxima. Den znamená „začátek pokusu ve dne“ a Noc znamená „začátek pokusu v noci“, hmotnost nenalezených n. znamená „Hmotnost nenalezených návnad“. Počet neodhalených návnad v řádku celkem a celkem [%] byl počítán z celkového množství daného typu návnady, tedy počtu 320. Počet neodhalených návnad pro louku, pole, jaro, podzim, den a noc byly počítány z polovičního počtu (ta druhá připadá právě na druhý typ) daného typu návnady, tedy počtu 160.

	Cvrček	Muší larva	Ulitnatý plž	Žížala
Celkem	5	33	54	42
<i>Celkem [%]</i>	<i>1,56</i>	<i>10,31</i>	<i>16,88</i>	<i>13,13</i>
Louka	3	19	42	26
<i>Louka [%]</i>	<i>1,88</i>	<i>11,88</i>	<i>26,25</i>	<i>16,25</i>
Pole	2	14	12	16
<i>Pole [%]</i>	<i>1,25</i>	<i>8,75</i>	<i>7,50</i>	<i>10,00</i>
Jaro	0	0	10	3
<i>Jaro [%]</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>6,25</i>	<i>1,88</i>
Podzim	5	33	44	39
<i>Podzim [%]</i>	<i>3,13</i>	<i>20,63</i>	<i>27,50</i>	<i>24,38</i>
Den	4	19	26	17
<i>Den [%]</i>	<i>2,50</i>	<i>11,88</i>	<i>16,25</i>	<i>10,63</i>
Noc	1	14	28	25
<i>Noc [%]</i>	<i>0,63</i>	<i>8,75</i>	<i>17,50</i>	<i>15,63</i>
Hmotnost nenalezených n.	0,113	0,058	2,347	0,620
Rozsah hmotnosti	0,074–0,159	0,026–0,095	1,090–5,841	0,192–1,191

Celkový počet nenalezených návnad po skončení pokusu byl 10,47 %.

Tab. 12: Počty a podíl neodstraněných návnad z louky a pole, na jaře a na podzim, ze začátku pokusu ve dne a ze začátku pokusu v noci, průměrná hmotnost neodstraněných návnad a jejich hmotnostní minima a maxima. Den znamená „začátek pokusu ve dne“ a Noc znamená „začátek pokusu v noci“, hmotnost zbylých n. znamená „hmotnost zbylých návnad“. Počet neodstraněných návnad v řádku celkem byla počítána z celkového množství daného typu návnady, tedy počtu 320. Počet neodstraněných návnad pro louku, pole, jaro, podzim, den a noc byly počítány z polovičního počtu (ta druhá připadá právě na druhý typ) daného typu návnady, tedy počtu 160.

	Cvrček	Muší larva	Ulítnatý plž	Žížala
Celkem	20	58	260	151
<i>Celkem [%]</i>	6,25	18,13	81,25	47,19
Louka	5	24	144	71
<i>Louka [%]</i>	3,13	15,00	90,00	44,38
Pole	15	34	116	80
<i>Pole [%]</i>	9,38	21,25	72,50	50,00
Jaro	0	0	123	52
<i>Jaro [%]</i>	0	0	76,88	32,50
Podzim	20	58	137	99
<i>Podzim [%]</i>	12,50	36,25	85,63	61,88
Den	11	30	122	54
<i>Den [%]</i>	6,88	18,75	76,25	33,75
Noc	9	28	138	97
<i>Noc [%]</i>	5,63	17,50	86,25	60,63
Hmotnost zbylých n.	0,111	0,065	2,076	0,669
Rozsah hmotnosti	0,060–0,223	0,026–0,101	0,637–5,841	0,117–1,494

Celkový počet neodstraněných návnad po skončení pokusu byl 38,2 %.

Meteorologická data

Tab. 13: Teplota, rychlost větru a vlhkost – údaje z doby pokusů. Min = denní minimum, max = denní maximální velikost faktoru. Meteorologická data byla získána od ČHMÚ ze stanice Třebín.

Datum	Teplota [°C]			Rychlost větru [m/s]		Vlhkost vzduchu [%]
	min	max	průměr	průměr	max	
3. 9. 2009	15,5	26,5	19,4	2,6	9,6	82
4. 9. 2009	13,9	17,3	14,1	1,6	8,9	96
5. 9. 2009	9,2	16,4	11,5	2,8	14,3	72
21. 9. 2009	12,7	16,5	16,5	0,7	3,9	86
22. 9. 2009	10,6	22,4	16,7	1,3	3,2	81
23. 9. 2009	11,4	24,1	17,4	1,1	5,0	80
24. 9. 2009	10,3	22,6	16,3	0,6	4,5	80
25. 9. 2009	9,9	19,2	12,8	1,5	5,5	75
12. 5. 2010	12,0	18,7	14,4	1,2	7,6	67
13. 5. 2010	7,8	16,8	13,1	2,3	8,3	81
14. 5. 2010	6,8	12,4	9,0	2,3	7,1	90
15. 5. 2010	7,0	10,8	8,0	2,5	8,7	86
16. 5. 2010	5,4	12,0	9,9	4,2	6,6	70

5. Diskuse

5.1. Rychlost mizení a odhalování návnad

Během prvních 24 hodin neslo známky odhalení mrchožrouty 89 % a zcela odstraněno bylo 60 % všech návnad. Toto zjištění koresponduje s výzkumem Younga (1984), v jehož pokusu neslo během prvních 24 hodin od umístění přibližně 80 % mrtvého hmyzu nějaké důkazy odhalení mrchožrouty a během 72 hodin od umístění více než 95 % všech mršin bylo ovlivněno mrchožrouty. Seastedt *et al.* (1981) uvádí, že vosy a mravenci odstranili veškeré mršiny cvrčků během 24 hodin. Mottl (2013) zjistil, že během prvních 24 hodin sežrali mrchožrouti 56 % mršin umístěných v kukuřičném poli, typy návnad byly stejné jako v této studii. Ještě vyšší rychlost odstraňování mrtvých bezobratlých (medián 3,75 min, rozsah 33 sekund až 36 minut) byla zaznamenána v ekosystémech, kde dominují mravenci (Fellers *et Fellers* 1982). Ve své práci používali následující typy návnad: můra, muší larva a dospělá moucha. V jiném ekosystému s dominantními druhy mravenců bylo v průměru 60 % mrtvých octomilek a termitích dělnic odstraněno do 20 minut (Bestelmeyer *et Wiens* 2003), při použití v místě chycených členovců velikosti 2–8 mm odstranili mrchožrouti dokonce 95 % nastražených návnad během 40 minut, přičemž průměrný čas byl kratší než pět minut (Retana *et al.* 1991). Foltan *et al.* (2005) zjišťovali rychlost odstraňování mrtvých slimáků a zjistili, že na pšeničném poli je medián rychlosti šest hodin a na pastvině 11,1 hodiny ve Velké Británii. Nejhojnějšími mrchožrouty nebyli mravenci, ale brouci, zejména *Pterostichus melanarius*. Zároveň se velikostně lišila velikost návnad od studie Bestelmeyer *et Wiens* (2003).

Rychlost odstraňování a nalézání mršin ovlivňuje mnoho faktorů – od teploty, přes sezónu, po abundanci potenciálních mrchožroutů. Většina autorů studujících odstraňování bezobratlých mršin zaměřuje svůj výzkum do prostředí, kde dominují mravenci (Seastedt *et al.* 1981, Fellers *et Fellers* 1982, Young 1984, Retana *et al.* 1991, Bestelmeyer *et Wiens* 2003, Tan *et Corlett* 2011). Zejména proto studie identifikovaly mravence jako klíčové mrchožrouty zejména malých bezobratlých mršin (Fellers *et Fellers* 1982, Retana *et al.* 1991). Vliv narušenosti okolí zkoumali Tan *et Corlett* (2011) v tropickém Singapuru. Porovnáváním pěti typu habitatů (primární tropický les, sekundární tropický les, nepropustný umělý povrch) a dospěli k závěru, že nejrychleji jsou odstraňovány návnady v primárním tropickém lese a nejpomaleji na nepropustném umělém povrchu. Seastedt *et al.* (1981) zkoumali rychlost odstraňování mrtvých cvrčků na povrchu půdy a v hrabance, kdy rychlost odstraňování byla vyšší na povrchu půdy. Farwig *et al.* (2014) došli k závěru, že rychlost dekompozice závisí na složení společenstva mrchožroutů.

Mršina cvrčka je odstraňována a napadána zpravidla nejrychleji ze všech typů návnad (Obr. 2–39). Mršina cvrčka mizí z ekosystému nejrychleji ze všech, což může být dáno, jednak vysokou abundancí rovnokřídlých v agroekosystémech (zejména luk) střední Evropy, jednak přítomností mrchožrouta preferujícího mršiny cvrčků – střevlíčka měděného (*Poecilus cupreus*; Lang et Gsödl 2001) – zatímco ostatní bezobratlí použítí jako návnady jsou méně častí, proto jsou napadáni i odstraňováni cvrčci, jakožto zástupci rovnokřídlých, nejrychleji. Znamky manipulace s návnadami mrchožrouty nesly muší larvy o 30 % a žížaly asi o 29 % později než cvrček. Ulitnaté plže však mrchožrouti našli o 45,8 % pomaleji než cvrčky. Toto zpomalení lze vysvětlit nejvyšším podílem zaznamenaných dospělých much a slimáků na mršinách ulitnatých plžů a žížal. V celkové hmotě ulitnatého plže a žížaly a jejich tělesného povrchu, může být poškození dospělou mouchou hůře patrné a zaznamatelné. Větší hmotě déle trvá, než vyschne a může déle zápachem vábit mrchožrouty. Naopak aktivitu slimáků mohla snižovat vyšší denní teplota a sluneční záření zhoršující jejich pohyb vysoušením povrchu. Pokud se jedná o odstraňování návnad, pak jsou muší larvy odstraňovány o 26,7 % pomaleji než cvrčci, žížaly o 72,4 % a ulitnatí plži dokonce o 92,4 % pomaleji než cvrčci. Mottlovi (2013) vyšla RO_{50} pro mršinu cvrčka 4 hodiny 28 minut (4,5 h), muší larvy 5 hodin 40 minut (5,7 h; což je o 21,6 % nižší rychlost oproti cvrčkovi), žížaly 19 hodin 15 minut (19,3 h; což je o 76,7 % nižší rychlost oproti cvrčkovi) a ulitnatého plže 22 hodin 35 minut (22,6 h; což je o 80,2 % nižší rychlost oproti cvrčkovi). Tato studie probíhala v kukuřičném poli v srpnu 2011. Pro srovnání viz data z této práce pro pole (ječmen a pšenice; tab. 3): RO_{50} mršiny cvrčka 7 hodin a 45 minut (7,7 h), muší larvy 6 hodin 40 minut (6,7 h), žížaly 35 hodin a 48 minut (35,8 h) a ulitnatého plže odhadem 52 hodin a 23 minut (52,2 h).

Rychlost odstranění (obr. 3) i odhalení (obr. 4) návnad může být ovlivněna přítomností mravenců, kteří mohli lehčí návnady (zejména muší larvy) odnášet do mraveniště, aniž by byli při manipulaci s návnadou spatřeni. Přítomnost mravenců (tab. 13) byla zjištěna u lehčího typu návnady muší larva 5× a cvrček 38×, naopak u těžších návnad – žížala 163× a ulitnatý plž 50×. Rychlost prvního kontaktu a odstraňování ulitnatých plžů může být mírně podhodnocena vlivem počasí a typem těla. Mršiny žížaly a ulitnatého plže mohou ztrácet atraktivitu vysycháním a proto můžeme předpokládat, že významná část jejich biomasy se vrací do půdy (tab. 16). Žížaly patrně mají na poli (RO_{50} pole jaro 6,9 h) svého specializovaného mrchožrouta, který se nevyskytuje na louce (RO_{50} louka jaro 23,3 h). Zároveň na mršinách žížal byli nejčastěji zaznamenáni (tab. 13) mravenci (163×), podobně

často dospělé mouchy (148×), méně často pak slimáci (90×) a morfologická skupina „střevlík malý“ (40×). Data naznačují, že i někteří pavouci by mohli být fakultativně mrchožraví – morfologické skupiny celkem „pavouk se žlutým zadečkem“ 37×, „slíd'ákovitý pavouk“ 22×, „pavouk černý“ 22× a „pavouk běžník“ 1× (dohromady 82×, z toho 49× na mršině žížaly). Dále je možná určitá míra podhodnocení zaznamenaných kategorií, kdy je možné, že k rušení citlivější druhy bezobratlých se stihly schovat nebo utéct (uletět) během kontrolování transektů. Ovlivnění pokusu ptáky nebylo pozorováno a zdá se mi málo pravděpodobné, protože plošky byly relativně ukryté v okolní vegetaci. Ovlivnění savci rovněž nebylo pozorováno, ačkoliv se do zemní pasti během dlouhotrvajícího deště chytila myš, která byla posléze vypuštěna na svobodu.

Vliv typu ekosystému (tab. 5, Obr. 4–7) obecně byl průkazný pouze u rychlosti vyhledávání návnad, nikoliv pro jejich odstraňování ($p > 0,05$). Rychlost zjištění výskytu návnady byla vyšší na poli o 22,5 %. Patrně je toto dáno lepší prostupností pole pro mrchožrouty (malý zápoj vegetace) a snazším šířením pachu návnady. Jakmile je návnada lokalizovaná, patrně dochází k jejímu odstraňování po jistý čas určitou stabilní rychlostí (mrchožrout přímo žere mršinu). Lokalizovaná mršina mizí, dokud není mrchožrout nasycen a zároveň mizí tím pomaleji, čím je návnada větší a hmotnější, a tím rychleji, čím více mrchožroutů se na jejím odstraňování podílí. Typ ekosystému ovlivňuje ulitnaté plže (tab. 6), kteří byli 1,85× rychleji nalezeni mrchožrouty na poli než na louce a 3,12× rychleji odstraňování na poli oproti louce. Ulitnatý plž je nejobemnějším typem návnady a v porostně rozvolněném ekosystému jako je pole byla možná snazší manipulace, pokud jde o odstranění ze sledované plošky, většími mrchožrouty. Aby byli mršiny ulitnatých plžů zaznamenány jako odstraněné, musely zůstat pouze vyžrané ulity. V případě prvního kontaktu s mršinou ulitnatého plže zde hraje roli větší prostupnost vegetace vlivem řidšího zápoje. Mršiny cvrčků jsou odstraňovány nižší z pole nižší rychlostí (tab. 5), rychlost je o 30 % nižší oproti louce, přestože se do kontrolních pastí na poli (jaro) nachytilo 109 kusů střevlíčka měděného (*P. cupreus*), mrchožrouta preferujícího cvrčky (Lang *et* Gsödl 2001), na podzim po jednom na louce i na poli. Z toho je zjevné, že ani hojné zastoupení druhu upřednostňujícího určitý typ návnady nemusí znamenat její rychlejší odstraňování, patrně v důsledku přítomnosti ostatních typů návnad, které mohl najít dříve. A naopak nepřítomnost mrchožrouta preferujícího určitý typ návnady neznámá, že tato návnada nebude odstraňována vůbec nebo výrazně pomaleji. V ostatních případech vliv terénu nevyšel průkazně ($p > 0,05$), z toho usuzuji, že rychlost nacházení a odstraňování návnad ovlivňuje

terén jen nepatrně. Foltan *et al.* (2005) identifikoval střevlíčka *P. melanarius* jako hlavního mrchožrouta a jeho preferenci mrtvých slimáků a obecně mršinami před živou kořistí. V této studii se vyskytoval, jak na louce (8×), tak i na poli (15×). Výskyt střevlíčka *P. melanarius* v hojnější míře na poli než na louce vyšel i ve studii Foltan *et al.* (2005). Agroekosystémy byly pro tento pokus vybrány pro relativní jednoduchost vazeb mezi organismy a zároveň díky jejich silnému zastoupení v krajině střední Evropy.

