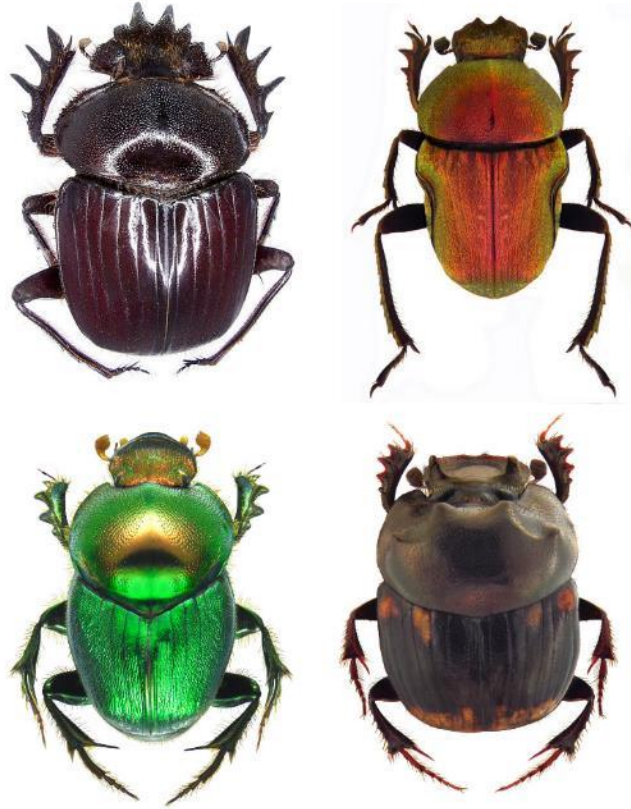


Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



**Vliv tvaru potravních zdrojů na společenstva
afrického koprofilního hmyzu**

Bakalářská práce

Michaela Helclová

Školitel: RNDr. František X. J. Sládeček, Ph.D.

České Budějovice 2020

Helclová, M. (2020): Vliv tvaru potravních zdrojů na společenstva afrického koprofilního hmyzu [The influence of food resources with different surfaces on African coprophilous insects. Bc. thesis in Czech.] – 42 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

This research focuses on communities of tropical dung-inhabiting insects and their relation to spatial parameters of their habitats, namely the dung pat shape and surface area. Study was carried out in South Africa. The aim of the study is to test differences in functional structure of coprophilous communities, its abundance and species richness across normal dung pats and dung pats with four times larger surface area. The results suggest that preference for habitat with different areas plays a crucial role for avoiding competition between dung-inhabiting insects.

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

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

V Českých Budějovicích, dne 22. května 2020

Michaela Helclová

Poděkování:

Chtěla bych poděkovat svému školiteli Františkovi Sládečkovi, Tomášovi Zítkovi, Ondřeji Váchovi a Jakubovi Pawlikovi, bez jejichž pomoci bych se při sběru terénních dat neobešla. Dále bych ráda poděkovala Adrianovi L. V. Davisovi, Christianu Deschodtovi a Catherine L. Sole za připomínky při terénní práci a možnosti stáže. V poslední řadě děkuji mým rodičům, kteří vydrželi ne příliš častou komunikaci a také Petrovi Kozlovi, který mě podporoval a dával užitečné rady.

Fotografie na titulní stránce jsou převzaty z internetové stránky <https://www.flickr.com/photos/coleoptera-us/>.
Autor Udo Schmidt.

Obsah

1	Úvod	1
1.1	Dělení nik (niche differentiation)	1
1.2	Habitat filtering	2
1.3	Trus a živočichové v něm žijící	2
1.4	Koprofilní hmyz	4
1.4.1	Saprofágové	4
1.4.2	Omnivoři	5
1.4.3	Predátoři	6
1.5	Přežívání koprofilního hmyzu ve společenstvu	6
1.5.1	Čas	6
1.5.2	Potravní zdroj	8
1.5.3	Prostor	9
2	Cíle práce	10
3	Metodika	11
3.1	Území výzkumu	11
3.2	Design pokusu	12
3.3	Rozdělení druhů do gild	13
3.4	Statistické zpracování	14
3.4.1	Liší se dva typy habitatů v početnosti a druhové bohatosti?	15
3.4.2	Existuje mezi habitaty rozdíl v druhovém složení?	15
3.4.3	Monopolizují dominantní druhy stejně široký a normální habitat?	15
4	Výsledky	16
4.1	Abundance a druhová bohatost	16
4.2	Druhové a funkční složení	18
4.3	Monopolizace habitatů dominantními kompetitory	20
5	Diskuze	21
5.1	Abundance a druhová bohatost	21

5.2	Vliv tvaru na soužití koprofilního hmyzu: druhové složení a monopolizace.....	21
6	Závěr	24
7	Použitá literatura	25
8	Přílohy	36

1 Úvod

Vzájemné soužití druhů je jedním z hlavních témat ekologie společenstev. Ke koexistenci dochází tehdy, když se druhy ve společenstvu liší svými vlastnostmi a nedochází ke kompetici a v druhém případě spolu sdílejí podobné vlastnosti, které jim pomáhají proti vlivům okolí (habitat filtering) (MacArthur & Levins 1967; Maire a kol. 2012). Tyto dva hlavní mechanismy hrají důležitou roli při koexistenci druhů ve společenstvech.

1.1 Dělení nik (niche differentiation)

Nika představuje abstraktní pojem životních nároků organismů vedoucí k úspěšné životaschopnosti populace (Hutchinson 1957). Nika není vymezena pouze jednomu druhu, a proto může docházet k částečnému překryvu nik, čímž se zvýší i míra kompetice (MacArthur & Levins 1967). Čím více se niky jednotlivých druhů překrývají a podobnost je příliš veliká (limitní podobnost) (MacArthur & Levins 1967), tím spíše dochází ke kompetičnímu vyloučení slabšího konkurenta (Gause 1934). Studie překryvu nik se zabývá primárně druhovými interakcemi, především konkurencí, ale tato teorie může být uplatněna i na další vztahy jako je predace, parazitismus a další (Cornell 2012).

Dělení nik je způsob, jak předcházet kompetici na základě shlukování druhů s rozdílnými vlastnostmi (Maire a kol. 2012). Samotná kompetice nastává tehdy, když si dané druhy konkurují např. o potravní zdroj (Camargo a kol. 2016; Sebastián-González a kol. 2016). Konkurence je dána negativními interakcemi mezi druhy, a to buď přímými anebo nepřímými (Schoener 1974). K nepřímé interakci mezi druhy dochází při konkurenci druhů o potravní zdroj, která vede k jeho vyčerpání (White, Wilson & Clarke 2006). Jestliže mezi druhy či predátory (vnitrogildová predace) dojde při kompetici ke zranění či mortalitě, mluvíme o efektech přímých (Holt & Huxel 2007).

Aby nedošlo ke kompetičnímu vyloučení skrze tyto negativní interakce, druhy se mezi sebou vyhýbají podél časové osy, stanovišť a zdrojů (Schoener 1974). Časová segregace rozděluje druhy v rámci časových úseků využívající stejný zdroj (Camargo a kol. 2016). Jedná se především o sezonalitu, denní dobu a sukcesi. Po zdrojové ose dochází k prostorové segregaci skrze potravní zdroj. Například pět druhů rodu *Dendroica* (Passeriformes: Parulidae), které mají podobné ekologické vlastnosti, využívají k hledání potravy odlišné úseky jednoho jehličnatého stromu (MacArthur 1958; Wieland & Bazzaz 1975). Živí se v různých polohách a z důvodu rozdílných časů hnízdění se vyhýbají i v době krmení (MacArthur 1958).

Alternativní teorií k segregaci nik je agregace, kdy se podobní jedinci mezi sebou nevyhýbají, ale shlukují z důvodu jejich životních potřeb (rozmnožování, potrava) (Ban 2016). Agregací model koexistence vysvětluje soužití jedinců, kteří obývají nestálé živinami bohaté efemérní habitaty jako například trus, mršiny či ovoce (Finn 2003; Horgan 2005; Rohlf & Hoffmeister 2003; Hartley & Shorrocks 2002). Konkurenčně nadřazení jedinci obývající efemérní habitaty tvoří dočasné útočiště pro kompetičně slabé jedince stejného druhu s několika či žádnými mezidruhovými kompetitory (Rohlf & Hoffmeister 2003). Agregací teorie byla zkoumána na kopřivkách (Coleoptera: Scarabaeinae, Geotrupidae) (Hutton & Giller 2004; Horgan 2006) či bzučivkách (Diptera: Calliphoridae) (Hanski 1987a).

1.2 Habitat filtering

Stanovištní filtrování (habitat filtering) hraje roli ve větším prostorovém měřítku (shlukování jedinců bohatých na velké druhy) (Adams & Thibault 2006; de Camargo a kol. 2016). Je to označení pro kombinaci abiotických faktorů (teplota, vlhkost, pH), kterým se jednotlivé druhy přizpůsobují (Keddy 1992; Kraft a kol. 2015). Prostředí zde funguje jako „síta“ eliminující jedince, kteří nemají požadovanou vlastnost (například tolerance k teplotě) (Grime a kol. 1997; Cornwell, Schilke & Ackerly 2006; Kraft a kol. 2015). Druhy mravenců, které jsou méně tolerantní k vysoké teplotě, mají tendenci se vyskytovat v lesích, zato teplotně snášenlivější druhy jsou hojnější ve vyprahlých křovinatých oblastech (Wiescher a kol. 2012). Pokud se chtějí druhy přizpůsobit nižší teplotě, mají většinou větší velikost těla a tmavý povrch, jako je tomu je v případě měničích se výškového gradientu pozorovaného u včel (McCabe, Cobb & Butterfield 2019). Další dobře prozkoumané abiotické faktory jsou půdní, chemické a fyzikální podmínky, které mají hlavní efekt ve struktuře volně žijících i symbiotických houbových organismů (Glassman, Wang & Bruns 2017). Spolu s limitní podobností (MacArthur & Levins 1967) je stanovištní filtrování hlavním činitelem biodiverzity v rámci daného společenstva.

1.3 Trus a živočichové v něm žijící

Mnoho studií zabývajících se přežíváním druhů a jejich vzájemnými interakcemi je známo z rostlinných společenstev (Zobel 1992; Bengtsson, Fagerström & Rydin 1994; Silvertown 2004). Málo prací se ovšem věnuje těmto interakcím v efemérních habitatech, které nabízí vhodnou příležitost pro studování koexistence a diverzity druhů (Finn 2001) převážně díky

dobré manipulaci a časové flexibilitě (krátkodobé procesy) v porovnání s rostlinami, které potřebují čas na svůj růst (Finn 2001). Efemérní habitaty jako jsou plodnice hub, mršiny, trus a ovoce představují zdroje, které jsou časově a prostorově limitované a obsahují velké množství živin (Finn 2001; Lipkow & Irmeler 2016), které z nich postupem času ubývají.

Společenstva obývající exkrementy jsou nesmírně druhově bohatá a vyskytují se v nich rozličné skupiny živočichů (Scholtz, Davis & Kryger 2009) a proto je právě trus habitatem, který vyžaduje velkou pozornost. Čerstvý trus je atraktantem mnoha dekompozitorů zahrnující prokaryotní a eukaryotní organismy (Fincher 1975; Richardson 2001). Od času položení exkrementu jeho producentem začíná dekompoziční proces, který je ovlivněn abiotickými podmínkami a přítomností organismů (Holter 1979). Primárními faktory ovlivňující dekompozici jsou srážky, mikrobiální rozklad a znehodnocení zdroje činností bezobratlých organismů (Holter 1979; Barnes a kol. 1997; Horgan 2005). Při počátečním schnutí povrchu potravního zdroje vzniká krusta bránící vysychání tekuté vnitřní části exkrementu (Holter & Scholtz 2007). V první fázi nedochází k výměně plynů (provzdušňování) mezi trusem a okolím, a to tvoří ideální podmínky pro anaerobní bakterie, které kvasí cukry (Valera a kol. 2019). Během krátké doby začne trus osidlovat koprofilní hmyz – dvoukřídlí a koprofágní brouci (Geotrupidae, Scarabaeidae: Scarabaeinae, Aphodiinae), díky jejichž činnosti dochází k provzdušňování a následně se vyvíjí hyfální síť hub, jejichž spóry vyšly z trávící soustavy daného obratlovce (Lussenhop a kol. 1980). Spolu s hmyzem se zde vyskytují také parazitické hlístice, které koprofágní brouky využívají ve formě mezipřistavců, jelikož se v trusu nachází jejich vajíčka pocházející z trávícího systému obratlovců (Mowlawi a kol. 2009; Martínez a kol. 2018). Ovšem jejich účinek na degradaci trusu je považován za malý až nulový (Holter 1979). Naopak žížaly mají výrazný podíl na dekompozici, jelikož se na degradaci trusu podílí přímo (odstranění trusu) a nepřímo (stimulace mikrobiální aktivity, usnadnění zvětrávání) (Holter 1979). Pokud nejsou přítomni větší dekompozitoři a trus je ponechán pouze vlivu abiotických a mikrobiálních podmínek, poločas jeho rozpadu v temperátní oblasti je 40 až 50 dní (Holter 1977; Lumaret & Kadiri 1995; Tixier, Lumaret & Sullivan 2015).

