

Přírodovědecká fakulta  
Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

**Ekologie afrických společenstev kopřivního hmyzu**

Diplomová práce

Bc. Jakub Pawlik

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

České Budějovice, 2023

Pawlik, J., 2023: **Ekologie afrických společenstev koprofilního hmyzu.** [Ecology of African communities of coprophilous insects. Mgr. Thesis, in Czech] – 107 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

## **ANOTACE**

The effects of diel activity, season, succession and habitat size on coprophilous community were studied in South Africa. All important dung inhabiting insects were targeted, including coprophagous, omnivorous and predatory beetles and coprophilous flies. All of the aforementioned factors had some degree of effect on insect abundance, species richness and/or the probability of dung pat destruction. Furthermore, various guilds or species segregate along the factors' axes, and thus facilitate species coexistence.

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracoval pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

V Českých Budějovicích, 13. 4. 2023

.....  
Bc. Jakub Pawlik

#### Poděkování:

Předně bych chtěl poděkovat svému školiteli Františku X. J. Sládečkovi a Tomáši Zítkovi za návrh této studie a za sběr dat pro ni. Zvláště Františkovi pak patří díky za časté konzultace a podnětné poznámky při mém zpracovávání těchto dat, a nakonec také za trpělivost. Samozřejmě děkuji své rodině, především mým rodičům a sestře Rozálii, za podporu při mých studiích a odlehčení stresových chvil spjatých se sepsáním této práce. Dále bych chtěl poděkovat svým kolegům a kamarádům Ondřeji Váchovi a Janu Lencovi za vtipné chvíle a odreagování, díky kterým se tato práce psala o něco snáz. V neposlední řadě děkuji také Adrianu Davisovi, Christianu Deschodtovi, Clarke Scholtzovi a Catherine Sole z univerzity v Pretorii a rodině Yzelle za poskytnutí pozemku pro sběr dat.

# Obsah

1. Úvod.....	1
1.1. Koexistence a mechanismy přežívání druhů ve společenstvu.....	2
1.1.1. Habitat filtering.....	2
1.1.2. Niche differentiation.....	3
1.2. Koprofilní společenstvo.....	5
1.2.1. Adaptace koprofilního hmyzu.....	7
1.2.2. Relokační kasty a funkční skupiny koprofágních brouků.....	8
1.3. Mechanismy koexistence koprofilních společenstev.....	12
1.3.1. Trofické segregace.....	12
1.3.2. Časové segregace.....	13
1.3.2.1 Denní doba.....	13
1.3.2.2 Stáří zdroje a sukcese.....	14
1.3.2.3 Sezóna.....	15
1.3.3. Prostorové segregace.....	16
1.4. Cíle práce.....	19
2. Metodika.....	20
2.1. Lokalita.....	20
2.2. Experimentální design a sběr dat.....	21
2.3. Příprava dat.....	23
2.3.1. Určení a klasifikace druhů do gild.....	23
2.3.2. Úprava dat pro statistické analýzy.....	26
2.4. Statistická analýza dat.....	27
1.5. Výsledky.....	33
1.6. Diskuse.....	52
1.7. Použité zdroje.....	71
1.8. Přílohy.....	82

# 1. Úvod

Proč máme na světě takové množství různých druhů schopných vzájemně koexistovat je jednou z hlavních otázek ekologie společenstev (Begon et al., 1997). Teoreticky by měl kompetičně nejzdatnější druh ty zbylé časem vyloučit (Gause, 1934), nicméně na druhy ve volné přírodě působí mechanismy, které tuto kompetici snižují, a tak umožňují koexistenci druhově bohatých společenstev. Mezi hlavní dva takové mechanismy patří „habitat filtering“, rozdělující druhy na základě jejich schopnosti přežít v nehostinných podmínkách prostředí (Keddy, 1992; Kraft et al., 2015), a „niche differentiation“, segregující druhy na trofické, prostorové nebo časové ose, čímž rozrůžňuje jejich niky (Hutchinson, 1957; Schoener, 1974).

Mezi přírodní systémy s nejtvrďší kompeticí patří tzv. „efemerní habitaty“, což jsou energeticky bohaté, avšak časově pomíjivé, zdroje potravy (Finn, 2001). Jedním z těchto „habitátů“ je trus, paradoxně obývaný velmi početnými a druhově bohatými společenstvy (Bernon, 1981; Sladeczek et al., 2013; Helclová et al., 2020; Vácha et al., 2020). Trus obývající koprofilní organismy poskytují primárně ekosystémovou službu v podobě přesunu živin mezi zvířaty a půdou (Holter, 1979; Nichols et al., 2008; Scholtz et al., 2009). Majoritní podíl v tom ohledu, a to především v tropech a subtropích, mají koprofační brouci, převážně z čeledí Scarabaeidae a Geotrupidae (označováni jako „dung beetles“) (Hanski&Cambefort, 1991; Scholtz et al., 2009). V tropických a subtropických společenstvech dochází k silné mezidruhové kompetici díky přítomnosti dominantních skupin schopných monopolizovat celý potravní zdroj do několika hodin (Klemperer&Boulton, 1976; Krell et al., 2003; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004). I přesto však jsou tamní společenstva schopna hostit desítky až stovky koexistujících druhů (Hanski&Cambefort, 1991; Scholtz et al., 2009).

Komplexní studie zabývající se koexistencí koprofilního společenstva v takto vysoce kompetitivním habitatu jsou však vzácné (Bernon, 1981; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004; Chao, Freeman&Grether, 2013), a proto toto téma tak dodnes zůstává nedostatečně prostudováno. Tato práce se tak zabývá koprofilním společenstvem v Jihoafrické republice a možnými mechanismy a segregacemi, které by mohly umožňovat jeho druhovou koexistenci.

## **1.1. Koexistence a mechanismy přežívání druhů ve společenstvu**

Druhy v rámci jedné trofické úrovně – mající podobné potravní nároky a vyskytující se spolu na jednom místě si neustále konkurují o zdroje. Intenzita této kompetice pak zesiluje tím, jak moc se požadavky daných druhů překrývají. Pokud by byly naprosto shodné, v homogenních podmínkách by mělo dojít k tzv. kompetičnímu vyloučení, kdy by druh se sebemenší kompetiční výhodou měl časem slabšího soka vykonkurovat (Volterra, 1926; Gause, 1934).

Ve volné přírodě je však řada druhů schopna ve svém neustále se měnícím prostředí vzájemně koexistovat, často i v mnohadruhových uskupeních (Hanski & Cambefort 1991; Scholtz et al., 2009; Sladeczek et al, 2017a). Tato koexistence je možná díky mechanismům působícím na volně žijící společenstva, které snižují mezidruhovou kompetici, a tak i umožňují druhovou koexistenci. Hlavní dva z těchto mechanismů jsou tzv. habitat filtering a niche differentiation.

### **1.1.1. Habitat filtering**

Habitat filtering pomáhá koexistenci druhů na základě schopností daných druhů adaptovat se a přežít v nepříznivých podmínkách rozdílného prostředí (Keddy, 1992; Kraft et al., 2015). Během života v určitém habitatu na organismus působí řada abiotických i biotických faktorů, které ovlivňují jeho fitness. Mezi hlavní abiotické faktory patří teplota a vlhkost, kdy některé druhy jsou díky svým fyziologickým a behaviorálním adaptacím schopny obsadit biotopy, které by pro jiné druhy byly letální (Pellissier et al., 2012; Reymond et al., 2013; Ramos et al., 2014). Příkladem uveďme alpské modrásky (Lycaenidae), kdy specializované myrmekofilní druhy žijí především v mírnějších podmínkách v nižší nadmořské výšce, ale generalistické druhy, které často své myrmekofilní vztahy ztratily, jsou schopny studené klima tolerovat, a tak i žít ve vyšších nadmořských výškách (Pellissier et al., 2012).

Biotickými faktory prostředí pak rozumíme nejčastěji obranné mechanismy rostlin proti svým herbivorům. Mezi ty patří jak obrana mechanická (např. trichomy), tak i chemická pomocí sekundárních metabolitů (Dimarco et al., 2012; Volf et al., 2015).

Společný tlak biotických a abiotických faktorů daného prostředí tak vytváří jakousi bariéru, která „vyfiltrovává“ druhy neschopné v daných podmínkách přežít, a zároveň sdružuje ty, které toho schopny jsou (Maire et al., 2012; Pellissier et al., 2012).

### 1.1.2. Niche differentiation

Niche differentiation je koexistenční mechanismus umožňující soužití druhů na základě rozrůznění jejich ekologických nik – souborů životních nároků nutných proto, aby daný jedinec, respektive druh přežil (Hutchinson, 1957). Mnoho druhů má však podobné životní nároky, jejich niky se tak do jisté míry překrývají a jejich úplná diferenciaci není možná. Vlastnosti jednotlivých druhů pak přímo souvisí s tím, jakou niku obsazují, přičemž s rostoucí diferenciací nik klesá míra kompetice, umožňující tak druhovou koexistenci (Gross et al., 2007; Maire et al., 2012).

Tyto diferenciaci nik mohou fungovat na několika škálách, první z nich je využití odlišných zdrojů (Schoener, 1974). To v případě rostlin znamená využití různých forem půdního dusíku, jako je tomu například u několika druhů rostlin arktické tundry (McCane et al., 2002). V případě živočichů se pak jedná o konzumaci různě velkých částí potravy u různých druhů, v závislosti na jejich ústním ústrojí. Tři druhy rodu *Chelicorophium* (Crustacea: Amphipoda) jsou schopny spolu koexistovat v nemalé míře díky tomu, že jejich filtrační ústrojí jsou uzpůsobena pro konzumaci rozdílně velkých partikulí potravy (Borza et al., 2018). Druhou možností je pak využití zcela odlišného zdroje, jako je tomu například u hostitelské specifity parasitoidů (Hrcek et al., 2013), u afrických termitů (Blattodea: Isoptera) (Josens & Wango, 2019; Schyra et al., 2019), či planktonem se živících buňáků (Aves: Procellariiformes) (Navarro et al., 2013).

Nicméně i při využívání totožného zdroje se druhy mohou sobě navzájem vyhýbat, a to na prostorové a časové ose (Schoener, 1974). Jednou z možností prostorové segregace je ta vertikální. Ta probíhá obvykle na menším území, kdy druhy využívají stejný zdroj, ale v jiné hloubce, popřípadě výšce (Navarro et al., 2013; Opatovsky et al., 2017; Josens & Wango, 2019).