Hmotnější návnady (tab. 6) jsou odstraňovány pomaleji než lehčí návnady. S každým nárůstem hmoty o jednotku se zvýší pravděpodobnost odstranění či nalezení dané mršiny. Rychlost odstraňování těžších návnad je pouze 20% oproti lehčím. Rychlost nalezení návnady je u hmotnějších návnad 78% oproti lehčím. Signifikantně vyšly všechny morfotypy s výjimkou nalézání mršin žížal. Rozdíly v rychlosti prvního kontaktu s mršinou žížaly nejsou statisticky průkazné ($p=0,698$; $p>0,05$). Nízké hodnoty pro odstraňování a nalézání mršin cvrčků a muších larev jsou pravděpodobně způsobeny jejich rychlým odstraňováním. Oproti očekávání nebyly odstraňovány nejrychleji nejlehčí a tedy i nejsnáze manipulovatelné mršiny muších larev, nýbrž o něco větších a těžších cvrčků. To je pravděpodobně způsobeno částečnou specializací mrchožroutů, neboť jsou dominantní součástí ekosystému.

Sezóna ovlivňuje rychlost odstraňování návnad podstatným způsobem. RO_{50} je obecně nejvyšší pro mršinu cvrčka, nižší pro muší larvu, ještě nižší pro žížalu a nejnižší pro ulitnatého plže. Již z tabulky 3 jsou patrné rozdíly v rychlosti odstraňování návnad z louky i pole (kde je rozdíl nejmarkantnější), výjimkou jsou pouze ulitnatí plži, jejichž odhadnutý „pocočas sežrání“ se liší jen minimálně (a to jednou dokonce ve prospěch podzimu). Co se prvního kontaktu týče, je zde situace stejná, bez výjimky – na jaře jsou návnady odhalovány rychleji. Relativními rychlostmi vyjádřeno je odstraňování návnad během podzimní sezóny o 45 % pomalejší a objevování o 72,5 % pomalejší oproti jaru. U cvrčků (odstranění i první kontakt o 67 % pomalejší) a muších larev (odstranění o 85 % a první kontakt o 83 % pomalejší) a prvního kontaktu s žížalami zcela zásadně nižší oproti jaru. Odstraňování žížal (o 60 % pomalejší), odstraňování ulitnatých plžů (o 41 % pomalejší) a vyhledávání ulitnatých plžů (o 63 % pomalejší) bylo oproti muším larvám a cvrčkům výrazně rychlejší.

Tato zjištění by mohlo souviset s vyšším počtem přítomných potencionálních mrchožroutů na jaře, kdežto na podzim již hmyz postupně dožívá, což by mohlo vést ke stavu, kdy na podzim se v ekosystému vyskytuje více mršin a mrchožrouti tudíž nevyvíjí takový tlak na nastražené návnady. Ve studii Ray *et al.* (2014) bezobratlí mrchožrouti konzumovali

značnou část obratlovčích mršin přes léto (až 85 % objemu), ale mnohem nižší podíl z jara, na podzim a v zimě. Nižší rychlost odstraňování mršin na podzim by to mohla souviset s poklesem teploty na podzim, která snižuje aktivitu bezobratlých, nicméně v tomto pokusu byla průměrná teplota i její maxima vyšší o několik stupňů Celsia na podzim než na jaře (viz tab. 13). Je však možné, že mrchožrouti na jaře potřebují větší množství živin na tvorbu vajíček a to je nutí k větší aktivitě při shánění potravy. Farwig *et al.* (2014) došli ke zjištění, že rychlost dekompozice se nemění přímo podél teplotního gradientu, ale je přímo ovlivněna sezónou.

Vliv denní doby začátku pokusu na rychlost odstraňování návnad (tab. 8). Pokusy se začátkem v noci začínaly v první a třetí hodinu po půlnoci (tedy již za tmy), pokusy se začátkem ve dne pak v jednu a tři hodiny po poledni. Obecně je rychlost odstraňování mršin v pokusech se začátkem v noci pomalejší o 30 %. Rychlost odhalování mršin je nižší pouze o 15 %. Rychlost odstraňování návnady typu cvrček byla v pokusu se začátkem v noci snížena o 31 % a rychlost nalézání o 23,2 %. RRO mršin ulitnatých plžů v pokusech se začátkem v noci byla snížena o 48 %. RRO mršin žížaly byla v pokusech se začátkem v noci snížena o 60 % a RRN snížena o 25,5%. Ostatní výsledky nebyly průkazné ($p > 0,05$). Teplota prostředí během noci klesá až ke svému rannímu minimu, což snižuje aktivitu hmyzích druhů mrchožroutů, některé tma přímo deaktivuje. Ale zároveň jsou některé druhy aktivní zejména v noci, jako např. *Pterostichus melanarius* (Lövei *et* Sunderland 1996).

Podíl neodstraněných návnad po ukončení pokusu byl 38,2 %. Nejméně neodstraněných návnad (Tab. 16) připadá na mršiny cvrčků 6,3 %, muších larev 18,1 %, o poznání více pak na mršiny žížal 47,2 % a nejvíce neodstraněných návnad zbylo po největší a nejtěžší návnadě ulitnatém plži 81,3 %. Na louce zbylo pouze 3,1 % mršin cvrčků, 15 % mršin muších larev, 44,4% mršin žížal a více jak dvojnásobek 90 % slimáků (144 ze 160). Na poli zůstalo neodstraněno 9,4 % mršin cvrčků, 36,3% mršin muších larev, 61,9 % mršin žížal a 85,6 % ulitnatých plžů. Na jaře nezbyli žádné mršiny cvrčků ani muších larev. Zbyly mršiny žížal 32,5 % a ulitnatých plžů 76,9%. Na podzim zbylo 12,5 % mršin cvrčků, 36,3 % mršin muších larev, 61,9 % mršin žížal a 85,6 % mršin ulitnatých plžů. Během pokusů se začátkem ve dne mrchožrouti neodstranili pouze 6,9 % mršin cvrčků, 18,8 % mršin muších larev, 33,8 % mršin žížal a 76,3 % mršin ulitnatých plžů. Během pokusů se začátkem v noci mrchožrouti neodstranili 5,63 % mršin cvrčků, 17,5 % mršin muších larev, 60,6 % mršin žížal a 86,3 % mršin ulitnatých plžů. 61,8% všech mršin bylo odstraněno během pokusů, protože

pokusy nekončili dobou, kdy již nedocházelo k odstraňování, je nanejvýš pravděpodobné, že by se konečné procento odstraněných mršin ještě zvýšilo. Výsledky ukazují, že mikroorganismům a houbám je k dispozici velice málo mršin u menších typů návnad, jako jsou muší larvy (<18%) nebo cvrčci (<6 %). Lze si dokonce představit situaci (tab. 12), kdy se prakticky žádná mršina takového typu k rozkladačům nedostane (Obr. 16 a Obr. 20). Naopak hmotnější mršiny žížal (<47 %) a ulitnatých plžů (<81 %), představují docela vydatný zdroj pro rozklad houbami a dalšími mikroorganismy.

Celkově zbylo po ukončení pokusu 10,5 % mrchožrouty nenalezených návnad (tab. 11). Mršin cvrčků nebylo odhaleno maximálně 1,6 %, muších larev 10,3 %, žížal 13,1 % a nejvíce ulitnatých plžů 16,9 %.

5.2. Skupiny podezřelé z mrchožroutství

Mravenci byli jako mrchožrouti identifikováni i v této studii (tab. 10). Vyskytovali se více na louce (171× zaznamenání), na poli pak méně (85× zaznamenání). Zcela zjevně preferovali mrtvé žížaly oproti jiným typům návnad (163× proti celkovému počtu 256× pozorování). Dospělé mouchy preferovaly mršiny ulitnatých plžů (208×) a žížal (148×) před mršinami muších larev a cvrčků (celkem 30×), což je zřejmě dáno větší „masitostí“ páskovek a žížal, zároveň také jejich větší velikostí. Více rozkládající se organické hmoty patrně více smrdí, je proto možné, že dospělé mouchy lákal právě intenzivnější zápach více na mršiny žížal a ulitnatých plžů. Slimáci byli zaznamenáváni nejčastěji u mršin ulitnatých plžů (165×) a žížal (90×), u mršin cvrčků a muších larev byli ve značně sníženém počtu (celkem 30×). Kategorie mrchožroutů „střevlík malý“ byla nejčastěji zaznamenána u mršin ulitnatých plžů (90×) a žížal (40×), opět to může souviset s jejich větší velikostí a „masitostí“. Pavouci (kategorie: pavouk se žlutým zadečkem, slídřákovitý pavouk a pavouk černý, souhrnně) byly nejčastěji zaznamenávány u návnady žížala, méně pak cvrček a ulitnatý plž. Muší larvy jako nejmenší a nejlehčí typ návnady byly snadno manipulovatelné i malými mrchožrouty a snadno odstranitelné z plošky sežráním i přenesením. Počty zaznamenaných pozorování jednotlivých kategorií u různých typů návnad jsou do jisté míry zkreslené právě vyšší rychlostí odstraňování cvrčků a muších larev, kdy ploška byla zkontrolována méně často, neboť návnada byla odstraněna a nebylo na čem vidět případné potencionální mrchožrouty. Mršiny žížal a páskovek vydržely na pokusné ploše nejdéle, tedy i největší souhrnný počet kontrol, možná i proto jsou počty zjištěných potenciálních mrchožroutů vyšší.

Mnohé práce se zabývaly interakcí obratlovčí mršina versus bezobratlý mrchožrout, zejména brouky a mouchami (např. Putman 1978, Kočárek 2003, Sugiura *et al.* 2013, Farwig *et al.* 2014) i jinými druhy hmyzu (např. Putman 1978). V některých studiích je mrchožroutství na bezobratlých zaznamenáno při pokusech s obratlovci (např. Moretti *et al.* 2013). Početné důkazy naznačují, že mrchožrouti jsou primárně členovci (Young 1984), zejména hmyz. Poznatky o mrchožroutství jako procesu mohou být využity i archeology nebo forezními kriminalisty (Hopkins *et al.* 2000, O'Brian *et al.* 2010). Většina studií na mrchožroutství v rámci bezobratlých byla provedena na mravencích nebo se mravenci ukázali jako dominantní mrchožrouti (Seastedt *et al.* 1981, Fellers *et al.* 1982, Young 1984, Retana *et al.* 1991, Bestelmeyer *et al.* Wiens 2003, Tan *et al.* Corlett 2011). Naopak ve výzkumu Foltana *et al.* (2005) byl dominantním mrchožroutem střevlíček *P. melanarius*.

Mottl (2013) ve své bakalářské práci potvrdil během pokusu s fluorescenčními barvivy mrchožroutství následujících brouků: *P. melanarius*, *Pseudoophonus rufipes*, u druhů *Pterostichus niger*, *P. cupreus* a *Calathus fuscipes* s výhradami (chytil se vždy jeden pozitivně testovaný jedinec). U brouků *Poecilus versicolor* a *Harpalus affinis* byl pozitivně testován jeden jedinec ze dvou. Berg *et al.* (2012) identifikoval v laboratorním pokusu jako možného mrchožrouta čelistnatku mokřadní (*Pachygnatha degeeri*). Při srovnání s Tab. 10 najdeme následující shodné druhy (výpis z tabulky): *C. fuscipes*, *H. affinis*, *P. melanarius*, *P. cupreus*, *P. versicolor* a *P. degeeri*.

Mrchožroutství je obecně rozšířené mezi střevlíkovitými (Lövei *et al.* Sunderland 1996; Lang *et al.* Gsödl 2001), tudíž se střevlíkovití jeví být dobře adaptovaní mrchožrouti stejně jako predátoři (Lövei *et al.* Sunderland 1996; Lang *et al.* Gsödl 2001) a ochotně snědí mrtvé slimáky (Calder *et al.* 2005), přičemž je preferují před živými (Langan *et al.* 2001, Mair *et al.* Port 2001, Foltan *et al.* 2005). Podle Langa a Gsödl (2001) střevlíčka měděného (*P. cupreus*) nejvíce přitahují živé mšice (*Rhopalosiphum padi*), patrně pro jejich snadnou ulovitelnost, poté octomilky (*Drosophila melanogaster*) a nejméně cvrčci (*Acheta domestica*). Pokud si však má vybrat z mršin těchto druhů, je pořadí obrácené – nejvíce preferuje cvrčky, poté octomilky a nejméně mšice. *P. cupreus* významně preferuje mrtvé mšice (*Rhopalosiphum padi*), před živými mšicemi (*Sitobion avenae*; von Berg *et al.* 2012). To navíc ukazuje, že všežravost nevyklučuje mrchožroutovu kapacitu pro potravní diskriminaci (Moore *et al.* Howarth 1996).

6. Závěr

Byly stanoveny rychlost objevování a rychlost mizení bezobratlých mršin čtyř typů na poli a na louce ve dvou ročních obdobích. Výsledky naznačují, že fakultativní mrchožroutství bezobratlých na bezobratlých mršinách je běžné a mršiny jsou nalézány mrchožrouty v řádu hodin. Jako mrchožrouti byli přímo pozorováni kromě dospělců much, slimáků a dospělců střevlíků překvapivě i pavouci. Z výsledků vyplývá, že i v ekosystému bez dominance mravenců jsou bezobratlé mršiny odstraňovány rychle a efektivně a že k zetlení zůstává maximálně 40 % bezobratlých mršin (respektive kolem 10 % pro mršiny hmyzu)

Souhrn klíčových výsledků:

Rychlost odstraňování a nalézání mršin mrchožrouty je vysoká a závisí na jejich morfotypu.