Nejzřetelnější vliv na odstraňování trusu mají ovšem již zmiňovaní koprofágní brouci, kteří kromě dekompozice ovlivňují i další procesy. Díky jejich schopnosti zahrabávat a relokovat trus pro své potomky a pro svojí vlastní spotřebu se dusík a ostatní živiny navracejí zpět do půdy a podporují tak růst rostlin (Vitousek a kol. 1997; Nichols a kol. 2008). Množství zahrabaného trusu je závislé na velikosti těla brouka a také na půdních faktorech jako je tvrdost a vlhkost (Sowig 1995). Brouci s větší velikostí těla se podílí také na bioturbaci

(převrácení sedimentu), kdy při hloubení chodeb přemísťují velké množství půdy na povrch během hnízdního chování (Mittal 1993; Bang, a kol. 2005; Nichols a kol. 2008). Dochází tak k provzdušňování půdy a lepšímu zadržování vody (Bang a kol. 2005). Dalším známým fenoménem je sekundární roznos semen, ke kterému dochází při zahrabávání a tvorbě hnízd pro larvy (Andresen 2002; Nichols a kol. 2008). Semena jsou přenášena jak vertikálně, tak horizontálně a jsou chráněna před predací (Nichols a kol. 2008; Scholtz, Davis & Kryger 2009). Lze říci, že hmyz hraje největší roli v procesu dekompozice trusu než ostatní živočichové, a právě koprofilním hmyzem se ve své práci budu nadále zabývat.

1.4 Koprofilní hmyz

Koprofilní hmyz je jedním z nejdůležitějších obyvatel trusu. Nejpočetnější jsou listorozi koprofágní brouci patřící do podčeledí Scarabaeinae a Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeoidea) čítající téměř 7 000 druhů (Ghahari a kol. 2011), čeledi Geotrupidae (Holter 2004) a patří sem i některé z čeledí dvoukřídlého hmyzu (Diptera: Muscidae, Scatophagidae, Sepsidae, Sphaeroceridae) (Greenham 1972). Ty jsou na trus vázané přímo (kladení vajec) anebo se tam vyskytují pouze příležitostně (Diptera: Chironomidae) (Hanski & Cambefort 1991). Z ostatních broučích skupin se zde vyskytují čeledi Hydrophilidae, Histeridae a Staphylinidae, kteří se živí mikroorganismy či larvami dvoukřídlého hmyzu (Hanski & Cambefort 1991; Guimarães & Mendes 1998). Z ekologického hlediska se koprofilní hmyz dělí na saprofágy, omnivory a predátory.

1.4.1 Saprofágové

Jako saprofág se označuje heterotrofní organismus, který dokáže zpracovat materiál v určitém stupni dekompozice a nepotřebuje živou potravu k dokončení vývoje (Koskela & Hanski 1977). Dospělí jedinci se živí malými částicemi obratlovčího trusu a jeho tekutou složkou díky modifikovanému ústnímu ústrojí (Holter, Scholtz & Wardhaugh 2002; Holter & Scholtz 2007) a jejich larvy se mohou živit rovněž trusem či jinou rozkládající se hmotou (Hata & Edmonds 1983). Dle místa vývoje larev a ekologie dospělců můžeme saprofágy rozdělit do dvou podskupin – relokátoři a obývači (Davis 1989, Gittings & Giller 1997; Sládeček a kol. 2013).

Larva u relokátorů nežije přímo v potravním zdroji, ale v podzemních hnízdech či jiném rozkládajícím se materiálu. Relokátory můžeme rozdělit na váleče, štoláře a generalisty (Scholtz, Davis & Kryger 2009). Váleči z potravního zdroje vytvoří kouli, kterou následně

přemísťují pryč od potravního zdroje. Velikost koule je značně omezena velikostí brouka (Scholtz, Davis & Kryger 2009). Váleči se vyskytují od temperátu po tropy, ale více zastoupeni jsou právě v oblastech tropických (Davis a kol. 2002; Hanski & Cambefort 1991). Druhým typem relokátorů jsou štoláři, kteří si dělají nory přímo pod potravním zdrojem, kam zanáší trus pro své larvy či pro svoji vlastní spotřebu (Sato & Imamori 1987; Doube, Giller & Csiro 1988; Hanski & Cambefort 1991). Rozlišují se na velké rychle zahrabávající štoláře a na malé pomalu zahrabávající štoláře (Doube 1990). Velcí rychle zahrabávající štoláři jsou dominantní v odstraňování trusu v tropických společenstvech (Doube 1990). Třetím typem saprofágů jsou generalisté. Z koprofágních brouků sem patří některé druhy podčeledi Aphodiinae (např. *Aphodius prodromus*, *Aphodius sphacelatus*), jejichž larvy nejsou závislé na trusu a živí se rozkládajícím rostlinným materiálem nebo kořeny rostlin (Gitting & Giller 1997; Finn & Gittings 2003). Do generalistů patří i některý dvoukřídlí hmyz (Diptera: Calliphoridae), jehož larvy se vyvíjí v rozkládajícím se materiálu či mršinách (Rozkošný, Gregor & Vaňhara 2002).

Obývači si v truse tvoří chodbičky a jejich larva se vyvíjí volně v potravním zdroji (u většiny druhů) či v půdě poblíž potravního zdroje (Halffter & Edmonds 1982; Davis 1989). Z koprofágních brouků sem patří mnoho druhů rodu *Aphodius* a někteří zástupci rodu *Oniticellus* (Davis 1989; Hanski & Cambefort 1991) a také podčeleď Oxytelinae (Staphylinidae) (Rozkošný, Gregor & Vaňhara 2002). Často obývají exkrementy, které jsou již nevhodné pro ostatní jedince. Během deštivé sezony v Jižní Africe se obývač *Oniticellus planatus* a *Oniticellus formosus* vyskytoval v největším počtu od 3. dne a během období sucha byl nejvyšší počet ve 14denním exkrementu (Davis 1989). Největší počet jedinců najdeme v temperátní oblasti (Finn & Giller 2002), ovšem v tropech a subtropích se mohou v nočních hodinách vyskytovat až stovky jedinců (Hanski & Cambefort 1991).

1.4.2 Omnivoři

Omnivoři mění během života potravní strategii – ve svém larválním stadiu jsou zoofágní a v dospělosti jsou koprofágní. Do omnivorů patří čeleď Hydrophilidae, jejichž larva se živí živou potravou (například larvami much) (Davis 1994), ale dospělec je koprofágní či saprofágní (Sowig, Himmelsbach & Himmelsbach 1997; Davis 1994; Finn & Gittings 2003). Dospělci čeledi Hydrophilidae kladou vajíčka přímo do trusu a někteří mají i modifikované ústní ústrojí, které jim usnadňuje filtrování živin z exkrementu (rod *Sphaeridium*) (Holter 2004). Zvláštním případem omnivora je rod *Scathophaga* (Diptera: Scathophagidae), u kterého je larva koprofágní a dospělec predátor (Blanckenhorn a kol. 2010).

1.4.3 Predátoři

Predátoři jsou zoofágní (loví živou potravu) v larválním i dospělém stadiu. Pro jejich úspěšnost lovit živou potravu musí být zdatnými letci, mít citlivé chemické senzory a krátký vývoj larev (Lipkow & Irmeler 2016). V koprofilním společenstvu jsou to především zástupci z čeledi Histeridae a Staphylinidae (Hanski & Hammond 1986; Davis 1994). Některé rody drabčků (*Philonthus*, *Atheta*, *Aleochara*) se nacházejí i v jiném rozkládajícím se materiálu obsahujícím larvy dvoukřídlého hmyzu, než jsou exkrementy, například v plodnicích hub, rostlinných zbytcích a mršinách (Koch 1989).

1.5 Přežívání koprofilního hmyzu ve společenstvu

Při sdílení stejného potravního zdroje se zvyšuje riziko kompetičních interakcí, jelikož se jedná o zdroj, který je časově a prostorově limitován (Finn 2001). Úspěšnými kompetitory jsou druhy disponující větší velikostí těla, kteří jsou schopni relokovat velké množství trusu pryč od místa kompetice (denní váleči) (Hanski & Cambefort 1991; Scholtz, Davis & Kryger 2009), a velcí rychle zahrabávající štolari, kteří dokáží část exkrementu zahrabat do několika hodin (či desítek minut) a překrýt zdroj půdou pro znemožnění využití dalšími druhy (rod *Heliocopris*) (Doube 1990; Doube 1991).

Existují různé ekologické mechanismy zamezující kompetici a usnadnění koexistence mezi druhy. Primárně se tyto mechanismy dají rozdělit na 3 charakteristiky – čas, potravní habitat a prostor (Finn & Gittings 2003). Studie o přežívání jedinců jsou známé z temperátních a tropických oblastí, kde bylo zjištěno, že intenzivní kompetice o zdroj je právě v tropech (Hanski & Cambefort 1991; Scholtz, Davis & Kryger 2009). Časová a prostorová segregace jedinců může usnadnit úspěch celého společenstva (Errouissi, Labidi & Nouira 2009; Jugovic, Koren & Koprivnikar 2019).

1.5.1 Čas

Mezi nejprozkoumanější časové interakce v efemérních habitatech patří sukcese, sezonalita a denní doba (Krell-Westerwalbesloh, Krell & Linsenmair 2004; Sládeček a kol. 2013). Vyhýbání se mezi sebou v čase umožňuje druhům snižovat riziko kompetice (Hanski & Koskela 1979).

Obývání trusu v rámci sukcese závisí na odlišné ekologii druhů (Sládeček a kol. 2013). Mezi prvními kolonizátory v temperátních oblastech jsou relokátoři následovaní čeledí Hydrophilidae, která vyžaduje stabilní vlhkost trusu (Sowig & Wassmer 1994) a v pozdní části sukcese se nacházejí především obývači (Sládeček a kol. 2013) a některé druhy čeledi Hydrophilidae (*Cercyon lateralis*, *Cryptopleurum spp.*, *Megasternum concinuum*). Tropické společenstvo je, co se týče sukcese, méně prozkoumané než temperátní (Sabu, Vinod & Vineesh 2006). Dá se ovšem říci, že sukcese probíhá podobně jako v temperátu, jelikož v ranní kolonizaci jsou nejvíce početní relokátoři a následně obývači, kteří v exkrementu zůstávají po dlouhou dobu (Krell 2003). Odlišná je ovšem sukcesní doba – v tropech je značně rychlejší než v temperátních oblastech (několik hodin). Aktivita brouků je zde ovlivněna především srážkami (Hanski & Cambefort 1991; Medina & Lopes 2014), suchým obdobím (Doube 1991) a střídáním dne a noci (Krell-Westerwalbesloh, Krell & Linsenmair 2004).

Sezonalita je ovlivněna třemi abiotickými faktory – srážkami, dostupností zdroje a teplotou (Wolda 1988). Právě díky teplotě dochází v rámci sezony na časové rozdělení koprofilního hmyzu (Sowig & Wassmer 1994). Vzhledem ke studeným zimám a suchému horkému létu se druhy koprofágních brouků v temperátu rozdělují na jarní a podzimní (Errouissi, Labidi & Nouira 2009). V létě jsou naopak nejvíce početní omnivoři (Sládeček 2013) a dvoukřídlý hmyz, který ke svojí aktivitě potřebuje vyšší teploty (Mohr 1943, Matuszewski, Szafalowicz & Grzywacz 2014) a kolonizuje trus první tři hodiny od položení v temperátní i tropické oblasti (Psarev 2002). U predátorů nebyla zjištěna preference pro danou sezonu a vyskytovali se během celé sezony (Sládeček 2013).

Denní aktivita hmyzu je nejpatrnější v tropických oblastech. Právě střídáním denní doby se dají koprofágní brouci v tropických oblastech rozlišit na relokátory a nerelokátory (Krell a kol. 2003). Přes den jsou mezi prvními kolonizátory váleči (rod *Kheper*, *Sysiphus*), kteří jsou silnými kompetitory ostatních druhů a jejich kleptoparazitů (Krell a kol. 2003). Bylo zjištěno, že váleči pro tvorbu koule upřednostňují čerstvý trus (Krell-Westerwalbesloh, Krell & Linsenmair 2004; Doube 1990) a z toho důvodu kolonizují potravní zdroj kolonizují mezi 1. – 3. dnem (Doube 1990; Sabu, Vinod & Vineesh 2006; Bartholomew & Heinrich 1979). Při soumraku, když už nejsou aktivní velcí váleči (Krell-Westerwalbesloh, Krell & Linsenmair 2004), začínají svou aktivitu štolaři (Krell a kol. 2003). Spolu s nimi kolonizují exkrement kompetičně slabí obývači, kteří se ovšem mohou vyskytovat ve vysokých počtech (až 84% jedinců v nočních hodinách v porovnání s denní aktivitou) (Hirschberger & Degro 1996; Krell-Westerwalbesloh, Krell & Linsenmair 2004). Při takto vysokých počtech dokáží

znehodnotit trus natolik, že již není vyhovující pro ostatní druhy a pro vývin jejich larev (Hirschberger & Degro 1996). Váleči jsou nejvíce početní v poledne, jelikož relokování trusu je velice energeticky náročné a vysoké teploty jim umožňují relokovat trus při vyšší rychlosti díky velkému energetickému zisku (Bartholomew & Heinrich 1978; Krell-Westerwalbesloh, Krell & Linsenmair 2004; Verdú a kol. 2007). Tato tolerance k teplotě je selektivní výhodou v kompetici o potravní zdroj (Bartholomew & Heinrich 1978).

