

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Jak velikost habitatu ovlivňuje společenstvo kopřivního
hmyzu?

Diplomová práce

Bc. Tomáš Zítek

Školitel: RNDr. František Xaver Jiří Sládeček

České Budějovice 2016

Zítek, T. 2016: Jak velikost habitatu ovlivňuje společenstvo koprofilního hmyzu? [How does the habitat size affect the coprophilous insect community? Mgr. thesis, in Czech and English] – 46.p, Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The effect of dung pat size on structure of dung inhabiting insect community was studied in Central Europe. Specifically all insect inhabiting the dung pat was targeted including both beetle and fly families. Abundance and species richness were positively correlated with increasing habitat volume. Density was negatively correlated with habitat size which represents low density refuge effect. Temporally co-occurring species which utilize the resource in similar way were separated by preferences for different habitat volumes.

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

Tomáš Zítek

Poděkování

Rád bych tímto poděkoval svému školiteli Františku Sládečkovi za vedení práce, pomoc při terénních pracích a cenné informace, které vedly ke konečnému sepsání této práce. Dále děkuji všem, kdo poskytli jakékoliv podnětné informace. Velké poděkování patří mé rodině, za podporu při mých dlouholetých studiích. Speciální poděkování patří Georgovi Lucasovi za jeho celoživotní dílo.

Obsah

1. Úvod	1
2. Dělení koprofilního společenstva	2
2.1. Saprofágové	2
2.2. Omnivoři	3
2.3. Predátoři	4
3. Kompetice ve společenstvech koprofilního hmyzu	4
4. Časové charakteristiky habitatu	6
4.1. Sezonalita	6
4.2. Sukcese	7
5. Prostorové charakteristiky	9
5.1. Velikost habitatu	9
5.2. Stratifikace potravního zdroje	9
6. Kvalitativní charakteristiky	10
6.1. Druh habitatu	10
7. Shrnutí	11
8. Seznam použité literatury	12
I. Manuscript	16
II. Abstract	16
III. Introduction	17
IV. Material and methods	19
V. Analyses	22
VI. Results	24
VII. Discussion	32
VIII. Conclusion	37
IX. Acknowledgments	37
X. References	38
XI. Appendices	42

1. Úvod

Soužití mnoha druhů živočichů v obzvláště bohatých společenstvech jakými jsou například tropické pralesy, je již dlouhou dobu studovaným a stále nedostatečně vyjasněným fenoménem. Pravděpodobně nejstudovanějším modelovým typem společenstev v otázce koexistence druhů jsou rostlinná společenstva (Kraft et al. 2015; Maire et al. 2012; Silvertown 2004). Tyto ve většině případů prostorově rozlehlá a dlouhotrvající společenstva, podléhající autotrofní sukcesi, vedou ve většině případů ke klimaxovému stádiu (Begon et al., 2006) a jsou pro potřeby výzkumu velice těžce opakovatelné. Alternativní náhradou, v oblasti studií koexistence druhů jsou malé, krátkodobé ekosystémy podléhající heterotrofní sukcesi, která vede ke zničení původního habitatu (Hanski and Cambefort, 1991). Takovými ekosystémy jsou právě efemérní habitaty (Finn, 2001).

Efemérní habitaty jako výkaly, mršiny či rozkládající se houby a ovoce jsou v prostoru náhodně distribuované, časově nestabilní a nutričně hodnotné habitaty (Finn, 2001). Jedním z takovýchto habitatů, který se vyznačuje vysokými počty jedinců a značnou druhovou bohatostí je právě trus. V temperátních oblastech dosahují koprofilní společenstva obývající jediný habitat k několika stovkám jedinců a několika desítkám druhů (Sladeczek et al., 2013). V tropických oblastech pak dokáže jediný habitat nalákat i několik tisíc jedinců o více než 100 druzích (Anderson and Coe, 1974; Scholtz et al., 2009). Při takto vysokých počtech jedinců a druhů, obývajících časově i prostorově velmi limitovaný habitat, nepochybně dochází k vysokému kompetičnímu tlaku (Scholtz et al., 2009). Soužití těchto druhů proto musí být zajištěno mechanismy pro snížení potenciální kompetice (Beaver, 1977). Tato separace je často odvíjena od početných charakteristik druhů či prostředí, které tyto druhy obývají (Finn and Giller, 2000; Schoener, 1974), a napomáhá tak koexistenci druhů v těchto druhově bohatých a vysoce abundantních společenstvech. Cílem této práce je shrnout tyto charakteristiky, dle kterých dochází k rozdělení společenstva a tím ke zvýšení schopnosti koexistence vysokého počtu druhů v jediném habitatu. V druhé části (vlastní práce ve formě manuskriptu pro odborný časopis) experimentálně prověřit vliv jedné z těchto charakteristik na složení koprofilního společenstva. Touto sledovanou proměnou charakteristikou je velikost habitatu.

2. Dělení koprofilního společenstva

Koprofilní společenstvo obsahuje řadu různých taxonomických a ekologických skupin, jako jsou například houby (Fungi), hlístice (Nematoda), roztoči (Acari) a samozřejmě spousta hmyzu (Insecta) (Bernon, 1981; Hanski and Cambefort, 1991; Richardson, 1972). Nejoblíbenější skupinou, co se počtu prací týče, je právě hmyz a proto se jím budeme v následujícím textu zabývat. Nejpočetnějšími skupinami hmyzu v koprofilních společenstvech jsou brouci (Coleoptera) a dvoukřídlí (Diptera). Oba tyto taxony se dají rozdělit na tři základní funkční skupiny, kterými jsou saprofágové, omnivoři a predátoři. Tyto skupiny se dají dále dělit dle ekologie larválních a adultních stádií, na několik podskupin (ekologických guild).

2.1. Saprofágové

Saprofágové v koprofilním společenstvu jsou druhy, u kterých se dospělec i larva žije rozkládající se hmotou. Dospělci se vždy žijí na trusu, tj. jsou koprofágní a larvy se žijí buď na trusu, nebo na jiném rozkládajícím se zdroji, tj. jsou saprofágní. Jelikož je koprofagie specializovanou formou saprofagie (Hanski and Cambefort, 1991), tak budeme celou tuto skupinu nazývat saprofágové. Koprofagie dospělců je umožněna modifikací ústního ústrojí, které funguje jako filtrační a slouží k filtrování malých částic z trusu, jako jsou bakterie či epitelární buňky ze stěny střeva producenta trusu (Hata and Edmonds, 1983; Miller, 1961). Skupinu saprofágů nadále rozdělíme dle místa vývoje larvy na dvě podskupiny a to relokátory („relocators“) a obývače („dwellers“).

Relokátoři jsou druhy, jejichž larva prodělává vývoj mimo potravní zdroj (Halffter and Edmonds, 1982). Podle toho kde tento vývoj probíhá, můžeme dále rozdělit relokátory na tři skupiny a to na štoláře („tunnellers“), generalisty („generalists“) a váleče („rollers“). Štoláři hloubí nory přímo pod potravním zdrojem. Do těchto nor je transportován trus, který je následně využíván dvojnásobným způsobem; 1) buď jako výživa pro dospělé, v období vyžírání dospělých jedinců, které musí proběhnout pro dokončení vývoje pohlavních orgánů (vyžírací fáze) (Halffter and Edmonds, 1982), 2) nebo jako výživa pro larvy, které celý svůj vývoj prodělávají v těchto norách. V temperátu do této skupiny patří například druhy rodu *Onthophagus*, *Aphodius erraticus* (Halffter and Edmonds, 1982; Rojewski, 1983), nebo *Copris lunaris*. V tropech jsou to často i velké druhy, např. rodu *Heliocopris* a *Phaneus* (Hanski and Cambefort, 1991; Horgan, 2005; Krell et al., 2003). Druhou skupinou jsou váleči, kteří z potravního zdroje vytvoří sférický objekt a následně ho transportují pryč od potravního

zdroje (Halffter and Edmonds, 1982). Tento objekt může či nemusí být následovně zahrabán do podzemní nory. Odkutálený materiál je využíván opět buď jako potrava pro dospělé, či slouží jako potrava pro vývoj larvy. Mezi takovéto druhy patří např. malé druhy rodu *Sisyphus*, jehož zástupce je součástí i temperátní koprofauny (*Sisyphus shafferi*) nebo velké druhy, např. z rodů *Gymnopleurus* a *Scarabaeus*, vyskytující se převážně v tropickém a subtropickém pásu (Hanski and Cambefort, 1991; Krell et al., 2003). Třetí skupinou jsou generalisté, jejichž larva se vyvíjí v jiném rozkládajícím se zdroji. Mezi tyto druhy patří jak zástupci řádu Coleoptera (např. *Aphodius prodromus*), kteří se vyvíjí například v tlejícím listí (Gittings and Giller, 1997), tak i zástupci řádu Diptera (např. *Lucillia caesar*), jejichž vývoj probíhá také například v tlejících rostlinných zbytcích či v mršinách (Erzinclioglu, 1996; Gregor et al., 2002).

Obývači jsou druhy, jejichž larva prodělává celý vývoj či jeho podstatnou část uvnitř potravního zdroje. Mezi druhy, které prodělávají celý vývoj v potravním zdroji, patří v temperátní oblasti většina druhů rodu *Aphodius* (např. *Aphodius fossor*, *A. haemorrhoidalis*) (Vitner, 1998) či některé tropické druhy rodu *Oniticellus* (*O. formosus*, *O. planatus*) (Davis, 1989). V druhém případě prodělávají larvy svůj brzký vývoj v půdě blízko potravního zdroje (např. *Aphodius rufus*) nebo na pomezí půdy a potravního zdroje (*Oniticellus egregius*) (Davis, 1989). Mimo Scarabaeidae patří mezi obývače také podčeleď Oxytelinae (Staphylinidae), a značná část ekrementy obývajících zástupců dvoukřídlých (např. *Musca autumnalis*) (Gregor et al., 2002). Larvy tohoto řádu mají stejně jako dospělí brouci ústní ústrojí přizpůsobené na mikrofagii (Dowding, 1967). Pravděpodobně, jako někteří jiní zástupci dvoukřídlých využívajících mršiny, nejprve mimotělně natráví potravu enzymy, které vpouštějí z úst a následně požírají tuto tekutou, natrávenou hmotu a sekundárně ji tráví uvnitř těla (Skidmore, 1985).

2.2. Omnivoři

Omnivoři koprofilního společenstva jsou druhy, u kterých dochází ke změně potravní strategie mezi larvou a dospělcem. Ve většině případů je dospělec koprofágní (Hydrophilidae: *Sphaeridium*, *Cercyon*) s ústním ústrojím přizpůsobeným k mikromagii (Holter, 2004) a larva je dravá (Sowig, 1997). V případě dvoukřídlých jsou larvy buď striktní predátoři (*Mesembrina meridiana*) (Dickson et al., 2012), nebo jsou po většinu vývoje saprofágní, nicméně nemohou dokončit svůj vývoj bez živé potravy (Dickson et al., 2012; Skidmore, 1985). Mezi omnivory dále řadíme i druhy u kterých je naopak dospělec predátor a larva

striktně saprofágní, například druhy rodu *Scathophaga* (*Scatophaga stercoraria*) (Blanckenhorn et al., 2010).

2.3. Predátoři

Predátoři koprofilního společenstva představují druhy, které ve všech svých stádiích loví živou kořist. Mezi predátory se řadí především čeledi Staphylinidae a Histeridae. Obě tyto skupiny jsou, díky variabilitě ve velikosti, schopny lovit nejrůznější kořist od vajíček dvoukřídých přes roztoče, různé larvy až po velké brouky částečně přesahující jejich velikost (Fincher, 1995). Striktní predátoři se vyskytují také u dvoukřídých (Empoidea, Dolichopodidae) (Cumming and Cooper, 1993; Hulcr et al., 2005).

3. Kompetice ve společenstvech koprofilního hmyzu

Vysoký kompetiční tlak je v koprofilních společenstvech způsoben především prostorovou a časovou limitací zdroje a zároveň vysokou abundancí a druhovou bohatostí (Finn and Gittings, 2003). Největší úroveň kompetice je pozorována především v tropických oblastech. Právě zde se vyskytuje největší množství extrémně specializovaných koprofágních brouků, kteří dokáží i velké potravní zdroje (10 až 15 kg) rozebrat do několika hodin (Hanski and Cambefort, 1991). Doube (1990) klasifikoval jihoafrické koprofágní brouky (Scarabaeinae), dle kompetiční schopnosti zahrnutých jedinců. Jako nejvíce konkurence schopné druhy označil velké zástupce z guildy válečů a štolářů (Doube, 1990). Válání je adaptací k co nejrychlejší transportaci trusu pryč od jeho původního zdroje a tím od ostatních kompetitorů (Krell et al., 2003). U štolářů je takovou adaptací naopak rychlé zahrabávání potravního zdroje a tím jeho odstranění z dosahu kompetitorů (Horgan and Fuentes, 2005). Některé druhy (*Heliocopris*) dokonce zvládají monopolizovat i velké potravní zdroje (Giller and Doube, 1994), kdy jedinci překryjí celý potravní zdroj zeminou a tím zamezí šíření pachových částic, které lákají ostatní kompetitory (Doube, 1991). Obývači (Scarabaeidae, Oxytelinae) a omnivoři tropických společenstev jsou, v porovnání s dvěma výše zmíněnými skupinami, kompetičně velice slabými gildami v tropech často specializovanými na staré, nekvalitní a pro ostatní brouky nevyužitelné zdroje (Davis, 1996; Huerta et al., 2003). Obecně se dá říci, že kompetice v tropických společenstvech se odehrává především mezi dospělými stádii koprofágních brouků, a to především díky ekologickým adaptacím velkých, zdroj rychle zpracovávajících druhů (Finn and Gittings, 2003).

Jiná situace je v temperátních oblastech, kde jsou koprofilní společenstva ochuzená o tyto velké, kompetičně silné a trus rychle zpracovávající druhy. Místo těchto druhů, je temperátní společenstvo složené převážně z malých a několika středních druhů obývačů (Aphodinae, Oxytelinae), omnivorů (Hydrophilidae) a dvoukřídlých. U těchto druhů jak dospělci (vyjma dvoukřídlých), tak larvy žijí přímo v potravním zdroji a vyskytují se často ve velkých abundancích (stovky jedinců) (Bernon, 1981; Hanski and Cambefort, 1991). Právě tyto vysoké abundance druhů, kteří žijí přímo v časově a prostorově velmi omezeném habitatu můžou zapříčinit nárůst kompetičního tlaku. Mezi dospělci se kompetice předpokládá především v případech jejich masového výskytu (Hanski and Cambefort, 1991; Hirschberger and Degro, 1996), kdy jsou stovky jedinců schopni znehodnotit potravní zdroj natolik, že následný vývoj larev jak dvoukřídlých, tak brouků již není možný. Ačkoliv masové výskyty některých druhů jsou poměrně časté, stále nejsou jasné přesné podmínky, za kterých tyto stavy nastávají (Finn and Gittings, 2003). Většina prací zabývajících se temperátními společenstvy nicméně uvažuje vysokou kompetici spíše mezi larválními stádii (Finn and Gittings, 2003), avšak většina dosavadních studií se zabývala pouze vnitrodruhovou kompeticí (Landin, 1961). Experimentální studie u různých druhů obývačů rodu *Aphodius* prokázaly, že schopnost larev dokončit svůj vývoj je negativně závislá na denzitě (počet jedinců na jednotku objemu zdroje) (Gittings, 1994). Negativně závislý na denzitě je dále také počet nakladených vajec samicí za den (Holter, 1979), velikost třetích instarů (Gittings, 1994) a velikost vylíhlých jedinců (Hirschberger, 1998). Dále zvyšující se denzita zapříčiňuje zvýšení počtu jedinců, kteří emigrují z daného habitatu pryč (Finn and Giller, 2000). V závislosti na mnohých důkazech vnitrodruhové kompetice (Finn and Gittings, 2003) se předpokládá, že je zde i velký potenciál pro kompetici mezidruhovou. Obzvláště při současném výskytu druhů, které využívají habitat stejným způsobem. Mezidruhová kompetice byla přímo pozorována mezi brouky a dvoukřídlými, kdy ovipoziční chování druhu *Aphodius ater* záviselo na početnosti saprofágních larev druhu *Scatophaga stercoraria* (Hirschberger and Degro, 1996). Kromě obývačů se v temperátních společenstvech vyskytují také zástupci z gildy štolářů, např. občasné početní jedinci rodu *Onthophagus*, nebo zástupci čeledi Geotrupidae (Hanski and Cambefort, 1991). Ti jsou však v larvální kompetici od obývačů separováni tím, že se jejich potomstvo vyvíjí mimo potravní zdroj a na rozdíl od svých tropických příbuzných nejsou schopni transportovat tak velké množství materiálu, pokud se nejedná o případ jejich masového výskytu.