Menší mršiny jsou odstraňovány rychleji bez ohledu na morfotyp.

Na jaře je odstraňování a vyhledávání mršin rychlejší než na podzim.

Dynamika mrchožroutství je ovlivňována denní dobou

7. Použité zdroje

- BAUR ME, KAYA HK *ET* STRONG DR (1998) Foraging ants as scavengers on entomopathogenic nematode-killed insects. *Biological Control*, **12**, 231–236.
- BEDOUSSAC L, FAVILA ME *ET* LÓPEZ RM (2007) Defensive volatile secretions of two diplopod species attract the carrion ball roller scarab *Canthon morsei* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Chemoecology*, **17**, 163–167.
- BEGON M, HARPER JL *ET* TOWNSEND CR (1990) Ecology: individuals, populations and communities, Blackwell Scientific Publications, Oxford, second edition, ISBN 0-86542-111-0
- BESTELMEYER BT *ET* WIENS JA (2003) Scavenging ant foraging behaviour and variation in the scale of nutrient redistribution among semi-arid grasslands. *Journal of Arid Environments*, **59**, 373–386.
- BRÜHL C *ET* KRELL F-T (2003) Finding a rare resource: Bornean Scarabaeoidea (Coleoptera) attracted by defensive secretions of Diplopoda. *Coleopterists Bulletin*, **57**, 51–55.
- BUCKLE P (1923) On the Ecology of Soil Insects on Agricultural Land. *Journal of Ecology*, **11**, 93–102.
- BURKEPILE DE, PARKER JD, WOODSON CB, MILLS HJ, KUBANEK J, SOBECKY PA *ET* HAY ME (2006) Chemically mediated competition between microbes and animals: Microbes as consumers in food webs. *Ecology*, **87**, 2821–2831.
- CALDER CR, HARWOOD JD *ET* SYMONDSON WOC (2005) Detection of scavenged material in the guts of predators using monoclonal antibodies: a significant source of error in measurement of predation? *Bulletin of Entomological Research*, **95**, 57–62.
- TAN CKW *ET* CORLETT RT (2011) Scavenging of dead invertebrates along an urbanisation gradient in Singapore. *Insect conservation and diversity*, doi: 10.1111/j.1752-4598.2011.00143.x
- DEVVAULT TL, *ET* RHODES OE JR. (2002) Identification of vertebrate scavengers of small mammal carcasses in a forested landscape. *Acta Theriologica*, **47**, 185–192.
- DEVVAULT TL, RHODES OE *ET* SHIVIK JA (2003) Scavenging by vertebrates: behavioral, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos*, **102**, 225–234.
- DEVVAULT TL, BRISBIN IL JR. *ET* RHODES OE JR. (2004) Factors influencing the acquisition of rodent carrion by vertebrate scavengers and decomposers. *Canadian journal of zoology*, **82**, 502–509.
- DEVVAULT TL, OLSON ZH, BEASLEY JC *ET* RHODES OE JR. (2011) Mesopredators dominate competition for carrion in an agricultural landscape. *Basic Applied Ecology*, **12**, 268–274.

- FARWIG N, BRANDL R, SIEMANN S, WIENER F ET MÜLLER J (2014) Decomposition rate of carrion is depended on composition not abundance of the assemblages insect carrion. *Oecologia*, **175**, 1291–1300.
- FELLERS GM ET FELLERS JM (1982) Scavenging rates of invertebrates in an eastern deciduous forest. *American Midland Naturalist*, **107**, 389–392.
- FENOGLIO S, MERRITT RW ET CUMMINS KW (2014) Why do no specialized necrophagous species exist among aquatic insect? *Chicago journals*, **33**(3), 711–715.
- FOLTAN P, SHEPPARD S, KONVICKA M ET SYMONDSON WOC (2005) The significance of facultative scavenging in generalist predator nutrition: detecting decayed prey in the guts of predators using PCR. *Molecular Ecology*, **14**, 4147–4158.
- FOLTAN P ET PUŽA V (2009) To complete their life cycle, pathogenic nematode–bacteria complexes deter scavengers from feeding on their host cadaver. *Behaviour processes*, **80**, 76–79.
- HAGLER JR ET BLACKMER F (2013) Identifying inter- and intra-guild feeding activity of an arthropod predator assemblage. *Ecological Entomology*, **38**, 258–271.
- HOPKINS DW, WILTSHIRE PEJ ET TRUNER BD (2000) Microbial characteristics of soils from graves: an investigation at the interface of soil microbiology and forensic science. *Applied soil ecology*, **14**, 283–288.
- HOUSTON DC (1979) The adaptations of scavengers. In: SINCLAIR ARE et GRIFFITHS MN (eds), *Serengeti, dynamic of an ecosystem*. University of Chicago Press, 263–286.
- JACKSON RR ET HALLAS SEA (1986) Comparative biology of jumping spiders. *New Zealand Journal of Zoology*, **13**, 423–489.
- JANZEN DH (1977) Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. *The American Naturalist*, **111**, 961–713.
- JUEN A ET TRAUOGOTT M (2005) Detecting predation and scavenging by DNA gut-content analysis: a case study using a soil insect predator-prey system. *Oecologia*, **142**, 244–252.
- KOČÁREK P (2003) Decomposition and Coleoptera succession on exposed carrion of small mammal in Opava, the Czech Republic. *European journal of soil biology*, **39**, 31–45.
- KRELL F-T, SCHMITT T ET LISENMAIRKE(1997) Diplopod defensive secretions as attractants for necrofagous scarab beetles (Diplopoda; Insecta, Coleoptera: Scarabidae). *Entomologica scandinavica*, **51**, 281–285.
- LAIDRE ME (2013) Foraging across ecosystems: diet diverzity and social foraging spanning aquatic and terrestrial ecosystems by an invertebrate. *Marine ecology*, **34**, 80–89.
- LANG A ET GSÖDL S (2001) Prey vulnerability and active predator choice as determinants of prey selection: a carabid beetle and its aphid prey. *Journal of Applied Entomology*, **125**, 53–61.

- LANG A ET GSÖDL S (2003) “Superfluous killing” of aphids: a potentially beneficial behaviour of the predator *Poecilus cupreus* (L.) (Coleoptera: Carabidae)? *Journal of Plant Diseases and Protection*, **110** (6), 583–590, ISSN 0340-8159
- LANGAN AM, PILKINGTON G ET WHEATER CP (2001) Feeding preferences of a predatory beetle (*Pterostichus madidus*) exposed to lethal and sub-lethal dosages of metaldehyde. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **98**, 245–248.
- LAUBER C, METCALF J, KEEPERS K, ACKERMANN G, CARTER DOET KNIGHT R (2014) Vertebrate decomposition is accelerated by soil. *Applied and environmental microbiology*, **80**(16), 4920–4929.
- LÖVEI GL ET SUNDERLAND KD (1996) Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual review of entomology*, **41**, 231–256.
- LYABZINA SN (2013) Invertebrate necrobionts in the littoral zone in freshwater lakes of Karelia. *Inland water biology*, **6**(2), 131–138.
- MAIR J ET PORT GR (2001) Predation on the slug *Deroceras reticulatum* by the carabid beetles *Pterostichus madidus* and *Nebria brevicollis* in the presence of alternative prey. *Agricultural and Forest Entomology*, **3**, 169–174
- MOORE PG ET HOWARTH J (1996) Foraging marine scavengers: effect of relatedness, bait damage and hunger. *Journal of Sea Research*, **36**(3/4), 267–273.
- MORENO-OPO R ET MARGALIDA A (2013) Carcasses provide resources not exclusively to scavengers: patterns of carrion exploitation by passerine birds. *Ecosphere*, **4**(8):105.
- MORETTI TC, SOLIS DR ET GODOY WAC (2013) Ants (Hymenoptera: Formicidae) Collected with Carrion-Baited Traps in Southeast Brazil. *The Open Forensic Science Journal*, **6**, 1–5.
- MOTTL O (2013) *Detekce fluorescenčně značené kořisti ve střevech predátorů a scannerů, dynamika scavengignu v modelovém experimentu.* České Budějovice. Bakalářská práce. Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích, Katedra zoologie. Vedoucí bakalářské práce Foltan P.
- O'BRIAN RC, FORBES SL, MEYER J ET DADOUR I (2010) Forensically significant scavenging guilds in the southwest of Western Australia. *Forensic Science International*, **198**, 85–91.
- OLSON ZH, BEASLEY JC, DEVAULT TL ET RHODES OEJR. (2012) Scavenger community response to the removal of a dominant scavenger. *Oikos*, **121**, 77–84.
- PECHOVÁ H ET FOLTAN P (2008) The parasitic nematode *Phasmarhabditis hermafrodita* defends its slug host from being predated or scavenged by manipulating host spatial behaviour. *Behavioural Processes*, **78**, 416–420.
- PUTMAN RJ (1978) Flow of energy and organic matter from a caracase during decomposition. *Oikos*, **31**, 58–68.

- PUTMAN RJ (1983) *Carrion and Dung: The Decomposition of Animal Wastes*. Edward Arnold, London.
- RAY RR, SEIBOLD H ET HEURICH M (2014) Invertebrates outcompete vertebrate facultative scavengers in simulated lynx kills in the Bavarian Forest National Park, Germany. *Animal biodiversity and conservation*, **37**(1), 77–88.
- RETANA J, CERDÁ X ET ESPADALER X (1991) Arthropods corpses in a temperate grassland: a limited supply? *Holarctic Ecology*, **14**, 63–67.
- RUXTON GD ET HOUSTON DC (2004) Obligate vertebrate scavengers must be large soaring fliers. *Journal of theoretical biology*, **228**, 431–436.
- SEASTEDT TR, MAMELI L ET GRIDLEY K (1981) Arthropod use of invertebrate carrion. *American Midland Naturalist*, **105**, 124–129.
- SEKERCIOGLU CH (2010) Ecosystem functions and services. In Sodhi NS et Ehrlich PR (Eds.), *Conservation biology for all*. Oxford: Oxford University Press. pp. 45–72.
- SELVA N ET FORTUNA MA (2007) The nested structure of a scavenger community. *Proceedings of the royal society B*, **274**, 1101–1108.
- SELVA N, JĘDRZEJEWSKA B, JĘDRZEJEWSKI W ET WAJRAK A (2005) Factors affecting carcass use by a guild of scavengers in European temperate woodland. *Canadian journal of zoology*, **83**, 1590–1601.
- SUGIURA S, TANAKA R, TAKI H ET KANZAKI N (2013) Differential responses of scavenging arthropods and vertebrates to forest loss maintain ecosystem function in a heterogeneous landscape. *Biological Conservation*, **159**, 206–213.
- SUNDERLAND KD (1996) Progress in quantifying predation using antibody techniques. In: Symondson WOC, Liddell JE (eds) *The ecology of agricultural pests, biochemical approaches*. Chapman and Hall, London, pp. 419–455.
- SYMONDSON WOC (2002) Molecular identification of prey in predator diets. *Molecular Ecology*, **11**, 627–641.
- TOWNE GE (2000) Prairie vegetation and soil nutrient responses to ungulate carcasses. *Oecologia*. **122**, 232–239.
- TOWNE GE (2000) Prairie vegetation and soil nutrient responses to ungulate carcasses. *Oecologia*, **122**, 232–239.
- TRUBL P, BLACKMORE V ET JOHNSON C (2011) Wasteful killing in urban black widow: Gluttony in response to food abundance. *Ethology*, **117**, 236–245.
- VON BERG K, TRAUGOTT M ET SCHEU S (2012) Scavenging and active predation in generalist predators: A mesocosm study employing DNA-based gut content analysis. *Pedobiologia – International Journal of Soil Biology*, **55**, 1–5.

WHITE J, LLOYD M ET ZAR JH (1979) Faulty eclosion in crowded suburban periodical cicadas: populations out of control. *Ecology*, **60**(2), 305–315.

WILSON EE, YOUNG CV ET HOLWAY DA (2010) Predation or scavenging? Thoracic muscle pH and rates of water loss reveal cause of death arthropods. *The journal of experimental biology*, **213**, 2640–2646.

WILSON EE ET WOLKOVICH EM (2011) Scavenging: how carnivores and carrion structure communities. *Trends in Ecology and Evolution*, **26**(3), 129–135.

YEE DA ET JULIANO SA (2006) Consequences of detritus type in an aquatic microsystem: effect on water quality, micro-organisms and performance of the dominant consumer. *Freshwater biology*, **51**, 448–459.

YOUNG OP (1984) Utilization of dead insects on the soil surface in row crop situations. *Environmental Entomology*, **13**, 1346–1351.

ZILNIK G ET HAGLER JR (2013) An immunological approach to distinguish arthropod viviphagy from necrophagy. *Biocontrol*, **58**(6), 807–814.