1.5.2 Potravní zdroj

Dlouho se spekuluje o tom, zda se jednotlivé druhy hmyzu specializují na konkrétní typ trusu a jiné potravní zdroje jako jsou mršiny či houby (Scholtz, Davis & Kryger 2009; Ebert a kol. 2019). Volba potravního habitatu by měla být jednou z možností, jak snížit riziko kompetiční interakce (Hidayat a kol. 2010). Je známo, že trus býložravců a omnivorů je nejoblíbenější a nejvíce rozšířený zdroj potravy (Hanski & Cambefort 1991). Koprofágní brouci se distribuují mezi jednotlivé druhy trusu na základě chemických látek, ale druhově se příliš neliší (Dormont, Epinat & Lumaret 2004). Naopak abundance při dostupnosti několika typů exkrementů (kráva, kůň, ovce) se výrazně lišily (Finn & Giller 2002) a počet rozdílných exkrementů tak přispívá k lepší struktuře společenstva.

Trus karnivorů je naopak využíván jen zřídkakdy (Hanski & Cambefort 1991), přestože obsahuje větší podíl dusíkatých látek potřebných k reprodukčnímu výkonu (Davis 1989). Je vyhledávaným potravním zdrojem převážně v období tzv. vyžírání (Cambefort 1984). Záliba v jednotlivých typech se liší napříč biogeografickými areály. Největší kontrast je mezi tropickými oblastmi a Evropou – v tropických oblastech (Asie, Jižní Amerika) se brouci živí na mršinách a trusu býložravců (Halffter a kol. 1966; Young 1981), kdežto v Evropě se na mršinách živí pouze výjimečně (Dormont, Epinat & Lumaret 2004). Striktní preference na jeden typ trusu byla pozorována jen ve velice málo případech (Young 1981; Lumaret & Iborra 1996; Galante & Cartagena 1999). Většinou se jedná o tropické lesy, kde chybí velcí herbivoři a koprofágní brouci se tak musí specializovat na trus menších savců, plazů či obojživelníků. Plazí trus nalákal dva druhy, které se navzájem vyhýbaly v denní době a snižovaly tak kompetici ve využívání stejného potravního zdroje (Young 1981). Selektce trusu může také záviset na typu hnízdní strategie. Váleči a velcí štoláři (*Heliocopris*) byli pozorováni v upřednostňování herbivorního trusu nad omnivorním, naopak menší štoláři dávali přednost omnivornímu trusu (Hanski & Cambefort 1991).

1.5.3 Prostor

Rozvrstvení koprofilního hmyzu skrze potravní zdroj je dalším z mechanismů, jak předejít negativním interakcím mezi jedinci (Finn & Gittings 2003; Schoener 1974). Velký vliv na koexistenci společenstva má velikost habitatu (Hutton & Giller 2004). S rostoucí velikostí roste i schopnost nalezení zdroje a větší trus poskytuje stabilnější podmínky. Zítek (2016) zjistil, že abundance a diverzita hmyzu v jednotlivých úsecích exkrementu (na povrchu, uvnitř a celkově) signifikantně roste se zvětšujícím se habitatem. Ovšem denzita společenstva naopak klesala. Nízká denzita jedinců v potravním habitatu umožňuje dostatek prostoru a snižuje kompetiční tlak napomáhající koexistenci druhů (Sevenster & Alphen 1996; Zítek 2016). Druhy také mohou snižovat kompetiční interakci tím, že se segregují do různých částí trusu, jestliže se nachází ve stejné denní době, jak tomu bylo v případě omnivorů a saprofágů (Zítek 2016). Gildy koprofilního hmyzu se liší v závislosti na velikostech habitatu. Velké druhy koprofágních brouků upřednostňují větší habitaty a malé druhy zase habitaty s menší velikostí (Gittings 1994). Omnivoři preferovali větší habitat především díky preferenci pro vlhčí trus (Sowig, Himmelsbach & Himmelsbach 1997; Short & Fikáček 2013) a štolari dávali naopak přednost exkrementům s menší velikostí (Zítek 2016).

Dá se tedy předpokládat, že s rostoucí velikostí exkrementu roste i jeho povrch, který by mohl mít taktéž velký vliv na strukturalizaci koprofilního hmyzu. Většina brouků se vyhýbá středové části ve větších čerstvých exkrementech z důvodu fyziologického stresu, a tudíž jejich rozvrstvení v prostoru dané větším povrchem by jim mohlo usnadnit přežívání (Finn & Giller 2000). Velikosti exkrementů se přirozeně liší s daným typem producenta, a tak má koprofilní hmyz možnost obývat široké spektrum tvarů a velikostí. Větší potravní zdroj podpořil vyšší diverzitu a počet dospělých jedinců rodu *Aphodius*, naopak výskyt rodu *Sphaeridium* (Hydrophilidae) velikost zdroje nijak neovlivnila (Hutton & Giller 2004). Hanski & Cambefort (1991) tvrdí, že velcí zástupci jsou závislí na větším potravním zdroji, což se ale v případě denního váleče *Scarabeus sacer* nepotvrdilo – využíval různé velikosti trusu (Sullivan a kol. 2016) a z většího exkrementu tvořil větší sférické objekty. Přítomnost silně kompetičních jedinců v některých velikostech trusu může být faktorem pro snížení vnitrodruhové kompetice v ostatních méně agregovaných exkrementech. (Krell-Westerwalbesloh, Krell & Linsenmair 2004).

2 Cíle práce

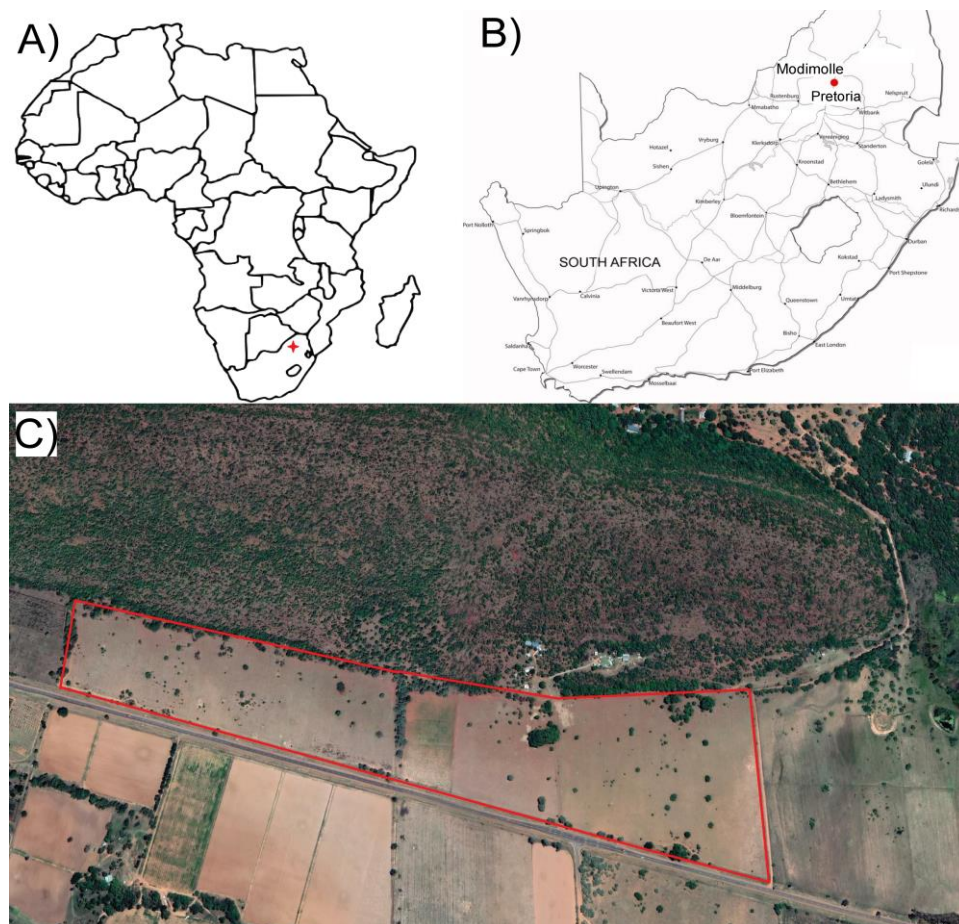
Cílem mé práce bylo dokázat vliv dvou habitatů o stejném objemu a rozdílném povrchu na africké kopofilní společenstvo hmyzu. Testovala jsem následující hypotézy:

- 1) Liší se dva typy habitatů v početnosti a druhové bohatosti?
- 2) Existuje mezi habitaty rozdíl v druhovém složení?
- 3) Mohou kompetičně dominantní druhy monopolizovat stejně široký a normální habitat?

3 Metodika

3.1 Území výzkumu

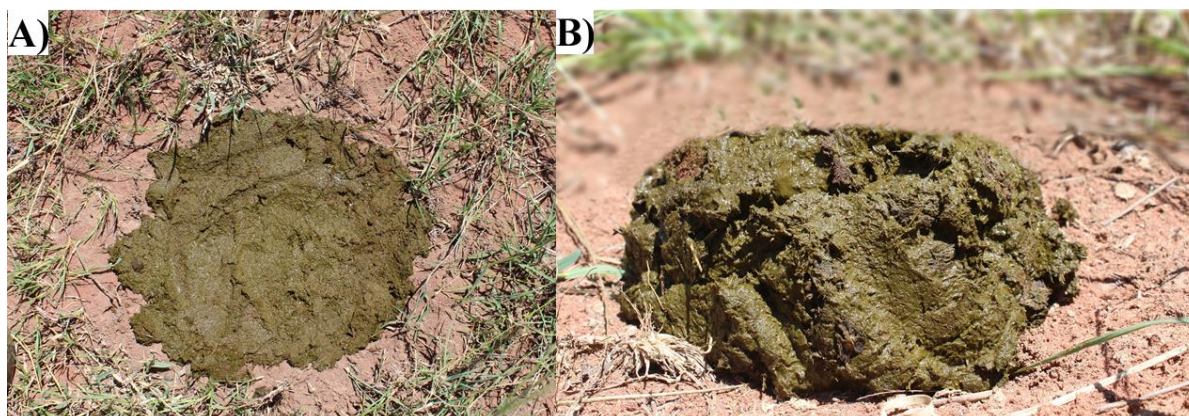
Data jsem sbírala na soukromém pozemku s povolením vlastníka v Jihoafrické republice v provincii Limpopo, zhruba 130 km severně od města Pretoria ($24^{\circ}40'18.2''\text{S}$, $28^{\circ}29'54.2''\text{E}$) a 12 km od města Modimolle. Pastvina, která má 33,5 ha, je pravidelně spásána stádem skotu čítající přibližně 30 jedinců (*Bos taurus indicus* a *Bos taurus taurus*). Nachází se na úpatí horského masivu Waterberg a je ohraničena kopci s původní křovinatou vegetací. I když je tato lokalita situována 100 km jižně od obratníku Kozoroaha v subtropické oblasti, vyskytuje se zde stejné společenstvo jako v oblasti tropické (Scholtz, Davis & Kryger 2009). Dle Ekologie a rozšíření biomů na Zemi (Prach a kol. 2009) je tato oblast označována jako sezonní tropický les a savana. Půda je typická svým nízkým obsahem humusu a díky ne příliš vysokému podílu srážek je vegetační pokryv tvořený různými typy trav a soliterních stromů, převážně z rodu *Acacia* (Truter a kol. 2015).



Obr. 1: Studijní lokalita (33,5 ha). Červený bod představuje umístění pastviny. A) zanesení lokality do mapy Afriky (dostupné z: https://favpng.com/png_view/africa-blank-map-africa-world-map-png/R1AcmGPB); B) lokalita v rámci jihoafrické republiky (dostupné z: https://www.vectorstock.com/royalty-free-vectors/vectors-by_bfordyce); C) vyznačená pastvina (Google maps).

3.2 Design pokusu

Experiment trval od 24. 1. 2019 do 11. 2. 2019. Pro můj pokus bylo nutné nejprve založit dva typy umělých potravních habitatů – normální a široký – o stejném objemu, ale rozdílném povrchu (Obr. 2). Byly vytvořeny z 1,5 l nekolonizovaného kravského trusu. Normální habitat představuje klasický kravský exkrement a široký habitat představuje tekutější potravní habitat o čtyřikrát větším povrchu než habitat normální. Pomocí lopatky bylo docíleno rozplácnutí širokého habitatu na požadovanou plochu. Normální a široké potravní zdroje byly položeny do dvou řad s dvoumetrovými rozestupy mezi řadami a exkrementy.



Obr. 2: A) - Široký habitat se 4x zvětšenou plochou; B) – normální habitat.