Další možností prostorové segregace je horizontální, která může mít několik forem. Druhy se sobě mohou vyhýbat výběrem dílčích oblastí v rámci většího a poměrně homogenního prostředí (Navarro et al., 2013; Droge et al., 2017). Další možností je segregace na úrovni mesohabitatu. Příkladem budiž případ dvou druhů paslíd'áků rodu *Peucetia* (Araneae: Oxyopidae), které jsou oba asociovány s rostlinou *Trichogoniopsis adenantha* (Asterales: Asteraceae). *P. rubrolineata* se však vyskytuje především na rostlinách pod hustějším zápojem, kdežto *P. flava* spíše v otevřenějším porostu (Villanueva-Bonilla et al., 2019). V neposlední řadě mohou různé druhy preferovat odlišný typ mikrohabitatu, ať už se jedná například o

množství opadanky na substrátu, jako je tomu u floridských slíd'áků rodu *Geolycosa* (Araneae: Lycosidae) (Carrel, 2003), nebo o výběr specifické části toku, v závislosti na rychlosti proudění a vlastnostech vody (Sun et al., 2021).

Při využívání téhož zdroje se však druhy mohou, krom prostoru, segregovat také v čase. (Schoener, 1974). Jednou z možností je rozrůznění se v sukcesním fázi daného zdroje, známé kupříkladu u mrchožravého hmyzu, kdy prvními kolonizátory bývají tradičně dvoukřídli, především bzučivky (Diptera: Calliphoridae). Ty jsou následovány relokujícími brouky hrobařiky (Silphidae: Nicrophorinae) schopnými monopolizovat část zdroje, který zahrabávají do substrátu. Mezi pozdější kolonizátory pak patří brouci mrchožrouti (Silphidae: Silphinae), kteří nerelokují, ale fungují přímo ve zdroji (Kocarek, 2003; Grassberger & Frank, 2004).

Krom sukcese se kompetitoři mohou vyhýbat také během denní doby, kdy jednotlivé druhy využívají potravní zdroj v odlišný čas během 24 hodin. Tak je tomu například u afrických šelem (Droge et al., 2017) a amazonských lišajů (Lepidoptera: Sphingidae) (de Camargo et al., 2016). Segregovat se pak druhy mohou také sezónně, kdy potenciálně si konkurující druhy využívají zdroj v jinou roční dobu (Matich et al., 2017; Lange et al., 2021).

V neposlední řadě je dobré zmínit, že ačkoliv se někdy potenciální kompetitoři vyhýbají pouze na jedné z možných škál (Carrel, 2003; Villanueva-Bonilla et al., 2019), obvykle se segregují napříč několika (Navarro et al., 2013; Droge et al., 2017; Astarloa et al., 2020; Lange et al., 2021), což nejen že umožňuje jejich koexistenci, ale také zefektivňuje využití zdroje, popř. zdrojů, napříč časem a prostorem (Borza et al., 2018).

Ideálním cílem koexistenčních studií jsou společenstva „efemerních habitatů“, a to vzhledem k jejich pomíjivému charakteru a z něj plynoucí silné kompetice (Hanski & Cambefort 1991; Finn, 2001; Grassberger & Frank, 2004; Sladeczek et al., 2013). To pak platí především pro tropická společenstva koprofilního hmyzu, kde jsou některé druhy schopny monopolizovat celý potravní zdroj v řádu hodin, a kompetice je tak o to intenzivnější (Klemperer & Boulton, 1976; Horgan, 2002; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004; Horgan & Fuentes, 2005). Tamní lokality jsou i přesto schopny hostit desítky až stovky druhů koprofilního hmyzu schopných navzájem koexistovat (Hanski & Cambefort 1991; Scholtz et al., 2009; Helclová et al., 2020; Vácha et al., 2020). V této studii se tak budeme zabývat jihoafrickým koprofilním společenstvem a možnými mechanismy, které udržují jeho druhovou koexistenci.



## 1.2. Koprofilní společenstvo

Primárním habitatem i zdrojem potravy koprofilního hmyzu je trus, nejčastěji trus velkých savčích býložravců (Halffter & Matthews, 1966; Davis et al., 2002). Ten se řadí, okrem mršin či hnijícího ovoce a hub, mezi „efemerní habitaty“. Ty díky své vysoké energetické hodnotě představují primární zdroj obživy mnoha různých organismů (Grassberger & Frank, 2004; Scholtz et al., 2009; Sladecek et al., 2013), mezi kterými však často dochází k intenzivní kompetici, jelikož efemerní zdroje v přírodě vznikají jen náhodně, bodově a jejich výskyt je pouze krátkodobý (Hanski & Cambefort 1991; Finn, 2001).

Trus v tomhle není výjimkou, a koprofilní společenstva se i přes silnou kompetici často vyznačují vysokými abundancemi i druhovou bohatostí (Hanski & Cambefort 1991; Scholtz et al., 2009; Sladecek et al., 2013).

Vůbec nejdominantnější složkou koprofilních společenstev jsou beze sporu brouci (Coleoptera). Ti se řadí mezi tzv. vnitřní společenstvo – fungují uvnitř exkrementu (Mohr, 1943). Koprofilní brouky můžeme rozdělit do tří kategorií, a to dle typu potravy. První z nich jsou brouci koprofágní (saprofágní), kteří jak v larválním, tak i dospělém stádiu konzumují fekální hmotu (Hanski & Cambefort 1991). Jedná se o tři skupiny z nadčeledi Scarabaeoidea – čeleď Geotrupidae, a podčeledi Scarabaeinae a Aphodiinae náležící do čeledi Scarabaeidae. Tyto koprofágní brouky pak můžeme souhrnně označovat jako „dung beetles“ (Hanski & Cambefort 1991; Finn & Gittings, 2003; Scholtz et al., 2009).

Brouci náležící do čeledi vodomilovití (Hydrophilidae) tvoří druhou kategorii koprofilních brouků. Na rozdíl od pravých koprofágů se však vodomili živí fekální hmotou jen v dospělém stádiu. Jejich larvy jsou predátoři, živící se nejčastěji larvami much (Sowig et al, 1997; Holter, 2004), obecně je tak lze považovat za omnivory.

Poslední broučí třídou jsou predátoři, konkrétně z čeledi mršníkovití (Histeridae) a drabčíkovití (Staphylinidae). Tito brouci se vyznačují tím, že se živí karnivorně jak v larvální, tak dospělé fázi života (Hanski & Koskela, 1977), přičemž jejich kořisti bývají nejčastěji muší larvy a dospělí vodomili (Sladecek et al., 2021b).

Druhou velkou složku koprofauny jsou dvoukřídlí (Diptera), přičemž nejčastěji se vyskytující čeledi bývají Muscidae, Sepsidae a Sphaeroceridae (Sladecek et al., 2017b). Dospělci dvoukřídlých tak tvoří hlavní složku povrchové komunity – zdržující se z vnějšku na exkrementu, jejich larvy jsou však součástí komunity vnitřní (Mohr, 1943).

I dvoukřídlé lze rozdělit na koprofágy, omnivory a predátory, dle typu potravy v životních stádiích. Druhy z hlavních čeledí koprofilních dvoukřídlých bývají nejčastěji koprofágní v larvální i adultní fázi života (Sladeczek et al., 2017b).

Omnivorně se pak živí některé specifické druhy, jako *Scatophaga stercoraria* (Scatophagidae), jejíž larvy jsou také koprofágní, ale dospělci draví (Blanckenhorn et al., 2010), nebo druh *Mesembrina meridiana* (Muscidae), jejíž larvy v exkrementu predují na larvách jiných dvoukřídlých a dospělci konzumují nektar (Skidmore, 1991).

Čistě dravě se pak živí některé méně často se vyskytující čeledi, jako například Empididae nebo Dolichopodidae (Sladeczek et al., 2017b). Je dobré neopomenout některé hematofágní druhy z čeledi Muscidae, jejichž larvy se vyvíjejí v exkrementech. Tyto druhy způsobují ekonomické škody na dobytku, jelikož svou činností snižují živočišnou produkci, a to přímým poškozením dobytka nebo přenosem patogenů. Mezi nejčastější dvoukřídlé škůdce dobytka patří hematofágní *Haematobia irritans* a *Stomoxys calcitrans*, a také *Musca autumnalis* živící se exsudáty – extravaskulárními výpotky (Gerry, 2018; Machtinger et al., 2021; Smith et al., 2022).

Společný vliv koprofilního hmyzu především z vnitřní komunity (Mohr, 1943) poskytuje značné ekosystémové služby dekompozicí trusu, a tudíž navrácením živin zpět do oběhu, čemuž jim v nemalé míře pomáhají jejich relokační schopnosti (Holter, 1979; Nichols et al., 2008). Svou činností dále především koprofágní brouci také provzdušňují půdu a usnadňují přístup k trusu dalším koprofilním organismům, například žížalám, jejichž dekompoziční činnost je také značná (Holter, 1979; Bacher et al., 2018). V tropických koprofilních společenstvech, kde v období sucha, kdy brouci a dvoukřídlí nejsou příliš aktivní, zastávají roli hlavních dekompozitorů trusu termiti (Blattodea: Isoptera) (Coe, 1977). V neposlední řadě bych rád zmínil roli koprofágních brouků jako roznašečů semen z exkrementu (Nichols et al., 2008) či případných opylovačů rostlin čeledi Araceae (Gibernau et al., 2004).

Koprofilní dvoukřídlí mohou, z výše zmíněných důvodů, být na druhou stranu často považováni za škůdce či minimálně obtíž (Gerry, 2018; Machtinger et al., 2021; Smith et al., 2022). Koprofilní brouci však mohou být jejich efektivními biokontrolory. Brouci jsou svou aktivitou schopni odstranit velké množství fekální hmoty či likvidovat muší vajíčka, a tím zabraňovat vývoji muších larev (Doube et al., 1988; Bishop et al., 2005). Této interakce je možno využít při boji proti dvoukřídlým škůdcům. V Austrálii například došlo po introdukci

dobytku k nedostatečnému odstraňování fekální hmoty nativním koprofilním společenstvem. To vedlo, krom znečištění pastvin, také k přemnožení koprofilních much, včetně těch krevsajících, čímž docházelo ke škodě na dobytku. Ke kontrole tak byla využita introdukce afrických koprofágních brouků, kteří byli schopni přemnožené mouchy potlačit (Bornemissza, 1979).