Ačkoliv se v koprofilních společenstvech vyskytuje potenciálně silná kompetice (Finn and Gittings, 2003), jsou lokální společenstva stále vysoce abundantní a druhově bohatá (Sladeczek et al., 2013; Anderson and Coe, 1974). Proto se dá předpokládat, že v těchto společenstvech fungují jisté mechanismy, které tuto kompetici značně snižují (Beaver, 1977). Takovéto mechanismy zapříčiňují rozdělení celého společenstva podél určitých charakteristik tak, aby se potenciální kompetitoři ve společenstvu potkávali prostorově a časově co nejméně, nebo využívaly jiný habitat či potravní zdroj (Schoener, 1974; Silwertown, 2004). V rámci koprofilních společenstev můžeme nejstudovanější charakteristiky, které zapříčiňují rozdělení lokálních společenstev, rozdělit do tří částí (Finn and Gittings, 2003): 1) Časové charakteristiky, které představují sezonalitu, stáří potravního zdroje a denní aktivitu druhů; 2) Prostorové charakteristiky zahrnující velikost habitatu a rozdílné části habitatu; 3) Kvalitativní charakteristiky, které zahrnují typ habitatu (druh zvířete, které habitatu vyprodukovalo), nebo velikost částic, které jsou různé druhy koprofilního hmyzu schopny pozřít. Těmito charakteristikami se budeme v následujícím textu zabývat. Pokusíme se shrnout jejich vliv na strukturu společenstev, a to především na gildové úrovni tropických a temperátních společenstev.

Některé studie (Finn *et al.*, 1998; Finn and Gittings, 2003; Gittings, 1994) zahrnují i charakteristiky, které se týkají větších geografických oblastí, jako např. nadmořská výška nebo typ ekosystému, ve kterém se efemérní habitaty nacházejí. Nicméně, tyto charakteristiky mají vliv spíše na složení společenstva větších geografických oblastí (Kraft *et al.*, 2015), např. složení celého koprofilního společenstva Jižní Afriky. V lokálním měřítku jsou prakticky nemnžené a nemají takový vliv na strukturalizaci lokálního společenstva, proto se jimi nebudeme zabývat.

4. Časové charakteristiky

4.1. Sezonalita

Ačkoliv se distribuce potravního zdroje využívaného koprofilním společenstvem během roku, na rozdíl od jiných zdrojů které využívá například nektarivorní hmyz (Tilman, 1978), v zásadě nemění, tak je sezónní změna druhového složení v koprofilním společenstvu značná (Sladeczek et al., 2013). Časová posloupnost v rámci roku je samozřejmě úzce spjata se změnou teploty a množstvím srážek. Ty jsou pak limitujícím faktorem převážně v extrémních podmínkách (sucho, chladno). V severním temperátu a horských oblastech teplota značně

limituje schopnost vývoje, a tím zkracuje období aktivity hmyzu (Landin, 1961). Naopak v tropických oblastech určují srážky aktivní období koprofilního společenstva, například svým vlivem na vlhkosti půdy (Hanski and Cambefort, 1991). Celá skupina druhů, která si tvoří svá hnízda v půdě (štolaři, váleči), se rozmnožuje v době vyšší vlhkosti (většinou po období dešťů), kdy jsou brouci schopni díky vyšší vlhkosti půdy konstruovat své nory. Naproti tomu obývači se v těchto oblastech rozmnožují spíše v následujícím sušším období, jelikož jsou přizpůsobeni na využívání starších, a sušších potravních zdrojů, a zároveň nejsou závislí na vlhkosti půdy, jelikož nemusí připravovat hnízda pro larvy (Davis, 1996). Největší efekt má sezonalita v oblastech, kde se střídají 4 roční období (střední Evropa, částečně mediterán a severní temperát), a kde byla také nejvíce studována (Hanski, 1980; Sladecek et al., 2013). Studie odhalily jasné rozdělení druhů i ekologických gild v rámci sezóny. Většina relokátorů je jarní skupinou. Naproti tomu omnivoři, kteří se v sukcesi vyskytují spolu s relokátory, mají své největší abundance až v letním období (Sladecek et al., 2013). Tímto tyto dvě ranně sukcesní skupiny snižují vzájemný kompetiční tlak. Obývači vykazují několik různých typů separace podél ročních období. Jsou tu druhy striktně jarní (*Aphodius haemorrhoidalis*) a striktně podzimní (*Aphodius rufus*) a dále pak druhy s dvěma generacemi ročně (rozdělením s dvěma píky v jejich abundanci), a to jarní a podzimní (*Aphodius fimetarius*) (Sladecek et al., 2013). Díky jejich snížené přítomnosti v letních měsících se opět separují od v této době abundantních omnivorů a také od larev dvoukřídlých, které mají abundanční maxima také v letních měsících (Sladecek et al., 2016). Nepřítomnost obývačů (vyjma dvoukřídlých) v letních měsících může být způsobena nižší tolerancí k vyšší teplotě, která byla u některých druhů rodu *Aphodius* pozorována (Landin, 1961). Dvoukřídlí na druhou stranu mají vyšší aktivační energii než brouci rodu *Aphodius* (Hammer, 1941). Predátoři jsou skupinou, která je rovnoměrně distribuována napříč roční sezónou (Sladecek et al., 2013).

4.2. Sukcese

Stáří potravního zdroje je dalším aspektem, který výrazně ovlivňuje složení společenstva. Během doby po kterou je potravní zdroj exponován povětrnostním vlivům, v něm dochází ke změně fyzikálních charakteristik jako je vlhkost (Landin, 1961). I zde se nachází veliké rozdíly mezi temperátními a tropickými oblastmi a to především v délce existence potravního zdroje. V temperátních oblastech, kde byla sukcese studována nejvíce (Finn et al., 1998; Hanski and Koskela, 1977; Sladecek et al., 2013), probíhá sukcese 14 i více dní. Nicméně, největší abundance koprofilního společenstva se u brouků objevuje na druhý, až třetí den

a postupně klesá k sedmému až desátému dni. Během této doby prochází společenstvo významnými změnami. Většina studií rozčleňuje společenstvo na ranně, středně a pozdně sukcesní druhy či je zde určitý vzor dělení v rámci sukcese i na úrovni gild. Jako raně sukcesní se dají pokládat obě skupiny alokátorů (Gittings and Giller, 1997; Vitner, 1998) a většina omnivorů (Sladeczek et al., 2013). Obývači (vyjma dvoukřídlých) a stejně tak predátoři jsou rozšířeni po celém sukcesním gradientu (Finn et al., 1998; Hanski and Koskela, 1977; Sladeczek et al., 2013). Pouze ty nejmenší druhy predátorů (*Atheta spp.*) jsou vázány na pozdní sukcesi, pravděpodobně kvůli značnému výskytu roztočů, na kterých se mohou živit. Dospělí dvoukřídlí mají největší abundance mezi první a druhou hodinou po vytvoření exkrementu (Mohr, 1943). Posloupnost druhů dvoukřídlých v sukcesi byla studována pouze na druhové úrovni a žádný vzor týkající se separace gild není z výsledků patrný (Mohr, 1943). Larvy dvoukřídlých mají své největší abundance přibližně od třetího dne dále (Sladeczek et al., 2013). Tím by si potenciálně mohli konkurovat se štolari, nicméně jsou od nich separovány v rámci sezónního gradientu (Sladeczek et al., 2016). Sukcesí tropických společenstev se zabývá mnohem méně studií (Horgan, 2001; Sabu et al., 2006). Všechny však ukazují, že sukcese v těchto společenstvech probíhá mnohem rychleji, což je způsobeno především přítomností silně kompetujících druhů (velcí štolari a váleči) díky nimž dochází k rychlé degradaci potravního zdroje (Halffter and Edmonds, 1982). Tyto studie se zabývají výhradně pravými koprofágními brouky, nicméně opět ukazují podobný vzor, který lze sledovat i v temperátních společenstvech. Na první den sukcese mají největší abundance relokátoři a až v pozdějších fázích sukcese (pokud ještě probíhá) se objevují obývači, kteří jsou zde adaptovaní na silně destruované zdroje (Krell et al., 2003). Rozdílem oproti temperátu je, že v těchto společenstvech existuje sukcesní stratifikace v řádu hodin (Krell-Westerwalbesloh et al., 2004). Tato rychlá sukcesní změna zřejmě zapřičiňuje další stratifikaci v rámci časové osy, kterou je v denní a noční sukcese, tedy jestli byl zdroj vytvořen v denních či nočních hodinách. Druhy tropických společenstev mají denní či noční aktivitu, což může opět být výsledkem rozdílné tolerance k teplotě (Krell et al., 2003). Mezi oběma těmito skupinami se vyskytují kompetičně silné druhy. Přes den jsou to především váleči (*Kepher*), kteří při vysokých abundancích dokáží potravní zdroj degradovat natolik, že se sukcese zcela zastaví (Halffter and Edmonds, 1982). V nočních hodinách se naopak vyskytují velcí štolari (*Heliocopris*), kteří dokáží potravní zdroj monopolizovat jeho úplným překrytím zeminou (Giller and Doube, 1994).

5. Prostorové charakteristiky

5.1. Velikost habitatu

Vztahem mezi velikostí habitatu a složením koprofilního společenstva se detailně zabývá druhá část této práce.

5.2. Stratifikace potravního zdroje

Efemérní habitat je díky působení vnějších efektů i díky působení hmyzu vnitřně rozdělen na několik fyzikálně odlišných prostorů. Při povrchu potravního zdroje, díky počátečnímu vysychání vzniká takzvaná „krusta“, která naopak následně zabraňuje nadměrnému vysychání (Landin, 1961). Pod touto krustou, vlivem pohybu značného množství hmyzu, vznikají takzvané „galerie“ a centrální část potravního zdroje zůstává po značnou dobu sukcese tekutá a zpočátku obsahuje až 85% vody (Holter, 1994). Proto by se dalo předpokládat, že rozvrstvení prostoru v rámci potravního zdroje může být dalším aspektem, dle kterého se společenstvo koprofilního hmyzu může separovat a tím může snižovat kompetici druhů (Finn and Gittings, 2003). Několik studií sledovalo preference pro výběr části habitatu na rodu *Aphodius* (Holter, 1982; Gittings, 1994; Finn and Giller, 2000). U adultních jedinců většiny studovaných druhů se podařilo prokázat preference pro periferní (sušší) části habitatu, přičemž zde byly i rozdíly v preferenci buďto vrchní části krusty, nebo bočních částí spojených s podkladem. Objevili se zde pouze dva případy generalistů v rámci výběru prostorové pozice v habitatu. Nicméně tyto dva druhy (*A. fossor*, *A. fimetarius*) v rámci sukcese setrvávají v habitatu nejdéle dobu („sukcesní generalisté“) (Holter, 1994), proto jsou nejspíše adaptováni na fyziologický stres, který vzniká díky anaerobnímu prostředí v centrální vlhké části (Holter, 1994). Larvy těchto druhů se v nižších instarech zdržují také v periferní části (Gittings, 1994), či na pomezí půdy a potravního zdroje, kde nevzniká anoxické prostředí v takové míře (Gitting and Giller 1997). Třetí instary, které se vyskytují v pozdní fázi sukcese (Finn and Giller, 2000), se vyskytují napříč celým habitatem, ve kterém již díky vysychání neexistují anoxické podmínky (Landin, 1961). V počátečních fázích sukcese se nicméně vyskytuje oblast (centrální část), která je těmito obývači využita jen z malé části. Otázkou tedy zůstává, jestli například larvy dvoukřídlých, nebo rod *Sphaeridium* (Hydrophilidae) jsou k těmto podmínkám s vysokou vlhkostí více tolerantní (vlastní pozorování) a nesnižují tak kompetiční tlak separací v rámci prostoru uvnitř habitatu.

6. Kvalitativní charakteristiky

6.1. Druh habitatu

Druh trusu, či spíše druh zvířete, které jej vyprodukovalo je další charakteristikou, která se i v lokálním měřítku může významně lišit (Finn and Gittings, 2003). Různé druhy zvířat, produkují různě kvalitní trus, přičemž kvalita zahrnuje například obsah dusíku, uhlíku, vody, poměr velikosti částic či obsah dalších organických látek, kterými se daný producent potravního zdroje živí (Gittings and Giller, 1998; Holter and Scholtz, 2007). Základní dělení zdroje je na trus herbivorů, omnivorů a karnivorů, které se ve svém chemickém složení zásadně liší (Hanski and Koskela, 1978). Trus karnivorů je využíván jen velmi zřídka v některých tropických lesích, kde je nedostatek trusu produkovaného většími savci, nebo je tento trus využíván při krmné fázi díky lepšímu obsahu důležitých látek (Hanski and Cambefort, 1991). Nejvyužívanější je trus herbivorů a omnivorů. Obecně se dá říci, že trus herbivorů je v prostředí mnohem více rozšířen, tudíž by se dala předpokládat specializace právě na tento typ trusu. Nicméně spousta afrických válečů (vyjma nejmenších rodů *Sisyphus* a *Neosisyphus*) preferují spíše trus omnivorů (Hanski and Cambefort, 1991). To může být způsobeno tím, že tyto druhy jsou omezeny, co do objemu zdroje, velikostí koule kterou dokáží vytvořit, proto mohou preferovat nutričně kvalitnější trus omnivorů (Hanski and Koskela, 1978). Trus velkých herbivorů je na druhou stranu využíván obzvláště velkými štoláři (*Heliocopris*). To je pravděpodobně způsobeno potřebou velkého množství materiálu, které je nutné pro zajištění dostatečného množství zdroje pro vývoj larvy. Celkově výsledky ukazují, že 72% koprofágních brouků afrických savan preferuje buď jeden nebo druhý ze dvou základních typů trusu (Hanski and Cambefort, 1991). Rozdíly v kvalitě a složení trusu se samozřejmě objevují i uvnitř těchto skupin (Holter and Scholtz, 2007). V temperátních oblastech a v případě jednoho druhu herbivora i rozdíly v sezóně, způsobené změnou nabídky potravy (Edwards and Aschenborn, 1987). Kvantitativní studie na temperátním společenstvu koprofágních brouků (Finn and Giller, 2002; Holter and Scholtz, 2007; Mroczunski and Komosinski, 2014) ukazují, že ačkoliv žádný ze studovaných druhů společenstva nemá exkluzivní preferenci pro určitý typ trusu (kůň, ovce, kráva), tak abundance napříč těmito typy se značně liší. Konkrétně u rodu *Sphaeridium* a některých druhů rodu *Aphodius* (*A. rufuper*, *A. rufus*, *A. ater*, *A. prodromus*). Obecně se ale toto rozdělení nedá příliš aplikovat na rozdělení celých gild a funguje spíše na druhové úrovni. Pouze rod *Sphaeridium* (omnivoři) má největší zastoupení v kravském trusu. Zůstává však otázka, zda je toto způsobeno vyšší

tolerancí k prostředí s vyšší vlhkostí, kterou mají jejich blízcí příbuzní (Short & Fikacek, 2013). Separace na vyšších taxonomických úrovních dle typu habitatu je známa u dvoukřídlých (Psarev, 2002). V kravském trusu se převážně vyskytují zástupci Muscidae a Sepsidae a naopak v koňském trusu mají větší abundance Sphaeroceridae a Anthomyidae. Celkově je zřejmé, že pokud se lokálně vyskytuje více druhů producentů trusu, může to zapříčinit strukturalizaci druhů i vyšších taxonů a tím snížit potenciální kompetici v lokálním koprofilním společenstvu.