Koprofilní společenstvo se dělí na druhy s denní (dominují váleči) a noční aktivitou (dominují velcí štoláři) (Krell a kol. 2003). Z toho důvodu byl pokus rozdělen na denní a noční sběry se stejnými počty opakování. Denní sběry byly založeny v devět hodin ráno a noční v sedm hodin večer. Časy sběru hmyzu byly stanoveny na tři hodiny od položení (přes den ve 12 hodin a v noci v 10 hodin) a dvanáct hodin od položení (přes den v 9 hodin večer a v noci v 7 hodin ráno). Po třech hodinách by mělo africké koprofilní společenstvo dosahovat maximální aktivity (největší abundance na potravní zdroj) a po dvanácti hodinách společenstvo přestává být aktivní pro danou část dne (Sládeček & Zítek, in prep.). V šest večer končí aktivita denních druhů a začínají fungovat druhy noční (Krell-Westerwalbesloh a kol. 2004). Naopak denní druhy mají nejvyšší aktivitu kolem poledne a poté jeho aktivita klesá (vlastní pozorování).

Jedna replikace experimentu sestávala ze čtyř habitatů (široké + normální x 3 hodiny a 12 hodin). Exkrementy byly pokládány postupně v různé dny za slunného počasí. Denní replikace proběhly od 4.2. 2019 do 11.2. 2019 a noční od 24.1. 2019 do 3.2. 2019. Dohromady bylo položeno 80 denních a 80 nočních umělých habitatů s normálním a širokým povrchem.

Koprofilní hmyz byl vybírán dvoučlenným týmem, kdy jeden člen nabral habitat na vyplavení hmyzu a druhý vykopával půdu pod ním, aby se zamezilo následnému úniku brouků a nekompletním informacím o společenstvu. Exkrement byl nabrán do kýble za pomoci lopatky, následně vyplavován vodou a hmyz byl sbírán pinzetou. Poté byl hmyz umístěn do zkumavek, které byly naplněné etanolem pro okamžité usmrcení. Velké koprofágní brouky, které bylo možné určit na místě, jsem neusmrcovala, ale zapisovala jsem je zvlášť do poznámkového bloku (např. zástupci rodů *Onitis*, *Heliocopris* a *Kheper*). Hmyz jsem určovala pomocí podkladů dostupných od jihoafrických kolegů pro jejich novou knihu.

3.3 Rozdělení druhů do gild

Abych mohla vyhodnotit funkční složení koprofilního hmyzu v širokém a normálním habitatu přes den a noc, rozdělila jsem hmyz do několika gild (Tab. 1). Tyto gildy jsou rozděleny dle kompetiční zdatnosti zpracovat trus. Gilda “**Dominantní**“ představuje velké váleče a rychle zahrabávající štoláře; gilda “**Silní**“ představuje malé váleče a větší pomalu zahrabávající štoláře; gilda “**Slabí**“ zahrnuje menší pomalu zahrabávající štoláře; gilda “**Obývači**“ zahrnuje jedince nerelokující trus a jejich dopad na odstranění trusu je minimální; gilda “**Predátoři**“ zahrnuje čeled' Histeridae a Staphylinidae, kteří jsou zoofágní a predují; do gildy “**Omnivoři**“ patří čeled' Hydrophilidae jejíž dospělí jedinci se živí trusem a larvy především larvami dvoukřídlých a v poslední řadě “**Diptera: Muscidae**“ zahrnující larvy rodu *Musca*, které v truse dokončují svůj vývoj a na zpracování trusu se nepodílí.

Tab. 1: Rozdělení určeného koprofilního hmyzu do gild dle zpracování trusu.

Gilda	Popis	Rod
Dominantní	Druhy, které dokáží trus odstranit během několika málo hodin (či minut). Dominantní kompetitoři.	<i>Helicopris, Kheper</i>
Silní	Druhy, které relokují málo trusu rychle anebo hodně trusu pomalu v řádu hodin až dnů.	<i>Allogymnopleurus, Catharsius, Copris, Garreta, Onitis, Neosisyphus, Sisyphus</i>
Slabí	Druhy, které odstraňují málo trusu po dlouhou dobu (několik dní).	<i>Caccobius, Digionthophagus, Drepanocerus, Eodrepanus, Euoniticellus, Euonthophagus, Hyalonthophagus, Kurtops, Latodrepanus, Liatongus, Onthophagus, Pedaria, Phalops, Proagoderus, Tiniocellus</i>
Obývači	Druhy, které odstraňují málo trusu po dlouhou dobu (několik dní).	<i>Aphodius, Oniticellus, Anotylus</i>
Predátoři	Trus nezpracovávají, ale loví larvy much či dospělé koprofágní brouky.	<i>Aleochara, Atheta, Autalia, Philonthus, Tachyporus, Xantholinus, Hister</i>
Omnivoři	Dospělci se živí trusem a jejich larvy larvami dvoukřídlých.	<i>Cercyon, Cryptopleurum, Sphaeridium</i>
Diptera: Muscidae	Nejméně konkurenčně schopní – nikam se nepřemísťují.	<i>Musca</i>

3.4 Statistické zpracování

V rámci mé bakalářské práce mne zajímalo, jaký vliv má široký a normální potravní habitat na společenstvo koprofilního hmyzu, konkrétně jak se liší v abundanci, druhové bohatosti a monopolizaci za předpokladu rozdílné aktivity hmyzu v noci a ve dne.

3.4.1 Liší se dva typy habitatů v početnosti a druhové bohatosti?

Rozdíly v abundanci a druhové bohatosti mezi normálním a širokým habitatem jsem testovala pomocí zobecněných lineárních modelů (GLM) s Poissonovským rozdělením v programu R (verze 3.4.4) (R Development Core Team 2012). Abundanci a druhovou bohatost jsem testovala zvlášť pro den a pro noc. Pro zjištění početnosti jsem jako vysvětlující proměnnou použila typ habitatu (normální, široký) a za vysvětlovanou (závisle) proměnnou jsem dosadila abundanci v noci a ve dne. Pro vyhodnocení druhové bohatosti jsem jako vysvětlující (závisle) proměnnou použila typ habitatu (normální, široký) a za vysvětlovanou (závisle) proměnnou jsem dosadila druhovou abundanci v noci a ve dne. Abych se vyhnula potenciálním problémům s overdispézi a underdispézi, otestovala jsem tyto modely v balíčku DHARMA (Hartig 2020). Jelikož overdispéze dat se prokázala ve všech modelech, použila jsem ve výsledku quasipoissonovskou distribuci.

3.4.2 Existuje mezi habitaty rozdíl v druhovém složení?

Funkční složení společenstva jsem testovala pomocí redundanční analýzy (RDA) (Lepš & Šmilauer 2000) v programu Canoco 5 pro Windows (ter Braak & Šmilauer 2012). Tuto metodu jsem zvolila na základě délky gradientu v SD jednotkách, kdy byla doporučena RDA analýza v obou případech (den = 0.8 SD jednotek, noc = 1.4 jednotek SD). RDA je lineární metoda přímé ordinace, která je vhodná pro data, kde druhy mají lineární trend podél gradientu vysvětlované proměnné (ter Braak 1994). Do analýzy jako druhová data vstupovaly gildy hmyzu (Tab. 1) a jako vysvětlující proměnnou byla interakce času a tvaru habitatu. Analýzu jsem dělala zvlášť pro den a zvlášť pro noc. Statistickou signifikanci jsem testovala pomocí Monte Carlo permutačního testu (999 permutací).

3.4.3 Monopolizují dominantní druhy stejně široký a normální habitat?

K vyhodnocení monopolizace habitatů jsem použila zobecněné lineární modely (GLM) v programu R (verze 3.4.4) (R Development Core Team 2012) s binomiální distribucí. Jako vysvětlující proměnnou jsem použila typ habitatu a vysvětlovanou proměnnou bylo procento chybějícího trusu (0 – trus celý, 1 – trus chybějící). Analýzu jsem udělala zvlášť pro den a noc. Abych se opět vyhnula potenciálním problémům s overdispézi, ověřila jsem modely v balíčku DHARMA (Hartig 2020). Následně jsem použila quasibinomiální distribuci pro zjištěná underdispérována data (disperzní parametr <1).

4 Výsledky

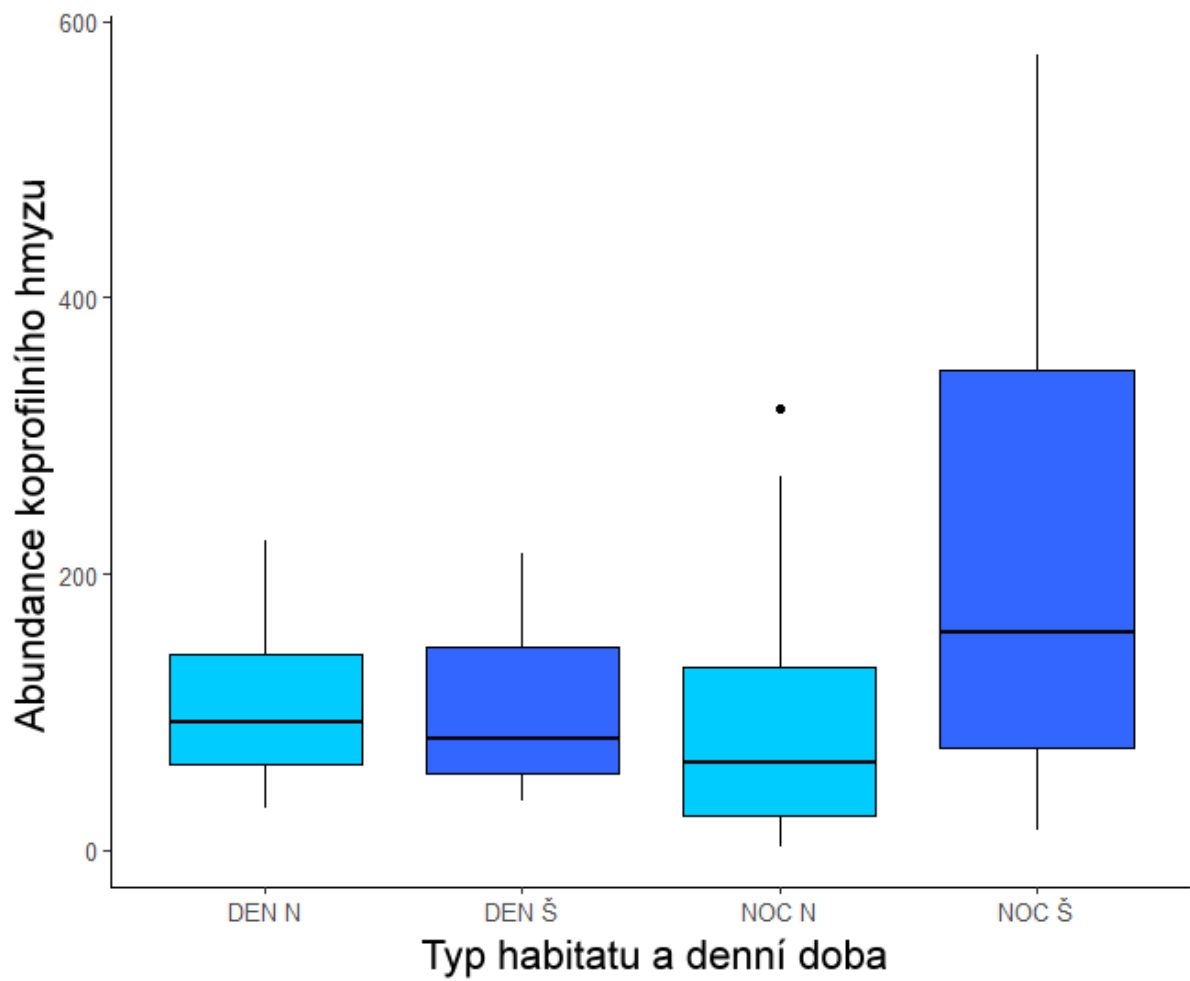
Z 80 denních a 80 nočních exkrementů jsem získala 19 658 jedinců o 104 druzích zahrnující brouky z podčeledi Scarabaeinae (61 druhů), podčeledi Aphodiinae (13 druhů), čeledi Hydrophilidae (4 druhy), Staphylinidae (20 druhů) a Histeridae (6 druhů). Podčeď Scarabaeinae jsem určila do druhu, ale ostatní čeledi (Hydrophilidae, Staphylinidae, Histeridae) a podčeď (Aphodiinae) pouze do morfologického druhu. U čeledi dvoukřídleho hmyzu (Diptera: Muscidae) jsem zaznamenávala pouze počet larev přítomných v jednotlivých potravních habitatech (celkem 41 larev). Kompletní seznam druhů v příloze 1 a příloze 2.