Role brouků a dvoukřídlých jako nejdominantnějších hmyzích řádů koprofilních společenstev je nezpochybnitelná, a proto se v této práci budu věnovat především jim.

### **1.2.1. Adaptace koprofilního hmyzu**

Za prapůvodní zdroj koprofilního hmyzu je považován rostlinný humus. S šířením savců se však otevřela možnost kolonizovat novou, energeticky bohatou niku – savčí trus (Hanski & Cambefort, 1991). Aby ho byl schopen využít co nejefektivněji, získal koprofilní hmyz, především jeho koprofágní zástupci, několik adaptací.

První z těchto adaptací sdílí jak koprofilní brouci, tak dvoukřídlí, a to schopnost do určité míry tolerovat hypo- až anoxické prostředí a zvýšené koncentrace oxidu uhličitého (Holter, 1994). Těmto podmínkám musí při životě ve fekální hmotě koprofilní hmyz čelit neustále, přičemž se zdá, že vůbec nejkritičtější jsou tyto podmínky v centrálních, nejvlhčích částech exkrementů. Některé druhy, například *Aphodius fossor* (Scarabaeidae: Aphodiinae) či *Sphaeridium lunatum* (Hydrophilidae: Sphaeridiinae), jsou však schopny normálně fungovat i při 1% koncentracích kyslíku (Holter & Spangenberg, 1997). Dokonce je možné, že koprofágní brouci jsou během anoxie schopni využívat anaerobního metabolismu (Whipple et al., 2013).

U dospělců koprofágních brouků nalezneme adaptaci spojenou s příjmem potravy. Jedná se o pozměněné ústní ústrojí do formy jakéhosi filtračního orgánu. Ten se sestává z pozměněných asymetrických rýhovaných mandibul s laloky a z filtračních sít (Miller, 1961; Holter, 2004). Tímto ústní ústrojím jsou brouci schopni z trusu vyfiltrovat drobné částice, především bakterie a epiteliální buňky střeva herbivora, a zároveň zabránit konzumaci velkých částí celulózy. Velikost konzumovaných částic pak roste úměrně s velikostí jedince (Holter & Scholtz, 2005; Holter & Scholtz, 2007). Toto ústrojí nalezneme u všech koprofágních brouků, včetně čeledi Geotrupidae a omnivorní Hydrophilidae, zdá se tedy, že se jedná o konvergentně vzniklou strukturu (Holter, 2004).

Larvy koprofágních brouků konzumují, na rozdíl od dospělců, i větší částice trusu. Nejvíce požírají rostlinné fragmenty, které drtí kusadly a následně tráví za pomoci střevních symbiontů (Holter & Scholtz, 2007). Koprofágní larvy dvoukřídlých k filtraci využívají modifikovanou ventrální část hltanu. Ta je opatřena kanálky a lamelami, a tak funguje jako síto (Dowding, 1967).

Pravděpodobně nejdůležitější adaptace se vyvinula u větší části čistě koprofágních brouků z nadčeledi Scarabaeoidea. Jedná se o schopnost relokovat fekální hmotu z původního exkrementu. Tato hmota je dále využívána ke stavbě podzemních hnízd (Halffter & Edmonds, 1982). Dospělé páry vyhrabávají v substrátu tunely, na jejichž koncích konstruují hnízda pro své potomky. Do těchto hnízd následně zatahují fekální hmotu, ze které většinou vytváří tzv. plodové koule (Halffter & Matthews, 1966; Halffter & Edmonds, 1982). Samička následně klade do každé plodové koule po jednom vajíčku, a také pečuje o vylíhnuvší larvy. Tato relokační a rozmnožovací strategie chrání larvy před potenciálními predátory, ale především významně snižuje vnitro- i mezidruhovou kompetici (Klemperer & Boulton, 1976; Sanchez, 2008).

### **1.2.2. Relokační kasty a funkční skupiny koprofágních brouků**

Dle typu relokační strategie, a s ní související zpracování fekální hmoty a stavby hnízd, můžeme koprofágní brouky rozdělit do několika relokačních kast (Hanski & Cambefort 1991; Doube, 1991; Scholtz et al., 2009).

První kastu tvoří tzv. váleči (ang. „rollers“). Tito brouci jsou schopni z exkrementu oddělit část, kterou následně opracovávají do sférické podoby. Takto zpracovaný fekální materiál následně brouci odválí, a to pohybem po předních holeních, kdy zároveň tlačí kuličku trusu směrem dozadu zadními končetinami. V jisté vzdálenosti od původního potravního zdroje pak dochází k zahrabání trusu a výstavbě podzemního hnízda. Příkladem bych uvedl rody *Scarabaeus*, *Sisyphus* či *Kheper* (Sato, 1998; Federico & Philips, 2005). U některých „pseudoválečů“ dochází také k postrkování či přenášení fekálií směrem dopředu za pomoci hlavy, respektive předních končetin (např. rod *Phanaeus*) (Halffter & Matthews, 1966; Federico & Philips, 2005).

Druhou relokační kastu jsou štoláři (ang. „tunnelers“). Ty můžeme rozdělit na rychle a pomalu zahrabávající, oba tyto typy však konstruují své hnízda bezprostředně pod potravním zdrojem, který je s hnízdy přímo spojen vyhrabanými tunely. Rychle zahrabávající štoláři,

například rodu *Copris* a *Heliocopris*, v prvním kroku shromáždí dostatečné množství fekálního materiálu z potravního zdroje, a následně vyhrabou tunel, do kterého nakonec nahromaděný trus zavlečou. Pomalu zahrabávající štoláři na druhou stranu vykopávají svou podzemní chodbu nejdříve, a až pak do ní přenášejí trus z potravního zdroje po menších množstvích, přičemž zde můžeme zařadit rody jako *Onthophagus* či *Onitis* (Doubé, 1991; Hanski & Cambefort, 1991; Vitner, 1998). Váleče a štoláře lze souhrně nazývat jako relokátory, jelikož na rozdíl od následující kasty relokují fekální materiál pryč od zdroje.

Mezi příslušníky třetí kasty patří obývači (ang. „dwellers“). Většinu těchto brouků tvoří podčeleď Aphodiinae. Jsou to brouci povětšinou menších velikostí, kteří nejsou schopni trus relokovat. Larvy obývačů se tak vyvíjejí v mase původního potravního zdroje, a to buď volně (Vitner, 1998; Owen et al., 2006), nebo v hnízdech zkonstruovaných rodičovským párem (Vitner, 1998; Huerta et al., 2005).

U některých druhů z kast štolářů a obývačů může být fakultativně, či dokonce obligátně uplatňována také strategie kleptoparazitismu. Ti se prohrabávají do cizích hnízd štolářů a válečů, kde buďto likvidují tamní snůšky, které následně nahrazují vlastními, nebo při nejmenším konzumují nastřádané zásoby (Bernon, 1981; Martin-Pierra & Lobo, 1993).

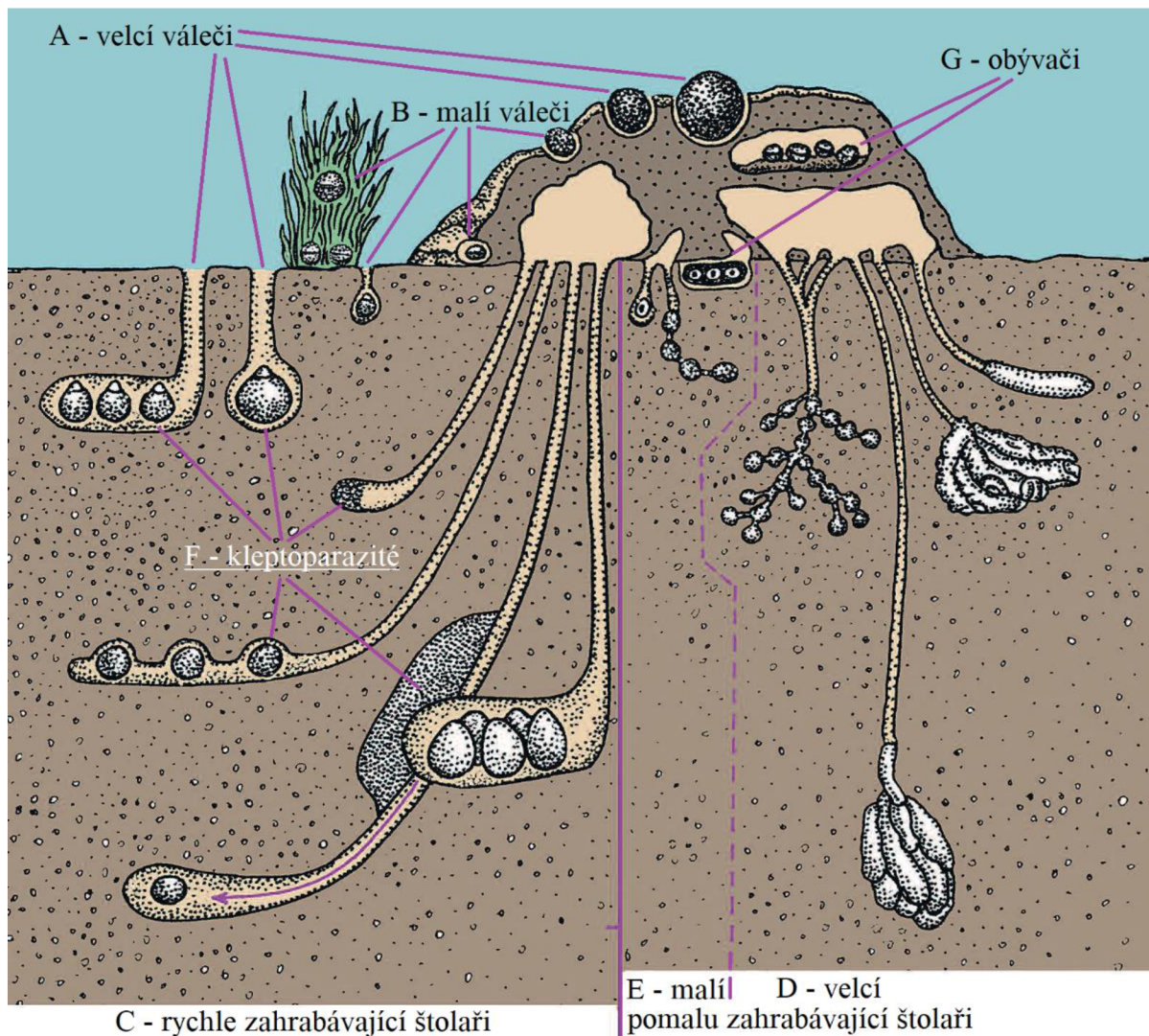
Doube (1991) dále rozdělil relokační kasty koprofágních brouků do sedmi funkčních skupin (FS). Toto rozdělení vychází z typu relokační strategie, a dále rychlosti a množství fekálního materiálu odstraněného z potravního zdroje. Tyto faktory pak také ovlivňují konstrukci hnízd.