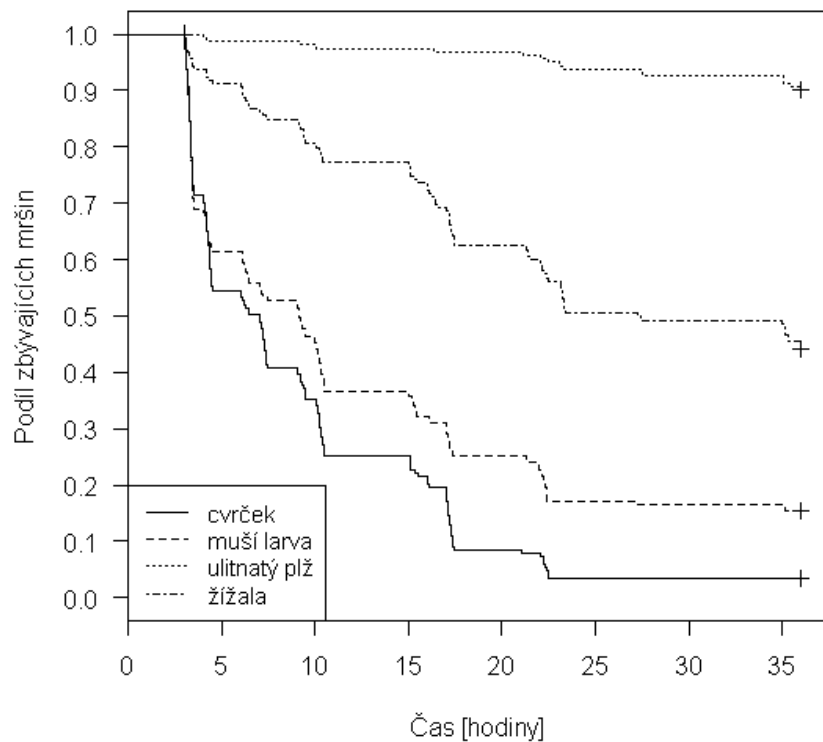
Statistické zdroje

R version 3.0.2 (2013-09-25) -- "Frisbee Sailing" Copyright (C) 2013 The R Foundation for Statistical Computing Platform: i386-w64-mingw32/i386 (32-bit)

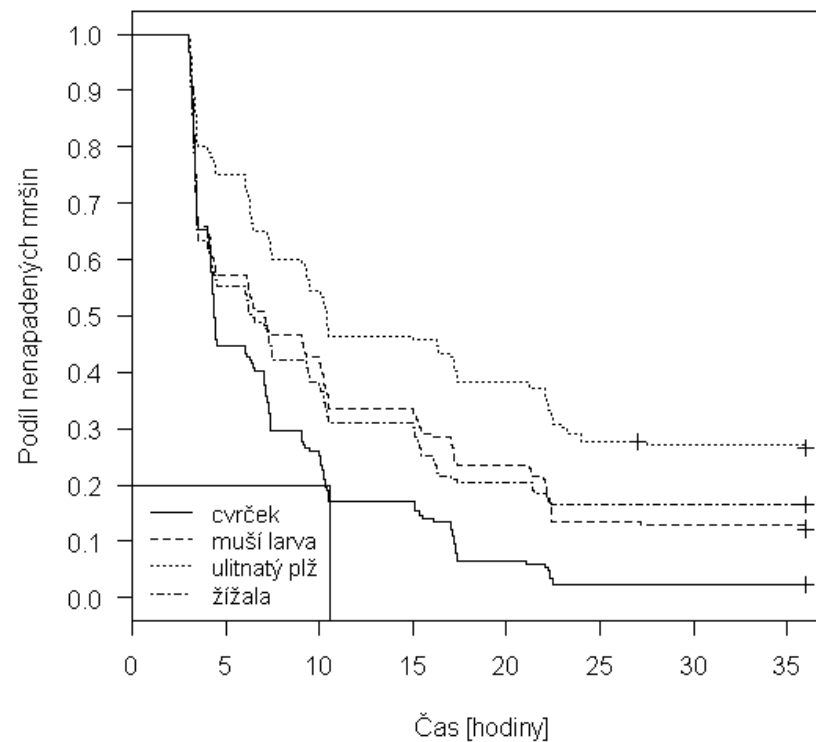
THERNEAU TM ET LUMLEY T (2013) package Survival

RIPLEY B, VENABLES B, BATES DM, HORNIK K, GEBHART A ET FIRTH D (2013) package MASS

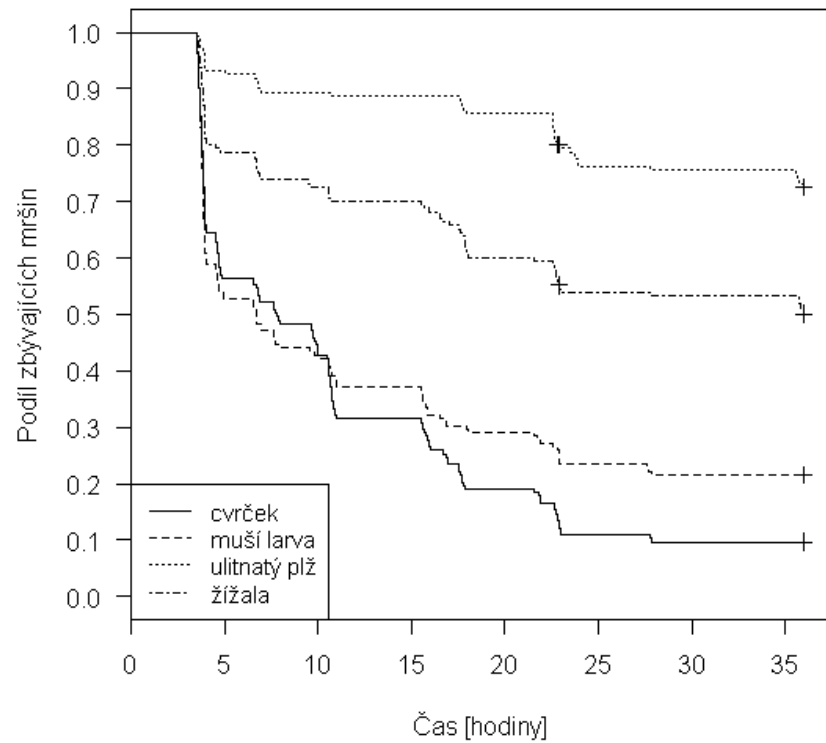
8. Přílohy



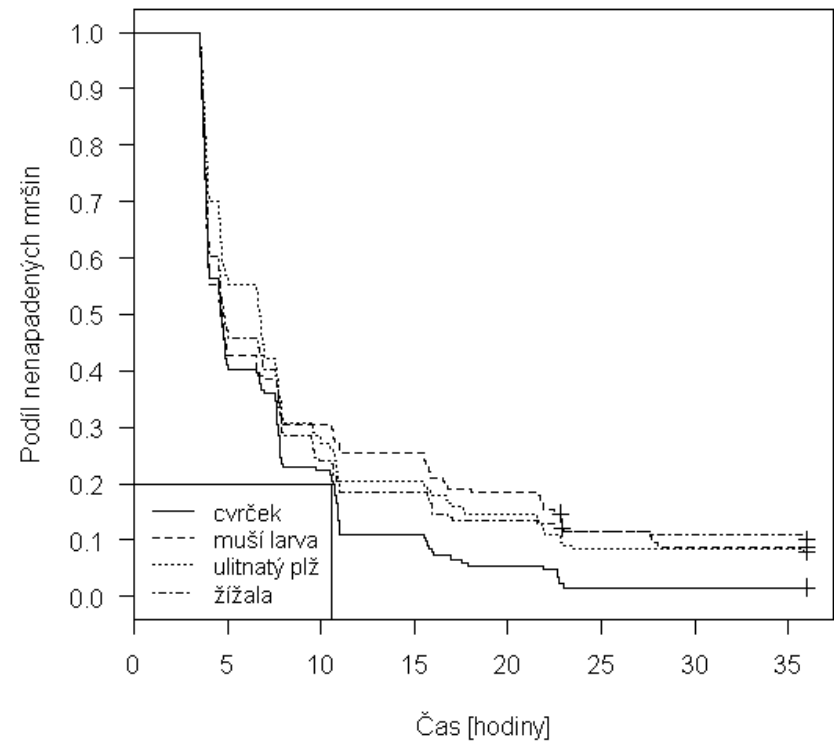
Obr. 4: Odstranění návnad na louce. Doba zdržení návnady je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu.



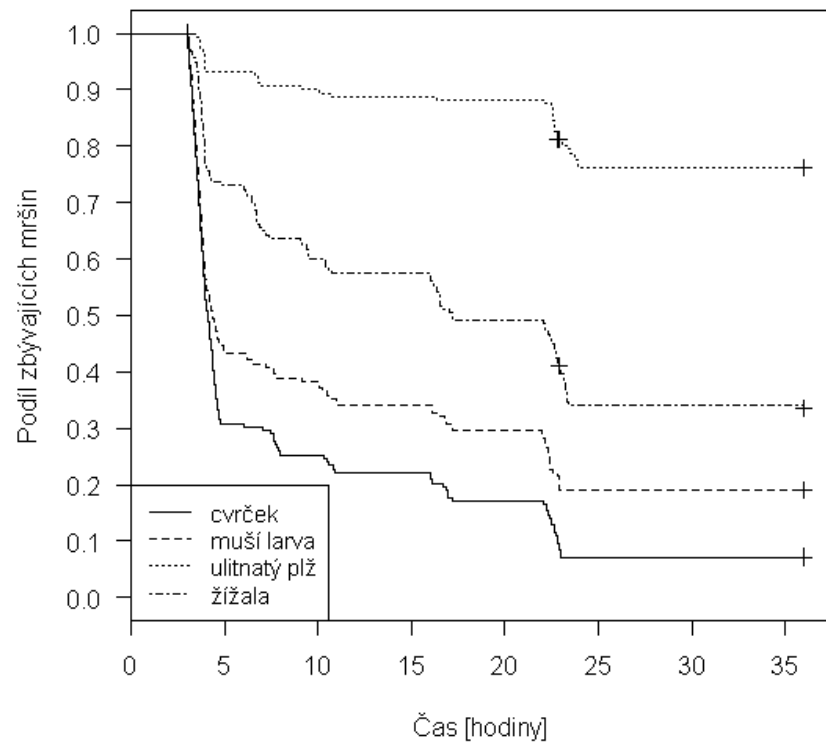
Obr. 5: Objevení (první kontakt) návnad na louce. Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících neovlivněných návnad konkrétního typu.



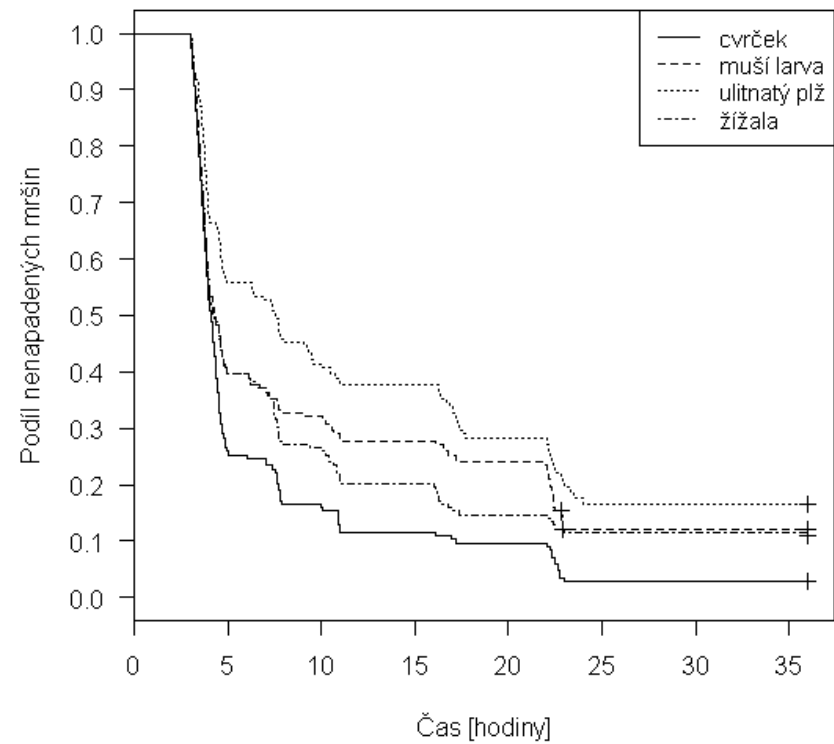
Obr. 6: Odstranění návnad na poli. Doba zdržení návnady je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu.



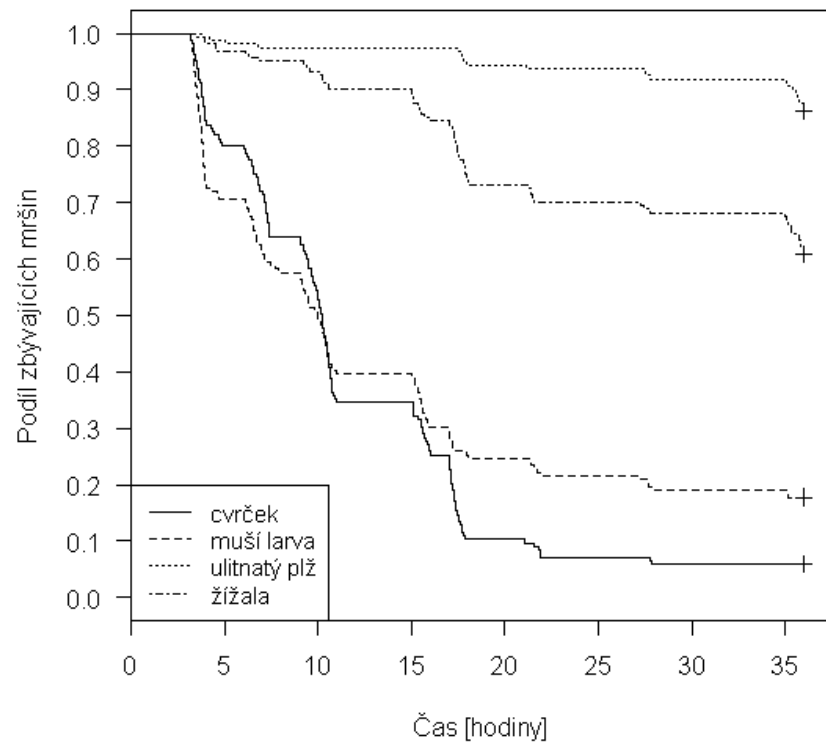
Obr. 7: Objevení návnad na poli. Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících neovlivněných návnad konkrétního typu.



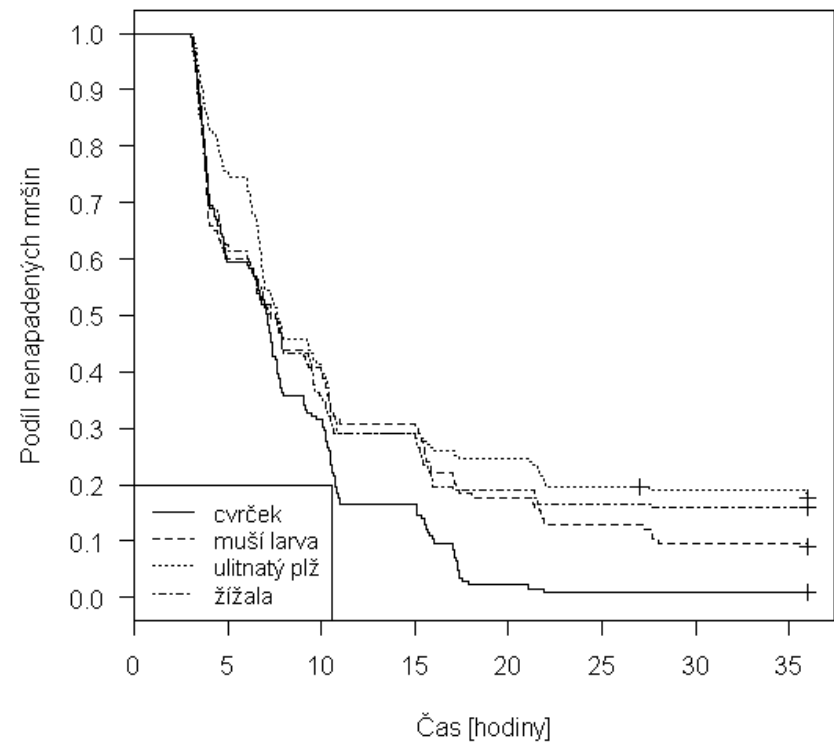
Obr. 8: Odstranění návnad při začátku pokusu ve dne. Doba zdržení návnady je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu.