4.1 Abundance a druhová bohatost

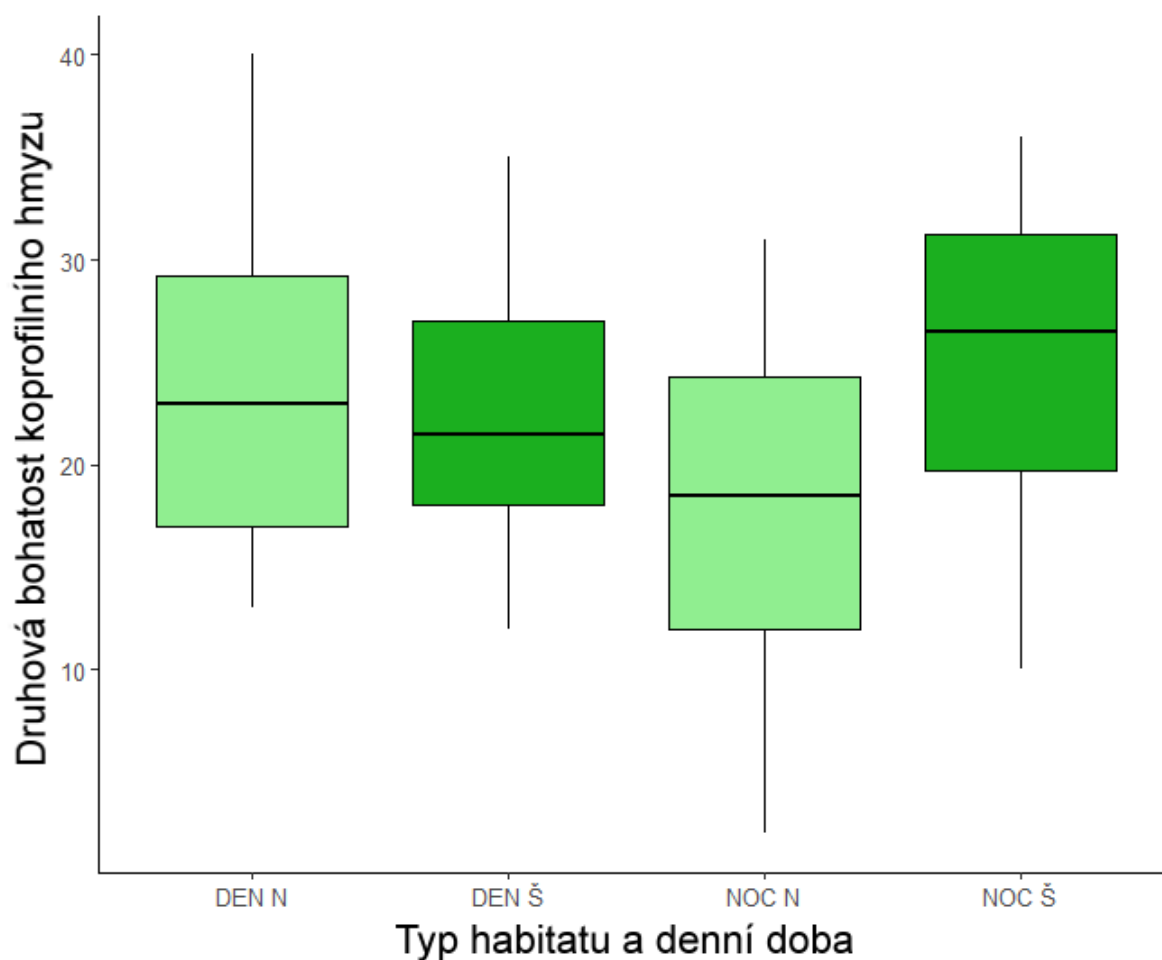
Tvar exkrementu má výrazný vliv na abundanci v noci (deviance = 1847.3, $p = <0.01$) ale přes den byl vliv neprůkazný (deviance = 20.33, $p = 0.420$). Abundance byla v noci větší v širokém habitatu než v habitatu normálním ($t = 4.15$, $p = <0.01$) (Tab. 2). Tvar exkrementu má rovněž vliv i na druhovou bohatost v noci (deviance = 48.05, $p = <0.01$), ale ne ve dne (deviance = 1.891, $p = 0.329$). V noci byl rozdíl v druhové bohatosti mezi habitaty průkazný ($t = 4.044$, $p = >0.01$), kdy byla druhová bohatost větší v širokém habitatu (Tab. 2). Rozdíly mezi habitaty v abundanci jsou znázorněny v Obr. 3 a druhová bohatost v Obr. 4.

Tab. 2: Rozdíl v abundanci a druhové bohatosti v denní dobu. Hodnota Estimate představuje rozdíl širokého habitatu od normálního.

ABUNDANCE	Estimate	Std. Error	t	p
Noc	0.8246	0.1983	4.158	>0.01
Den	-0.0759	0.0118	-0.641	0.524
DRUHOVÁ BOHATOST				
Noc	0.3376	0.0835	4.044	>0.01
Den	-0.0641	0.0657	-0.976	0.332



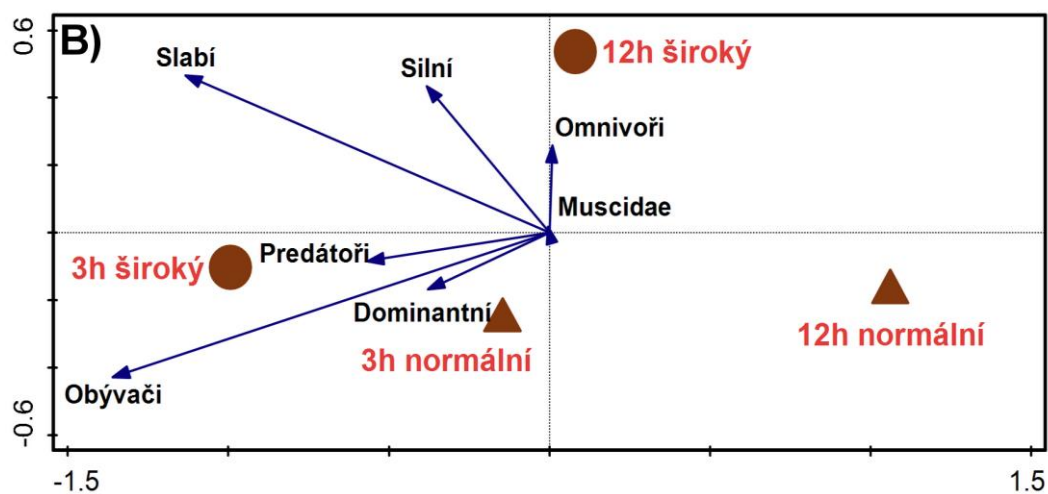
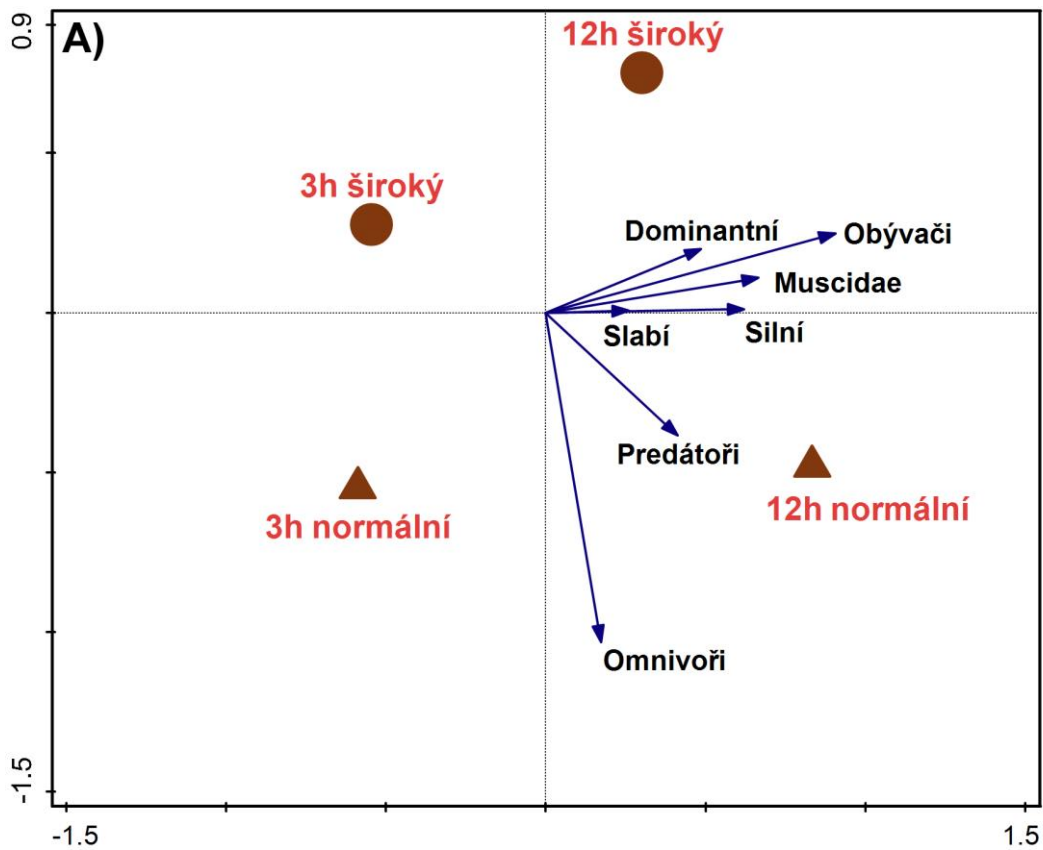
Obr. 3: Rozdíly v abundanci koprofilního hmyzu v závislosti na typu habitatu (N-normální, Š-široký) a denní době (den, noc). Střední čára zobrazuje medián rozdělující horní a spodní kvartil (horní představuje 75% a dolní 25% hodnot).



Obr. 4: Rozdíly v druhové bohatosti koprofilního hmyzu v závislosti na typu habitatu (N-normální, Š-široký) a denní době (den, noc). Střední čára zobrazuje medián rozdělující horní a spodní kvartil (horní představuje 75% a dolní 25% hodnot).

4.2 Druhové a funkční složení

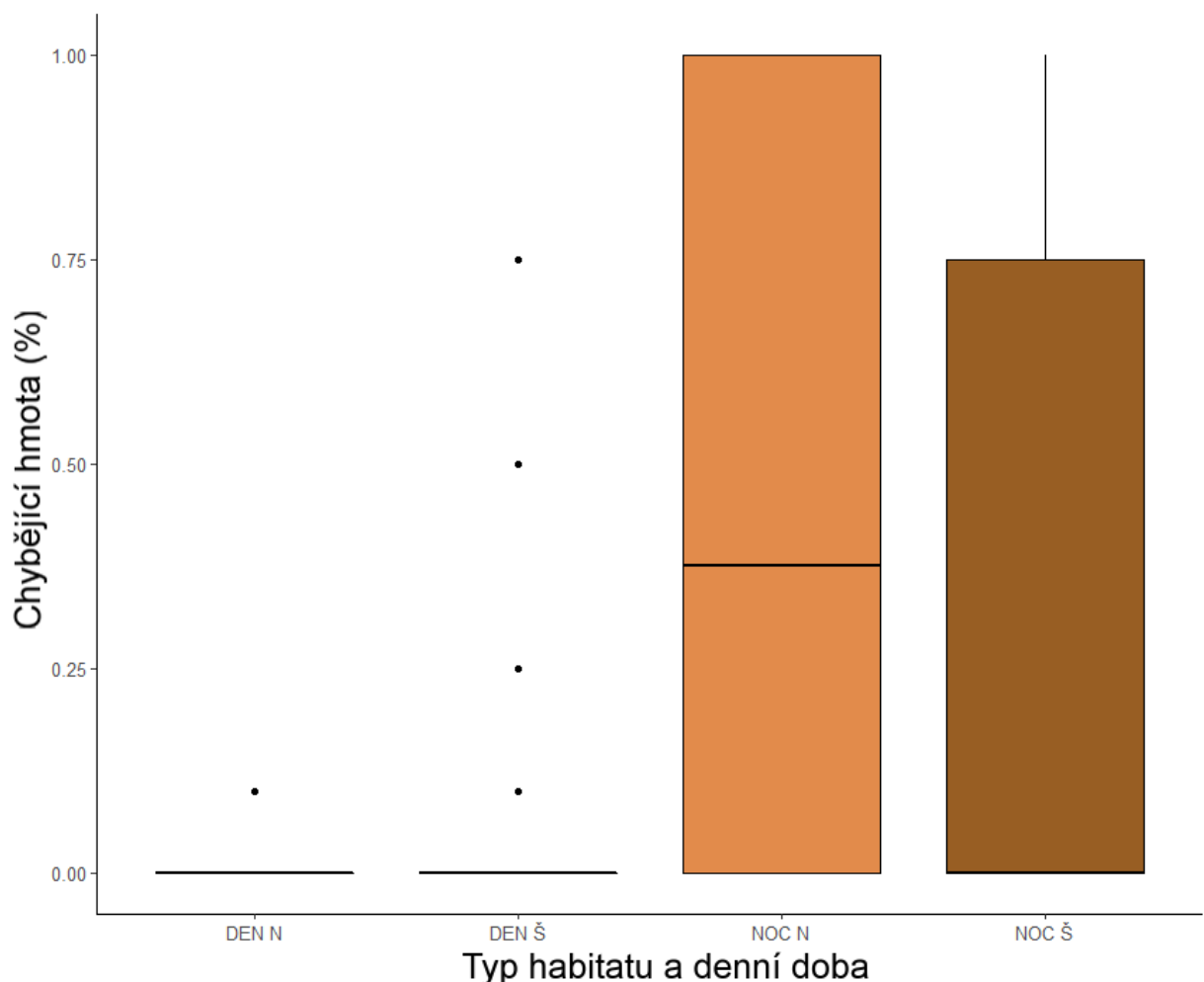
Funkční složení koprofilního společenstva v exkrementech různých tvarů v odlišných časech se liší ve dne ($F = 7$, $p = 0.001$, kdy všechny osy vysvětlují 21.58% variability) a v noci ($F = 10.7$, $p = 0.001$, kdy všechny osy vysvětlují 29.76% variability) (Obr. 5). Přes den se kompetičně dominantní gilda vyskytuje ve 12hodinovém širokém exkrementu spolu s obývači a dvoukřídlým hmyzem. Kompetičně slabí jedinci se spolu s kompetičně silnými nacházeli ve 12h širokém a 12h normálním exkrementu. Predátoři a omnivoři upřednostňovali 12h normální exkrement. V noci dávala kompetičně dominantní gilda přednost 3h normálnímu exkrementu a gilda obývači spolu s predátory a kompetičně slabými jedinci upřednostňovali 3h široký trus. Přednost širokému trusu starému 12h dávali přednost pouze omnivoři. Silní kompetitoři vykazovali preferenci pro široký exkrement starý 12h.