Velcí brouci schopni monopolizovat rychle (desítky minut až hodiny) velké množství fekálního materiálu zaujímají dvě funkční skupiny. Jedná se o FS I – velké váleče, a FS III – rychle zahrabávající štoláře. Dále rozeznáváme druhy schopné rychle odstranit menší množství trusu – malé váleče (FS II). Velcí pomalu zahrabávající štoláři jsou příslušníky FS IV a jsou schopni odstranit velké množství fekální hmoty, nicméně za delší dobu (hodiny, popř. dny).

FS V tvoří malí a pomalu zahrabávající štoláři, přičemž dlouhou dobu relokují pouze malé množství trusu. Obývači, příslušníci FS VII, trus nerelokují vůbec a svá hnízda si staví v potravním zdroji. Kleptoparazité tvoří FS VI a jsou poměrně unikátním případem, jelikož využívají trus jiných skupin (Obr. 1).

Funkční rozdělení koprofágních brouků je zhotoveno dle afrického společenstva, tudíž toho, kterým se zabývá tato práce. Je ale na místě zmínit, že tato rozdělení lze obecně aplikovat také na společenstva v jiných částech světa (Doube, 1991; Finn & Gittings, 2003), kde nicméně nemusí být zastoupeny všechny skupiny ve stejné míře. V temperátu například nalezneme pouze malé množství brouků z FS I a III, přičemž tamním společenstvům dominuje především FS VII sestávající se z obývačů z podčeledi Aphodiinae (Hanski & Cambefort, 1991).

Typ relokační strategie a příslušnost k daným funkčním skupinám, a z nich plynoucí výhody a omezení, se v nemalé míře podílejí na koexistenci koprofágních brouků a jejich separacích podél trofické, prostorové a časové osy. Právě těmito separacemi, a především dvěma posledně jmenovanými, se tato práce bude nadále zabývat.



**Obr. 1:** Schéma jednotlivých funkčních skupin jejich hnízd (převzato z: Sladeczek, 2014). A = velcí váleči (FS I) – rychle relokují velké množství trusu válením, B = malí váleči (FS II) – rychle relokují malé množství trusu válením, C = rychle zahrabávající štoláři (FS III) – schopni rychle odstranit velké množství trusu zahrabáváním, D = velcí pomalu zahrabávající štoláři (FS IV) – pomalu relokují větší množství trusu, E = malí pomalu zahrabávající štoláři (FS V) - pomalu relokují malé množství trusu, F = kleptoparazité (FS VI) – přizívují se na trusu zpracovaném jinými skupinami, G = obývači – nerelokují, staví hnízda v potravním zdroji.

### **1.3. Mechanismy koexistence koprofilních společenstev**

Mezidruhová kompetice je při kolonizaci trusu zintenzivněna jeho efemerním charakterem. I přes to však můžeme nalézt exkrementy obsazené až stovkami jedinců nebo lokality čítající i přes sto různých druhů koprofilního hmyzu (Doube, 1991; Scholtz et al., 2009; Sladeczek et al., 2017a). Měly by zde tedy fungovat koexistenční mechanismy umožňující tato soužití. Tyto mechanismy by pak měly druhy daného společenstva segregovat napříč různými škálami, a tak zajistit co možná nejmenší pravděpodobnosti mezidruhových setkání (Schoener, 1974).

#### **1.3.1. Trofické segregace**

První velkou škálou, napříč kterou se mohou druhy segregovat, je výběr odlišného zdroje (Schoener, 1974). To u koprofilního hmyzu znamená druhově odlišné kolonizace různých typů exkrementu. Nasnadě je výběr dle typu producenta, přičemž hmyz se při výběru řídí zápachem, který daný exkrement vydává (Finn & Giller, 2000; Tshikae et al., 2008; Macedo et al., 2020; Sladeczek et al., 2021a).

Koprofilní hmyz kolonizuje především trus omnivorů (např. prasat a primátů) a herbivorů (sloni, přežvýkaví, koňovití). Trus karnivorů, je využívám koprofilním hmyzem méně, a to druhy vázanými jak na trus, tak na mršiny (Hanski & Cambefort, 1991).

Jednotlivé druhy koprofágů mohou být buďto generalisti, nebo specialisti pro omni- či herbivorní trus, nebo dokonce pro specifický druh/typ producenta (např. prase, slon, tur atd.) (Finn & Giller, 2002; Tshikae et al., 2008; Macedo et al., 2020; Nithya et al., 2021). Z funkčních skupin lze jistou míru specializace pozorovat především u velkých štolařů, kteří dávají přednost trusu velkých herbivorů (Hanski & Cambefort, 1991). Důvodem jsou pak pravděpodobně jejich vysoké nároky na množství fekální hmoty pro vývoj larev (Klemperer & Boulton, 1976).



### 1.3.2. Časové segregace

#### 1.3.2.1 Denní doba

Využívání potravního zdroje v odlišných časových úsecích je druhým velkým odvětvím koexistenčních mechanismů (Schoener, 1974). Koprofilní hmyz v tomto není výjimkou, a jak se zdá, využívá hned několika typů časových segregací (Hanski & Cambefort, 1991; Sladeczek et al., 2017a; Sladeczek et al., 2017b). První z nich je využívání zdroje v odlišnou denní dobu.

To lze pozorovat především u koprofilních společenstev tropů a subtropů, kde jsou exkrementy zpracovány obvykle již do několika hodin, a kompetice o ně je tedy extrémně silná (Klemperer & Boulton, 1976; Hanski & Cambefort, 1991; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004, Sladeczek et al., v přípravě). Recentních studií zabývajících se denní aktivitou tropických koprofilních společenstev však není mnoho a zaměřují se téměř výhradně na koprofágy, i z nich si nicméně lze udělat představu o tamních trendech. Zprvu lze říct, že na základě variací aktivity koprofágních druhů během dne můžeme zdejší společenstva prakticky rozdělit na denní a noční, přičemž ty se svými funkčními složenými liší (Hanski & Cambefort, 1991; Doube, 1991).

Brouci váleči jsou aktivní především během dne, a v denním společenstvu tak reprezentují FS I a II. Velcí štolari, FS III a IV, však navozují svou aktivitu se západem slunce a jejich abundance jsou nejvyšší od soumraku do půlnoci (Hanski & Cambefort, 1991; Krell et al., 2003; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004; Chao et al., 2013).

Malí pomalu zahrabávající štolari (FS V) nemají jasnou preferenci na skupinové úrovni. Na té druhové však ano, a v této funkční skupině tak nalezneme některé druhy denní, a některé noční (Hanski & Cambefort, 1991). Obývači (FS VII), sestávající se především z podčeledi Aphodiinae, představují v tropických společenstvech slabé kompetitory a jejich aktivita zde je především noční (Krell-Westerwalbesloh et al., 2004).

V temperátu jasně dominují obývačící Aphodiinae, s občasným výskytem brouků jiných funkčních skupin, a celková aktivita temperátních společenstev se v rámci dne a noci mění dle roční doby. Je přitom závislá na teplotních tolerancích a valencích druhů daného společenstva. Některé mohou být přes léto aktivnější v noci, a na jaře a na podzim zase přes den, pravděpodobně kvůli nízkým nočním teplotám, které omezují letovou činnost. U odlišných druhů pak může docházet k opačnému průběhu (Landin, 1961; Koskela, 1979; Psarev, 2001).

Některé studie zabývající se temperátními koprofilními společenstvy braly, na rozdíl od těch tropických, v potaz také dvoukřídle a nekoprofágní brouky. Omnivorní a draví brouci přitom zdá se sledují podobný průběh jako temperátní Aphodiinae s tím rozdílem, že i v letních měsících je jejich aktivita spíše denní (Koskela, 1979; Psarev, 2001). Temperátní dvoukřídli jsou pak díky svým preferencím pro vyšší teploty aktivní jen během dne (Mohr, 1943).

#### 1.3.2.2 Stáří zdroje a sukcese

Různé druhy koprofilních společenstev mohou nadále také využít zdroj o odlišném stáří. Exkrementy jsou po depozici exponovány environmentálním podmínkám, které mění jeho charakteristiku (Landin, 1961; Vessby, 2001; Sladeczek et al., 2021a). Jednotlivé druhy pak mohou využívat trus o různém stáří, a tak i různé kvality, přičemž tato problematika byla studována především v oblasti teploty (Sladeczek et al., 2013; Sladeczek et al., 2017a; Sladeczek et al., 2017b; Wassmer, 2020). Pro temperátní společenstva lze obecně říci, že sukcese trvá v řádu dní, někdy až týdnů a kolonizující hmyz se řídí odlišnými pachy exkrementu o odlišném stáří (Sladeczek et al., 2021a). Mezi nejranější kolonizátory patří především dospělí dvoukřídli, kteří exkrement kolonizují v řádu hodin. Ti jsou následováni brouky, nejdříve relokátory – štolary (např. rod *Onthophagus* a *Geotrupes*) a krátce poté také omnivorními Hydrophilidae. Obývači jsou v sukcesi nejvíce abundantní až v pozdějších fázích, společně s vylíhlými larvami dvoukřídých (Sladeczek et al., 2013; Sladeczek et al., 2017a; Sladeczek et al., 2017b; Sladeczek et al., 2021a; Wassmer, 2020). Broucí predátoři (především čeledi Staphylinidae a Histeridae) v sukcesi časem přibývají. Velcí predátoři, lovící především vodomily nebo larvy dvoukřídých, jsou ranně sukcesní, ale početní menší predátoři jsou především pozdně sukcesní, kdy lze předpokládat, že ve vyschlých exkrementech loví spíše chvostoskoky a roztoče (Sladeczek et al., 2013; Sladeczek et al., 2021b).