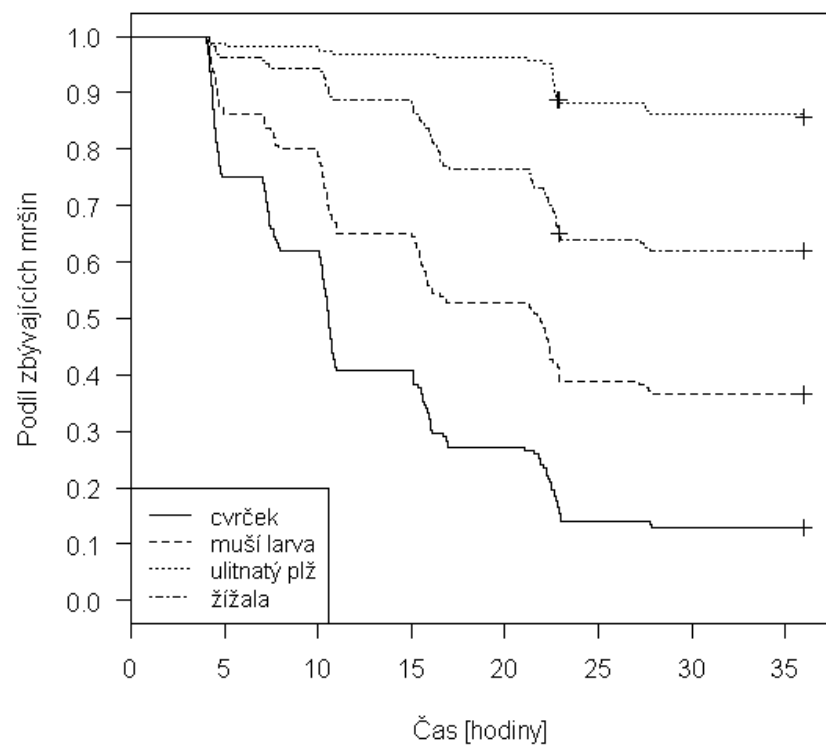
Obr. 9: Objevení návnad při začátku pokusu ve dne. Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících neovlivněných návnad konkrétního typu.



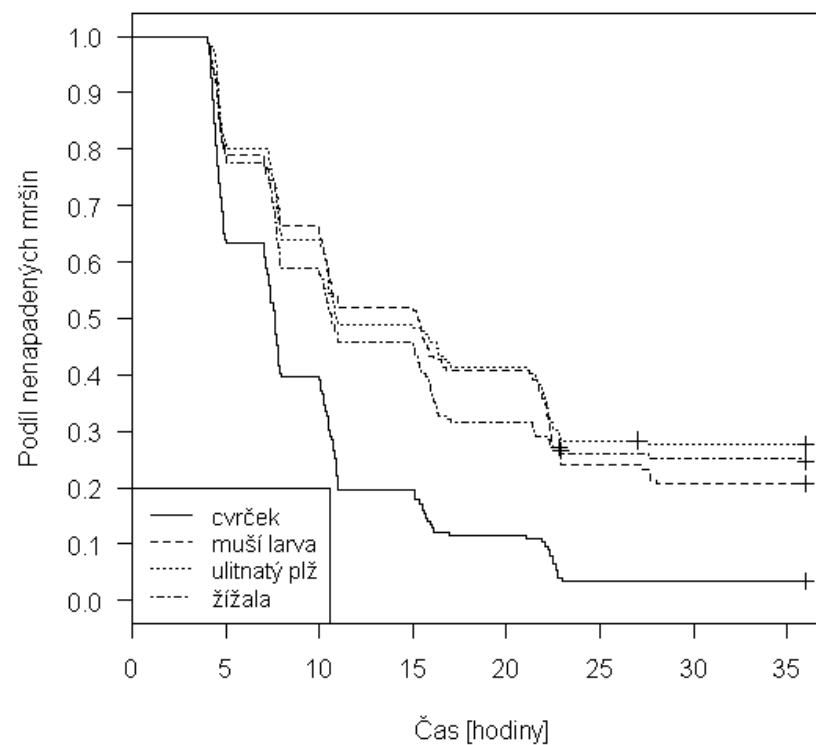
Obr. 10: Odstranění návnad při začátku pokusu v noci. Doba zdržení návnady je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu.



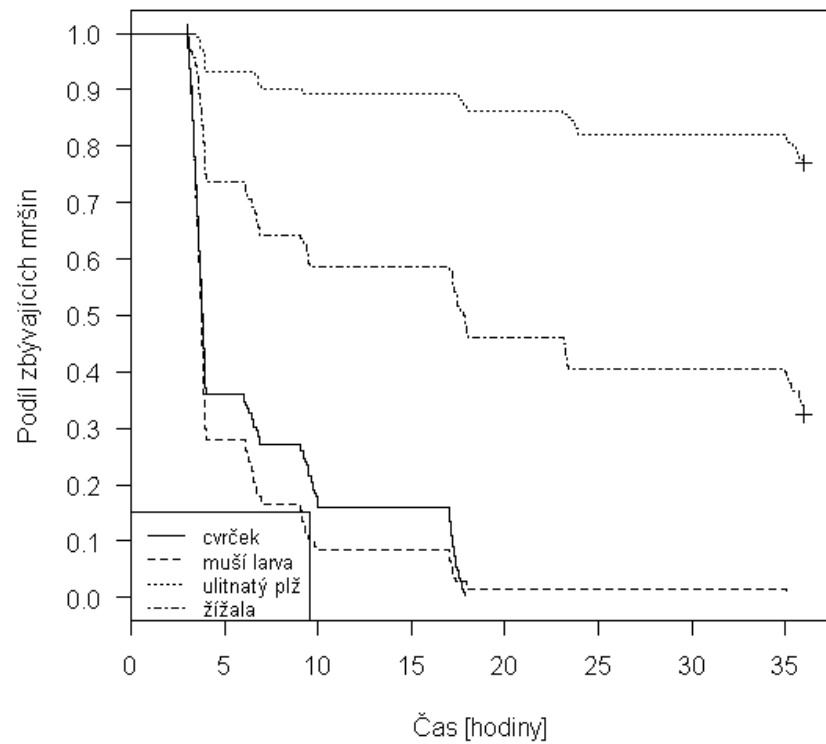
Obr. 11: Objevení návnad při začátku pokusu v noci. Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících neovlivněných návnad konkrétního typu.



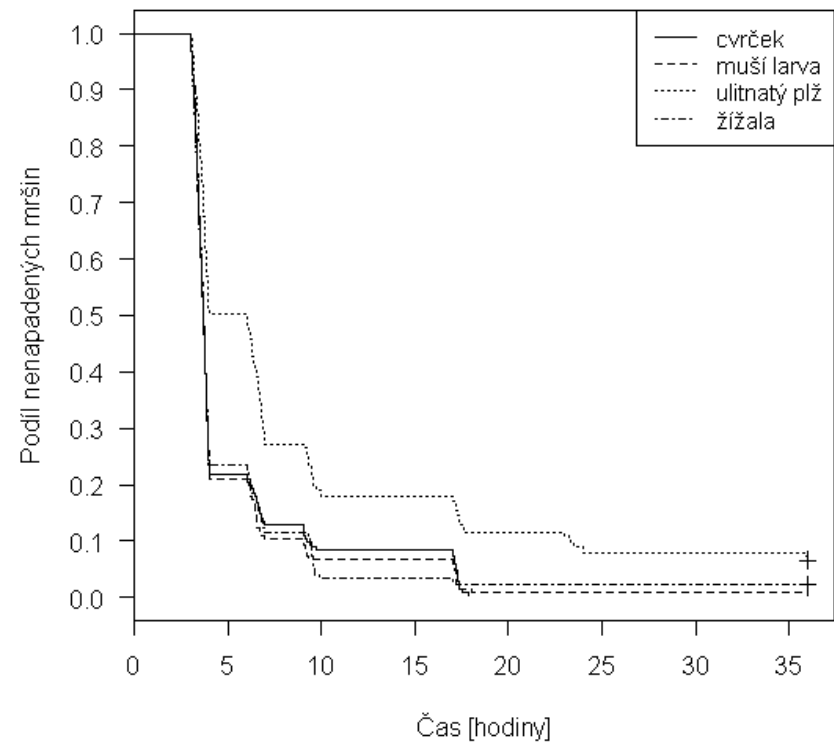
Obr. 12: Odstranění návnad na podzim. Doba zdržení návnady je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu.



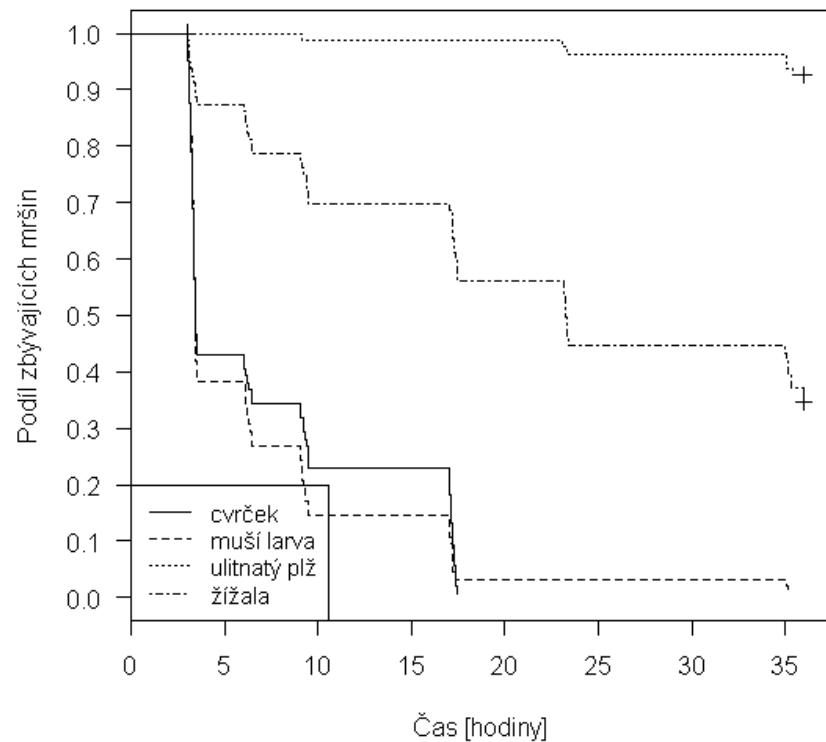
Obr. 13: Objevení návnad na podzim. Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících neovlivněných návnad konkrétního typu.



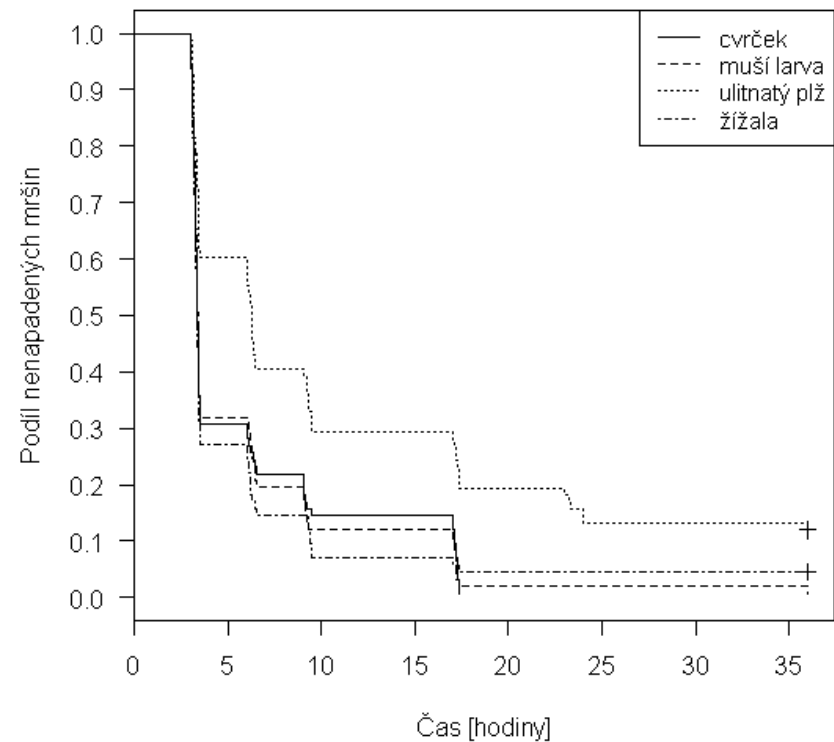
Obr. 14: Odstranění návnad na jaře. Doba zdržení návnady je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu.



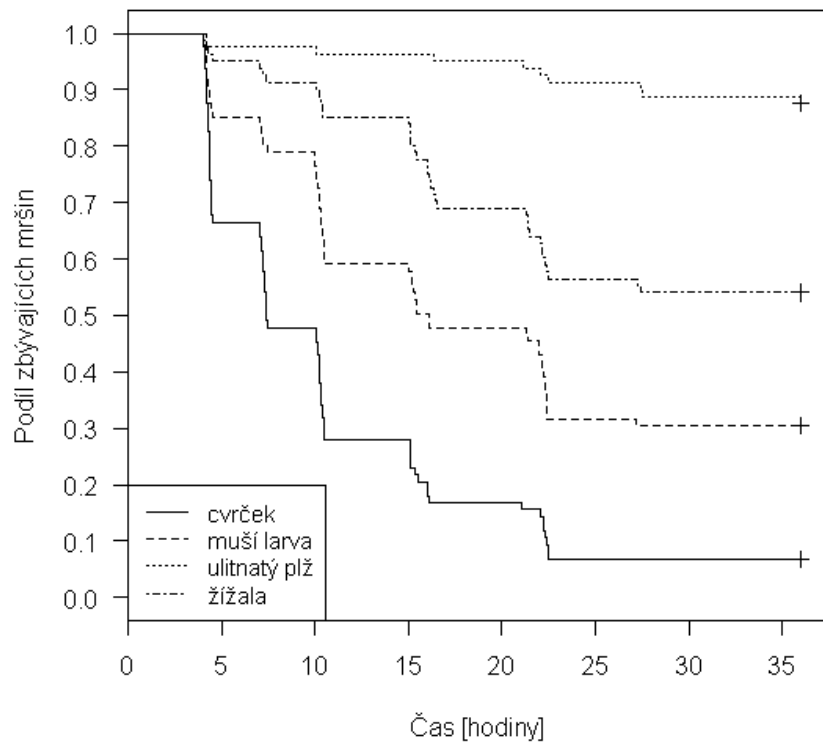
Obr. 15: Objevení návnad na jaře. Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících neovlivněných návnad konkrétního typu.