Obr. 5: Ordinační diagram RDA zobrazující rozdílné funkční složení koprofilního hmyzu. **A)** – funkční složení a preference koprofilních hmyzích skupin ve dne. **B)** – funkční složení a preference koprofilních hmyzích skupin v noci. Normální potravní zdroj představuje trus s nezvětšeným povrchem a široký potravní zdroj má 4x zvětšený povrch oproti normálnímu. Rozdílný čas představuje dobu sběru přes den (ve 12 hodin ráno a v noci v 10 hodin večer) a v noci (v 9 hodin večer a v 7 hodin ráno). Gildy hmyzu jsou rozděleny dle schopnosti odstranit trus: **Dominantní** – druhy, které dokáží trus odstranit během několika málo hodin (či minut); **Silní** – druhy, které relokují málo trusu rychle anebo hodně trusu pomalu v řádu hodin až dnů; **Slabí** – trus relokují v řádu několika týdnů; **Obývači** – nerelokují trus a jejich dopad na odstranění trusu je minimální; **Predátoři** - trus neodstraňují; **Omnivoři** – dospělci se žíví trusem a larvy především larvami dvoukřídlých; **Muscidae** - larvy rodu *Musca*, které v truse dokončují svůj vývoj.

4.3 Monopolizace habitatů dominantními kompetitory

Tvar habitatu má signifikantní efekt na pravděpodobnost mizení (deviance = 3.101, $p = 0.042$), kdežto přes den tento výsledek není signifikantní (deviance = 2.04, $p = 0.152$). V noci je u širokého habitatu menší pravděpodobnost, že se vyskytne znehodnocení než u normálního habitatu ($t = -2.00$, $p = 0.0489$), ovšem tento výsledek je marginálně signifikantní. U 14 normálních habitatů se potvrdil 100% úbytek, zato pouze 4 široké habitaty byly 100% zničeny. Přes den se nepodařil potvrdit rozdíl mezi širokým a normálním habitatem ($t = 1.860$, $p = 0.1348$), avšak zdá se, že široký habitat má větší pravděpodobnost na úbytek hmoty než normální.



Obr. 6: Procentuální zastoupení chybějící hmoty širokého a normálního habitatu v denní době (den, noc). N – normální habitat, Š – široký habitat se zvětšeným povrchem. Střední čára zobrazuje medián rozdělující horní a spodní kvartil (horní představuje 75% a dolní 25% hodnot).

5 Diskuze

Z mých výsledků je patrné, že na tropické společenstvo koprofilního hmyzu má velký vliv povrch habitatu, který zatím nebyl v žádné studii testován. Téměř ve všech případech poskytoval široký exkrement vhodnější prostředí než exkrement normální, jelikož se v něm vyskytoval větší počet jedinců a byl druhově bohatší. Také může hrát roli ve snížení kompetičních interakcí, kdy by mohl poskytnout vhodný habitat pro kompetičně slabší jedince, jako tomu bylo i v případě rozdílných velikostí exkrementů (Horgan 2005).

5.1 Abundance a druhová bohatost

Zjistila jsem, že na abundanci a druhovou bohatost má vliv denní doba v kombinaci s tvarem potravního zdroje. Trus je přes den vystaven odlišným abiotickým podmínkám (teplota a vlhkost) než v noci a zdá se, že právě tyto podmínky ovlivňují kvalitu trusu (Vessby 2001). Široké potravní habitaty vysychají více než ty normální z důvodu zvětšeného povrchu a zastoupení vlhkého trusu je tudíž značně redukováno. Naopak v nočních hodinách, kdy už teplota není tolik vysoká, si trus udržuje stálejší vlhkost a krusta se tvoří za delší dobu (Landin 1961). Právě podíl vlhkosti a velikost trusu může být rozhodujícím faktorem pro zvolení daného exkrementu. Počet jedinců je pozitivně korelován s rostoucí velikostí trusu (Finn & Giller 2000; Zítek 2016), se kterou roste i povrch. Je možné se domnívat, že díky širšímu povrchu se uvolňuje větší množství organických látek a tím se zvyšuje pravděpodobnost nalezení potravního zdroje (Sowig & Wassmer 1994; Finn & Giller 2000). Tím by se tedy dala i vysvětlit větší abundance v širokém habitatu, který kvůli svému většímu povrchu přitahuje více jedinců než normální habitat. Je pravděpodobné, že s vyšším počtem jedinců roste i druhová bohatost, což se ukázalo i v mém výsledku z noci v širokém potravním zdroji. To se potvrdilo i v případě větší velikosti habitatu (Zítek 2016). Naopak ve dne se dá říci, že druhová bohatost byla menší z důvodu menší abundance jedinců. Důvodem může být odlišná tolerance k teplotě, která je u obývačů nižší než u kompetičně dominantních druhů, kteří díky své větší velikosti těla dokáží regulovat tělesnou teplotu (Caveney, Scholtz & McIntyre 1995; Verdú, Arellano & Numa 2006; Landin 1961). Většina hmyzu tvořící noční abundanci byla zastoupena právě obývači rodu *Aphodius* (Příloha 2).

5.2 Vliv tvaru na soužití koprofilního hmyzu: druhové složení a monopolizace

Tvar habitatu má vliv nejen na abundanci a druhovou bohatost, ale i na funkční složení hmyzu skrze denní dobu a čas. Díky denní době dochází k dočasnému rozdělení potravního zdroje

mezi skupiny koprofilního hmyzu a tím dochází ke snižování kompetice (Krell-Westerwalbesloh, Krell & Linsenmair 2004; Sullivan a kol. 2016). Přes noc dávala kompetičně dominantní skupina přednost čerstvému normálnímu exkrementu starému 3 hodiny. To poukazuje i na skutečnost, že velcí štolaři (*Helicopris*) potřebují více hmoty pro výživu jejich larev (Kingston & Coe 1977; Hanski & Cambefort 1991) a normální potravní zdroj se jim lépe zahrabává než příliš rozplácly exkrement, který se jim díky svému rozšířenému povrchu může špatně relokovat. Jejich přítomnost v exkrementu zapříčiňuje velké znehodnocení potravního zdroje (překrytí zeminou, rozhrabání) a ostatní skupiny mají tendenci se jim vyhýbat. Právě široký exkrement je vhodným habitatem s nízkým rizikem kompetice s dominantními druhy. Gilda Silní, do které patří hlavně zástupci rodu *Onitis*, se vyskytovala ve starším širokém exkrementu, který nebyl zničen dominantními kompetitory. Čeleď Muscidae se nemohla vyskytovat v tříhodinovém exkrementu z důvodu nároků na vysoké denní teploty (Mohr 1943, Matuszewski, Szafalowicz & Grzywacz 2014) a také díky neschopnosti znehodnocení exkrementu dominantními druhy.

V denním společenstvu se kompetičně dominantní skupina vyskytovala ve starším širokém habitatu. Narozdíl od noci není dominantní gilda tolik zdatná při likvidaci trusu. Nepotvrdila se tedy ani skutečnost, že váleči (přes den nejvíce dominantní) upřednostňují čerstvý trus (Krell-Westerwalbesloh, Krell & Linsenmair 2004). Obývači i přes den preferovali široký habitat. Dalo by se očekávat, že jedinci vyžadující vyšší vlhkost se budou nacházet v normálním habitatu, který jim toto prostředí umožňuje, což se téměř potvrdilo u čeledi Hydrophilidae, kteří preferovali normální potravní zdroj. Ti většinou obývají čerstvý trus v ranním stadiu dekompozice, jelikož potřebují tekutější trus pro výživu dospělců (Koskela & Hanski 1977; Sowig, Himmelsbach & Himmelsbach 1997; Holter 2004). Je zajímavé, že se predátoři nevyskytovali spolu s larvami dvoukřídlého hmyzu ve stejném potravním zdroji. Právě muší vajíčka a larvy jsou hlavní potravou koprofilních drabčků (Hunter a kol. 1991; Guimarães & Mendes 1998) a čeledi Histeridae (Davis, Doube & McLennan 1988; Horenstein & Linhares 2011). U drabčků jsou známy některé případy krmení se na koprofégních broucích (rodů *Aphodius* a *Onthophagus*) (Tikhomirova 1973) a také u čeledi Histeridae, která predovala na malých družích a jejich larvách a kuklách (Tribe 1976). Lze tedy brát v úvahu společný výskyt s obývači v širokém exkrementu v noci.

Dá se s jistotou říci, že rozdělení druhů mezi habitaty v rámci denní doby a času usnadňuje jejich koexistenci. Tato prostorová segregace potravního zdroje rozděluje i druhy mravenců. Konkurenčně slabí jedinci vykazovali změnu potravy při přítomnosti silného konkurenta a tato změna jim umožnila snížit kompetiční tlak mezi jedinci (Savolainen &

Vepsalainen 1988). K rozdělení potravních zdrojů dochází i u čmeláků, u kterého aktivnější jedinci prozkoumávají široké spektrum potravních zdrojů, kdežto méně zkušené jedinci bývají málo aktivní při hledání (Pasquaretta a kol. 2019). Rozdělení potravních zdrojů je důležitým mechanismem ve společenstvech s vysokou diverzitou (Takahashi, Tuno & Kagaya 2005).

6 Závěr

Základem této studie bylo ověřit, zda má rozdílný tvar potravního zdroje vliv na africké koprofilní společenstvo. Na základě výsledků je zřejmé, že povrch trusu hraje významnou roli při početnosti, druhové bohatosti a rozdílech ve funkčních skupinách hmyzu. Koprofilní hmyz vykazoval určitou preferenci pro jednotlivý tvar habitatu během dne a noci a tato preference jim pomáhá v rámci prostorové osy ke snižování kompetičních interakcí. Tato práce přináší nové poznatky k ekologii společenstev koprofilního hmyzu v tropické oblasti. Budoucí práce by mohly ověřit, zda má povrch potravního zdroje stejný vliv i na temperátní společenstvo.

7 Použitá literatura

- Adams, R. A., & Thibault, K. M. (2006).** Temporal resource partitioning by bats at water holes. *Journal of Zoology*, 270(3), 466-472.
- Andresen, E. (2002).** Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology*, 27(3), 257-270.
- Ban, S. (2016).** Identification of ecologically and biologically significant areas (EBSAs) in Canada's Offshore Pacific bioregion. Fisheries and Oceans Canada, Ecosystems and Oceans Science.
- Bang, H. S., Lee, J. H., Kwon, O. S., Na, Y. E., Jang, Y. S., & Kim, W. H. (2005).** Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil. *Applied Soil Ecology*, 29(2), 165-171.
- Barnes, R. F. W., Asamoah-Boateng, B., Naada Majam, J., & Agyei-Ohemeng, J. (1997).** Rainfall and the population dynamics of elephant dung-piles in the forests of southern Ghana. *African Journal of Ecology*, 35(1), 39-52.
- Bartholomew, G. A., & Heinrich, B. (1979).** Roles of endothermy and size in inter- and intraspecific competition for elephant dung in an African dung beetle, *Scarabaeus laevistriatus*. *Physiological Zoology*, 484-496.
- Bartholomew, G. A., & Heinrich, B. (1978).** Endothermy in African dung beetles during flight, ball making, and ball rolling. *Journal of Experimental Biology*, 73(1), 65-83.
- Bengtsson, J., Fagerström, T., & Rydin, H. (1994).** Competition and coexistence in plant communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(7), 246-250.
- Bishop, A. L., McKenzie, H. J., Barchia, I. M., & Harris, A. M. (1996).** Effect of temperature regimes on the development, survival and emergence of *Culicoides brevitarsis* Kieffer (Diptera: Ceratopogonidae) in bovine dung. *Australian Journal of Entomology*, 35(4), 361-368.
- 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).
- Cambefort, Y. (1984).** Community structure and role in dung burial of forest and savanna Scarabaeidae dung beetles in Ivory Coast. In: *27 International Congress of Entomology*, Hamburg, Abstract Volume, 339.