S typem habitatu značně souvisí velikost částic, které koprofágní druhy požírají (Holter, 2000; Holter and Scholtz, 2007). Různé typy habitatu mají rozdílný vývoj jeho fyzikálních vlastností. Zatím co u kravského trusu se po několika hodinách po exponování vytvoří krusta, která částečně zabraňuje vysychání, u jiných typů trusu (kůň, ovce) se krusta netvoří a tyto habitaty vysychají mnohem rychleji. S úbytkem vlhkosti se tyto malé částice pravděpodobně akumulují ve větší, což může znamenat zamezení konzumace těchto částic. Rozsah průměru částic, které jsou tyto druhy schopny pozřít, se pohybuje v rozmezí od 2 až 130 μm (Holter and Scholtz, 2007). Tento rozsah je závislý na velikosti druhu, přičemž velcí váleči jsou schopni trávit větší částice nežli stejně velcí štolari a obývači. Celkově to vypadá tak, že čím dál a čím menší množství potravy (štolari obecně zpracovávají větší množství trusu nežli stejně velcí váleči) je oddělováno od původního potravního zdroje, tím větší částice jsou brouci schopni pozřít. Proto rozdělení společenstva dle selektivního výběru velikosti částic má smysl jen u trus obývajících druhů. V temperátní oblasti druhy rodu *Aphodius* požírají částice o průměru od jednotek μm do 20 μm . Nicméně výzkum ukázal, že částice těchto velikostí tvoří 40 až 50% objemu zdroje na počátku jeho vytvoření v závislosti na druhu producenta tohoto zdroje (Holter, 2000). Celkově se zdá, že tyto habitaty mají vyšší než potřebné množství reálně konzumovatelné hmoty, tudíž se nedá předpokládat, že by docházelo k separaci společenstva na základě selektivního výběru částic.

7. Shrnutí

Je zřejmé, že většina charakteristiky habitatu, které jsou proměnlivé v lokálním měřítku, mají určitý vliv na strukturalizaci společenstva, čímž snižují kompetici mezi druhy a napomáhají lokálním společenstvům udržet vysokou druhovou bohatost a abundanci. Jak v tropické oblasti, tak v temperátu mají největší vliv časové charakteristiky. V tropické oblasti především změna mezi dnem a nocí, která od sebe ve většině odděluje dvě nejvíce kompetičně schopné gildy (váleče a štolare). V temperátní oblasti má nejzásadnější vliv

sezonalita a stáří habitatu, které obě také oddělují celé gildy. Další charakteristikou, která má značný vliv na rozdělení společenstva alespoň v tropech je typ habitatu, přičemž se zde objevují značně rozdílné preference pro trus omnivorů či herbivorů. V temperátu má rozdílný typ habitatu u brouků vliv spíše na druhové úrovni, zatímco u dvoukřídlých od sebe odděluje vysoce abundantní taxonomické skupiny.

8. Seznam použité literatury v úvodní části

- Anderson, A.M. & Coe, M.J. (1974). Decomposition of elephant dung in an arid tropical environment. *Oecologie*, 14, 111-125.
- Beaver, R.A. (1977). Non-equilibrium Island' Communities: Diptera Breeding in Dead Snails. *Journal of Animal Ecology*, 46, 783-798.
- Begon, M., Townsend, C. & Harper, J. (2006). *Ecology: From Individuals to Ecosystems, 4th Edition*. Blackwell Publishing.
- Bernon, G. (1981). Species abundance and diversity of the Coleoptera component of a South African cow dung community, and associated insect predators. University of Bowling Green Ohio.
- Blanckenhorn, W.U., Pemberton, A.J., Bussiere, L.F., Roembke, J. & Floate, K.D. (2010). A review of the natural history and laboratory culture methods for the yellow dung fly, *Scathophaga stercoraria*. *Journal of Insect Science*, 10.
- Cumming, J.M. & Cooper, B.E. (1993). Techniques for Obtaining Adult-Associated Immature Stages of Predacious Tachydromiine Flies (Diptera, Empidoidea), with Implications for Rearing and Biocontrol. *Entomological News*, 104, 93-101.
- Davis, A. (1989). Nesting of Afrotropical *Oniticellus* (Coleoptera, Scarabaeidae) and its evolutionary trend from soil to dung. *Ecological Entomology*, 14, 11-21.
- Davis, A. (1996). Community organization of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Differences in body size and functional group structure between habitats. *African Journal of Ecology*, 34, 258-275.
- Dickson, L., Evershed, R.P. & Wall, R. (2012). Measurement of predatory behaviour in cow dung-colonising insect larvae, using compound-specific (¹³C)-tracing of dietary fatty acids. *Journal of chemical biology*, 5, 19-25.
- Doube, B.M. (1990). A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. *Ecological Entomology*, 15, 371-383.
- Doube, B.M. (1991). Dung beetles of Southern Africa. In: *Dung beetle ecology*. Princeton university press Princeton, New Jersey, pp. 133-155.
- Edwards, P.B. & Aschenborn, H.H. (1987). Patterns of nesting and dung burial in *Onitis* dung beetles - implications for pasture productivity and fly control. *Journal of Applied Ecology*, 24, 837-851.
- Erzincliglu, Z. (1996). *Blowflies (Naturalists' Handbooks 23)*. The Richmond Publishing Company, Slough.
- Fincher, G.T. (1995). Predation on the Horn Fly (Diptera, Muscidae) by Two European Species of *Philonthus* (Coleoptera, Staphylinidae). *Southwest Entomologist*, 20, 131-136.
- Finn, J. (2001). Ephemeral resource patches as model systems for diversity-function experiments. *Oikos*, 92, 363-366.

- Finn, J. & Gittings, T. (2003). A review of competition in north temperate dung beetle communities. *Ecological Entomology*, 28, 1-13.
- Finn, J., Gittings, T. & Giller, P. (1998). *Aphodius* dung beetle assemblage stability at different spatial and temporal scales. *Applied Soil Ecology*, 10, 27-36.
- Finn, J.A. & Giller, P.S. (2000). Patch size and colonisation patterns: an experimental analysis using north temperate coprophagous dung beetles. *Ecography*, 23, 315-327.
- Finn, J.A. & Giller, P.S. (2002). Experimental investigations of colonisation by north temperate dung beetles of different types of domestic herbivore dung. *Applied Soil Ecology*, 20, 1-13.
- Giller, P.S. & Doube, B.M. (1994). Spatial and temporal co-occurrence of competitors in Southern African dung beetle communities. *Journal of Animal Ecology*, 63, 629-643.
- Gittings, T. (1994). The Community Ecology of *Aphodius* Dung Beetles. In: *Department of Zoology*. National University of Ireland Cork.
- Gittings, T. & Giller, P. (1997). Life history traits and resource utilisation in an assemblage of north temperate *Aphodius* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography*, 20, 55-66.
- Gittings, T. & Giller, P. (1998). Resource quality and the colonisation and succession of coprophagous dung beetles. *Ecography*, 21, 581-592.
- Gregor, F., Rozkosny, R., Bartak, M. & Vanhara, J. (2002). *The Muscidae (Diptera) of Central Europe*. Folia Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Masarykianae Brunensis, Biologia, Brno.
- Halffter, G. & Edmonds, W.D. (1982). *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Mexico: Instituto de ecología.
- Hammer, O. (1941). Biological and ecological investigations on flies associated with pasturing cattle and their excrement. *Videnskabelige Meddelelser Fra Dansk Naturhistorisk Forening*, 105, 1-257.
- Hanski, I. (1980). Spatial variation in the timing of the seasonal occurrence in coprophagous beetles. *Oikos*, 34, 311-321.
- Hanski, I. & Cambefort, Y. (1991). *Dung beetle ecology*. Princeton university press, Princeton, New Jersey.
- Hanski, I. & Koskela, H. (1977). Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia*, 28, 203-231.
- Hanski, I. & Koskela, H. (1978). Stability, abundance, and niche width in the beetle community inhabiting cow dung. *Oikos*, 31, 290-298.
- Hata, K. & Edmonds, W. (1983). Structure and function of the mandibles of adult dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *International Journal of Insect Morphology*, 12, 1-12.
- Hirschberger, P. (1998). Spatial distribution, resource utilisation and intraspecific competition in the dung beetle *Aphodius ater*. *Oecologia*, 116, 136-142.
- Hirschberger, P. & Degro, H.N. (1996). Oviposition of the dung beetle *Aphodius ater* in relation to the abundance of yellow dungfly larvae (*Scatophaga stercoraria*). *Ecological Entomology*, 21, 352-357.
- Holter, P. (1979). Effect of dung-beetles (*Aphodius* spp) and earthworms on the disappearance of cattle dung. *Oikos*, 32, 393-402.
- Holter, P. (1982). Resource utilization and local coexistence in a guild of Scarabaeid dung beetles (*Aphodius* spp). *Oikos*, 39, 213-227.
- Holter, P. (1994) Tolerance of dung insects to low oxygen and high carbon dioxide concentrations. *European Journal of Soil Biology*, 30, 187-193.
- Holter, P. (2000). Particle feeding in *Aphodius* dung beetles (Scarabaeidae): old hypotheses and new experimental evidence. *Functional Ecology*, 14, 631-637.

- Holter, P. (2004). Dung feeding in hydrophilid, geotrupid and scarabaeid beetles: Examples of parallel evolution. *European Journal of Entomology*, 101, 365-372.
- Holter, P. & Scholtz, C. (2007). What do dung beetles eat? *Ecological Entomology*, 32, 690-697.
- Horgan, F. (2001). Burial of bovine dung by coprophagous beetles (Coleoptera : Scarabaeidae) from horse and cow grazing sites in El Salvador. *European Journal of Soil Biology*, 37, 103-111.
- Horgan, F. (2005). Aggregated distribution of resources creates competition refuges for rainforest dung beetles. *Ecography*, 28, 603-618.
- Horgan, F. & Fuentes, R. (2005). Asymmetrical competition between Neotropical dung beetles and its consequences for assemblage structure. *Ecological Entomology*, 30, 182-193.
- Huerta, C., Halffter, G., Halffter, V. & López, R. (2003). Comparative analysis of reproductive and nesting behavior in several species of *Erysternus* Dalman (Coleoptera:Scarabainae:Eurysternini). *Acta Zoologica Mexicana*, 88, 1-41.
- Hulcr, J., Pollet, M., Ubik, K. & Vrkoc, J. (2005). Exploitation of kairomones and synomones by *Medetera* spp. (Diptera : Dolichopodidae), predators of spruce bark beetles. *European Journal of Entomology*, 102, 655-662.
- Kraft, N.J.B., Adler P.B., Godoy O., James E.C., Fuller S., and Levine J.M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29,592-599.
- Krell F.T. (2007). *Dung Beetle Sampling Protocols*. Denver Museum of Nature and Science, USA.
- Krell-Westerwalbesloh, S., Krell, F. & Linsenmair, K. (2004). Diel separation of Afrotropical dung beetle guilds - avoiding competition and neglecting resources (Coleoptera : Scarabaeoidea). *Journal of Natural History*, 38, 2225-2249.
- Krell, F., Krell-Westerwalbesloh, S., Weiss, I., Eggleton, P. & Linsenmair, K. (2003). Spatial separation of Afrotropical dung beetle guilds: a trade-off between competitive superiority and energetic constraints (Coleoptera : Scarabaeidae). *Ecography*, 26, 210-222.
- Landin, B. (1961). Ecological studies on dung beetles. *Opuscula Entomologica Supplementum*, 19, 1-227.
- Maire, V., Gross N., Borger L., Proulx R., Wirth C., Pontes L.D., Soussana J.F., & Louault F. (2012). Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytologist*, 196, 497-509.
- Miller, A. (1961). The mouth parts and digestive tract of adult dung beetles (Coleoptera:Scarabaeidae), with reference to ingestion of helminth eggs. *The Journal of Parasitology*, 47, 735-744.
- Mohr, C.O. (1943). Cattle droppings as ecological units. *Ecological Monographs*, 13, 275-298.
- Mroczunski, R. & Komosinski, K. (2014). Differences between beetle communities colonizing cattle and horse dung. *European Journal of Entomology*, 111, 349-355.
- Psarev, A. (2002). Succession in an insects community inhabiting horse dung. *Russian Entomological Journal*, 11, 287-290.
- Richardson, M.J. (1972). Coprophilous Ascomycetes on different dung types. *The British Mycological Society*, 58, 37-48.
- Rojewski, C. (1983). Observations on the nesting behaviour of *Aphodius erraticus* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Polskie Pismo Entomologiczne*, 53, 271- 279.

- Sabu, T., Vinod, K. & Vineesh, P. (2006). Guild structure, diversity and succession of dung beetles associated with Indian elephant dung in South Western Ghats forests. *Journal of Insect Science*, 6, 1-12.
- Short, A.E.Z. & Fikacek, M. (2013). Molecular phylogeny, evolution and classification of the Hydrophilidae (Coleoptera). *Systematic Entomology*, 38, 723-752.
- Schoener, T.W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185, 27-39.
- Scholtz, C.H., Davis, A.J. & Kryger, U. (2009). *Evolutionary biology and conservation of dung beetles*.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 605-611.
- Skidmore, P. (1985). *The Biology of the Muscidae of the World*. Junk, Dordrecht.
- Sladeczek, F.X.J., Hrccek, J., Klimes, P. & Konvicka, M. (2013). Interplay of succession and seasonality reflects resource utilization in an ephemeral habitat. *Acta Oecologica*, 46, 17-24.
- Sladeczek F.X.J., Sulakova H. & Konvicka M. (2016). Temporal segregations in the surface community of an ephemeral habitat: Time separates the potential competitors of coprophilous Diptera. *Entomological Science*, doi: 10.1111/ens.122240.
- Sowig, P. (1997). Predation among Sphaeridium larvae: The role of starvation and size differences (Coleoptera Hydrophilidae). *Ethology Ecology & Evolution*, 9, 241-251.
- Tilman D. (1978). Cherries, Ants and Tent Caterpillars: Timing of Nectar Production in Relation to Susceptibility of Caterpillars to Ant Predation. *Ecology*, 59, 686-692.
- Vitner, J. (1998). Reproductive biology of the Central European *Aphodius* species with large scutellum (Coleoptera:Scarabaeidae:Aphodiinae). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 62, 227-253.
- Walsh, G.C. & Cordo, H.A. (1997). Coprophilous Arthropod Community from Argentina with Species of Potential Use as Biocontrol Agents Against Pest Flies. *Environmental Entomology*, 26, 191-200.