Sukcese tropických společenstev koprofilního hmyzu je, oproti těm temperátním, mnohem rychlejší a probíhá v řádu hodin. Důvodem proto je vysoká teplota a také schopnost dominantních gild monopolizovat celý exkrement do několika hodin (Klemperer & Boulton, 1976; Hanski & Cambefort, 1991; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004; Sladeczek et al., v přípravě). I přesto však sukcese tamních společenstev mohou do jisté míry připomínat tu temperátní. Váleči, a brzy za nimi štolari, jsou ranně kolonizujícími brouky s preferencí pro čerstvý trus, kdežto obývači jsou nejpočetnější až v pozdějších fázích sukcese (Horgan, 2002; Krell et al., 2003; Marchiori et al., 2003; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004; Chao et al., 2013). Tato sukcesní posloupnost od ranných relokátorů k pozdním obývačům je tak shodná s teplotou.

### 1.3.2.3 Sezóna

Třetí typ časových segregací, je ten sezónní. Temperátní společenstva jsou nejvíce ovlivněny horkými léty a studenými zimami, koprofágní brouci tak mají obecně nejvyšší aktivitu na jaře a na podzim (Errouissi et al., 2009; Sladeczek et al., 2013; Sladeczek et al., 2017a). To však neplatí pro dvoukřídlé, kteří díky své afinitě k vyšším teplotám mají optimum v létě a vyhýbají se tak broukům (Sladeczek et al., 2017a;). Zároveň také dochází k segregacím jednotlivých druhů dvoukřídlých na úrovni sezónních mikrooptim (Sladeczek et al., 2017b).

U temperátních brouků lze sledovat jisté sezónní trendy na úrovni relokačních kast. Štolaři bývají ranně sezónní a vyhýbají se tak jiným ranně sezónním broukům – omnivorům. Ti mají své optimum spíše v druhé části sezóny (Sladeczek et al., 2013; Mroczynski & Marczak, 2018). Obývači mají v sezóně nejčastěji bimodální distribuci, s jedním optimem na jaře, a druhým na podzim, přičemž mezi jednotlivými druhy opět může docházet k segregacím na úrovni mikrooptim (Holter, 1982; Errouissi et al., 2009; Sladeczek et al., 2013; Mroczynski & Marczak, 2018). Predátoři jasný trend nevykazují a vyskytují se napříč sezónou rovnoměrně, popřípadě mohou mít optimum v pozdější fázi sezóny (Sladeczek et al., 2013).

Sezonalita v tropických společenstev je silně ovlivněna srážkami a teplotou, přičemž nejvyšší aktivita je obecně v létě během období dešťů, a začíná po prvních intenzivních srážkách (Hanski & Cambefort, 1991; Giller & Doube, 1994; Horgan, 2002; Scholtz et al., 2009). Během období sucha exkrementy rychle vysychají a půda tvrdne, což je pro koprofilní brouky nevhodné (Horgan, 2002). Ve výjimečných případech však mohou generalistické druhy, například někteří jihoafričtí obývači, fungovat i v období sucha, a tak se vyhýbat dominantním druhům aktivním pouze během období dešťů (Scholtz et al., 2009). Obecně ale během suchých období zastávají roli hlavních dekompozitorů trusu termity (Coe, 1977).

Hlavní sezónou tropických brouků je tedy deštivé léto a je to během těchto několika měsíců, kdy je kompetice napříč společenstvem nejintenzivnější (Hanski & Cambefort, 1991; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004, Scholtz et al., 2009; Sladeczek et al., v přípravě). I během tohoto, poměrně krátkého, období však může docházet k sezónním segregacím, kdy u jednotlivých druhů můžeme najít různá sezónní mikrooptima (Giller & Doube, 1994), nicméně obecné trendy společenstva během období dešťů stále nejsou dostatečně prozkoumány.

### 1.3.3. Prostorové segregace

Ačkoliv se bezesporu dá tvrdit, že časové segregace se nemalou mírou podílejí na mezidruhové koexistenci koprofilních společenstev, ekologicky podobné druhy, například ty náležící do stejné funkční skupiny, se přesto můžou spolu vyskytovat v čase (Krell-Westerwalbesloh et al., 2004; Sladeczek et al., 2017a; Sladeczek et al., 2017b). I takové druhy se však sobě mohou navzájem vyhýbat, a to v prostoru (Schoener, 1974).

Nejméně rozšířená segregace je u koprofilních společenstev ta na úrovni mikrohabitatu (Carrel, 2003; Sun et al., 2021), tudíž přímo v rámci jednoho potravního zdroje. Exkrement producenta je ale poměrně homogenní a panuje o něj, především v tropech, intenzivní kompetice, druhy si tak nemají čas moc vybírat jen určitou část exkrementu (Hanski & Cambefort, 1991). I zde však existují výjimky, jako u temperátních obývačů rodu *Aphodius*, kdy některé druhy skutečně mají preference například pro periferii, či centrum exkrementu (Holter, 1982; Zitek, 2016).

Za formu mikrohabitatu lze však považovat také substrát pod exkrementem, ve kterém si koprofágní brouci staví svá hnízda (Halffter & Matthews, 1966; Halffter & Edmonds, 1982). Tento problém řeší především relokační strategie koprofágních brouků. Váleči svá hnízda konstruují až v určité vzdálenosti od původního potravního zdroje, a kompetici o prostor pod exkrementem se tak přímo vyhýbají (Sato, 1998; Federico & Philips, 2005). Obývači žijí a staví svá hnízda přímo v exkrementu (Vitner, 1998), o prostor pod ním tak kompetují především štoláři. U nich však dochází k hloubkové stratifikaci v substrátu, odvíjející se od velikostí daných druhů. Malí štoláři (FS V) mají svá hnízda vykonstruovaná jen v mělkých hloubkách okolo pár centimetrů, čímž se prostorově vyhýbají velkým štolářům (FS III a IV), kteří jsou schopni své tunely a hnízda vyhrabat i v hloubkách bez mála metru (Klemperer & Boulton, 1976; Doube, 1991; Scholtz et al., 2009; Chao et al., 2013). Někdy dokonce dochází k hloubkovým rozdílům i v rámci druhů téhož rodu, jako je tomu u jihoafrických brouků rodu *Onitis* (Edwards & Aschenborn, 1987).

Jednou z možností, jak se vyhnout kompetici o potravní zdroj je kolonizovat jiný. Výběr odlišného exkrementu tak představuje možnost prostorové segregace mezi koprofilními druhy. Ve volné přírodě totiž najdeme širokou škálu velikostí exkrementů v závislosti na velikosti a pohybu producenta (Fowler & Mullens, 2016), konkurující si druhy by se tak mohly segregovat odlišnými preferencemi pro velikost zdroje. Studie zabývající se touto tematikou však dosud byly zpracovány pouze v temperátu.

Temperátní štolaři preferují menší exkrementy, kdežto dvoukřídlí a omnivoři preferují ty větší. Obývači se zdají být generalisty, kteří jsou schopni kolonizovat celou škálu velikostí exkrementů (Zitek, 2016). Dochází tak k segregaci na úrovni kast, kdy štolaři preferují menší, rychleji vysychající exkrementy, které se snadněji relokují, kdežto brouci, jejichž potomstvo se vyvíjí v původním potravním zdroji, jsou vázány na větší exkrementy, které lépe drží vlhkost, a tak poskytují lepší podmínky pro potomstvo (Landin, 1961; Gittings & Giller, 1998; Finn & Giller, 2000). Zitek (2016) také zjistil, že mezi druhy koexistujícími spolu v čase dochází k segregacím při volbě exkrementu, a koexistence koprofilního společenstva je tak zapříčiněna souhrou několika typů segregací.

Ve větší prostorové škále se druhy mohou segregovat díky preferencím pro odlišný makrohabitat. Vyhýbání se na škále makrohabitatu je u koprofilního hmyzu rozlišné v závislosti na zeměpisné šířce. Temperátní společenstva jsou mnohem více vázaná na travnaté plochy a na herbivory se zde pasoucí, a i když některé druhy jsou schopny fungovat také v lesích, vyloženě lesních druhů, asociovaných s trusem jelenovitých, nenajdeme mnoho (Hanski & Cambefort, 1991; Mroczynski & Marczak, 2018). V tropech najdeme, v poměru k temperátu, lesních specialistů mnohem více, čemuž pomáhá především větší množství zdrojů (Hanski & Cambefort, 1991; Spector & Ayzama, 2003; Silva et al., 2020). Zároveň zde může někdy docházet k segregaci na úrovni relokačních kast, kdy lesům dominují především štolaři a obývači, a savanám zase váleči. Obývači mohou být také prakticky jedinou kastou na travnatých plochách s kamenitým podložím, kde se relokátorům, tedy válečům a štolařům, špatně hrabe (Krell et al., 2003).

Typ substrátu je tak dalším faktorem ovlivňujícím rozložení koprofilních druhů v prostoru. To se však příliš netýká již zmíněných obývačů, kteří svá hnízda nestaví v substrátu, nýbrž v exkrementu, a tak na ně má typ podloží jen malý vliv (Hanski & Cambefort, 1991; Vitner, 1998; Krell et al., 2003). Relokátory však tento faktor ovlivňuje a zdá se, že zde dochází k segregacím druhů na základě velikostí těla. Velcí relokátoři, patřící tradičně mezi kompetičně nejdominantnější brouky, jsou především specializováni pro život na písčítých podložích. Menší druhy lze však považovat za generalisty, popřípadě specialisty na hlíněné či tvrdší podloží. Dochází tak k prostorové segregaci kompetujících skupin, kdy velcí brouci jsou více závislí na měkkých písčítých substrátech, ve kterých se snadněji doluje (Doube, 1991; Davis, 1996).

V neposlední řadě stojí za zmínku také jisté preference některých druhů pro exkrementy deponované buď to na slunci, nebo ve stínu, což pravděpodobně souvisí s vlhkostí trusu (Landin, 1961; Vessby, 2001; Horgan, 2002) a nakonec také vliv vnitrodruhových agregací v exkrementech. Ten je založený na principu, že jedinci určitého druhu se mohou, pravděpodobně s využitím feromonů, agregovat v exkrementech. Pokud se pak jedinci jiného druhu agregují v odlišném exkrementu, tak prakticky dochází k jejich mezidruhovým segregacím v prostoru (Hutton & Giller, 2004; Vácha, 2020).