- Cornell, H. I. (2012).** Niche Overlap. *Encyclopedia of Theoretical Ecology*. 1st ed., *University of California Press*, 489-497.
- Cornwell, W. K., Schwilk, D. W., Ackerly, D. D. (2006).** A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87: 1465-1471.
- Davis, A. L., Doube, B. M., & McLennan, P. D. (1988).** Habitat associations and seasonal abundance of coprophilous Coleoptera (Staphylinidae, Hydrophilidae and Histeridae) in the Hluhluwe region of South Africa. *Bulletin of entomological research*, 78(3), 425-434.
- Davis, A. L. V. (1989).** Residence and breeding of Oniticellus (Coleoptera: Scarabaeidae) within cattle pads: inhibition by dung-burying beetles. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 52(2), 229-236.
- Davis, A. L. V. (1994).** Associations of Afrotropical Coleoptera (Scarabaeidae: Aphodiidae: Staphylinidae: Hydrophilidae: Histeridae) with dung and decaying matter: implications for selection of fly-control agents for Australia. *Journal of Natural History*, 28(2), 383-399.
- Davis, A. L., Van Aarde, R. J., Scholtz, C. H., & Delport, J. H. (2002).** Increasing representation of localized dung beetles across a chronosequence of regenerating vegetation and natural dune forest in South Africa. *Global Ecology and Biogeography*, 11(3), 191-209.
- de Camargo, N. F., de Camargo, W. R., do CV Corrêa, D., de Camargo, A. J., & 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(2), 313-324.
- Dormont, L., Epinat, G., & Lumaret, J. P. (2004).** Trophic preferences mediated by olfactory cues in dung beetles colonizing cattle and horse dung. *Environmental Entomology*, 33(2), 370-377.
- Doube, B. M., Giller, P. S., & Csiro, F. M. (1988).** Dung burial strategies in some South African coprine and onitine dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Ecological Entomology*, 13(3), 251-261.
- Doube, B. M. (1990).** A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. *Ecological Entomology*, 15(4), 371-383.
- Doube, B.M. (1991).** Dung beetles of southern Africa. *The Ecology of Dung Beetles* (eds I. Hanski & Y. Cambefort). *Princeton University Press*, New York, 133-155.

- Ebert, K. M., Monteith, G. B., Menéndez, R., & Merritt, D. J. (2019).** Bait preferences of Australian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in tropical and subtropical Queensland forests. *Austral Entomology*, 58(4), 772-782.
- Errouissi, F., Labidi, I., & Nouira, S. (2009).** Seasonal occurrence and local coexistence within scarabaeid dung beetle guilds (Coleoptera: Scarabaeoidea) in Tunisian pasture. *European Journal of Entomology*, 106(1), 85.
- Fincher, G. T. (1975).** Effects of dung beetle activity on the number of nematode parasites acquired by grazing cattle. *The Journal of Parasitology*, 759-762.
- Finn, J. A., & Giller, P. S. (2000).** Patch size and colonisation patterns: an experimental analysis using north temperate coprophagous dung beetles. *Ecography*, 23(3), 315-327.
- Finn, J. A. (2001).** Ephemeral resource patches as model systems for diversity-function experiments. *Oikos*, 92(2), 363-366.
- 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), 1-13.
- Finn, J. A. (2003).** Ephemeral resource patches as a model systems for diversity-function experiments. *Oikos*, 92(2):363–366.
- Finn, J. A., & Gittings, T. (2003).** A review of competition in north temperate dung beetle communities. *Ecological Entomology*, 28(1), 1-13.
- Galante, E., & Cartagena, M. C. (1999).** Comparison of Mediterranean dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in cattle and rabbit dung. *Environmental Entomology*, 28(3), 420-424.
- Gause, G. F. (1934).** Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science*, 79(2036), 16-17.
- Gittings, T. (1994).** The Community Ecology of Aphodius Dung Beetles. In: *Department of Zoology*. National University of Ireland Cork.
- Gittings, T., & Giller, P. S. (1997).** Life history traits and resource utilisation in an assemblage of north temperate Aphodius dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography*, 20(1), 55-66.
- Ghahari, H., Bunalski, M., Tabari, M., & Ostovan, H. (2011).** Scarab beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) collected in Iranian rice fields and surrounding grasslands. *Polish Journal of Entomology*, 80(3), 465-474.

- Glassman, S. I., Wang, I. J., & Bruns, T. D. (2017).** Environmental filtering by pH and soil nutrients drives community assembly in fungi at fine spatial scales. *Molecular ecology*, 26(24), 6960-6973.
- Greenham, P. M. (1972).** The effect of the temperature of cattle dung on the rate of development of the larvae of the Australian bushfly, *Musca vetustissima* Walker (Diptera: Muscidae). *The Journal of Animal Ecology*, 429-437.
- Grime, J. P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J. G., Cornelissen, J. H. C., Rorison, I. H., a kol. (1997).** Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 259-281.
- Guimarães, J. A., & Mendes, J. (1998).** Succession and abundance of Staphylinidae in cattle dung in Uberlândia, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 93(1), 127-131.
- Halffter, G., Matthews, E. G., Matthews, E. G., & Matthews, F. E. (1966).** The natural history of dung beetles in the subfamily Scarabaeidae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia entomologica Mexicana*, 12-14, 1–312.
- Halffter, G., & Edmonds, W. D. (1982).** The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. Instituto de Ecologia, Mexico, D. F.
- Hanski I., Koskela H. (1979).** Resource partitioning in six guilds of dung – inhabiting beetles (Coleoptera). *Ann. Entomol. Fenn*, 45, 1-12.
- Hanski, I., & Hammond, P. (1986).** Assemblages of carrion and dung Staphylinidae in tropical rain forests in Sarawak, Borneo. *Annales Entomologici Fennici*, 52(1), 1-19.
- Hanski, I. (1987a).** Carrion fly community dynamics: patchiness, seasonality and coexistence. *Ecological Entomology*, 12, 257-266.
- Hanski, I. (1987b).** Nutritional ecology of dung-and carrion-feeding insects. Nutritional ecology of insects, mites, and spiders. *Wiley*, New York, 837-884.
- Hanski, I. & Cambefort, Y. (1991).** Dung beetle ecology. *Princeton university press*, Princeton, New Jersey.
- Hartig, F. (2020).** DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.2.7. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- Hartley, S., Shorrocks B. (2002).** A general framework for the aggregation model of coexistence. *Journal of Animal Ecology*, 71, 651-662.

- 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.
- Hidayat, P., Manuwoto, S., Noerdjito, W. A., Tschardtke, T., & Schulze, C. H. (2010).** Diversity and body size of dung beetles attracted to different dung types along a tropical land-use gradient in Sulawesi. *Indonesia. Journal of Tropical Ecology*, 26(1), 53-65.
- 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(4), 352-357.
- Holt, R. D., & Huxel, G. R. (2007).** Alternative prey and the dynamics of intraguild predation: theoretical perspectives. *Ecology*, 88(11), 2706-2712.
- Holter, P. (1977).** An experiment on dung removal by *Aphodius* larvae (Scarabaeidae) and earthworms. *Oikos*, 130-136.
- Holter, P. (1979).** Effect of dung-beetles (*Aphodius* spp.) and earthworms on the disappearance of cattle dung. *Oikos*, 393-402.
- Holter, P., Scholtz, C. H., & Wardhaugh, K. G. (2002).** Dung feeding in adult scarabaeines (tunnellers and endocoprids): even large dung beetles eat small particles. *Ecological Entomology*, 27(2), 169-176.
- Holter, P. (2004).** Dung feeding in hydrophilid, geotrupid and scarabaeid beetles: Examples of parallel evolution. *European Journal of Entomology*, 101(3), 365-372.
- Holter, P., & Scholtz, C. H. (2007).** What do dung beetles eat?. *Ecological Entomology*, 32(6), 690-697.
- Hunter III, J. S., Fincher, G. T., Bay, D. E., & Beerwinkle, K. R. (1991).** Seasonal distribution and diel flight activity of Staphylinidae (Coleoptera) in open and wooded pasture in east-central Texas. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 163-173.
- Battán Horenstein, B. M., & Linhares, A. X. (2011).** Seasonal composition and temporal succession of necrophagous and predator beetles on pig carrion in central Argentina. *Medical and veterinary entomology*, 25(4), 395-401.
- Horgan, F. G. (2005).** Aggregated distribution of resources creates competition refuges for rainforest dung beetles. *Ecography*, 28(5), 603-618.
- Horgan, F. (2006).** Aggregation and coexistence of dung beetles in montane rain forest and deforested sites in central Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 22(4), 359-370.

- Hutchinson, G. E. (1957).** Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia. Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- 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.
- Jugovic, J., Koren, T., & Koprivnikar, N. (2019).** Competition and seasonal co-existence of coprophagous Scarabaeoidea (Coleoptera) in differently managed habitat patches of sub-Mediterranean grasslands in Slovenia. *Polish Journal of Ecology*, 67(3), 247-263.
- Keddy, P. A. (1992).** Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of vegetation science*, 3(2), 157-164.
- Kingston, T. J., & Coe, M. (1977).** The biology of a giant dung-beetle (*Heliocopris dilloni*) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Zoology*, 181(2), 243-263.
- Koch, K. (1989).** Die Käfer Mitteleuropas. *Ökologie*. Band 1, Goecke & Evers, Krefeld, 440 pp.
- Koskela, H., & Hanski, I. (1977).** Structure and succession in a beetle community inhabiting cow dung. *Annales Zoologici Fennici*, 14, 204-223.
- Kraft, N. J. B., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., Levine, J. M. (2015).** Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29, 592–599.
- 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.
- Krell-Westerwalbesloh, S., Krell, F. T., & Eduard Linsenmair, K. (2004).** Diel separation of Afrotropical dung beetle guilds—avoiding competition and neglecting resources (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Natural History*, 38(17), 2225-2249.
- Landin, B. O. (1961).** Ecological studies on dung-beetles (Col. Scarabaeidae). *Opuscula Ent. Suppl.*, 19, 1-228.
- Lepš, J., & Šmilauer, P. (2000).** Mnohorozměrná analýza ekologických dat. Biologická fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích, České Budějovice, 102.
- Lipkow, E., & Irmeler, U. (2016).** Habitat choice experiments with dung beetles (Coleoptera: Staphylinidae, Hydrophilidae, Scarabaeidae). *Faun.-Ökol. Mitt*, 9, 471-481.

- Lumaret, J. P., Kadiri, N. (1995).** The influence of the first wave of colonizing insects on cattle dung dispersal. *Pedobiologia*, 39, 506-517.
- Lumaret, J. P., & Iborra, O. (1996).** Separation of trophic niches by dung beetles(Coleoptera, Scarabaeoidea) in overlapping habitats. *Pedobiologia*, 40(5), 392-404.
- Lussenhop, J., Kumar, R., Wicklow, D. T., & Lloyd, J. E. (1980).** Insect effects on bacteria and fungi in cattle dung. *Oikos*, 54-58.
- Macarthur, R. H. (1958).** Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests. *Ecology*, 39, 599-619..
- Macarthur, R., Levins, R. (1967).** The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *American Naturalist*, 101(921), 377–85.
- Maire, V., Gross, N., Börger, L., Proulx, R., Wirth, C., Pontes, L. D. S., Soussana, J-F., & .**
- Martínez, I., Flota-Bañuelos, C., Tokman, D. G., & Zayas, M. D. R. O. (2018).** Dung and Gastrointestinal Nematode Eggs Buried by *Euoniticellus intermedius* (Reiche) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 72(1), 188-194.
- Matuszewski, S., Szafałowicz, M., & Grzywacz, A. (2014).** Temperature-dependent appearance of forensically useful flies on carcasses. *International journal of legal medicine*, 128(6), 1013-1020.
- McCabe, L. M., Cobb, N. S., & Butterfield, B. J. (2019).** Environmental filtering of body size and darker coloration in pollinator communities indicate thermal restrictions on bees, but not flies, at high elevations. *PeerJ*, 7, e7867.
- Medina, A. M., & Lopes, P. P. (2014).** Seasonality in the dung beetle community in a Brazilian tropical dry forest: Do small changes make a difference?. *Journal of insect science*, 14(1), 123.
- Mittal, I. C. (1993).** Natural manuring and soil conditioning by dung beetles. *Tropical Ecology*, 34(2), 150-159.
- Mohr, C. O. (1943).** Cattle droppings as ecological units. *Ecological Monographs*, 13(3), 275-298.
- Mowlavi, G., Mikaeili, E., Mobedi, I., Kia, E., Masoomi, L., & Vatandoost, H. (2009).** A survey of dung beetles infected with larval nematodes with particular note on *Copris lunaris* beetles as a vector for *Gongylospira* sp. in Iran. *The Korean journal of parasitology*, 47(1), 13.

- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezquita, S., Favila, M. E., & Network, T. S. R. (2008).** Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological conservation*, 141(6), 1461-1474.
- Pasquaretta, C., Jeanson, R., Pansanel, J., Raine, N. E., Chittka, L., & Lihoreau, M. (2019).** A spatial network analysis of resource partitioning between bumblebees foraging on artificial flowers in a flight cage. *Movement ecology*, 7(1), 4.
- Pérez-Valera, E., Kyselková, M., Ahmed, E., Sládeček, F. X. J., Goberna, M., & Elhottová, D. (2019).** Native soil microorganisms hinder the soil enrichment with antibiotic resistance genes following manure applications. *Scientific reports*, 9(1), 1-10.
- Prach, K., Štech, M., Říha, P. (2009).** Ekologie a rozšíření biomů na Zemi. *Scientia*, Praha, 151 s.
- Psarev, A. M. (2002).** Succession in an insect community inhabiting horse dung. *Russ. Entomol. J.*, 11, 287-290.
- Richardson, M. J. (2001).** Diversity and occurrence of coprophilous fungi. *Mycological Research*, 105(4), 387-402.
- Rohlf, M., Hoffmeister, T. (2003).** An Evolutionary Explanation of the Aggregation Model of Species Coexistence. *Proceedings. Biological Sciences*, 270, 33-35.
- Rozkošný, R., Gregor, F., Barták, M., & Vaňhara, J. (2002).** The Muscidae (Diptera) of Central Europe. 1. vyd. Brno: Masaryk University, 264 s. Folia Fac.Sci.Nat.Univ.Masaryk. Brno, Biol. 107. ISBN 80-210-2773-8.
- Sabu, T. K., Vinod, K. V., & Vineesh, P. J. (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).
- Sato, H., & Imamori, M. (1987).** Nesting behaviour of a subsocial African ball-roller *Kheper platynotus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 12(4), 415-425.
- Savolainen, R., & Vepsäläinen, K. (1988).** A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos*, 135-155.
- Sebastián-González, E., Moleón, M., Gibert, J. P., Botella, F., Mateo-Tomás, P., Olea, P. P., Guimarães, P. Jr., Sánchez-Zapata, J. A. (2016).** Nested species-rich networks of scavenging vertebrates support high levels of interspecific competition. *Ecology*, 97(1), 95-105.