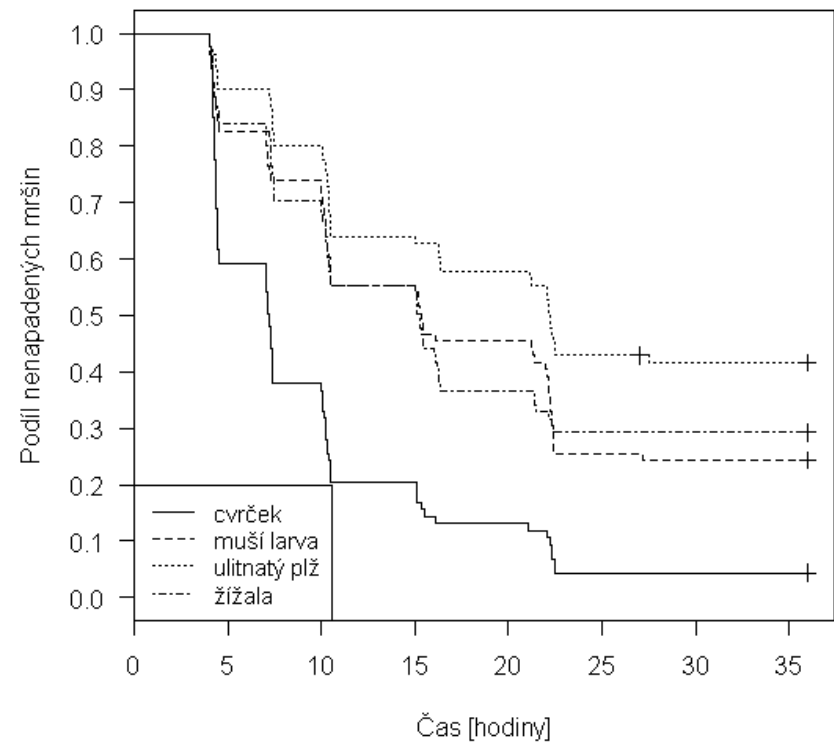
Obr. 16: Rychlost odstranění návnad na louce na jaře. Doba setrvání návnady na plošce je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu. Obrázek nerozlišuje denní dobu začátku pokusu.



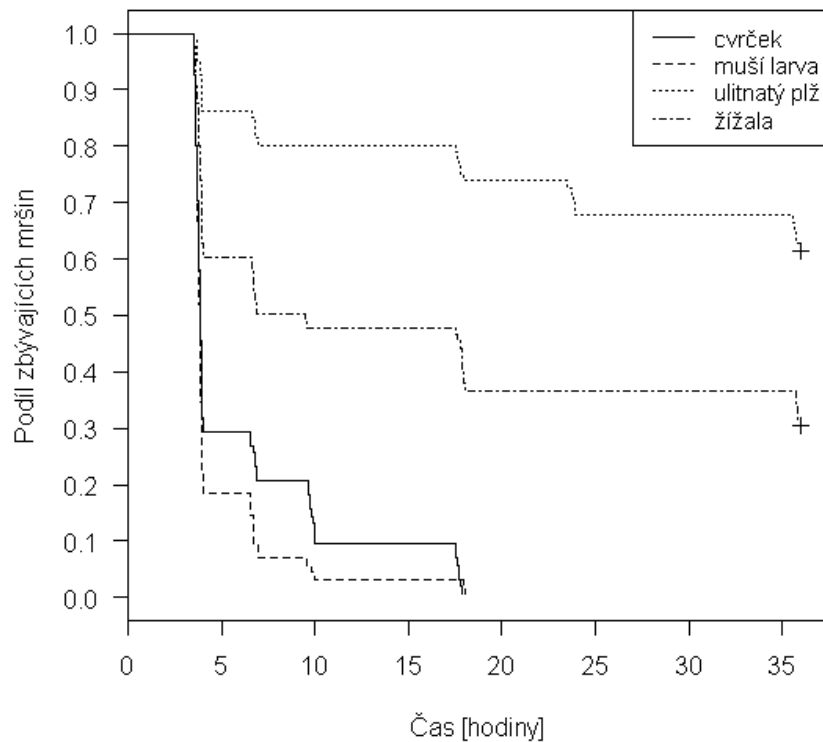
Obr. 17: Rychlost odhalení návnad na louce na jaře. Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících neovlivněných návnad konkrétního typu. Obrázek nerozlišuje denní dobu začátku pokusu.



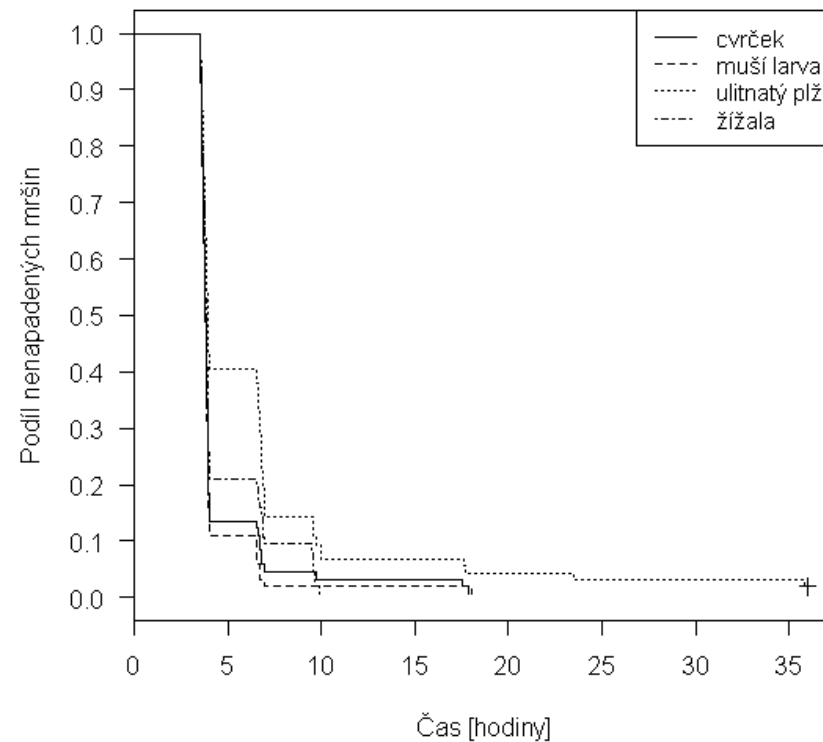
Obr. 18: Odstranění návnad na louce na podzim. Doba zdržení návnady je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu.



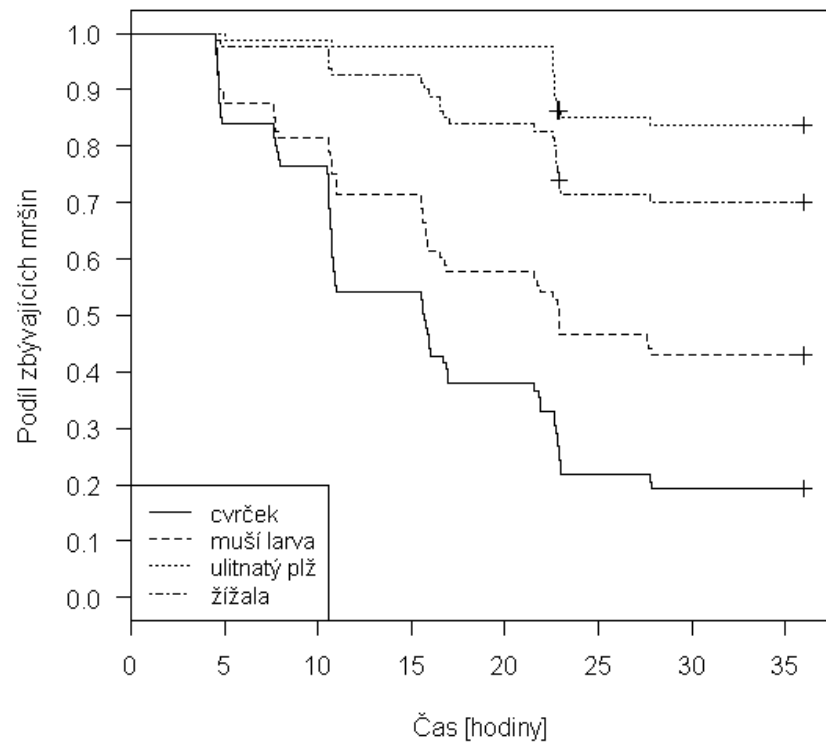
Obr. 19: Objevení návnad na louce na podzim. Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících neovlivněných návnad konkrétního typu.



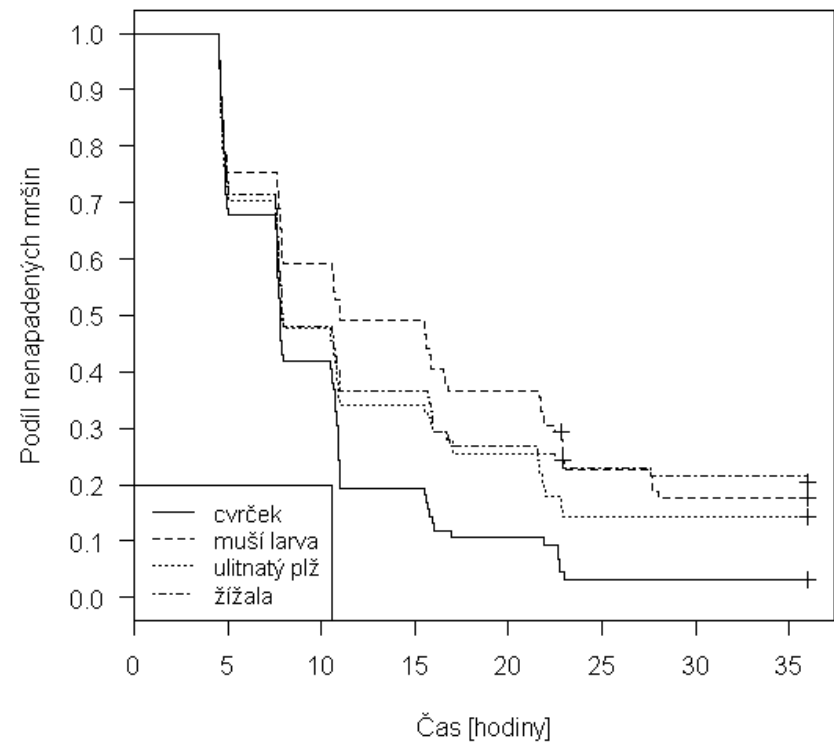
Obr. 20: Odstranění návnad na poli na jaře. Doba zdržení návnady je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu.



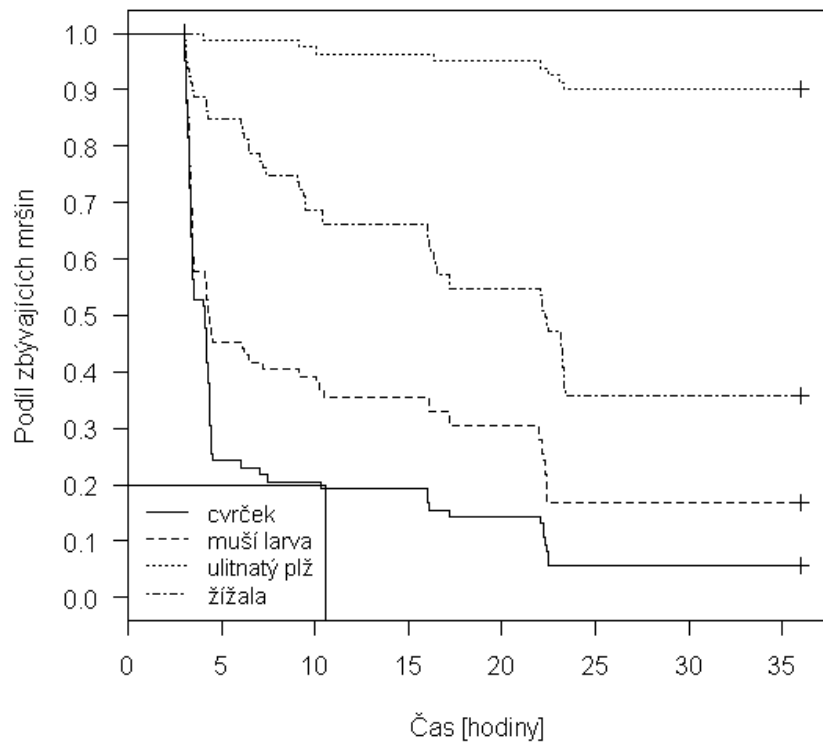
Obr. 21: Objevení návnad na poli na jaře. Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících neovlivněných návnad konkrétního typu.



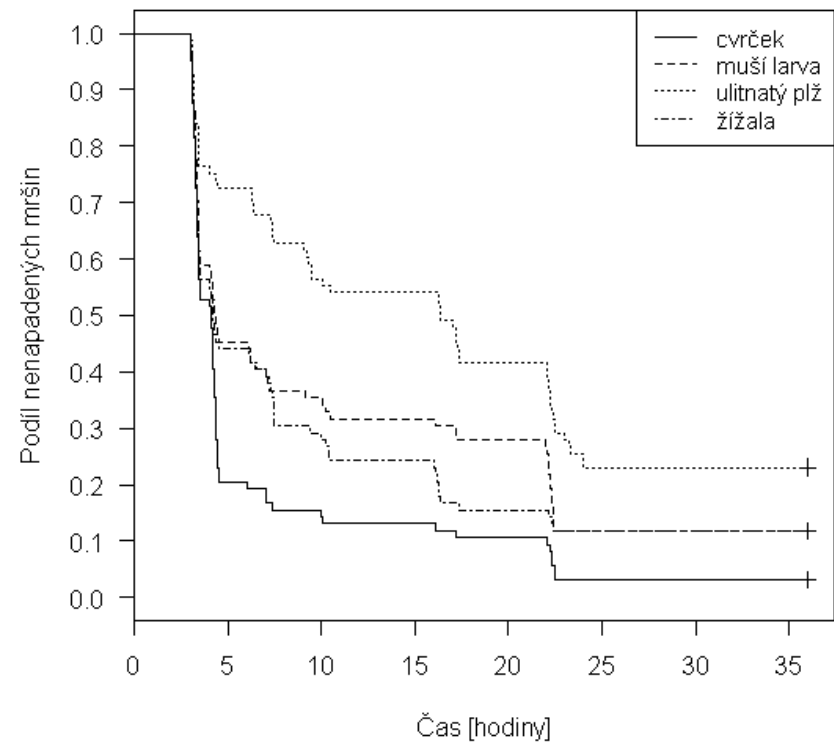
Obr. 22: Odstranění návnad na poli na podzim. Doba zdržení návnady je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu.