I. Habitat size separates the co-occurring potential competitors in an ephemeral habitat.

Tomáš Zítek, František Xaver Jiří Sládeček

II. Abstract

Ephemeral habitats such as dung pat host highly abundant and species rich communities with enormous pool of potential competitive relations. Species coexistence in these habitats is therefore facilitated by separation across temporal or spatial gradients. Habitat size is a less studied spatial gradient, with potential effects on community structure. We therefore studied the relationship between dung pat size and the whole dung-inhabiting insect community in temperate Central Europe, focusing both on the surface (adult Diptera) and the inner (adult Coleoptera, dipteran larvae) communities. The study was carried out in three seasons in 2012 (spring, summer, autumn), using artificially created dung pats covering almost the whole natural scale of the dung pats' sizes (0.25 - 5 litres) and three dung ages for each dung pat size (1, 3 and 7 days). In total, we sampled 6,313 individuals representing 42 species of the surface community and 48,108 individuals representing 78 species of the inner community. Abundance and species richness were positively correlated with the size of the dung pats in both communities. However the community densities (number of individuals per unit of dung volume) were negatively correlated with dung pat size, which resulted in a low density refuge effect in large habitats. The guilds and species with similar ecology were separated across the size gradient. This separation was most prominent among coprophagous and omnivorous species occurring at the same time in succession and season. The body size of predators was positively correlated with size of habitat, separating large species in large pats from small species in small pats.

Keywords: habitat size, coprophilous community, abundance, species richness, competition, community separation

III. Introduction

Species coexistence in natural communities is a central topic in the community ecology. This coexistence is facilitated by species separation along the numerous environmental axes (Schoener, 1974; Silvertown 2004). Identification of such axes is therefore an important task of community ecology.

The structure of communities is driven by two main processes: environmental filtering and niche differentiation (Kraft et al. 2015; Maire et al. 2012; Silvertown 2004). Environmental filtering aggregates species with similar tolerance to the environmental factors, such as temperature or humidity (Keddy, 1992; Kraft et al. 2015). These environmental factors are generally responsible for assembling whole communities. On the other hand, niche differentiation separates the species across the niche axes, such as food, time or habitat (Schoener, 1974). Therefore this process may therefore have significant influence rather on the coexistence of species within these communities, where the niche determinants differ considerably even on the small spatial scale (Adams & Thibault, 2006; de Camargo et al., 2016). An excellent example of the species rich community with high potential levels of niche differentiations is insect community inhabiting ephemeral habitats.

Ephemeral habitats, such as dung pats, carrion, rotten fruit or fruiting bodies of macromycetes, are unpredictably distributed in space and temporally unstable, but provide high energy content for the colonizing species (Finn, 2001; Hata and Edmonds, 1983; Holter and Scholtz, 2007). Despite their instability, these habitats are inhabited by highly abundant and species rich communities, including dozens of species and hundreds of individuals (Hanski and Koskela, 1977; Woodcock et al., 2002). Intense colonization in such small and short term habitats should induce a high level of species competition (Beaver, 1977). This competition is nevertheless reduced predominantly by species' spatial or temporal patterns (Finn and Gittings, 2003; Schoener, 1974). The temporal patterns, including species succession and seasonality, are the most studied. Habitat age (succession) sharply divides the community to an early and a late successional species or ecological guilds (e.g. Kocarek, 2003; Sladecek et al., 2013) and seasonality divides the main active season of beetles and flies (Benbow et al., 2013) and also ecological guilds of beetles and flies (Sladecek et al., 2013; Sladecek et al., 2016). However, even if the temporal patterns separate the ecological groups, there could be still a potential competition since species from the same ecological groups, and therefore utilizing resource the most similarly, occur together at the same time. In our study,

we therefore focused on a less studied spatial characteristic, which could eliminate the competition between such species: the habitat size preference.

Ephemeral habitats naturally vary in sizes. In the last several decades, the effect of habitat size on community structure was studied in communities inhabiting rotten fruit (Sevenster and Van Alphen, 1996), mushrooms (O'Connell and Bolger, 1997), carrions (Anderson, 1982; Kuusela and Hanski, 1982; Woodcock et al., 2002) and dung pats (Finn and Giller, 2000; Gittings, 1994; Hutton and Giller, 2004). In all such studies, there was a significant positive relationship between the habitat size and the number of individuals, e.g. amongst adult coprophilous beetles (Finn and Giller, 2000; Gittings, 1994; Hutton and Giller, 2004; Olechowicz, 1974), fly carrion community (Woodcock et al., 2002), or the tropical *Drosophila* community inhabiting rotten fruit (Sevenster and Van Alphen, 1996). Additionally, species richness increased with increasing habitat size in dung-inhabiting beetles (Gittings, 1994). On the other hand, individual biomass per litre of habitat mostly decreased with the habitat size in dung (Hutton and Giller, 2004) and rotten fruit community (Sevenster and Van Alphen, 1996). At species level, there was a preference of large beetles for large habitats, and oppositely small beetles for small habitats in dung-inhabiting community (Gittings, 1994; Peck and Howden, 1984). The habitat sizes could also separate, similarly to time, the ecological groups of species in the carrion community (Anderson, 1982). Here, species were separated along the habitat size gradient, discerning the competitively dominant food monopolizing Nicrophorinae (small carcasses) and competitively inferior food non-monopolizing Silphinae (large carcasses). In our study, we further focus on the effect of habitat size in the dung-inhabiting (coprophilous) community.

Excrements naturally vary on the large scale approximately from several grams (sheep pellets) to more than several kilograms (3 kg from adult cows, 10 kg from elephants). This large scale is caused by the varying sizes of defecating animals, varying species of defecating animals, consistency of the material or the motion of the defecating animal (personal observation). However, the majority of studies used only a small number of naturally occurring sizes, e.g. from 100g to 1000g (Hutton and Giller, 2004), or compared only small number of distinct sizes, e.g. 2 and 200 ml (Peck and Howden, 1984). In addition, most of these studies examined only a part of dung insect fauna. They focused almost exclusively on dung beetle genera only (Scarabaeidae: *Aphodius*, *Geotrupes*) (Finn and Giller, 2000; Hutton and Giller, 2004) and less usually included genera from other ecological groups, such as predators (Histeridae: *Margarinotus*) (Hutton and Giller, 2004) and omnivores (Hydrophilidae: *Sphaeridium*) (Finn and Giller, 2000; Hutton and Giller, 2004). However,

there are other abundant dung-inhabiting groups (Diptera; Coleoptera: Staphylinidae, rest of Hydrophilidae), that constitute high percentage of the coprophilous communities' abundance, and which were not incorporated in the majority of previous research.

In this study, we focused on the influence of habitat size on the structure of the coprophilous insect community inhabiting cow dung in Central Europe. We covered almost the whole range of naturally occurring dung pats sizes (0.25, 0.5, 0.75, 1, 1.5, 2, 3 and 5 litres) and we sampled the whole insect community. In addition, we also included aspects of succession (dung age) by sampling each size in three successional times, and seasonality, by repeating the sampling in three seasons for the covering the wide range of the inhabiting species. We asked three specific questions: (1) How does the habitat size affect abundances, species richness and the density of the coprophilous community? (2) Is there a separation across the habitat size in ecological groups, taxonomical groups and/or at the species level? (3) Is habitat size preference related to species mean weight?

IV. Material and methods

Sampling site

This study was carried out on a pasture situated approximately 10 km west of Ceske Budejovice, Czech Republic (48° 59' 2.4" N, 14° 24' 34.957" E). This 23 ha pasture has been grazed permanently by a herd of approximately 30 adult cows for several decades. It is situated at 380 m.a.s.l., in a region with an average annual temperature of 8.1 °C, average annual precipitation of 620 mm, and vegetation season spanning from March to October (Sladeczek et al., 2013).

Sampling design

The study was carried out in 3 sampling seasons, in order to cover main seasons of coprophilous insects activity (Hanski, 1986; Hammer 1941; Holter, 1982; Mohr 1943) (spring: 28 April – May, summer: 10 July – 20 July, autumn: 15 September – 25 September) in 2012. The dung pat size gradient consisted of 8 sizes (0.25, 0.5, 0.75, 1, 1.5, 2, 3, and 5 litres). These sizes were chosen to cover almost whole gradient of dung pat sizes which occurs naturally on our sampling site. We measured volumes of two hundred dung pats in the transect of pasture with the mean volume 1.58l, the minimum volume 0.06l and the maximum volume 7.36l. In addition, we included the coprophilous insect successional turn-over (dung age) by sampling 1, 3 and 7 days old pats of all sizes within each season.

We used artificially created dung pats, which enabled us to create dung pats of exact volumes. We presume that artificially created dung pats do not differ in their inhabiting communities from naturally dropped pats (Barth et al., 1994). Fresh un-colonized dung was collected in a barn with permanently stalled cows and thoroughly mixed and homogenized before exposition. The dung pats were created and exposed between 10 am and 11 am at the study site.

Each successional time was represented by a line of 8 dung pats (representing the 8 volumes). The sequence of those dung pat volumes was randomized in each line to minimize the effects of spatial variations. As one replication, there were 3 such lines (representing the 3 successional times) laid on a single day. On consecutive days, 3 another replications were laid. Therefore, the whole sampling contained 24 pats in one replication, 96 pats in one sampling season and 288 pats in total. Spatially, the dung pats within each line were placed 5 meters apart. Lines representing the same successional time were placed together, forming a block, and each line was placed 5 m away from the other lines. Those blocks, each of which represented a successional time, were placed 10 m away from each other. After the creation of the pats, we also measured the diameter and the height of the dung pats for estimation of an approximate dung pats surface. To estimate the dung pats surface, cylinder was used as a model, since it has the most similar proportions to the natural and our artificially created dung pats.

The insect sampling was carried out in two phases. In the first phase, the surface community (Diptera and Hymenoptera adults) was collected by a rapid covering of a dung pat with a sweeping net and then the dipteran individuals were removed to the sampling bottle (Sládeček et al., 2016). The surface community was sampled additionally one hour after the dung pats creation, when adult Diptera are most abundant (Hammer, 1941; Mohr, 1943, Sládeček et al., 2016). This one hour old sample was taken from randomly chosen line in each replication. Other successional times (1, 3, 7 days) were sampled from designated lines in each replication. Therefore we sampled 32 samples per successional time (1 hour, 1, 3 and 7 days) per one sampling season.

In the second phase, the inner community was collected by floating the dung and a small portion of underlying soil in a bucket of water (Krell, 2007). The floated substrate was then hand sorted to assure that all insects were sampled. This procedure was applied after sampling the surface community in each line (1, 3, 7 days old pats). Beetles were preserved in 96% ethanol. All samples were taken to the laboratory for identification.

After species identification, twenty individuals of each inner-community species were dried and then they were weighted using the analytical balances. The averages of species weights were used for the statistical analyzes. Only the species of inner community were used for the habitat size-species weight relation analyses. The surface community was not analyzed, because only its larvae are important to the whole biomass weight and the larvae are incorporated into the inner community.

Insect Groups

We classified all insect species to functional, mostly trophic, groups of saprophages, omnivores, and predators. Those functional groups were divided to the ecological guilds clustering species which use the resource similarly. The guilds were further divided into ecological groups, according to the taxonomy or differences in species ecology. All these groups include both inner and surface species.

Saprophagous species utilize decaying matter (dung in most cases) as both adults and larvae. They were divided into two guilds based on larval and adult ecology. The first group was formed by 1) the relocators, whose adults are specialized coprophages and all larval stages develop out of the dung pat; either i) in underground nests, constructed by adults, where the larvae feed on dung provided by adults (tunellers: *Onthophagus spp.*, *Aphodius erraticus*) (Halffter and Edmonds, 1982; Rojewski, 1983); or ii) the larvae live in soil or in different decaying resources (generalists: e.g. *Aphodius prodromus*, *Hebecnema vespertina*) (Gittings and Giller, 1997; Gregor et al., 2002; Hanski and Cambefort, 1991; Skidmore, 1985). The second guild is called 2) the dwellers, whose larval stages develop in the dung pats (Gregor et al., 2002; Vitner, 1998). The dwellers were additionally split into individual very abundant taxonomical groups differing among surface (Calyptratae dwellers, Acalyptratae dwellers, Nematocera dwellers, other dwellers) and inner (Scarabaeidae dwellers, Staphilinidae dwellers, larvae of dipteran dwellers).

Omnivorous are those species, whose adults are coprophages, and larvae are either purely predatory (Hydrophilidae omnivores) (Sowig, 1997) or require living food to finish their development (Diptera omnivores) (Dickson et al., 2012; Skidmore, 1985). *Scatophaga stercoraria*, the only omnivore whose larvae are coprophagous and the adults are predators, was placed into this group as well (Diptera omnivores) (Blanckenhorn et al., 2010).

Predators hunt living prey both as adults and larvae. The inner community contains the species from family Staphilinidae and Histeridae (Koskela and Hanski, 1977). The surface

community contain one subgroup of predators, which are Hymenoptera parasitoids (e.g. Figitidae) (Marchiori et al., 2003).

V. Analyses

Effect of the habitat size on abundance, species richness and the density.

The relationship between the size of the dung pat and the numbers of individuals, species richness and numerical density (numbers of individuals per dung volume) was investigated by linear regression computed in R 3.2.4. (R Development Core Team, 2012). Both predictor and response variables were log transformed prior the analyzes. We tested all three predictors together for both inner and surface community and also separately. In addition to this, we also computed the relationship between the size of the dung pat and the density of three main functional groups (saprophages, omnivores, predators) in both communities.

Guild preferences to sizes

We used redundancy analysis (RDA) computed in CANOCO 5 for Windows (Ter Braak and Smilauer, 2012) to analyze the relationship between ecological groups and habitat sizes. RDA is an ordination technique suitable for datasets with a linear response in species data to the gradient (Leps and Smilauer, 2003). We used the $\log(x + 1)$ transformation of ecological groups' counts. The analyzes were computed separately for the inner and the surface community with volume as a continual environmental predictor. The dung age, season and affinity to replication (lines of dung pats laid on the same day) were used as block covariables. Monte Carlo permutation (999 permutations) was used to test a statistical significance of volume as an environmental predictor. The total sum of saprophages and omnivores separately in the inner community and the sum of all saprophages in surface community were plotted as supplementary variables.

Species preferences to sizes

We used canonical correspondance analysis (CCA) computed in CANOCO 5 for Windows (Ter Braak and Smilauer, 2012) to analyze the effect of dung pats volume on the community of coprophilous insects. CCA is an ordination technique suitable for datasets with species' unimodal response to the gradient (Leps and Smilauer, 2003). We used the $\log(x + 1)$ transformation of species counts and excluded species with <5 in occurrence in all samples. The analyzes were computed separately for the inner and the surface community with volume

as a continual environmental predictor. The dung age, season and affinity to replication (lines of dung pats laid on the same day) were used as block covariables. Monte Carlo permutation (999 permutations) was used to test a statistical significance of volume as an environmental predictor. In addition, we also computed CCA, separately for both communities, using either succession or season as environmental variables, with the rest of variables as covariates. The results of these analyzes were to be used in further processing of data.

For a better visualisation of dung volume optima of species occurring at the same time (both in season and succession), XY plots were constructed in CANOCO 5 for Windows (Ter Braak and Smilauer, 2012). The individual species position on the X (succession) and the Y (season) axes was taken from the CCAs as a position of this species on the first axis (representing the temporal gradients) in those analyzes. The species optima for dung volume were also taken from the respective analyzes as the species position on the first axis, representing the dung volume gradient.

Additionally, if the species, which are known for their spring-autumn distribution only (Sladecek et al., 2013; Sladecek et al., 2016), were computed by CCA as a summer species, we would manually change their value on the season axis and assign them two distinct values for the spring and autumn part of the season, with keeping their score on the succession axis.

To obtain species preferences for habitat sizes, as well as to group the species occurring in the same temporal part, the cluster analysis was used, namely the affinity propagation clustering (Frey and Dueck, 2007) of the *apcluster* package in R 3.2.4. (Bodenhofer *et al.*, 2011). This cluster analysis uses a square negative Euclidean distance to measure dissimilarity and identify clusters. This algorithm is based on similarities between pairs of data points. Affinity propagation simultaneously considers all data points as potential center of clusters and then chooses the final centers and their values (Bodenhofer *et al.*, 2011). We used this clustering method on the both succession and season CCAs data for the grouping of species occurring in the same part of temporal gradients (species which really occur in the same dung pat in the same time). Secondly, we used this clustering method on volume CCAs data for grouping of species which prefer the similar habitat size. Each of these groups and their members (species) were additionally marked by the value which corresponds to the affinity to the real dung pat volume (preference for the habitat volume).