- Sevenster, J. G., & Van Alphen, J. J. (1996).** Aggregation and coexistence II. A neotropical *Drosophila* community. *Journal of Animal Ecology*, 308-324.
- Short, A. E. Z., & Fikáček, M. (2013).** Molecular phylogeny, evolution and classification of the Hydrophilidae (Coleoptera). *Systematic Entomology*, 38(4), 723-752.
- Schoener, T. W. (1974).** Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science*, 185(4145), 27–39.
- Scholtz, C. H., Davis, A. L. V., & Kryger, U. (2009).** Evolutionary biology and conservation of dung beetles. Sofia-Moscow: Pensoft. 147-154.
- Silvertown, J. (2004).** Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & evolution*, 19(11), 605-611.
- Sládeček, F. X. J., Hrček, J., Klimeš, P., & Konvička, M. (2013).** Interplay of succession and seasonality reflects resource utilization in an ephemeral habitat. *Acta oecologica*, 46, 17-24.
- Sládeček, F. X. J. (2017).** Community ecology of insects inhabiting ephemeral habitats. České Budějovice. Disertační práce (Ph.D.). Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. Přírodovědecká fakulta.
- Sládeček, F. X. J., Šuláková, H., & Konvička, M. (2017).** Temporal segregations in the surface community of an ephemeral habitat: Time separates the potential competitors of coprophilous Diptera. *Entomological Science*, 20(1), 111-121.
- Sowig, P., & Wassmer, T. (1994).** Resource partitioning in coprophagous beetles from sheep dung: phenology and microhabitat preferences. *Zool. Jb. Syst*, 121(2), 171-192.
- Sowig, P. (1995).** Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: the influence of soil type and soil moisture. *Ecography*, 18(2), 147-154.
- Sowig, P., Himmelsbach, R., & Himmelsbach, W. (1997).** Predator–prey relationship between insect larvae: growth of *Sphaeridium* larvae (Coleoptera: Hydrophilidae) under time constraints through predation on *Musca autumnalis* maggots (Diptera: Muscidae). *Canadian Journal of Zoology*, 75(12), 2069-2076.
- Sullivan, G. T., Ozman-Sullivan, S. K., Lumaret, J. P., Zalucki, M. P., & Baxter, G. (2016).** Does one size suit all? Dung pad size and ball production by *Scarabaeus sacer* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *European Journal of Entomology*, 113, 70.

- Takahashi, K. H., Tuno, N., & Kagaya, T. (2005).** The relative importance of spatial aggregation and resource partitioning on the coexistence of mycophagous insects. *Oikos*, 109(1), 125-134.
- ter Braak, C. J. F. (1994).** Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods. *Ecoscience*, 1(2), 127-140.
- ter Braak, C. J., & Smilauer, P. (2012).** Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0. *Microcomputer Power*, Ithaca, USA, 496.
- Tikhomirova, A.L. (1973).** Morphological and ecological features and phylogeny of the Staphylinidae (Translation from Russian). Academy of Science, USSR.
- Tixier, T., Lumaret, J. P., & Sullivan, G. T. (2015).** Contribution of the timing of the successive waves of insect colonisation to dung removal in a grazed agro-ecosystem. *European journal of soil biology*, 69, 88-93.
- Tribe, G. D. (1977).** The ecology and ethology of ball-rolling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). Doctoral dissertation, University of Natal, Pietermaritzburg.
- Truter, W. F., Botha, P. R., Dannhauser, C. S., Maasdorp, B. V., Miles, N., Smith, A., Snyman A. H., & Tainton, N. M. (2015).** Southern African pasture and forage science entering the 21st century: past to present. *African Journal of Range & Forage Science*, 32(2), 73-89.
- Verdu J., Arellano L., Numa C., Mico E. (2007).** Roles of endothermy in niche differentiation for ball-rolling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) along an altitudinal gradient. *Ecological Entomology*, 32, 544-551.
- Vessby, K. (2001).** Habitat and weather affect reproduction and size of the dung beetle *Aphodius fossor*. *Ecological Entomology*, 26(4), 430-435.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M. (1997).** Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277(5325), 494-499.
- White, E. M., Wilson, J. C., & Clarke, A. R. (2006).** Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. *Diversity and distributions*, 12(4), 443-455.
- Wieland, N. K., Bazzaz, F. A. (1975).** Physiological ecology of three co-dominant successional annuals. *Ecology*, 56, 681-688.
- Wiescher, P. T., Pearce-Duvet, J. M., & Feener, D. H. (2012).** Assembling an ant community: species functional traits reflect environmental filtering. *Oecologia*, 169(4), 1063-1074.

Wolda, H. (1988). Insect seasonality. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19(1)–18.

Young, O. P. (1981). The attraction of Neotropical Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) to reptile and amphibian fecal material. *The Coleopterists' Bulletin*, 345-348.

Zítek, T. (2016). Jak velikost habitatu ovlivňuje společenstvo koprofilního hmyzu?. České Budějovice. Diplomová práce (Mgr.). Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. Přírodovědecká fakulta.

Zobel, M. (1992). Plant species coexistence: the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos*, 314-320.

8 Přílohy

Příloha 1: Seznam určených druhů pravých koprofágních brouků (Scarabaeinae). Koprofágní brouci jsou rozděleni do gild a jsou zde uvedeny celkové počty pro denní dobu a typ habitatu.

Tribus	Druh	Gilda	Počet (den)	Počet (noc)	Počet normální (celkem)	Počet široký (celkem)
Coprini	<i>Cop3</i>	Dominantní	-	13	5	8
	<i>Cop4</i>	Dominantní	-	2	-	2
	<i>Copris cassius</i>	Dominantní	-	2	1	1
	<i>Copris elephenor</i>	Dominantní	-	2	2	-
	<i>Copris mesacanthus</i>	Dominantní	-	1	1	-
	<i>Catharsius tricornutus</i>	Dominantní	11	141	62	90
	<i>Heliocopris japetus</i>	Dominantní	1	29	13	17
Gymnopleurini	<i>Allogymnopleurus splendidus</i>	Silní	5	10	6	9
	<i>Garreta unicolor</i>	Silní	2	-	1	1

Tribus	Druh	Gilda	Počet (den)	Počet (noc)	Počet normální (celkem)	Počet široký (celkem)
Oniticellini	<i>Drepanocerus kirbiy</i>	Slabí	6	-	3	3
	<i>Drepanocerus patrizii</i>	Slabí	10	-	6	4
	<i>Eodrepanus fastiditus</i>	Slabí	98	8	47	59
	<i>Euoniticellus intermedius</i>	Slabí	1259	55	589	725
	<i>Latodrepanus laticollis</i>	Slabí	456	39	194	301
	<i>Liatongus militaris</i>	Slabí	239	3	78	164
	<i>Oniticellus planatus</i>	Obývač	19	-	17	2
	<i>Tiniocellus eurypygus</i>	Slabí	383	30	121	292
	<i>Onitis alexis</i>	Silní	18	12	16	14

Tribus	Druh	Gilda	Počet (den)	Počet (noc)	Počet normální (celkem)	Počet široký (celkem)
Oniticellini	<i>Onitis deceptor</i>	Silní	2	17	10	9
	<i>Onitis fabricii</i>	Silní	1	3	1	3
	<i>Onitis fulgidus</i>	Silní	6	17	11	12
	<i>Onitis pseudosetosus</i>	Silní	-	1	1	-
	<i>Onitis tortuosus</i>	Silní	2	-	-	2
Onthophagini	<i>Digitonthophagus gazella</i>	Slabí	118	159	115	162
	<i>Caccobius cavatus</i>	Slabí	145	304	182	267
	<i>Euonthophagus carbonarius</i>	Slabí	182	927	468	641

Tribus	Druh	Gilda	Počet (den)	Počet (noc)	Počet normální (celkem)	Počet široký (celkem)
Onthophagini	<i>Hyalonthophagus alcyon</i>	Slabí	95	43	58	80
	<i>Kurtops quadraticeps</i>	Slabí	1	3	3	1
	<i>Onthophagus aeruginosus</i>	Slabí	48	4	34	18
	<i>Onthophagus cinctipennis</i>	Slabí	29	109	40	98
	<i>Onthophagus discretus</i>	Slabí	33	65	38	60
	<i>Onthophagus fimetarius</i>	Slabí	120	440	281	279
Scarabaeini	<i>Pachylomera femoralis</i>	Silní	2	-	1	1
Sisyphini	<i>Neosisyphus calcaratus</i>	Silní	7	-	3	4

Tribus	Druh	Gilda	Počet (den)	Počet (noc)	Počet normální (celkem)	Počet široký (celkem)
Sisyphini	<i>Neosisyphus fortuitus</i>	Silní	299	13	166	146
	<i>Sisyphus sordidus</i>	Silní	14	-	12	2

Příloha 2: Seznam určených rodů čeledí Aphodiinae, Histeridae, Hydrophilidae, Muscidae a Staphylinidae a jejich rozdělení do gild. Koprofilní hmyz je rozdělen do gild a jsou zde uvedeny celkové počty pro denní dobu a typ habitatu.

Čeleď	Rod	Gilda	Počet (den)	Počet (noc)	Počet normální (celkem)	Počet široký (celkem)
Aphodiinae	<i>Aph1</i>	Obývači	78	670	208	540
	<i>Aph2</i>	Obývači	171	914	301	784
	<i>Aph3</i>	Obývači	169	445	202	412
	<i>Aph4</i>	Obývači	3	74	32	45
	<i>Aph5</i>	Obývači	53	170	84	139
	<i>Aph6</i>	Obývači	108	835	224	719
	<i>Aph7</i>	Obývači	215	1224	389	1050
	<i>Aph8</i>	Obývači	164	1001	386	779

Čeleď	Rod	Gilda	Počet (den)	Počet (noc)	Počet normální (celkem)	Počet široký (celkem)
Aphodiinae	<i>Aph9</i>	Obývači	97	167	121	143
	<i>Aph10</i>	Obývači	847	22	520	349
	<i>Aph11</i>	Obývači	54	120	58	116
	<i>Aph12</i>	Obývači	484	367	414	437
	<i>Aph13</i>	Obývači	148	994	351	791
Histeridae	<i>Hister1</i>	Predátoři	22	7	9	20
	<i>Hister2</i>	Predátoři	147	5	107	45
	<i>Hister3</i>	Predátoři	11	3	1	13
	<i>Hister4</i>	Predátoři	6	-	6	-
	<i>Hister5</i>	Predátoři	9	-	4	5
	<i>Hister6</i>	Predátoři	1	-	1	-
Hydrophilidae	<i>Cercyon</i>	Omnivoři	1	3	2	2
	<i>Cryptopleurum1</i>	Omnivoři	92	1	76	17
	<i>Cryptopleurum2</i>	Omnivoři	1	-	1	-
	<i>Sphaeridium</i>	Omnivoři	333	4	262	75
Muscidae	<i>Musca sp.</i>	-	36	5	23	18
Staphylinidae	<i>Aleochara1</i>	Predátoři	4	2	3	3

Čeď	Rod	Gilda	Počet (den)	Počet (noc)	Počet normální (celkem)	Počet široký (celkem)
Staphylinidae	<i>Aleochara2</i>	Predátoři	2	7	2	7
	<i>Aleochara3</i>	Predátoři	4	3	4	3
	<i>Anotylus1</i>	Obývači	21	25	21	25
	<i>Anotylus2</i>	Obývači	3	7	2	8
	<i>Anotylus3</i>	Obývači	14	23	15	22
	<i>Anotylus4</i>	Obývači	-	1	-	1
	<i>Autalia</i>	Predátoři	2	1	1	2
	<i>Philonotus1</i>	Predátoři	25	154	81	98
	<i>Philonotus2</i>	Predátoři	34	63	42	55
	<i>Philonotus3</i>	Predátoři	45	17	36	26
	<i>Philonotus4</i>	Predátoři	1	8	2	7
	<i>Philonotus5</i>	Predátoři	1	2	2	1
	<i>Philonotus6</i>	Predátoři	9	49	27	31
	<i>Philonotus7</i>	Predátoři	3	8	5	6
	<i>Tachyporus1</i>	Predátoři	-	1	1	-
	<i>Tachyporus2</i>	Predátoři	2	1	1	2
	<i>Xantholinus1</i>	Predátoři	11	49	23	37