## 1.4. Cíle práce

Ke dnešnímu dni stále chybí komplexní studie, které by zkoumaly vliv několika možných typů segregací na tropická či subtropická koprofilní společenstva. Většina studií je zaměřena pouze na koprofágní brouky a jejich případné segregační mechanismy, nicméně ne na kompletní koprofaunu (Bernon, 1981; Hanski & Cambefort, 1991; Horgan, 2002; Krell et al., 2003; Giller & Doube, 1994; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004; Chao et al., 2013). Krom toho v tropech dosud nebyly, až na jednu výjimku (Helclová et al., 2020), studovány prostorové segregace v závislosti na velikosti exkrementu. František Sladeczek a Tomáš Zitek tak navrhli studii, včetně experimentálního designu, která by se na tyto problematiky zaměřila a pokusila se je osvětlit. Mým hlavním úkolem následně byla analýza a interpretace sesbíraných dat.

Tato studie je tak první, která se zabývá koexistencí kompletního afrotropického koprofilního společenstva, a zároveň několika typy možných segregací, které by mohly tuto koexistenci vysvětlovat. Naším cílem bylo otestovat možný vliv časových (denní aktivita, sukcese, sezonalita) a prostorových (velikost zdroje) segregací na eliminaci potenciální kompetice ve společenstvu jihoafrického koprofilního hmyzu, přičemž nás zajímalo, zda může případná souhra těchto segregací napomáhat koexistenci tohoto funkčně i druhově bohatého společenstva. Položil jsem si tyto otázky:

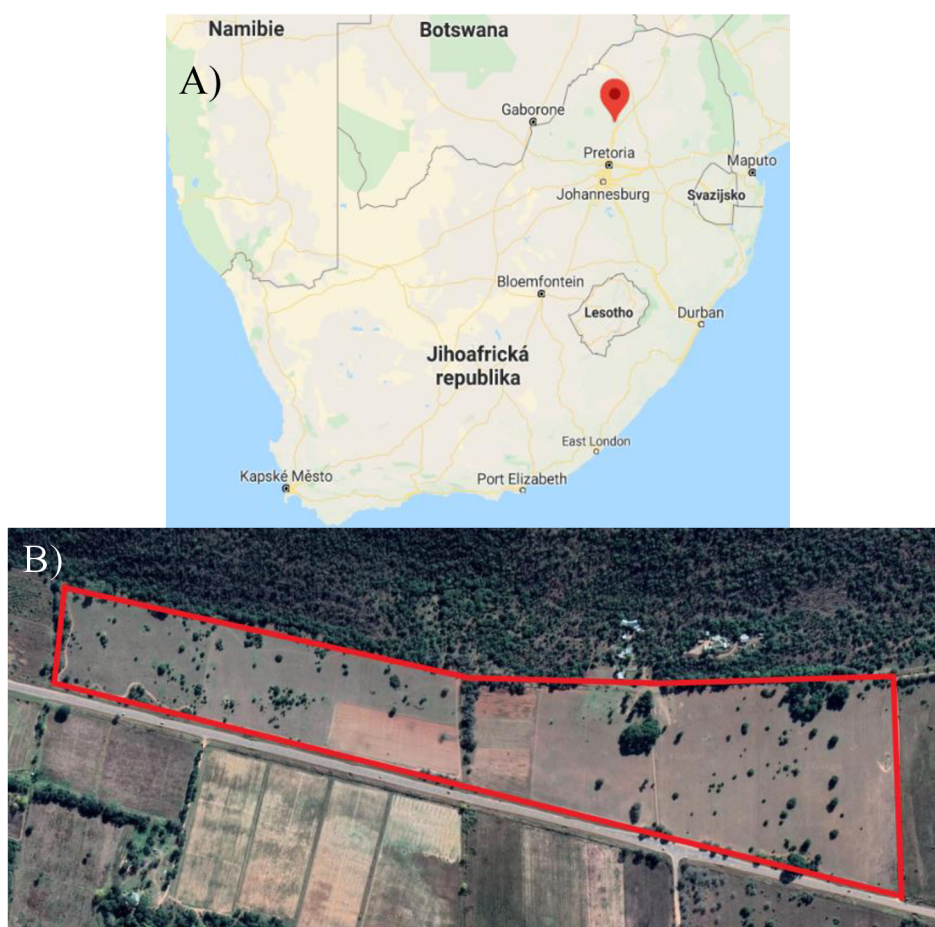
- 1) Ovlivňuje denní doba abundanci, druhovou bohatost a pravděpodobnost odstranění exkrementu? Které druhy jsou aktivní především ve dne, a které v noci?**
- 2) Ovlivňuje sezóna abundanci, druhovou bohatost a pravděpodobnost odstranění exkrementu? Jaké jsou sezónní trendy jednotlivých gild? Segregují se jednotlivé druhy odlišnými optimy napříč sezónou?**
- 3) Ovlivňuje stáří exkrementu abundanci, druhovou bohatost a pravděpodobnost jeho odstranění? Jaké jsou sukcesní trendy jednotlivých gild? Segregují se jednotlivé druhy odlišnými optimy napříč stářím zdroje?**
- 4) Ovlivňuje velikost zdroje abundanci, druhovou bohatost a pravděpodobnost jeho odstranění? Jaké jsou trendy jednotlivých gild pro velikost zdroje? Preferují jednotlivé druhy zdroje o rozdílné velikost?**
- 5) Jak přispívají případné segregace k eliminaci potenciálních kompetičních interakcí ve společenstvu?**

## 2. Metodika

### 2.1. Lokalita

Sběr dat byl proveden Františkem X. J. Sládečkem a Tomášem Zítkem, a to na soukromé pastvině v provincii Limpopo v Jihoafrické republice (Obr. 2). Lokalita se tak nachází v subtropické oblasti, nicméně místní společenstvo koprofilního hmyzu je funkčně totožné s tropickým (Scholtz et al., 2009). Konkrétní pastvina je situovaná u města Modimolle, přibližně 135 km severně od hlavního města Pretorie ( $24^{\circ}40'18.27''S$ ,  $28^{\circ}29'E$ ), na úpatí horského masivu Waterberg. Místní oblast lze charakterizovat jako křovinatý veld. Pastvina, o rozloze 31 ha, má písčité podloží a je již po mnoho let spásána stádem 30 dospělých krav. Lokalita je situovaná v nadmořské výšce 1155 m n. m. s průměrnými ročními srážkami 630 mm a průměrnou roční teplotou  $18,4^{\circ}C$ .

Sběr hmyzu na lokalitě byl proveden se souhlasem majitelů a o jiná povolení nebylo nutno žádat.



**Obr. 2:** Experimentální lokalita. A = Zaznačení na mapě Jihoafrické republiky; B = Zaznačení experimentální pastviny (Google Maps, 2023).



## 2.2. Experimentální design a sběr dat

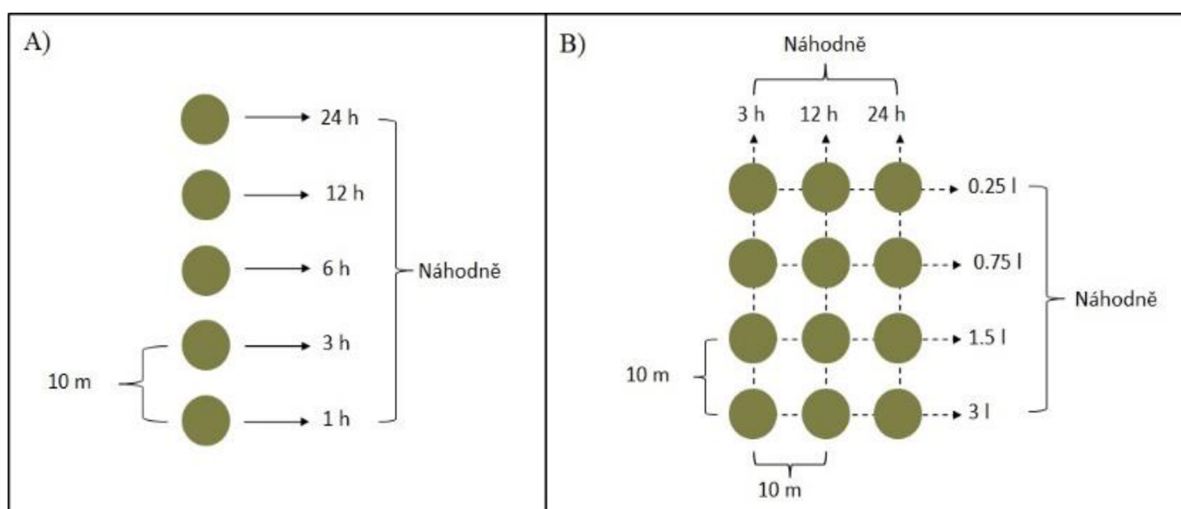
Sběr dat probíhal v letních měsících (z pohledu lokality) a začal po prvních intenzivních deštích. Konkrétně trval od 11. prosince 2014 do 18. února 2015, čímž byla pokryta hlavní aktivita koprofilního společenstva Jihoafrické republiky (Scholtz et al., 2009). Toto společenstvo má však odlišné funkční složení v závislosti na denní době (Hanski & Cambefort, 1991; Doube, 1991).

Aby tak bylo podchyceno jak denní, tak noční společenstvo, bylo tak nutné pokus rozdělit na denní a noční typy sběrů (replikace) začínající v 7:00, respektive 19:00 hodin místního času.

V experimentu byly pokládány uměle vytvořené exkrementy z kravského trusu. Ty byly vytvořeny z nasbíraných, čerstvě vykálených a nekolonizovaných exkrementů, které byly následně homogenizovány a položeny na studijní lokalitě.

Samotný experiment byl rozdělen na dva hlavní sběrné běhy, z nichž každý představuje autonomní dataset – „sukcesní“ a „velikostní“. Sukcesní sběry se sestávaly ze 14ti sběrů (replikací) denního typu a 13ti sběrů nočního typu pokládaných napříč sezónou od 18. 12. 2014 do 18. 2. 2015. Jeden sběr (replikace) obsahoval pět uměle vytvořených exkrementů o objemu 1.5 litru. Ty pak byly pokladeny v řadě, a to 10 m od sebe. Každý jednotlivý exkrement byl pak vybrán v odlišném stáří exkrementu, a to po 1, 3, 6, 12 a 24 hodinách od expozice. V rámci jednoho sběru byl pro každé stáří exkrementu položen jeden exkrement (Obr. 3A), který byl v určený čas zničen vybráním hmyzu. Denní typy sběru tak dohromady obsahovaly 70 (14 x 5) experimentálních exkrementů, noční pak 65 (13 x 5).