In order to prove the disparity of the species' volume preferences in single season-succession clusters, we used the one-sample Wilcoxon test. In each cluster, we constructed all possible pairs of different species and assign them the value of volume preference. The

volume preferences were taken from the cluster analysis of the volume CCAs data. For the Wilcoxon test, we used the absolute difference of the species pair values and tested them against zero.

Relationship between the size of the habitat and weight of the species

The relationship between the mean species' weight and the species preference for dung volume was computed by linear regression in R 3.2.4. (Team, 2012). The species' volume preference was taken from the clustering analysis. Both predictor and response variable were logarithmically transformed. This relationship was computed for the whole inner community and for three main functional groups separately.

VI. Results

A total of 54,421 coprophilous insects individuals representing 122 species and morpho-species were sampled from both the inner and the surface community.

The inner community contained 48,108 individuals in 80 species. The dataset from this community was corrected by the exclusion of 11 species with <5 occurrences. Some individuals from this community could not be reliably identified to the species level, more specifically some individuals of the genus *Atheta* (Staphylinidae: predators) which were morpho-typed into three morpho species (*Atheta* sp. 1 - 3). Concurrently, some Diptera larvae were impossible to identify to the species level, thus the larvae of Anthomyiidae were identified to the family level and larvae of the genus *Sepsis* were identified to the genus level. Species of both these two taxa have uniform ecology (Dipteran dwellers). After said corrections, the inner community contained 69 species and 48,081 individuals.

The surface community contained 6,313 individuals in 42 species. The dataset from this community was corrected by the exclusion of 9 species with <5 occurrences. Some individuals from this community could also not be reliably identified to the species level. Therefore we used 3 morpho-genera (*Figites*, *Meoreura*, *Sarcophaga*), the rest was identified to family level (Braconidae, Chironomidae, Chloropidae, Diapriidae, Phoridae, Sciaridae, Scatopsidae, Syrphidae). All these families and morpho-genera have uniform ecology within these groups. After mentioned corrections, the surface community contained 33 species and 6,286 individuals.

The whole list of species sampled, their ecological group affiliations, overall abundances and weights is listed in Appendix (Tab. A1).

Trends in abundance, species richness, and density

Abundance and species richness were positively correlated with dung pat volume in a whole community (Tab. 1) (Fig. 1A, Fig. 1B) and also separately in both the inner and the surface communities (Fig. A1). The abundance and species richness of the inner community increased approximately from 47 individuals (MEAN = 46,857; SE = 8,245) and 11 species in the 0.25 litres dung pats (MEAN = 10.6, SE = 1.147) to 319 individuals (MEAN = 318.742, SE = 34.624) and 22 species in the 5 litres dung pats (MEAN = 22.171, SE = 0.901) with maximum abundance in the 5 litres dung (872 individuals) and maximum species richness in the 2 litres dung (37 species). In the surface community, the abundance and species richness increased from 8 individuals (MEAN = 8.417, SE = 1.728) and 4 species in the 0.25 litres pats (MEAN = 3.708, SE = 0.437) to 26 individuals (MEAN = 26.458, SE = 4.720) and 6 species in the 5 litres pats (MEAN = 6.458, SE = 0.510) with maximum abundance in the 5 litres dung (187 individuals) and maximum species richness in the 5 litres dung (17 species). Only the inner community closely corresponded to the increase of the surface of the dung pats, which also increased approximately seven (6.80) times with increasing volume (from 247.28 in 0.25 litres to 1670.48 cm² in 5 litres). The increase in surface community was far lower (3.25) than the increase in dung pats' surface.

Oppositely, density significantly decreased with increasing volume in the whole community (Tab. 1) (Fig. 1C) and also separately in both the surface and inner community (Graphs of these analyses are listed in Appendix). In the inner community, the density decreased from 187 in the 0.25 litres dung pat (MEAN = 187.429, SE = 32.981) to 64 (MEAN = 63.746, SE = 6.925) individuals per dung unit volume in the 5 litres dung pat. In the surface community, the density decreased from 34 in the 0.25 litres dung pat (MEAN = 33.667, SE = 6.911) to 5 (MEAN = 5.292, SE = 0.944) individuals per unit dung volume in the 5 litres dung pat. In the inner community, only saprophages and predators' density are significantly negatively correlated with dung volume. The omnivores' density did not respond significantly to the dung volume gradient. In the surface community, all three functional groups are significantly negatively correlated with dung volume (Tab. 1).

Tab. 1 Results of regression models for dung-inhabiting species' abundance, species richness and density trends along the gradient of dung pat volume and the relationship between species' weight and their preference for habitat volume. Abundance, species richness and density were tested against dung pats volume in litres. Weight of species was tested against volume preference taken from affinity propagation analysis. Column community present which part of the community was tested (all = whole community, inner = inner community, surface = surface community, S = saprophages, P = predators, O = omnivores). The other columns present test statistic (t-value), slope of the regression (slope) and significance level (p-value).

Regression	community	t-value	slope	p-value
Abundance	all	7.905	0.509	<0.001
Abundance	inner	13.060	0.749	<0.001
Abundance	surface	5.573	0.328	<0.001
Species richness	all	6.200	0.207	<0.001
Species richness	inner	9.818	0.264	<0.001
Species richness	surface	4.771	0.163	<0.001
Density	all	-5.737	-0.365	<0.001
Density	inner	-3.928	-0.228	<0.001
Density	inner S	-2.892	-0.217	<0.001
Density	inner P	-6.303	-0.399	<0.001
Density	inner O	-1.945	-1.443	0.053
Density	surface	-7.910	-0.468	<0.001
Density	surface S	-7.677	-0.453	<0.001
Density	surface P	-2.432	-0.031	0.015
Density	surface O	-3.552	-0.104	<0.001
Weight	inner	2.604	0.876	0.011
Weight	inner S	0.017	0.032	0.975
Weight	inner P	1.769	3.574	0.002
Weight	inner O	1.392	0.971	0.187

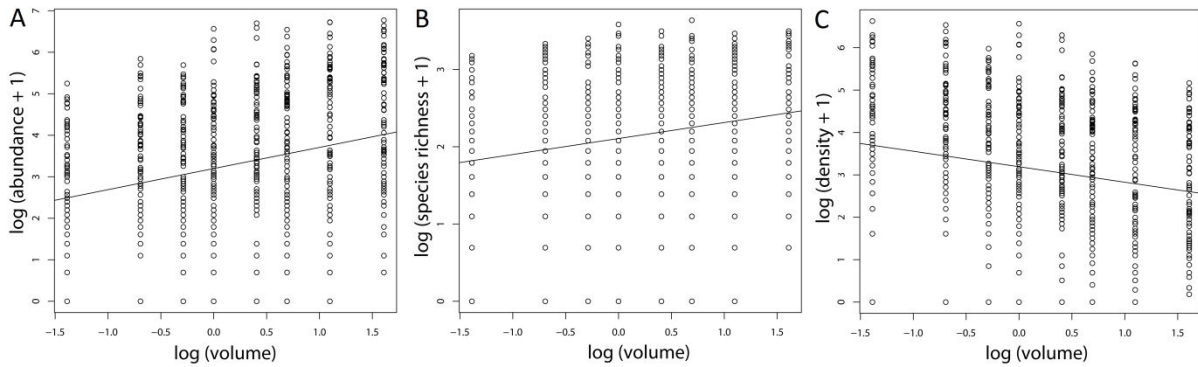


Fig. 1 Linear regression models of dung-inhabiting insects' abundance, species richness and density trends along the gradient of the dung pat volume. Both x- and y- axes are log-transformed. A = abundance, B = species richness, C = density (number of individuals per litre of dung).

Preferences of ecological guilds to sizes

The abundances of ecological guilds were significantly affected by increasing volume in both the inner ($F = 46.7$, $p < 0.001$, the first canonical axis explained 14.2% of variability in the guild data) (Fig. 2A) and the surface community ($F = 20.5$, $p < 0.001$, the first canonical axis explained 5.2% of variability in the guild data) (Fig. 2B). In the inner community, we can divide guilds to three groups. The first group, which contained both omnivorous guilds and Staphylinidae and Scarabaeinae dwellers, had strong positive response to the increasing volume. The second group (predators, dipteran dwellers, generalists) had a weak positive response to the increasing volume. Tunnellers displayed rather neutral response to the dung pat volume. In general, the omnivores are the most correlated with the dung volume, then saprophages and predators are the least correlated with dung volume. The surface community could also be divided into three groups. The first group (relocators, Acalyptratae and Calyptratae dwellers), with a strong positive response, and the second group (omnivores, parasitoids), with a weak response, to the increasing volume. The third group (Nematocera and other dwellers) was negatively correlated with the increasing volume. However, in general, the correlation of all saprophages is the strongest of three main ecological groups in surface community.

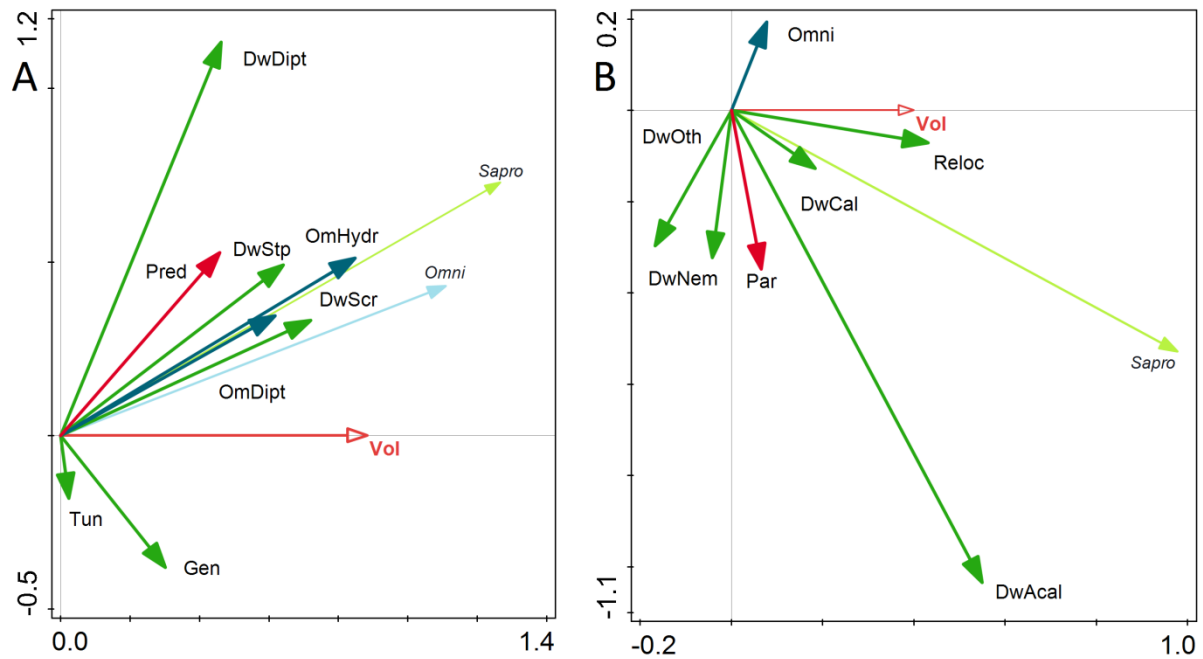


Fig. 2: Redundancy analysis (RDA) ordination diagrams of dung-inhabiting insect ecological guilds' response to the increasing volume gradient. The panel A ($F = 46.7$, $p < 0.001$) represents the ecological groups of inner community and the panel B ($F = 20.5$, $p < 0.001$) represents the ecological groups of surface community. Total sum of saprophages (both A, B) and omnivores (A) are used as supplementary variables. Colours represent the functional groups (*green = saprophages, blue = omnivores, red = predators or parasitoids*) and the abbreviations the ecological groups separately in the: A) Inner community (*DwScr = dwellers Scarabaeidae, DwStp = dwellers Staphylinidae, DwDipt = dwellers Diptera, Tun = tunnelers, Gen = generalists, OmHydr = omnivores Hydrophilidae, OmDipt = omnivores Diptera, Pred = predators, Sapro = saprophages, Omni = omnivores*); B) Surface community (*DwCal = dwellers Calyptratae, DwAcal = dwellers Acalyptratae, DwAsch = dwellers Aschiza, DwNem = dwellers Nematocera, Omni = omnivores, Par = parasitoids, Sapro = saprophages*).

Species preferences to sizes

The composition of the inner community was significantly affected by dung volume ($F = 3.3$, $p < 0.001$, the first canonical axis explained 1.2% of variability in the species data), and also by both temporal gradients (dung age: $F = 32.1$, $p < 0.001$, the first canonical axis explained 10.2% of variability in the species data; season: $F = 22.7$, $p < 0.001$, the first canonical axis explained 7.4% of variability in the species data). These data were visualised as XY plots

separately for saprophages (Fig. 3A), predators (Fig. 3B) and omnivores (Fig. 3C). XY plots split the whole community into several groups of species which occurred together in the same dung age and season. Cluster analysis divided the saprophages into 6 clusters, predators into 4 clusters and omnivores into 4 clusters. However, two of omnivorous clusters were constituted by one single species and we did not consider them as clusters. Cluster analysis of CCA volume data retrieved 8 different clusters, which correspond to eight volumes used in the field work.

In both temporal gradients, the members of saprophagous and predatory guilds are distributed across the whole volume gradient. Oppositely, members of omnivorous groups occurred primarily in similar dung sizes, averagely larger than in saprophages. The saprophage representatives of generalist and tunneller groups displayed a uniform dung pat volume preference; with generalists occurring in large pats, and tunnellers occurring in smaller pats than other groups. In all three main functional groups, the species which occur together at the same time (succession x season clusters) had almost always their optima in dung pats of a different volume (Tab. 2). Differences were non-significant in only 3 of 12 clusters. In addition to this, occasionally the congeneric species or species utilizing the resources similarly in the similar temporal part displayed the similar pattern. (e.g.: complex of *Aphodius subteraneus*, *A. Ater*, *A. Pusilus*, *A. Depresus*; complex of Staphylidinae dwellers in the spring part of season; genus *Cryptopleurum*).

The composition of the surface community was also significantly affected by dung volume ($F = 3.2$, $P < 0.001$, the first canonical axis explained 0.9% of variability in the species data), and also significantly affected by both temporal gradients (dung age: $F = 11.4$, $P < 0.001$, the first canonical axis explained 3.1% of variability in the species data; season: $F = 15.7$, $P < 0.001$, the first canonical axis explained 4.2% of variability in the species data). These data were visualised as XY plots for the whole dipteran community (Fig. 3D). Cluster analysis divided the dipterans into 6 clusters, while one of them was a single species and we did not consider it as a cluster. Cluster analysis of CCA volume data resolved 4 different clusters, whose values we assigned to the incorporated species.

All guilds in the surface community are distributed across the whole volume gradient. The community is concentrated in the larger pats only primarily only during its main active season (summer). The same pattern of using dung pats of different volumes in temporal clusters and between relative or ecologically similar species as in the inner community also applied to the surface community, especially in the complex of dwellers in the summer season

(e.g. genus *Sepsis* and genus *Saltella*). One of 5 clusters had nonsignificant differences, because the habitat preferences of incorporated species were identical (Tab. 2).

Tab. 2: Significance of differences in species' habitat volume preference in the temporarily related species based on one-sample Wilcoxon tests. The abbreviations of the clusters are connected with Fig. 3. Columns present number of species (n), test statistic (V) and significance level (p-value). In cluster D1, all species had exactly the same preference for dung pat size (na for V and p-value).