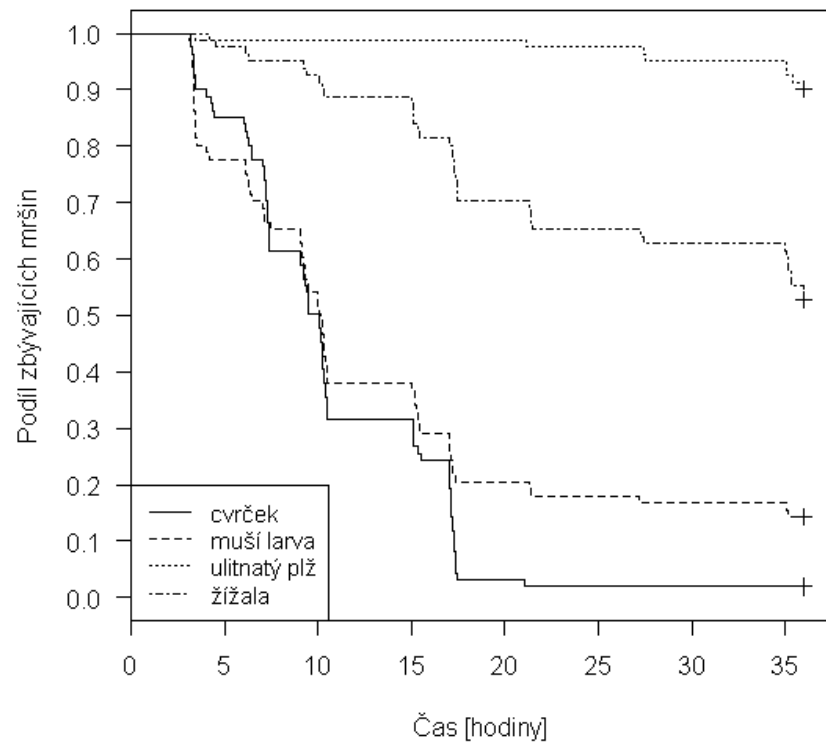
Obr. 23: Objevení návnad na poli na podzim. Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících neovlivněných návnad konkrétního typu.



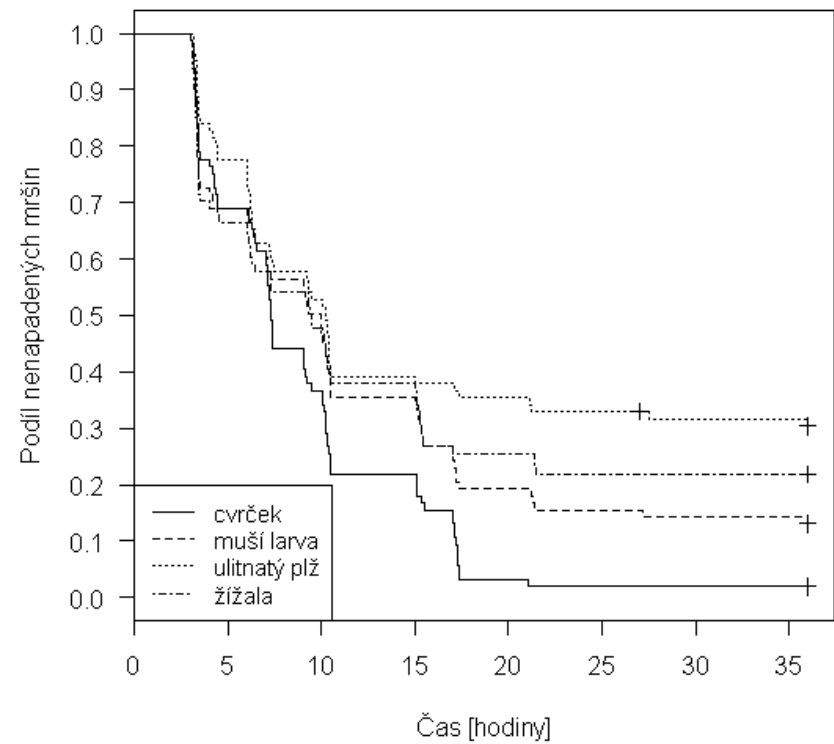
Obr. 24: Odstranění návnad na louce, když pokus začínal ve dne. Doba zdržení návnady je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu.



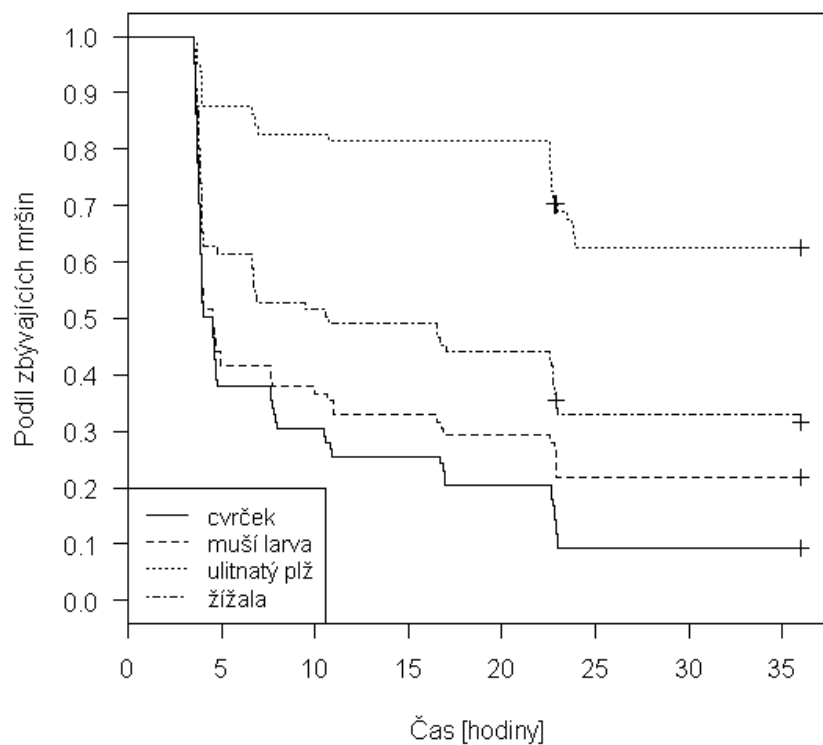
Obr. 25: Objevení návnad na louce, když pokus začínal ve dne. Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících



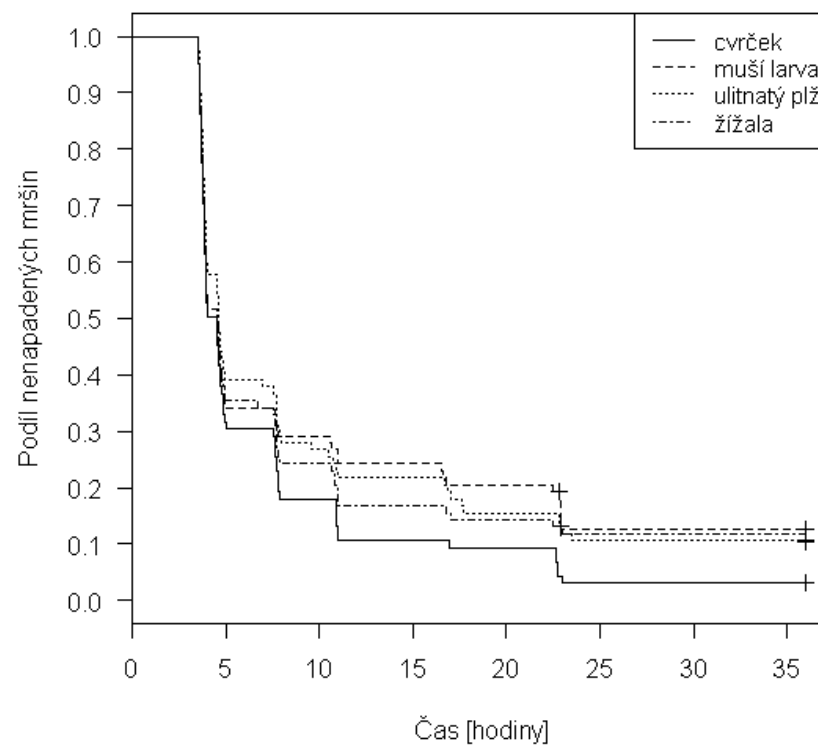
Obr. 26: Odstranění návnad na louce, když pokus začínal v noci.
 Doba zdržení návnady je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu.



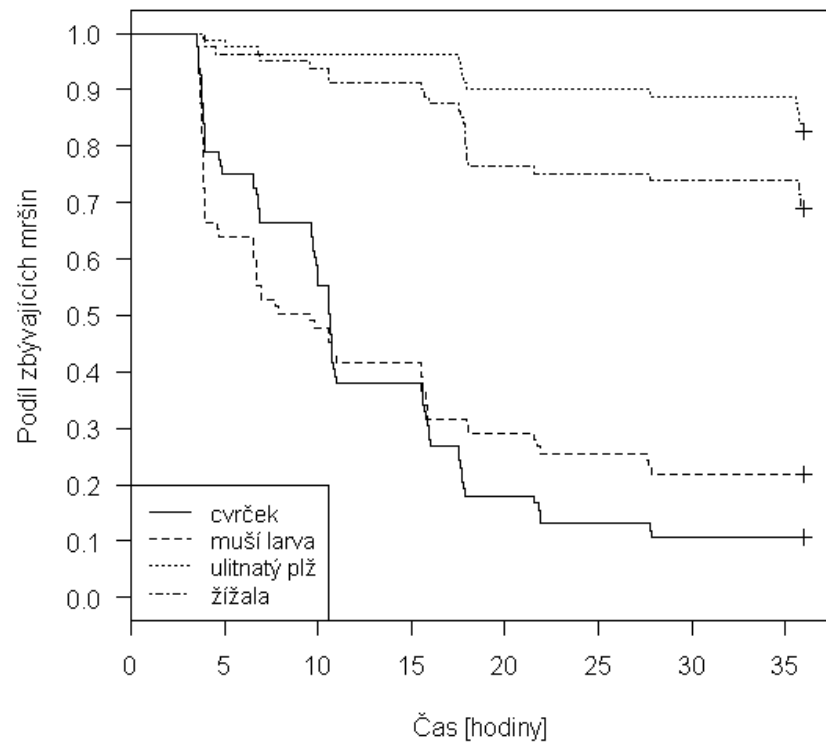
Obr. 27: Objevení návnad na louce, když pokus začínal v noci.
 Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících neovlivněných návnad konkrétního



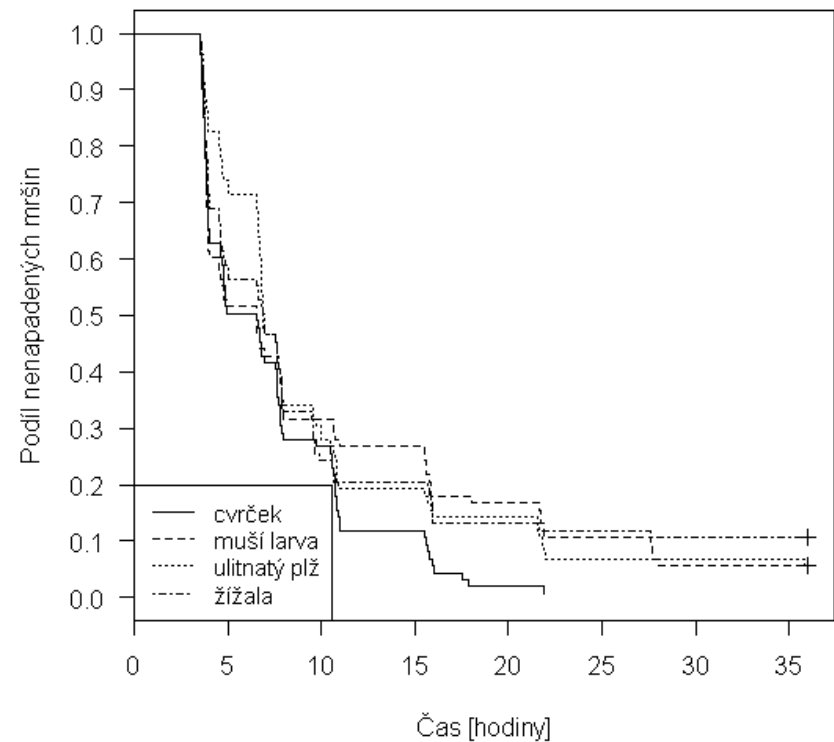
Obr. 28: Odstranění návnad na poli, když pokus začínal ve dne.
 Doba zdržení návnady je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu.



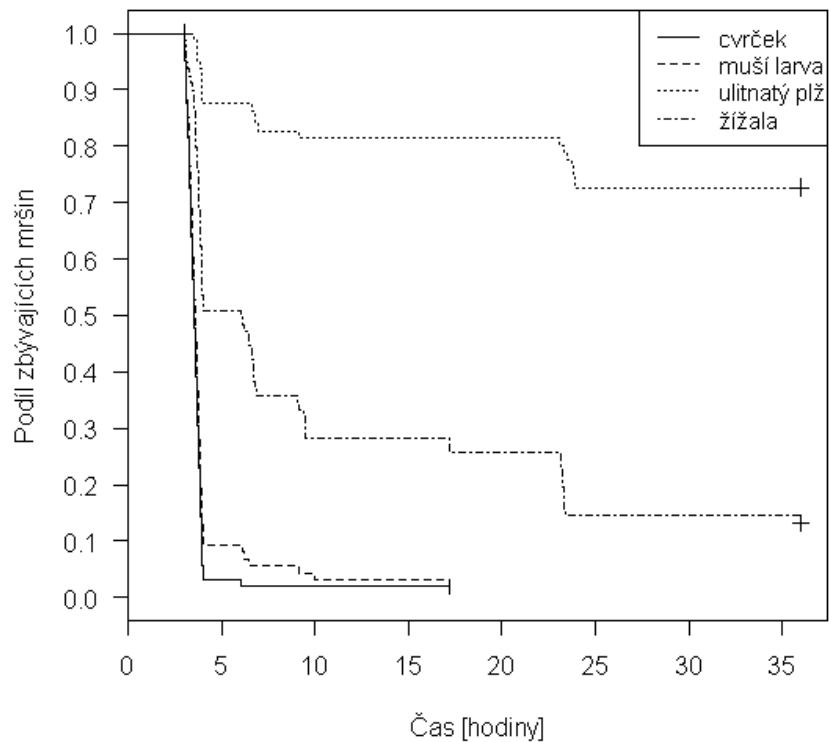
Obr. 29: Objevení návnad na poli, když pokus začínal ve dne.
 Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících neovlivněných návnad konkrétního



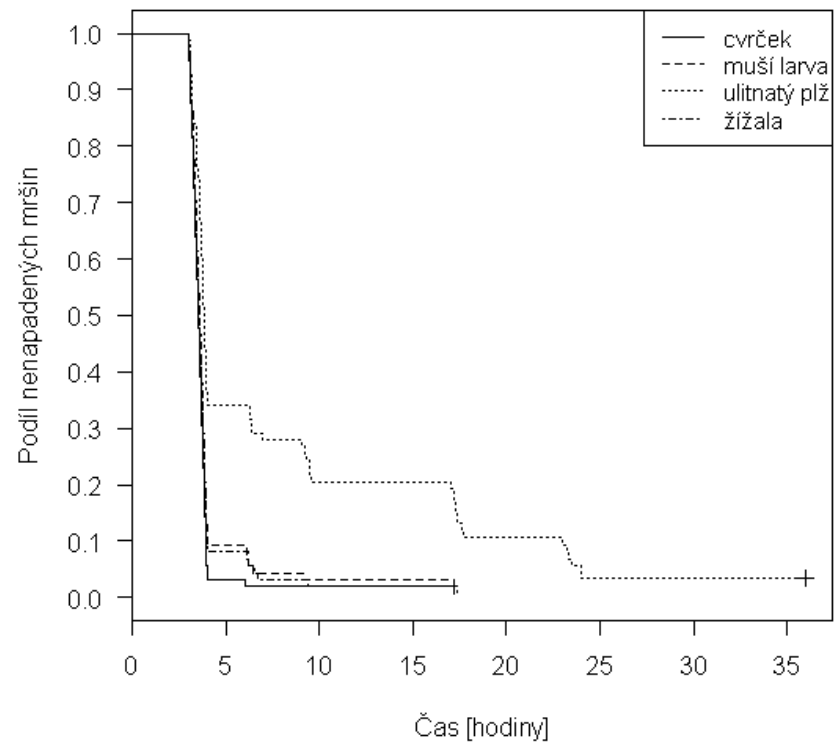
Obr. 30: Odstranění návnad na poli, když pokus začínal v noci.
Doba zdržení návnady je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu.