Velikostní sběry dat probíhaly od 11. 12. 2014 do 17. 2. 2015 a obsahovaly 7 sběrů denního a 7 nočního typu. Aby byla podchycena rozmanitá velikost exkrementů, které se přirozeně vyskytují, byly použity čtyři různé objemy – 0.25, 0.75, 1.5 a 3 litry. V rámci jednoho sběru (jedné replikace), byl exkrement o daném objemu pak položen třikrát, aby mohl být vybrán v různém sukcesním stádiu, a to po 3, 12 nebo 24 hodinách. Mezi jednotlivými exkrementy byl opět 10 m odstup. Jeden sběr se tak sestával z 12ti (14 x 5) exkrementů – čtyři různé objemy, každý z nich vybrán ve třech různých časech od expozice (Obr. 3B). Každý exkrement byl zničen při vybírání hmyzu. Velikostní sběry tak celkově obsahovaly 84 (7 x 12) exkrementů denního typu a 84 nočního typu.



**Obr. 3:** Design sběrů (replikací) v jednotlivých datasetech. A = jeden sběr „sukcesního“ datasetu, B = jeden sběr „velikostního“ datasetu.

Výzkum sezónních trendů společenstva nebyl původní záměr této studie, ale vznikl později jako dodatečný nápad. Z tohoto důvodu byl pro sezónní trendy vytvořen samostatný dataset, a to sloučením části „sukcesního“, a části „velikostního“ datasetu (převaha sukcesních dat). Vybrány byly dvojice denních a nočních typů sběrů o různých sukcesních časech tak, aby od sebe byly vzdáleny přibližně 10-14 dní, a pokryly tak celou sezónu. Celkově bylo vybráno 31 exkrementů denního a 31 exkrementů nočního typu.

Sběr dat z experimentálních exkrementů probíhal ve čtyřech krocích. Nejdříve bylo opticky odhadnuto množství fekální hmoty odstraněné z exkrementu, a to na pětistupňové škále – 0 %, 25 %, 50 %, 75 % a 100 %, kdy 0 % znamená prakticky v původním stavu a 100 % znamená celý exkrement odstraněn. Následně byli sesbíráni jedinci z povrchu exkrementu a z oblasti o průměru jednoho metru od exkrementu, aby tak byli zaznamenáni i válející jedinci. Poté byl exkrement vybrán pomocí vyplavovací metody, kdy se exkrement zalije v kýblu vodou a vyplavený hmyz je sbírán pinzetou. Nakonec došlo, pro sběr štolařských druhů, k prohrabání substrátu pod exkrementem. Hloubka kopání v substrátu byla závislá na hloubce tunelů brouků, což v případě velkých štolařů mohlo znamenat i pár desítek centimetrů. Je dobré zmínit, že jedinci velkých druhů, jako například *Heliocopris japedus*, *Kheper lamarkii*, *Onitis alexis* apod., byli určeni a zaznamenáni na místě a následně vypuštěni minimálně 200 m od místa experimentu. Menší jedinci byli sbíráni do zkumavek s ethanolem, aby později mohli být určeni do druhů, či morfodruhů v laboratoři.

## **2.3. Příprava dat**

### **2.3.1. Určení a klasifikace druhů do gild**

Sesbírání jedinci náležící do podčeledi Scarabaeinae byli určeni do druhů. Jedinci nenáležící do této podčeledi byli určeni do morfodruhů. Doube (1991) rozlišuje sedm funkčních skupin koprofágních brouků, nicméně vzhledem k vynechání nekoprofágních čeledí (Hydrophilidae, Staphylinidae, Histeridae) z těchto skupin, a z důvodu názornější a přímočařejší práce s daty jsem se rozhodl studované koprofilní společenstvo rozdělit do několika ekologických gild. První rozdělení spočívalo v rozřídění brouků dle jejich potravních strategií na koprofágy, omnivory a predátory. Koprofágové pak byli rozděleni do čtyř dílčích gild na základě svých relokačních schopností. Ty se odvíjí od rychlosti a množství fekálního materiálu, které je daný druh schopen relokovat, a je tak do jisté míry adaptací funkčních skupin ustanovených Doube (1991). Dle celkové relokační síly lze gildy hierarchicky seřadit sestupně od relokačně nejsilnějších, tedy dominantních druhů, přes silné a slabé relokátory, a nakonec obývače, kteří jsou relokačně nejslabší, jelikož fekální materiál nerelokují (Krell et al., 2003; Helclová et al., 2020; Vácha et al., 2020).

Koprofilní brouci tak byli celkově rozděleni do šesti gild. Sedmou gildu pak reprezentovaly larvy koprofágních dvoukřídých z čeledi Muscidae (Tab. 1).

**Tab. 1:** Přehled ekologických gild určených druhů a morfodruhů. Gilda = ekologická gilda na základě kompetičních schopností, či trofické strategie (Dominantní – nejsilnější relokátoři, Silní – druzí nejsilnější relokátoři, Slabí – třetí nejsilnější relokátoři, Obývači – nejslabší relokátoři, Omnivoři – omnivorní druhy brouků, Predátoři – dravé druhy brouků, Larvy much – larvy koprofilních dvoukřídých z čeledi Muscidae), Trofická strategie = určena dle potravních strategií v larvální a adultní fázi života (Koprofagie = larvy i dospělci se žíví fekální hmotou, Omnivorie = mezi larvální a adultní fází života dochází ke změně potravní strategie z predace na koprofagii, či naopak, Predace = larvy i dospělci jsou draví), Funkční skupina = funkční skupiny dle Doube (1991) náležící do dané gildy; Relokační schopnost = stručný popis rychlosti relokace a množství relokovaného materiálu, Příklady taxonomických skupin = příklady taxonomických skupin, jejichž druhy náležejí do dané gildy.

Gilda	Trofická strategie	Funkční skupina	Relokační schopnost	Příklady taxonomických skupin
<b>Dominantní</b>	Koprofagie	FS I - velcí váleči, FS III - velcí rychle relokující váleči	Rychle relokují velké množství trusu	Scarabaeini, Coprini
<b>Silní</b>	Koprofagie	FS II – malí váleči, FS IV – velcí pomalu relokující štolaři	Rychle relokují malé množství trusu nebo relokují velké množství pomalu	Gymnopleurini, Sisyphini, Onitini, větší Onthophagini
<b>Slabí</b>	Koprofagie	FS V - malí pomalu relokující štolaři, případně FS VI - kleptoparazité	Relokují malé množství pomalu	Menší Onthophagini, někteří Oniticellini a Aphodiinae
<b>Obývači</b>	Koprofagie	FS VII – obývači, případně FS VI - kleptoparazité	Nerelokují	Většina Aphodiinae, někteří Oniticellini, Staphylinidae: Oxytelinae
<b>Omnivoři</b>	Omnivorie	-	-	Hydrophilidae
<b>Predátoři</b>	Predace	-	-	Histeridae, Staphylinidae
<b>Larvy much</b>	Koprofagie	-	Nerelokují	Muscidae

Z hierarchie mezi čtyřmi relokačními gildami koprofágních brouků vyplývá, že ne každá gilda je těmi ostatními ovlivněna stejně. Pomyslný druh A náležící do určité gildy je tak ovlivněn pouze relokačními schopnostmi druhů ze stejné či relokačně silnější gildy. Intenzita tohoto nátlaku pak roste s tím, o kolik relokačních „řádů“ je daný druh silnější, než druh A. Relokačními schopnostmi druhů ze slabších gild pak druh A není ovlivněn (Giller & Doube, 1989; Doube, 1991; Horgan, 2002; Horgan & Fuentes, 2005). Možné kompetiční interakce mezi druhy z jednotlivých gild jsou pro přehled znázorněny v Tab. 2.

**Tab. 2:** Přehled možných kompetičních interakcí mezi druhy z jednotlivých gild. Druhy A = druhy čtyř gild koprofágních brouků dle relokačních schopností, na tyto druhy je vyvíjen nátlak ze strany druhů B; Interakční druh B = druhy čtyř gild koprofágních brouků dle relokačních schopností, toto jsou druhy, které (ne)vyvíjejí relokační nátlak na druhy A, X = ke kompetiční interakci nedochází, jelikož druh A je silnější relokátor, než druh B, 1 = kompetiční interakce o nejmenší intenzitě, mezi druhy ze stejné relokační gildy, 2 = kompetiční interakce o druhé nejmenší intenzitě, druh B je v relokační hierarchii o jeden „řád“ výš než druh A, 3 = kompetiční interakce o druhé nejvyšší intenzitě, druh B je v relokační hierarchii o dva „řády“ výš než druh A, 4 = kompetiční interakce o nejvyšší intenzitě, druh B je v relokační hierarchii o tři „řády“ výš než druh, jen v případě, kdy je druh A obývač a druh B je dominantní.

		Interakční druhy B			
		Dominantní	Silní	Slabí	Obývači
Druhy A	Dominantní	1	X	X	X
	Silní	2	1	X	X
	Slabí	3	2	1	X
	Obývači	4	3	2	1

### 2.3.2. Úprava dat pro statistické analýzy

Z jednotlivých datasetů, tedy „sukcesního“, „sezónního“ i „velikostního“, byly vyfiltrovány druhy, jejichž abundance nedosahovaly v daném datasetu alespoň pěti jedinců. Do statistických analýz tak následně vstupovaly pouze druhy, které byly v jednotlivých datasetech reprezentovány alespoň pěti jedinci.

Aby bylo možno v analýzách používat průběh sezóny jako kontinuální prediktor, bylo nutné přiřadit každému dni v sezóně, kdy probíhal sběr tzv. sezónní index  $SeIx$ . Ten jsme vypočítali na základě následujícího vzorce:

$$SeIx = \frac{Ax}{63}$$

Kde  $SeIx$  je sezónní index daného dne  $x$ ,  $Ax$  je pořadí daného dne  $x$  v celkovém sledu sběrných dní a 63 reprezentuje celkový počet sběrných dní. Tímto způsobem jsme získali 63 různých sezónních indexů (na škále 0 – 1), každý reprezentující odlišný sběrný den. Toto spektrum 63 sezónních indexů tak představovalo sezónní kontinuum (0 – 1) od první sběrného dne do posledního (poslední den tudíž měl  $SeIx = 1$ ). Průběh sezóny bylo tak možné v analýzách využít jako kontinuální prediktor.