Cluster	n	V	p-value
S1	9	496	<0.001
S2	10	703	<0.001
S3	3	6	0.250
S4	5	28	0.015
S5	4	6	0.250
S6	4	21	0.031
P1	8	300	<0.001
P2	7	66	<0.001
P3	5	36	0.007
P4	4	15	0.062
O1	7	55	0.002
O2	6	66	<0.001
D1	3	na	na
D2	7	105	<0.001
D3	8	78	<0.001
D4	6	66	<0.001
D5	9	276	<0.001

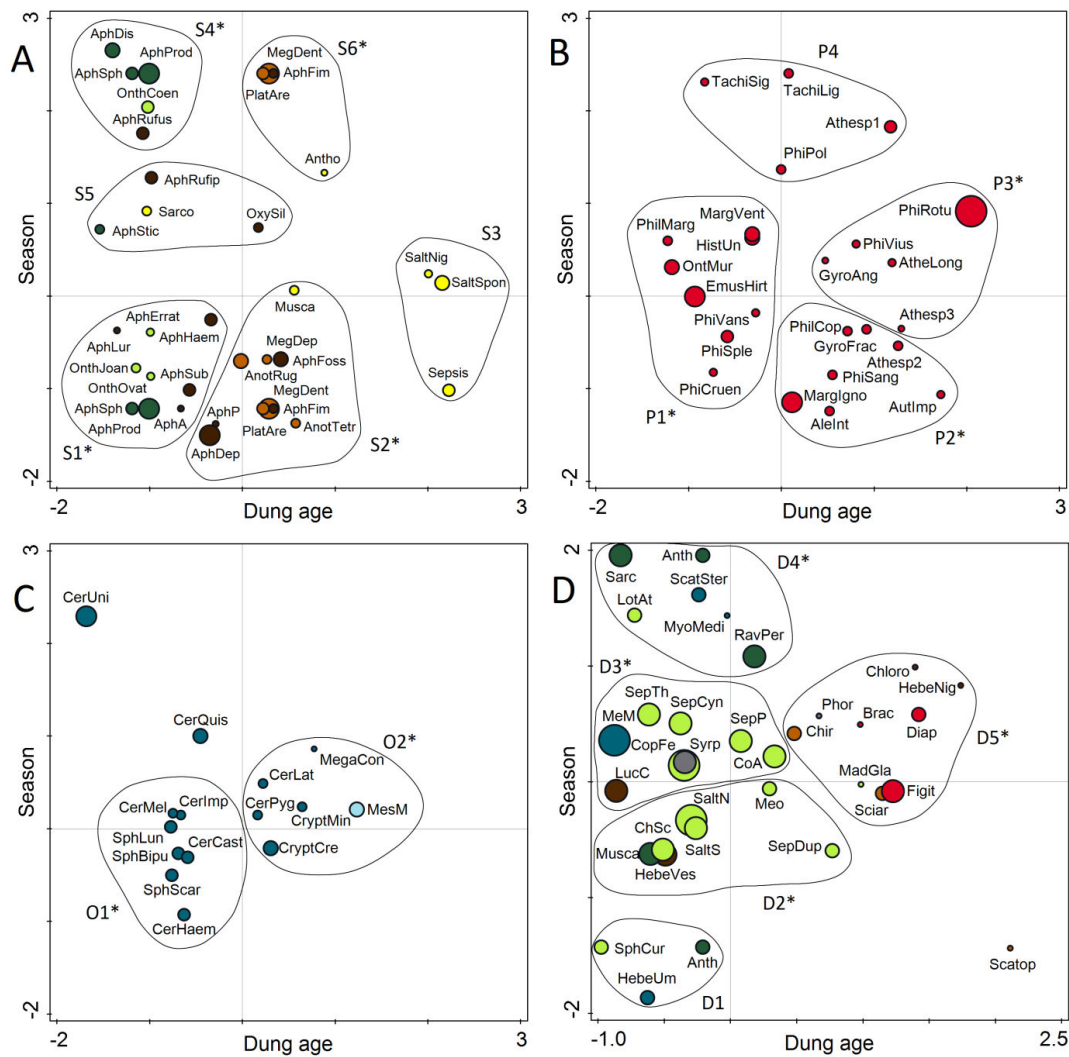


Fig. 3: XY plots representing the temporally co-occurring dung insect species and their preferences for dung pats' volumes. The temporal position (dung age and succession axes) of species is taken from canonical correspondence analyses (CCAs). The temporarily related species are marked by outline creating clusters taken from affinity propagation cluster analyses. The significance of differences of species' volume preference are marked by star (Tab. 2). The size of the species' symbols corresponds with species preference for the habitat volume taken from affinity propagation cluster analyses. Panels represent saprophage's inner community (A), predator's inner community (B), omnivore's inner community (C) and surface community (D). The colours represent the ecological groups. A) *dark green* = generalists, *light green* = tunnelers, *dark brown* = dwellers Scarabaeidae, *light brown* = dwellers Staphylinidae, *yellow* = dwellers Diptera; B) *red* = predators; C) *light blue* = omnivores Hydrophilidae, *light blue* = omnivores Diptera; D) *dark green* = dweller Calypttratae, *light green* = dweller Acalypttratae, *dark brown* = dweller Nematocera, *light brown* = dweller other, *gray* = generalists, *blue* = omnivores, *red* = parasitoids.

Relationship between the size of the habitat and weight of the species

The whole inner community displayed a significant correlation between body weight and dung volume (Fig. A2; Tab. 1). However, after the separation of the three main ecological groups (saprophages, omnivores and predators), only the predators displayed a significant correlation (t value = 1.769, p = 0.002), with large species preferring the larger dung pats and smaller species preferring the small pats.

VII. Discussion

Despite the fact that the effect of habitat size on the insect community of dung habitat, as well as ephemeral habitats in general, are discussed in several former studies (Finn and Giller, 2000; Hutton and Giller, 2004), usually only a taxonomic fraction of the coprophilous community was targeted in those studies (Finn and Giller, 2000; Hutton and Giller, 2004), or the sizes range did not correspond to naturally occurring sizes of habitats (Peck and Howden, 1984). Since we included the whole community of coprophilous insects and almost complete natural gradient of sizes, we therefore present the most complete picture of habitat size effects on coprophilous insects community so far.

Abundance, species richness and density in different patch sizes

An increase of abundance and species richness across the increasing size gradient was observed in the majority of studies focusing on any type of natural ecosystem (e.g. Schoener, 1974). Similar pattern was also observed in ephemeral ecosystems in most cases (Finn and Giller, 2000; Gittings, 1994). One exception was observed in adult carrion fly community (Kuusela and Hanski, 1982), where both abundance and species richness of the whole community were not significantly correlated with habitat size. However, after separation of the breeding flies, whose larvae really use the resource not only as adults' nutriment, but really for their development, the significant results were prominent. In addition to this, they used a limited range of the habitat sizes ranging from 20 to 100 grams. Oppositely, in studies where the very large habitats were included, abundance and species richness of the fly carrion community were significantly correlated with habitat size (Palmer, 1980). In our study, the abundance and species richness counted in total as well as separately for the inner and surface community were unsurprisingly positively correlated with the habitat size. However, the abundance of the inner community could be rather closely correlated with the surface of the dung pat then with volume. The abundance of the whole inner community and the theoretical

surface of the dung pat were both approximately seven times larger across the dung volume gradient, which increased 20 times. The surface area is presumably correlated with volatiles dispersion, and therefore with dung pat “findability” (Finn and Giller, 2000). These volatiles released by dung pats or carcasses, more specifically their amount and composition, are really important, because they play a main role in attracting insects (Pfrommer and Krell, 2004; Wasserman and Itaqaki, 2003).

Contrary to the abundance and species richness, the densities of whole and both inner and surface communities were negatively correlated with increasing volume. Similar trend was first observed in the Neotropical frugivorous *Drosophila* community (Sevenster and Van Alphen, 1996), which, according to the authors, resulted in a low density refuges in larger patches. This phenomenon helps species to coexist even in cases of high species richness in large habitats, because individuals have more useable space, and thus the competition pressure is decreased. In coprophilous community, different trends were observed in density of *Aphodius* species along the dung pat size gradient. Both the increase (Finn and Giller, 2000) and decrease (Hutton and Giller, 2004) in density was documented. These differences were probably caused by using a different scale of sizes. In the first study (Finn and Giller, 2000), artificially created dung pats of 0.25, 0.5, 0.75, 1 and 1.5 litres were used. On the contrary, in the second study (Hutton and Giller, 2004) naturally dropped dung pats of calves were used, covering the whole gradient from 100 to 1000 grams. To conclude, when the whole natural gradient (Hutton and Giller, 2004) or artificially created gradient composed of high number of volumes (our study) was used, the densities of the whole communities and almost all the individual ecological groups were negatively correlated with volume.

The only exception to this pattern are the omnivorous species, especially species of family Hydrophilidae (inner community), who do not display any significant trend in their densities along the habitat size gradient. This pattern is probably caused by their inherited (Short and Fikacek, 2013) tolerance to very wet habitats and therefore the ability to utilize whole dung pat regardless the dung moisture.

Preferences of ecological groups to sizes

All ecological groups of the inner community increased in numbers along the dung volume gradient. However, there was a difference in strength of this response among individual ecological groups. The pattern of ecological group selection along the volume gradient was also observed in the carrion community (Anderson, 1982), where the competitively dominant, food monopolizing Nicrophorinae (tunnellers) was concentrated in the small carcasses, while

competitively inferior, food non-monopolizing Silphinae (dwellers) was concentrated in the large carcasses.

In our study, similar differences in response of the ecological groups on the dung pat volume, was observed in saprophages. Ecological groups with the same size selection in majority of their constituent species were formed by tunnellers and generalists. The tunnellers were the most abundant in the smaller pats, especially during the spring season. This preference is probably caused by their breeding activity, as the adults transport the dung to the underground tunnels (Halffter and Edmonds, 1982). The dung matter dries quickly during the first day of exposition, especially in the smaller pats rather than in large pats (Landin, 1961). This drier, but still nutritionally valuable dung matter is easier to be transported to the nests compared to the liquid dung matter from much moister larger pats (Gittings and Giller, 1998). The generalists, on the other hand, preferred the larger pats. Their larvae develop in other decaying resources rather than dung and the dung pat is used only as the adults' nutriment (Hanski and Cambefort, 1991). Therefore, we may assume that larger pats are more findable (Finn and Giller, 2000) and exploitable as bigger and longer lasting food source than smaller pats (Landin, 1961).

The third group with similar size selection in the majority of their constituent species is omnivores. Overall, the omnivorous group showed the biggest correlation with the habitat size, even more than the whole saprophagous group. Therefore, we may assume that the omnivorous and the saprophagous species decrease their competition by separation to different parts of volume when occurring in the same part of the temporal gradient. In addition to this, omnivores, due to their possible tolerance to high moisture (Short and Fikacek, 2013) can use the long-lasting larger habitat, where they live probably in the liquid central part of the dung pats (personal observation). There was one exception to that pattern, the omnivorous *Megasternum concinuum*, which preferred very small dung pats. This species is rather saprophilous than coprophilous (Hansen, 1987). The really small dung pats decay more rapidly, and therefore provide better habitat for that species.

In the surface community, the majority of ecological groups displayed an increase in abundance along the dung pat volume once again. Similar to the inner community, the generalists were strongly correlated with increasing dung pat volume. Like their beetle counterparts, the fly relocators use dung pats only as adult food source (Erzinclioglu, 1996) and therefore forage for the big, longer lasting larger pats. Although two late succesional relocator species had optima in smaller dung pats, they were several-times less abundant than other species. The main, most abundant groups of dipteran dwellers, Calypttratae and

Acalypratae flies, occurred across almost the whole gradient. However, in the period of their main activity (summer) (Sladeczek et al., 2016), dipterans prefer the larger pats. It may be caused by the fact that their larvae live, similarly to omnivorous beetles, in the liquid centre of the dung pats (personal observation). Although this large volume preference did not correspond to the volume preference in the inner community, we may assume that this could be caused by increased predation in the large dung pats. The Nematocera and other dipteran dwellers were negatively correlated with increasing volume. Those species, similarly to *Megasternum concinuum*, are rather more saprophilous and therefore preferred rapidly decaying smaller pats (Hammer, 1941). Contrary to the inner community, the omnivores in the surface community did not display any trend along the volume gradient. Additionally, dwellers and relocator beetles were scarce during summer. This seasonal separation could facilitate the dipteran survival, since the beetles were observed to destroy the dipteran eggs while moving in the galleries under the dung crust (Wu & Sun, 2010).

Although the habitat size explained the separation of some ecological groups, there are still several groups, which species occurred in the same temporal period and are distributed across the whole volume gradient.

Distribution of co-occurring species

In this study, we present the pattern in which species occurring in the same temporal phase and utilizing the resource similarly (saprophages, predators, omnivores) are generally separated by their preferred habitat size (dung volume). This correspond to community separation among Schoener's axes (Schoener, 1974), where saprophage beetles (spring, autumn) (Sladeczek et al., 2013) are separated from saprofage dipterans (summer) (Sladeczek et al., 2016) among the season axis, and the rest of co-occurring species are separated among the habitat size axis. Additionally, these temporarily grouped species are in some cases closely related (precisely congeneric species) or belong to the same ecological group (e.g. Scarabaeidae dwellers, Staphilinidae dwellers). Therefore, there could be intense competition between these species, since they compete for the same part of the resource (Burns & Strauss, 2011; Violle et al., 2011).

The most prominent size separation was among dweller of genus *Aphodius* and Staphylinidae dwellers. The competition between those species could be intense, especially in the larval stadium (Finn and Gittings, 2003), because larvae stay in the gradually decaying resource (Landin, 1961) for considerably longer time than adults (Finn and Giller, 2000). Moreover, although their larvae are coprophagous, there is evidence that the larvae (e.g. genus

Aphodius) are able to kill each other (Madle, 1934). Therefore, the separation of these species across the habitat sizes should considerably decrease their competition. Similar separation of species utilizing the resource similarly and occurring in the same time period was also observed in genus *Aphodius* and *Oxythelus* (Staphylinidae dwellers), and between tunneller *Onthophagus coenobita* and other species of *Onthophagus* genus (Sowig, 1994). In our study, many other groups of species were recorded to occur in the same temporal period, while being in some way closely related (taxonomically or ecologically). The second widest group (after dwellers) which shows this pattern is formed by predators. The difference in preferred habitat volume is observed almost across all temporally related species. The intraguild predation (Arim & Marquet, 2004; Holt & Huxel, 2007) is a possible explanation of the separation of the predators. The pattern of size separation is also applicable to omnivorous Hydrophilidae beetles. Although they are separated in the larger part of volume, there is still significant separation among the habitat sizes. The adults could compete for the dung as the resource, similarly as dwellers and larvae not only compete for living prey, but also regularly kill the larvae even of the same species (Sowig, 1997). Accordingly, we assume that in the community of Hydrophilidae larvae beetles could also play a role an intraguild predation phenomenon (Arim & Marquet, 2004; Holt & Huxel, 2007). Again, this separation could consequently decrease the competitive pressure. Similar separation of the group which is separated in the larger dung pats is observed in the Diptera dwellers, especially in their main active season (summer) when the competition could be enormous.

However, it is yet unclear how those species choose their optimal habitat size. Based on the previous work (Peck and Howden, 1984, Gittings, 1994), the species average weight seems to be a potential determinant.

Relationship between the size of the habitat and weight of the species

In Scarabaeidae dwellers, and possibly also in the Staphylinidae dwellers, the preference for habitat size is supposed to be correlated with the species average weight. This was observed in tropical Scarabaeidae (Peck and Howden, 1984), and also in some *Aphodius* species in the temperate (Gittings, 1994) zone. Although some smaller beetles (*Aphodius pusillus*, *A. ater*) preferred small pats, and some bigger species (*Aphodius fossor*, *A. rufipes*) preferred larger pats, the correlation between the weight of species and the habitat size was not significant in the saprophagous and omnivorous beetles in our study. Nevertheless, the body size of a beetle would be the best explanation for the dung volume preference, because only small species are

able to develop in the smaller dung pats due to their faster and less nutritionally demanding development (Scholtz et al., 2009).