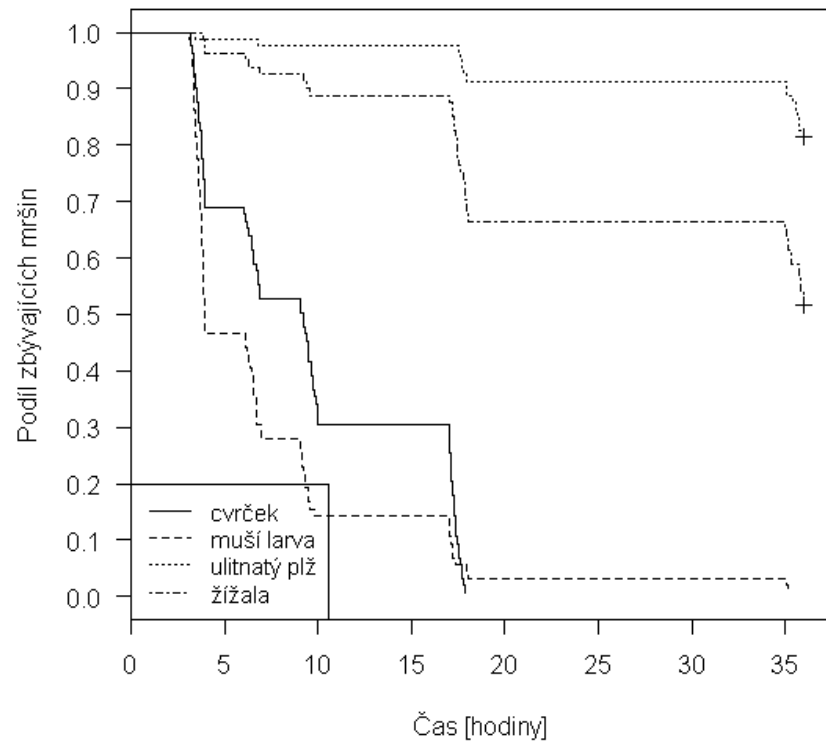
Obr. 31: Objevení návnad na poli, když pokus začínal v noci.
Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících neovlivněných návnad konkrétního



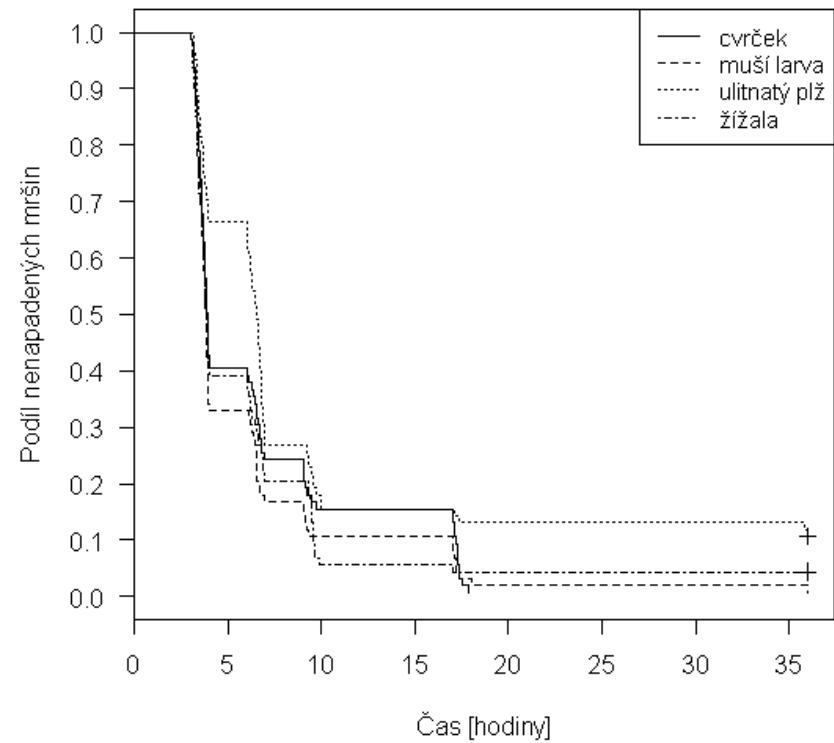
Obr. 32: Odstranění návnad na jaře, když pokus začínal ve dne.
 Doba zdržení návnady je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu.



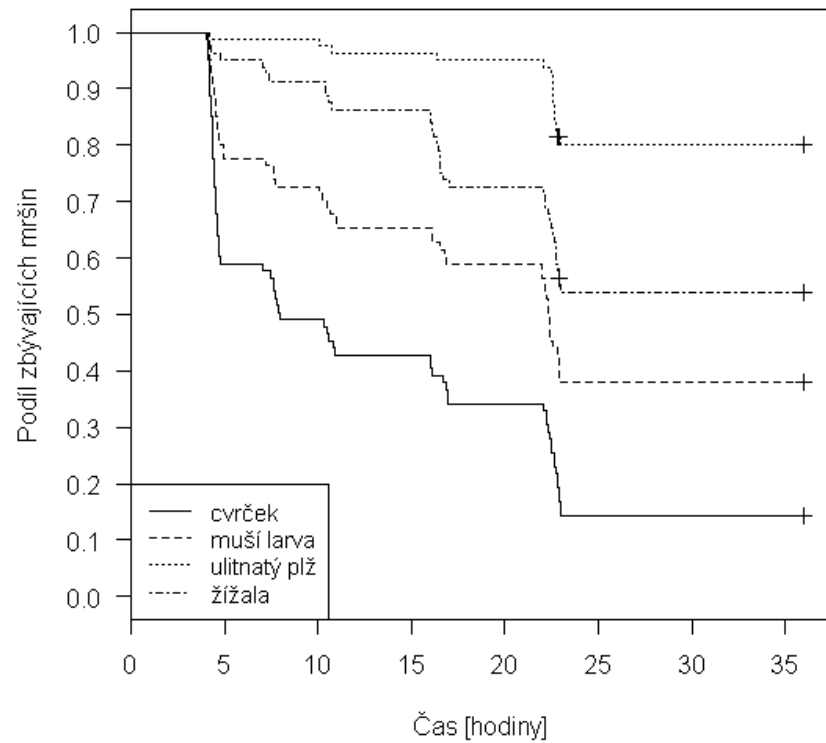
Obr. 33: Objevení návnad na jaře, když pokus začínal ve dne.
 Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících neovlivněných návnad konkrétního



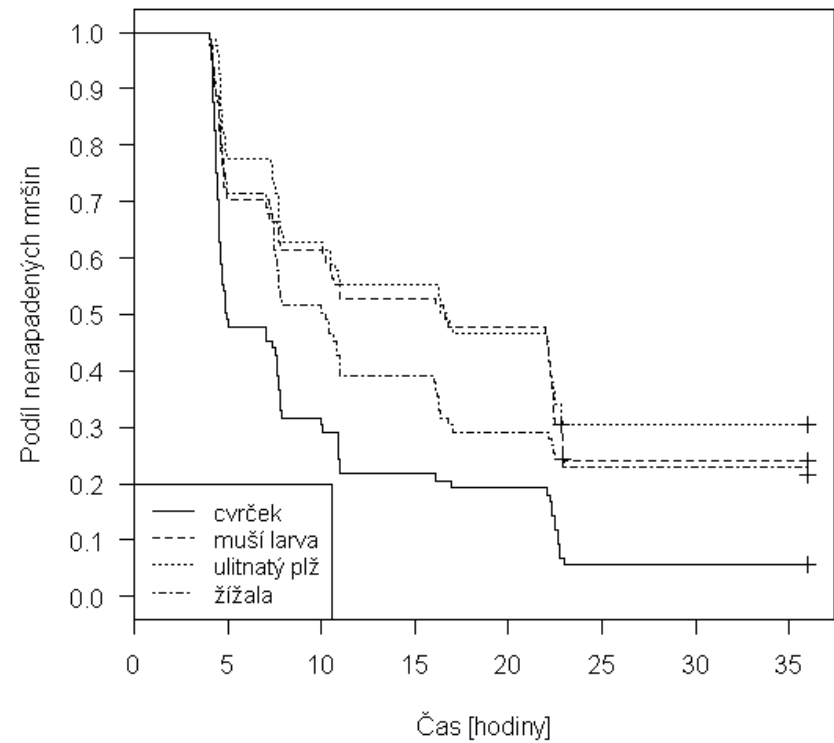
Obr. 34: Odstranění návnad na jaře, když pokus začínal v noci.
 Doba zdržení návnady je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu.



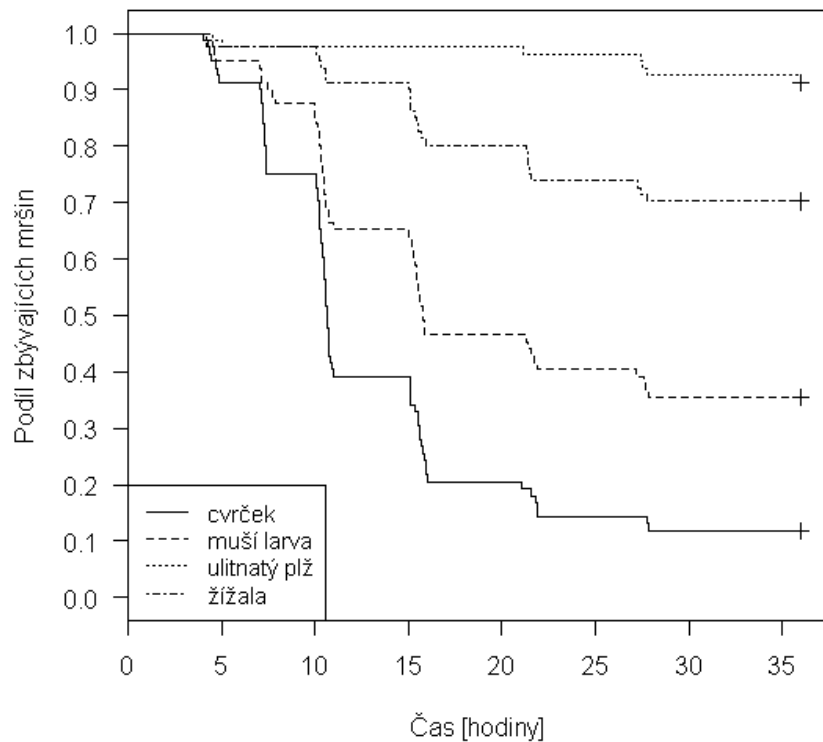
Obr. 35: Objevení návnad na jaře, když pokus začínal v noci.
 Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících neovlivněných návnad konkrétního



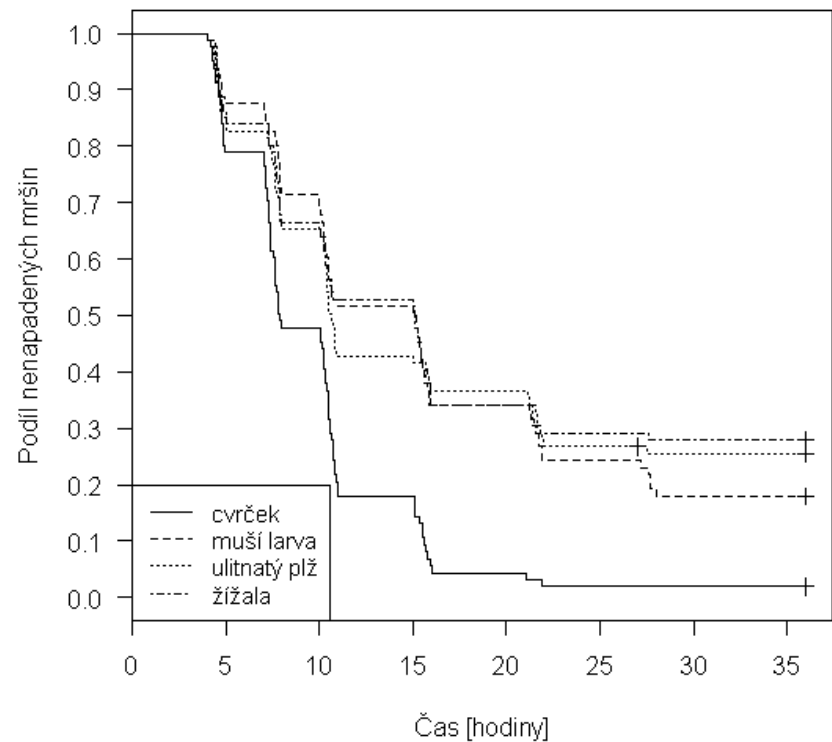
Obr. 36: Odstranění návnad na podzim, když pokus začínal ve dne. Doba zdržení návnady je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu.



Obr. 37: Objevení návnad na podzim, když pokus začínal ve dne. Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících neovlivněných návnad konkrétního



Obr. 38: Odstranění návnad na podzim, když pokus začínal v noci. Doba zdržení návnady je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících návnad konkrétního typu.



Obr. 39: Objevení návnad na podzim, když pokus začínal v noci. Doba bez ovlivnění návnady mrchožrouty je uvedena na ose x, na ose y je procentuální podíl zbývajících neovlivněných návnad konkrétního