On the other hand, predator species displayed positive correlation between the habitat size and the weight of species, with large species being the most abundant in large pats, and small species being the most abundant in small pats. Additionally, the predators did not strictly follow their potential prey (by preferring the same habitat sizes in the same time periods). This pattern could mean that either the predators are prey generalists (Walsh and Cordo, 1997), preying on anything that enters their dung pat size, or the smaller species might be subjected to the sever competition or even predation from the very big predators (Arim & Marquet, 2004; Holt & Huxel, 2007; Michel et al., 2016; Valiela, 1974). Moreover, there is one simple explanation, that the bigger predator needs bigger amount of food, which is accessible in the larger dung pats.

VIII. Conclusion

This study presents the importance of habitat size as a community-structuring element in the temperate coprophilous insect community. The increasing abundances and species richness along the size gradient were expected, simply because of better dung findability and stability of larger dung pats. However, the density of dung-inhabiting community displayed a significant decrease, which supports the low density refuge effect in large dung pats. Additionally, ecological groups and species with similar ecology were separated across the size gradient. This separation was most prominent among ecologically similar coprophagous species, who occurred at the same time (in succession and season). The predatory species were separated according to their body size along the habitat size gradient, with large species present in large pats and small species present in small pats. The habitat size therefore plays probably an important role in maintaining the high numbers of ecologically similar species in ephemeral habitats, since, contrary to temporal gradients which separates the large ecological groups, it should facilitates the coexistence of ecologically similar species in individual temporal points.

IX. Acknowledgments

We are very grateful to the school farm of the Faculty of Agriculture, University of South Bohemia in Ceske Budejovice, for allowing us to carry out this study on their pasture. We are grateful to Simon Segar, Jan Leps, Oldrich Nedved, Robert Tropek and Martin Volf for useful

comments and to Pavel Riha for language correction. This work was supported by RVO//:60077344.

X. References

- Adams, R.A. & Thibault, K.M. (2006). Temporal resource partitioning by bats at water holes. *Journal of Zoology*, 270, 466-472.
- Anderson, R. (1982). Resource partitioning in the carrion beetle (Coleoptera:Silphidae) fauna of southern Ontario: ecological and evolutionary considerations. *Canadian Journal of Zoology*, 60, 1314-1325.
- Arim, M. & Marquet, P.A. (2004). Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecology Letters*, 7, 557-564.
- Barth, D., Karrer, M., Heinzemutz, E. & Elster, N. (1994). Colonization and degradation of cattle dung: aspects of sampling, fecal composition, and artificially formed pats. *Environmental Entomology*, 23, 571-578.
- Beaver, R.A. (1977). Non-equilibrium Island' Communities: Diptera Breeding in Dead Snails. *Journal of Animal Ecology*, 46, 783-798.
- Benbow, M.E., Lewis, A.J., Tomberlin, J.K. & Pechal, J.L. (2013). Seasonal Necrophagous Insect Community Assembly During Vertebrate Carrion Decomposition. *Journal of Medical Entomology*, 50, 440-450.
- Blanckenhorn, W.U., Pemberton, A.J., Bussiere, L.F., Roembke, J. & Floate, K.D. (2010). A review of the natural history and laboratory culture methods for the yellow dung fly, *Scathophaga stercoraria*. *Journal of Insect Science*, 10, 1-17.
- Bodenhofer, U., Kothmeier, A., & Hochreiter, S. (2011). APCluster: an R package for affinity propagation clustering. *Bioinformatics*, 27, 2463–2464.
- Burns, J.H. & Strauss, S.Y. (2011). More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 5302-5307.
- Cumming, J.M. & Cooper, B.E. (1993). Techniques for Obtaining Adult-Associated Immature Stages of Predacious Tachydromiine Flies (Diptera, Empidoidea), with Implications for Rearing and Biocontrol. *Entomological News*, 104, 93-101.
- de Camargo, N.F., de Camargo, W.R.F., Correa, D.D.V., de Camargo, A.J.A., & Vieira, E.M. (2016). Adult feeding moths (Sphingidae) differ from non-adult feeding ones (Saturniidae) in activity-timing overlap and temporal niche width. *Oecologia*, 180, 313-324.
- Dickson, L., Evershed, R.P. & Wall, R. (2012). Measurement of predatory behaviour in cow dung-colonising insect larvae, using compound-specific (13)C-tracing of dietary fatty acids. *Journal of chemical biology*, 5, 19-25.
- Erzinclioglu, Z. (1996). Blowflies (Naturalists' Handbooks 23). The Richmond Publishing Company, Slough.
- Finn, J. (2001). Ephemeral resource patches as model systems for diversity-function experiments. *Oikos*, 92, 363-366.
- Finn, J. & Gittings, T. (2003). A review of competition in north temperate dung beetle communities. *Ecological Entomology*, 28, 1-13.
- Finn, J.A. & Giller, P.S. (2000). Patch size and colonisation patterns: an experimental analysis using north temperate coprophagous dung beetles. *Ecography*, 23, 315-327.
- Frey, B.J. & Dueck, D. (2007). Clustering by passing messages between data points. *Science*, 315, 972-976.

- Gittings, T. (1994). The Community Ecology of Aphodius Dung Beetles. In: Department of Zoology. National University of Ireland Cork.
- Gittings, T. & Giller, P. (1997). Life history traits and resource utilisation in an assemblage of north temperate Aphodius dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography*, 20, 55-66.
- Gittings, T. & Giller, P. (1998). Resource quality and the colonisation and succession of coprophagous dung beetles. *Ecography*, 21, 581-592.
- Gregor, F., Rozkosny, R., Bartak, M. & Vanhara, J. (2002). The Muscidae (Diptera) of Central Europe. Folia Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Masarykianae Brunensis, Biologia, Brno.
- Halffter, G. & Edmonds, W.D. (1982). The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. Mexico: Instituto de ecología.
- Hammer, O. (1941). Biological and ecological investigations on flies associated with pasturing cattle and their excrement. Videnskabelige Meddelelser Fra Dansk Naturhistorisk Forening, 105, 1-257.
- Hansen, M. (1987). The Hydrophiloidea (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. Fauna Entomologica Scandinavica, 18, 1-253.
- Hanski, I. (1986). Individual behaviour, population-dynamics and community structure of Aphodius (Scarabaeidae) in Europe. *Acta Oecologica - Oecologia Generalis*, 7, 171-187.
- Hanski, I. & Cambefort, Y. (1991). Dung beetle ecology. Princeton university press, Princeton, New Jersey.
- Hanski, I. & Koskela, H. (1977). Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia*, 28, 203-231.
- Hata, K. & Edmonds, W. (1983). Structure and function of the mandibles of adult dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *International Journal of Insect Morphology*, 12, 1-12.
- Holt, R.D. & Huxel, G.R. (2007). Alternative prey and the dynamics of intraguild predation: Theoretical perspectives. *Ecology*, 88, 2706-2712.
- Holter, P. (1982). Resource utilization and local coexistence in a guild of Scarabaeid dung beetles (*Aphodius spp.*). *Oikos*, 39, 213-227.
- Holter, P. & Scholtz, C. (2007). What do dung beetles eat? *Ecological Entomology*, 32, 690-697.
- Hutton, S.A. & Giller, P.S. (2004). Intra- and interspecific aggregation of north temperate dung beetles on standardised and natural dung pads: the influence of spatial scale. *Ecological Entomology*, 29, 594-605.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and Response Rules - 2 Goals for Predictive Community Ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157-164.
- Kocarek, 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.
- Koskela, H. & Hanski, I. (1977). Structure and succession in a beetle community inhabiting cow dung. *Annales Zoologici Fennici*, 14, 204-223.
- Kuusela, S. & Hanski, I. (1982). The Structure of Carrion Fly Communities - the Size and the Type of Carrion. *Holarctic Ecoogy*, 5, 337-348.
- Kraft, N.J.B., Adler P.B., Godoy O., James E.C., Fuller S., and Levine J.M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29, 592-599.
- Krell, F.T. (2007). Dung Beetle Sampling Protocols. Denver Museum of Nature and Science, USA.

- Landin, B. (1961). Ecological studies on dung beetles. *Opuscula Entomologica Supplementum*, 19, 1-227.
- Leps, J. & Smilauer, P. (2003). Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge university press, Cambridge, UK.
- Madle, H. (1934). Zur Kenntnis der Morphologie, Ökologie und Physiologie von *Aphodius rufipes* L. und einigen verwandten Arten. *Zoologische Jahrbuecher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 58, 303-397.
- Maire, V., Gross N., Borger L., Proulx R., Wirth C., Pontes L.D., Soussana J.F., & Louault F. (2012). Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytologist*, 196, 497-509.
- Marchiori, C.H., Caldas, E.R. & Almeida, K.G.S. (2003). Parasitoids collected from artificial bovine dung pats exposed for different periods of time in Itumbria, Goiás, Brazil. *Acta Scientiarum: Biological Sciences*, 25, 9-13.
- Marsh, R. & Campling, R.C. (1970). Fouling of pastures by dung. *Herbage Abstracts*, 40, 123-130.
- Michel, V.T., Jimenez-Franco, M.V., Naef-Daenzer, B., & Gruebler, M.U. (2016). Intraguild predator drives forest edge avoidance of a mesopredator. *Ecosphere*, 7.
- Mohr, C.O. (1943). Cattle droppings as ecological units. *Ecological Monographs*, 13, 275-298.
- O'Connell, T. & Bolger, T. (1997). Stability, ephemerality and dispersal ability: microarthropod assemblages on fungal sporophores. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62, 111-131.
- Olechowicz, E. (1974). Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). X. Sheep dung and the fauna colonizing it. *Ecologia Polska*, 22, 589-616.
- Palmer, D.H. (1980). Partitioning of the carrion resource by sympatric Calliphoridae (Diptera) near Melbourne. La Trobe University Melbourne, Australia.
- Peck, S.B. & Howden, H.F. (1984). Response of a Dung Beetle Guild to Different Sizes of Dung Bait in Panamanian Rainforest. *Biotropica*, 16, 235-238.
- Pfrommer, A. & Krell, F.T. (2004). Who Steals the Eggs? *Coprophaneus telamon* (Erichson) Buries Decomposing Eggs in Western Amazonian Rain Forest (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 58, 21-27.
- R Development Core Team. (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing Vienna, Austria.
- Rojewski, C. (1983). Observations on the nesting behaviour of *Aphodius erraticus* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Polskie Pismo Entomologiczne*, 53, 271- 279.
- Sevenster, J.G. & Van Alphen, J.J.M. (1996). Aggregation and coexistence. II. A neotropical *Drosophila* community. *Journal of Animal Ecology*, 65, 308-324.
- Short, A.E.Z. & Fikacek, M. (2013). Molecular phylogeny, evolution and classification of the Hydrophilidae (Coleoptera). *Systematic Entomology*, 38, 723-752.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 605-611.
- Skidmore, P. (1985). *The Biology of the Muscidae of the World*. Junk, Dordrecht.
- Schoener, T.W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185, 27-39.
- Scholtz, C.H., Davis, A.J. & Kryger, U. (2009). Evolutionary biology and conservation of dung beetles. Pensoft publishers, Bulgaria.
- Sladeczek, F.X.J., Hrcek, J., Klimes, P. & Konvicka, M. (2013). Interplay of succession and seasonality reflects resource utilization in an ephemeral habitat. *Acta Oecologica*, 46, 17-24.

- Sladeczek, F.X.J., Sulakova, H. & Konvicka, M. (2016). Temporal segregations in the surface community of an ephemeral habitat: Time separates the potential competitors of coprophilous Diptera. *Entomological Science*, doi: 10.1111/ens.122240.
- Sowig, P. (1994). Resource partitioning in coprophagous beetles from sheep dung: phenology and microhabitat preferences. *Zoologische Jahrbuecher, Abteilung Systematik*, 121, 171-192.
- Sowig, P. (1997). Predation among Sphaeridium larvae: The role of starvation and size differences (Coleoptera Hydrophilidae). *Ethology Ecology & Evolution*, 9, 241-251.
- Ter Braak, C.J.F. & Smilauer, P. (2012). Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0. . Microcomputer Power, Ithaca.
- Valiela, I. (1974). Composition, food webs and population limitation in dung arthropod communities during invasion and succession. *The American Midland Naturalist Journal*, 92, 370-385.
- Violle, C., Nemergut, D.R., Pu, Z.C., & Jiang, L. (2011). Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. *Ecology Letters*, 14, 782-787.
- Vitner, J. (1998). Reproductive biology of the Central European *Aphodius* species with large scutellum (Coleoptera:Scarabaeidae:Aphodiinae). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 62, 227-253.
- Walsh, G.C. & Cordo, H.A. (1997). Coprophilous arthropod community from Argentina with species of potential use as biocontrol agents against pest flies. *Environmental Entomology*, 26, 191-200.
- Wasserman, S.L. & Itaqaki, H. (2003). The olfactory responses of the antenna and maxillary palp of the fleshfly, *Neobellieria bullata* (Diptera: Sarcophagidae), and their sensitivity to blockage of nitric oxide synthase. *Journal of Insect Physiology*, 49, 271-280.
- Woodcock, B.A., Watt, A.D. & Leather, S.R. (2002). Aggregation, habitat quality and coexistence: a case study on carrion fly communities in slug cadavers. *Journal of Animal Ecology*, 71, 131-140.
- Wu, X. & Sun, S. (2010). The roles of beetles and flies in yak dung removal in an alpine meadow of eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecoscience*, 17, 146-155.

XI. Appendices

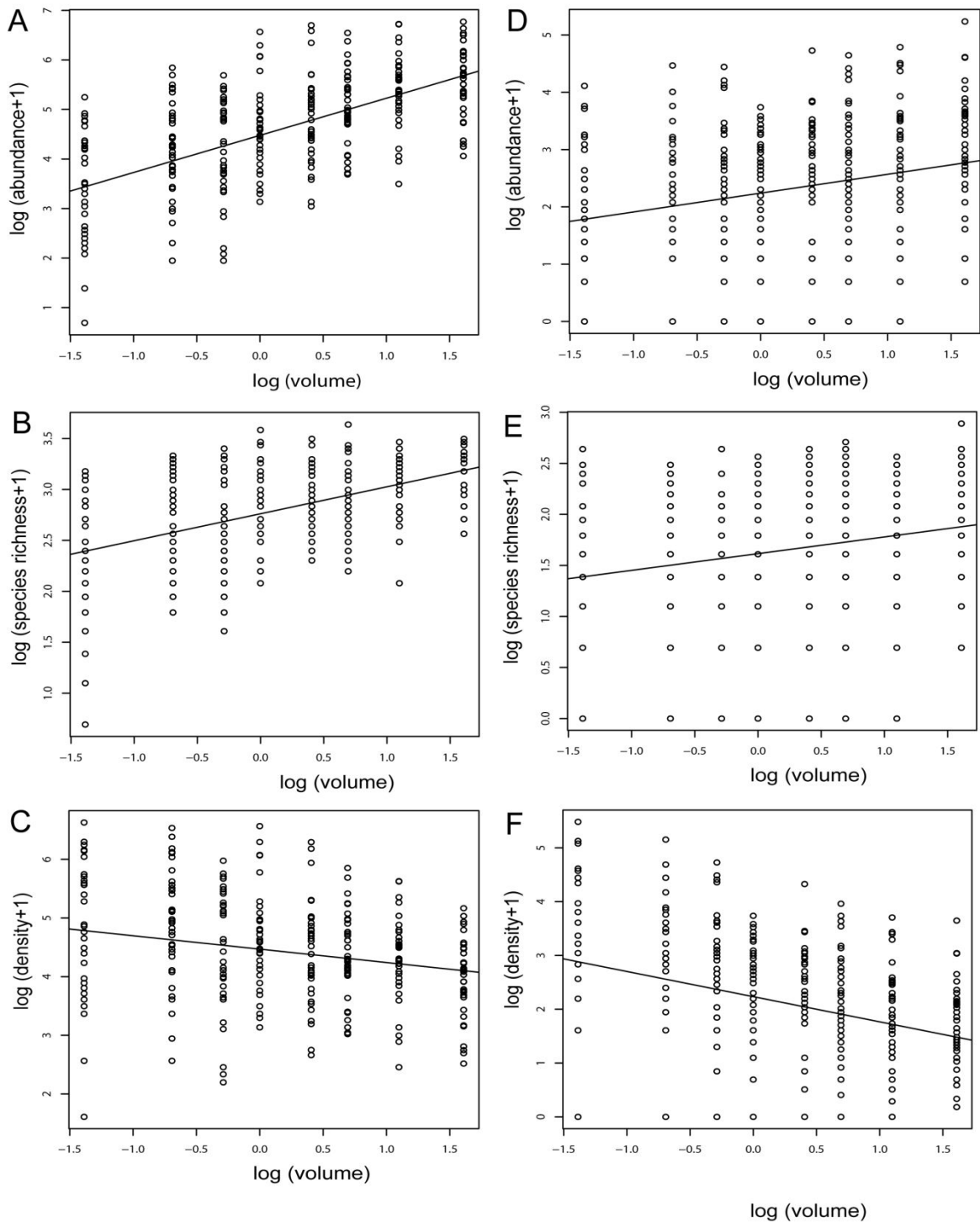


Fig. A1 Linear regression models of dung-inhabiting species' abundance, species richness and density trends along the gradient of dung pat volume. Both x- and y- axes are log-transformed. A,B,C panels represent the inner community, D, E, F panels represent the surface community. A, D = abundance, B, E = species richness, C, F = density.

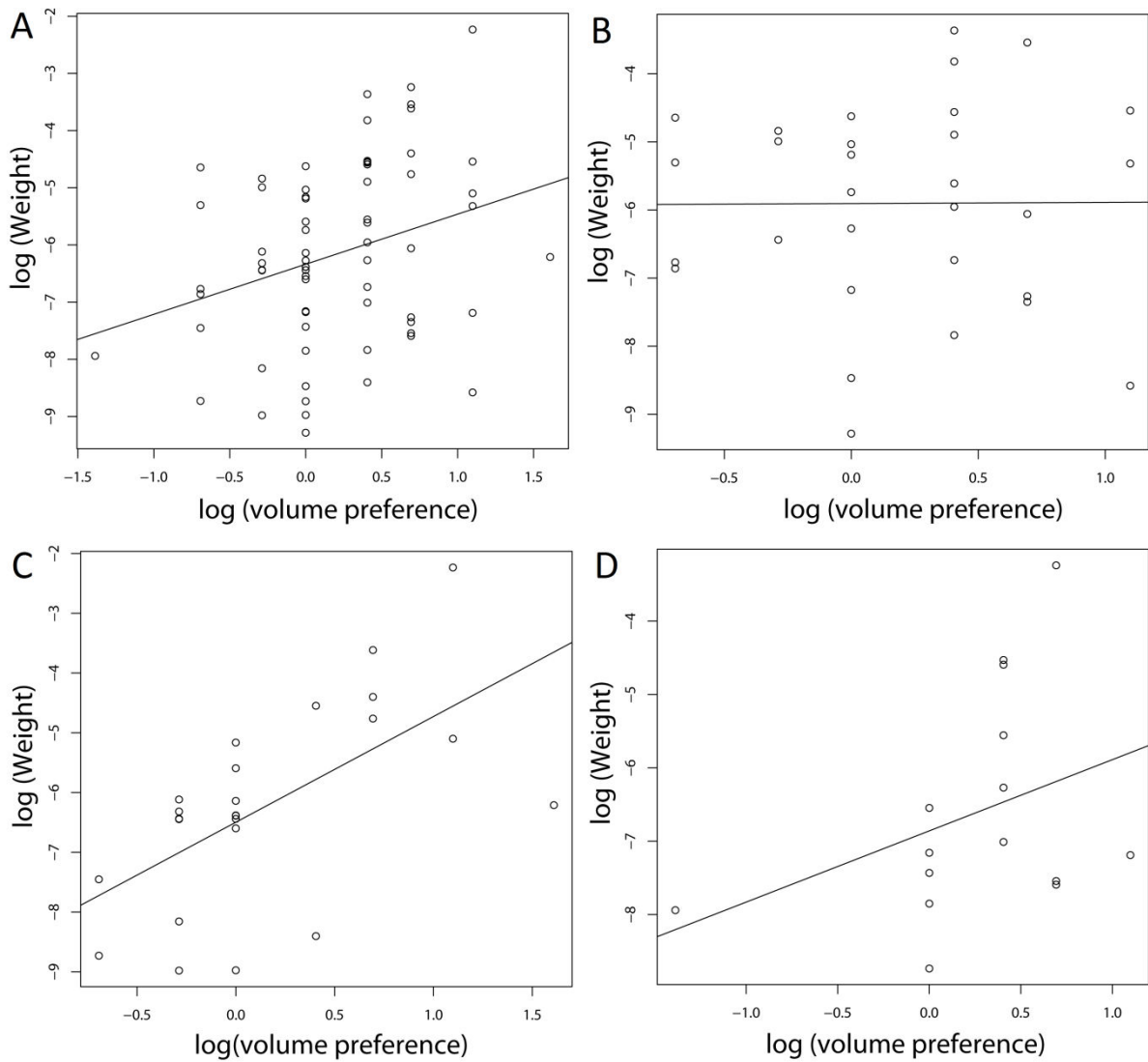


Fig. A2 Linear regression models of dung inhabiting species' weight and species' preference for dung pat volume. Both x- and y- axes are log-transformed. All panels represent only the species from inner community. A = whole inner community, B = saprophages, C = predators, D = omnivores.

Tab. A1 The list of all analyzed species and morpho-species in both inner and surface communities. Abbreviations of species correspond with XY plots (Fig. 3). Weights were measured only in the inner community. Ecological groups: 1) Inner community: *S* = saprophage, *P* = predator, *O* = omnivore, *Tun* = tunneler, *Gen* = generalist, *DwScr* = dweller Scarabaeidae, *DwStap* = dweller Staphylinidae, *DwDipt* = dweller Dipteran, *Hydr* = Hydrophilidae, *Dipt* = Diptera; 2) Surface community: *S* = saprophage, *P* = parasitoid, *O* = omnivore, *Gen* = generalist, *DwCal* = dweller Calyptratae, *DwAcal* = dweller Acalyptrata, *DwNem* = dweller Nematocera, *DwOth* = dweller other.

Species (morpho-species)	Abbreviation	Ecological group	Habitat preference	Abundance	Weight (mg)
Inner community					
<i>Onthophagus coenobita</i>	OnthCoen	S - Tun	1,5	12	21,9300
<i>Onthophagus joane</i>	OnthJoan	S - Tun	1	226	5,5740
<i>Onthophagus ovatus</i>	OnthOvat	S - Tun	0,75	962	6,7925
<i>Aphodius distinctus</i>	AphDis	S - Gen	2	9	2,3375
<i>Aphodius erraticus</i>	AphErrat	S - Gen	0,75	158	7,9120
<i>Aphodius prodromus</i>	AphProd	S - Gen	3	52	4,8980
<i>Aphodius sphacelatus</i>	AphSph	S - Gen	1,5	89	3,6570
<i>Aphodius sticticus</i>	AphStic	S - Gen	1	7	3,2200
<i>Aphodius ater</i>	AphA	S - DwScr	0,5	35	4,9800
<i>Aphodius depressus</i>	AphDep	S - DwScr	3	6	10,6500
<i>Aphodius fimetarius</i>	AphFim	S - DwScr	1	2934	9,8150
<i>Aphodius fossor</i>	AphFoss	S - DwScr	2	384	28,9500
<i>Aphodius haemorrhoidalis</i>	AphHaem	S - DwScr	1,5	502	2,5955
<i>Aphodius luridus</i>	AphLur	S - DwScr	0,5	8	9,6080
<i>Aphodius pusillus</i>	AphP	S - DwScr	0,5	378	1,1495
<i>Aphodius ruffus</i>	AphRufus	S - DwScr	1,5	95	7,4800
<i>Aphodius rufipes</i>	AphRufip	S - DwScr	1,5	203	34,6000
<i>Aphodius subterraneus</i>	AphSub	S - DwScr	1,5	13	10,4500
<i>Oxyomus silvestris</i>	OxySil	S - DwScr	1	13	0,7650
<i>Anotylus rugosus</i>	AnotRug	S - DwStap	2	179	0,6435
<i>Anotylus tetracarinatus</i>	AnotTetr	S - DwStap	1	2188	0,0930
<i>Megarathrus denticollis</i>	MegDent	S - DwStap	3	14	0,1880
<i>Megarathrus depressus</i>	MegDep	S - DwStap	1	10	0,2100
<i>Platystethus arenarius</i>	PlatAre	S - DwStap	1,5	1423	0,3945
<i>Anthomyiidae</i>	Antho	S - DwDipt	0,5	21	1,0492
<i>Musca autumnalis</i>	Musca	S - DwDipt	1	6577	6,5045
<i>Saltella nigripes</i>	SaltNig	S - DwDipt	0,75	13	1,6005
<i>Saltella sphondylii</i>	SaltSpon	S - DwDipt	2	1529	0,6989
<i>Sarcophaga spp.</i>	Sarco	S - DwDipt	1	30	1,8885
<i>Sepsis spp.</i>	Sepsis	S - DwDipt	1,5	21	1,1880

<i>Aleochara intricata</i>	AleInt	P	1	124	1,6850
<i>Atheta longicornis</i>	AtheLong	P	0,75	280	0,2867
<i>Atheta sp 1</i>	Athesp1	P	1,5	34	0,2245
<i>Atheta sp 2</i>	Athesp2	P	1	40	0,1267
<i>Atheta sp 3</i>	Athesp3	P	0,5	118	0,1617
<i>Athalia impressa</i>	AutImp	P	0,75	300	0,1260
<i>Emus hirtus</i>	EmusHirt	P	3	7	107,2333
<i>Gyrophypnus angustatus</i>	GyroAng	P	0,5	11	0,5800
<i>Gyrophypnus fracticornis</i>	GyroFrac	P	1	147	1,5950
<i>Hister unicolor</i>	HistUn	P	2	63	26,9200
<i>Margarinotus ignobilis</i>	MargIgno	P	3	5	6,1040
<i>Margarinotus ventralis</i>	MargVent	P	2	16	8,5445
<i>Ontholestes murinus</i>	OntMur	P	2	26	12,2900
<i>Philonthus coprophilus</i>	PhilCop	P	1	614	1,3595
<i>Philonthus cruentatus</i>	PhiCruen	P	0,75	301	2,2045
<i>Philonthus marginatus</i>	PhilMarg	P	1	51	3,7250
<i>Philonthus politus</i>	PhiPol	P	1	7	5,7245
<i>Philonthus rotundicollis</i>	PhiRotu	P	5	12	2,0083
<i>Philonthus sanguinolentus</i>	PhiSang	P	1	146	2,1555
<i>Philonthus splendens</i>	PhiSple	P	1,5	351	10,5900
<i>Philonthus varians</i>	PhiVans	P	0,75	711	1,5980
<i>Philonthus varius</i>	PhiVius	P	0,75	441	1,5870
<i>Tachinus lignorum</i>	TachiLig	P	1	100	1,6895
<i>Tachinus signatus</i>	TachiSig	P	0,75	20	1,8038
<i>Cercyon castaneipennis</i>	CerCast	O - Hydr	1,5	1186	1,8955
<i>Cercyon haemorrhoidalis</i>	CerHaem	O - Hydr	1,5	295	0,9030
<i>Cercyon impressus</i>	CerImp	O - Hydr	1	831	1,4365
<i>Cercyon lateralis</i>	CerLat	O - Hydr	1	5385	0,7785
<i>Cercyon melanocephalus</i>	CerMel	O - Hydr	1	677	0,5920
<i>Cercyon pygmaeus</i>	CerPyg	O - Hydr	1	2047	0,1610
<i>Cercyon quisquilius</i>	CerQuis	O - Hydr	2	1003	0,5045
<i>Cercyon unipunctatus</i>	CerUni	O - Hydr	3	12	0,7550
<i>Cryptopleurum crenatum</i>	CryptCre	O - Hydr	2	1815	0,5300
<i>Cryptopleurum minutum</i>	CryptMin	O - Hydr	1	2774	0,3895
<i>Megasternum concinuum</i>	MegaCon	O - Hydr	0,25	5	0,3560
<i>Sphaeridium bipustulatum</i>	SphBipu	O - Hydr	1,5	3153	3,8655
<i>Sphaeridium lunatum</i>	SphLun	O - Hydr	1,5	2202	10,1100
<i>Sphaeridium scarabaeoides</i>	SphScar	O - Hydr	1,5	4554	10,7850
<i>Mesembrina meridiana</i>	MesM	O - Dipt	2	126	39,1950
Surface community					
<i>Hebecnema nigricolor</i>	HebeNig	S - Gen	1	41	
<i>Hebecnema vespertina</i>	HebeVes	S - Gen	3	135	
<i>Chloropidae spp.</i>	Chloro	S - Gen	1	24	
<i>Lucilia caesar</i>	LucC	S - Gen	3	158	

<i>Anthomyiidae spp.</i>	Anth	S - DwCal	2	71
<i>Musca autumnalis</i>	Musca	S - DwCal	3	162
<i>Ravinia pernix</i>	RavPer	S - DwCal	3	8
<i>Sarcophaga spp.</i>	Sarc	S - DwCal	3	21
<i>Coproica acutangula</i>	CoA	S - DwAcal	3	1323
<i>Coproica ferruginata</i>	CopFe	S - DwAcal	4	68
<i>Chaetopodella scutellaris</i>	ChSc	S - DwAcal	3	1236
<i>Lotophila atra</i>	LotAt	S - DwAcal	2	168
<i>Madiza glabra</i>	MadGla	S - DwAcal	1	169
<i>Meoneura spp.</i>	Meo	S - DwAcal	2	24
<i>Saltella nigripes</i>	SaltN	S - DwAcal	4	99
<i>Saltella sphondylii</i>	SaltS	S - DwAcal	3	187
<i>Sepsis cynipsea</i>	SepCyn	S - DwAcal	3	848
<i>Sepsis duplicata</i>	SepDup	S - DwAcal	2	828
<i>Sepsis punctum</i>	SepP	S - DwAcal	3	240
<i>Sepsis thoracica</i>	SepTh	S - DwAcal	3	31
<i>Sphaerocera curvipes</i>	SphCur	S - DwAcal	2	19
<i>Chironomidae spp.</i>	Chir	S - DwNem	2	131
<i>Scatopsidae spp.</i>	Scatop	S - DwNem	1	5
<i>Sciaridae spp.</i>	Sciar	S - DwNem	2	29
<i>Phoridae spp.</i>	Phor	S - DwOth	1	33
<i>Syrphidae spp.</i>	Syrphid	S - DwOth	3	7
<i>Hebecnema umbratica</i>	HebeUm	O	2	100
<i>Mesembrina meridiana</i>	MeM	O	4	13
<i>Myospila meditabunda</i>	MyoMedi	O	1	49
<i>Scatophaga stercoraria</i>	ScatSter	O	2	28
<i>Braconidae spp.</i>	Brac	P	1	16
<i>Diapriidae spp.</i>	Diap	P	2	8
<i>Figites spp.</i>	Figit	P	3	7