Dále byly transformovány také expoziční časy, a to dle následujícího vzorce:

$$ISx = \frac{Ax}{24}$$

Kde  $ISx$  je index stáří daného exkrementu  $x$ ,  $Ax$  je čas expozice daného exkrementu  $x$  (1, 3, 6, 12 a 24 h) a 24 představuje maximální expoziční čas, tedy 24 hodin. Tímto získáme, kromě pěti časů, také vytvoření kontinua stáří exkrementu (0 – 1), a stáří exkrementu tak bylo možno v analýzách používat jako kontinuální prediktor.

## 2.4. Statistická analýza dat

Všechny statistické analýzy jsem provedl v programech R 4.2.3 (R Core Team, 2023) a Canoco5 pro Windows (ter Braak & Smilauer, 2012). Do každé analýzy vstupovaly jen ty druhy, které byly v daném datasetu reprezentovány alespoň pěti jedinci, tudíž se počet analyzovaných druhů napříč analýzami lišil. Všechny modely v programu R, které testují vliv faktorů na abundanci a druhovou bohatost měli negativně binomickou distribuci. Důvodem pro to byla overdisperte, která byla testována pomocí knihovny DHARMA (Hartig, 2022).

### 1) Ovlivňuje denní doba abundanci, druhovou bohatost a pravděpodobnost odstranění exkrementu? Které druhy jsou aktivní především ve dne, a které v noci?

K určení vlivu denní doby na druhy společenstva jsem využil sukcesní data, a to z důvodu nejlepší reprezentace sběrů v průběhu dne/noci. Musel jsem však brát v potaz fakt, že některé druhy mohou v exkrementu zůstat i po dobu až 24 hodin. Z tohoto důvodu jsem použil pouze data z 1, 3 a 6 h exkrementů, čímž jsem byl schopen určit dobu dne, kdy je daný druh aktivní. Do analýzy tak vstupovalo 81 exkrementů – 42 denního a 39 nočního typu. Analyzoval jsem 81 druhů a morfodruhů.

K určení vlivu denní doby na abundanci a druhovou bohatost jsem využil dva zobecněné lineární modely (Generalized Linear Models – GLM) s negativně binomickou distribucí. V jednom modelu jsem použil jako závislou proměnnou abundance jedinců na exkrement, ve druhém pak počet druhů na exkrement. V obou těchto modelech jsem jako vysvětlující proměnnou použil typ sběru, tedy buďto sběry denní (položeny během dne), nebo sběry noční (položeny během noci). K otestování vlivu denní doby sběru na pravděpodobnost odstranění exkrementu jsem použil GLM s binomickou distribucí, kde typ sběru opět fungoval jako vysvětlující proměnná, a jako závislá proměnná byl použit stav exkrementu na škále 0 %, 25 %, 50 %, 75 % a 100 %, kdy 0 % znamená prakticky v původním stavu a 100 % znamená celý exkrement odstraněn.

Využil jsem CCA – kanonickou korespondenční analýzu (ang. canonical correspondence analysis) abych otestoval aktivitu jednotlivých druhů v denní, či noční době (dle nejvyšší abundance). Využití CCA mi bylo doporučeno programem, přičemž se jedná o ordinační metodu vhodnou pro datasety s unimodálním rozdělením napříč gradientem

prediktoru (Leps & Smilauer, 2003). Typ sběru, tedy buďto sběry denní (položeny během dne), nebo sběry noční (položeny během noci), jsem použil jako environmentální prediktor a abundance druhů jako závislé proměnné. Signifikanci denní doby sběru jako prediktoru jsem otestoval Monte Carlo permutačním testem s 999 permutacemi. Z výchozí CCA jsem byl následně schopen určit, které druhy jsou aktivní především ve dne, a které v noci.

## **2) Ovlivňuje sezóna abundanci, druhovou bohatost a pravděpodobnost odstranění exkrementu? Jaké jsou sezónní trendy jednotlivých gild? Segregují se jednotlivé druhy odlišnými optimy napříč sezónou?**

Pro analýzu vlivu sezóny na společenstvo jsem využil „sezónního“ datasetu o 31 denních a 31 nočních exkrementech. Analyzoval jsem 75 druhů a morfodruhů.

K určení vlivu sezóny na abundanci a druhovou bohatost jsem využil dva kvadratické GLM s negativně binomickou distribucí. Kvadratické modely byly *a priori* použity na základě evidentně nelineárního průběhu dat. V jednom modelu jsem použil jako závislou proměnnou abundance jedinců na exkrement, ve druhém pak počet druhů na exkrement. V obou těchto modelech jsem jako vysvětlující proměnnou použil průběh sezóny, tedy sezónní kontinuum. K otestování vlivu sezóny na pravděpodobnost odstranění exkrementu jsem použil GLM s quasibinomickou distribucí, kde průběh sezóny opět fungoval jako vysvětlující proměnná, a jako závislá proměnná byl použit stav exkrementu na škále 0 %, 25 %, 50 %, 75 % a 100 %, kdy 0 % znamená prakticky v původním stavu a 100 % znamená celý exkrement odstraněn.

Pro otestování vlivu sezóny na jednotlivé gildy společenstva jsem použil RDA – redundanční analýzu (ang. redundancy analysis). Jedná se o ordinační metodu vhodnou pro datasety s lineárním rozdělením napříč gradientem prediktoru (Leps & Smilauer, 2003). Sezónní kontinuum jsem použil jako environmentální prediktor, typ sběru (sběry denní a sběry noční) a stáří exkrementu jako blokové kovariáty (podobné faktorům s náhodným efektem). Gildy, respektive abundance jedinců v jednotlivých gildách, jsem použil jako závislé proměnné. Signifikance sezónního kontinua jako prediktoru jsem otestoval Monte Carlo permutačním testem s 999 permutacemi.

K analýze sezónních optim jednotlivých druhů (dle nejvyšší abundance) jsem využil CCA. Jako kontinuální vysvětlující proměnná bylo použito sezónní kontinuum. Jako druhou vysvětlující proměnnou jsem pak použil typ sběru (sběry denní a sběry noční). Stáří exkrementu



jsem použil jako blokovou kovariátu a abundance jednotlivých druhů pak jako závislé proměnné. Signifikance prediktorů jsem opět otestoval Monte Carlo permutačním testem s 999 permutacemi. Z výchozí CCA jsem byl schopen určit, které druhy se spolu vyskytují, a které se segregují napříč sezónou. Toho jsem docílil na základě předpokladu, že pokud dva, či více druhů dosahují nejvyšších abundancí v době odpovídající 1/5 osy Y, která představuje sezónu, tak spolu v sezóně koexistují. Pokud nejvyšší abundance těchto druhů dělí doba delší, tak se druhy napříč sezónou segregují. Každému analyzovanému druhu jsem nakonec přiřadil přibližnou optimální fázi sezóny, a to dle umístění daného druhu na ose Y, která představuje sezónu. Sezónní fáze byly vytvořeny na škále od 1 do 5, kdy 1 znamená počáteční fáze sezóny a 5 je konečná fáze sezóny.

### **3) Ovlivňuje stáří exkrementu abundance, druhovou bohatost a pravděpodobnost jeho odstranění? Jaké jsou sukcesní trendy jednotlivých gild? Segregují se jednotlivé druhy odlišnými optimy napříč stářím zdroje?**

Pro analýzu vlivu sukcese na společenstvo jsem využil „sukcesního“ datasetu, který čítal 70 denních a 65 nočních exkrementů. Analyzoval jsem 82 druhů a morfodruhů.

K určení vlivu sukcese na abundance a druhovou bohatost jsem využil dva kvadratické GLM s negativně binomickou distribucí. Kvadratické modely byly *a priori* použity na základě evidentně nelineárního průběhu dat. V jednom modelu jsem použil jako závislou proměnnou abundance jedinců na exkrement, ve druhém pak počet druhů na exkrement. V obou těchto modelech jsem jako vysvětlující proměnnou použil stáří exkrementu. K otestování vlivu sukcese na pravděpodobnost odstranění exkrementu jsem použil GLM s quasibinomickou distribucí, kde stáří exkrementu opět fungovalo jako vysvětlující proměnná, a jako závislá proměnná byl použit stav exkrementu na škále 0 %, 25 %, 50 %, 75 % a 100 %, kdy 0 % znamená prakticky v původním stavu a 100 % znamená celý exkrement odstraněn.

K otestování vlivu sukcese na jednotlivé gildy společenstva jsem využil RDA. Stáří exkrementu jsem použil jako kontinuální vysvětlující proměnnou. Gildy, respektive abundance jedinců v jednotlivých gildách, jsem použil jako závislé proměnné. Signifikanci prediktoru jsem opět testoval Monte Carlo permutačním testem s 999 permutacemi, nicméně sběry (replikace) byly použity jako bloková kovariátu, vzorky byly tudíž v analýze permutovány napříč sukcesí pouze v rámci jedné replikační řady exkrementů, ve které byly položeny (viz Obr. 3A).

Pro analýzu sukcesních optim (dle nejvyšší abundance) jednotlivých druhů jsem použil CCA, přičemž opět jsem použil dva prediktory – stáří exkrementu a typ sběru (sběry denní a sběry noční). Sběry (replikace) jsem zadal jako kovariátu a abundance jednotlivých druhů jako závislé proměnné. Monte Carlo permutačním testem s 999 permutacemi jsem pak testoval signifikanci prediktorů. Z výchozí CCA jsem, podobně jako u vlivu sezóny, byl schopen určit, které druhy se spolu vyskytují, a které se segregují napříč sukcesí. Použil jsem obdobného předpokladu, že pokud dva, či více druhů dosahují nejvyšších abundancí v době odpovídající 1/5 osy Y, která odpovídá stáří exkrementu, tak spolu koexistují. Pokud nejvyšší abundance těchto druhů dělí doba delší, tak se druhy napříč sukcesí segregují. Každému analyzovanému druhu jsem následně také přiřadil přibližnou optimální fázi sukcese, a to na škále od 1 do 5, kdy 1 znamená počáteční fáze sukcese a 5 je konečná fáze sukcese.

#### **4) Ovlivňuje velikost zdroje abundance, druhovou bohatost a pravděpodobnost jeho odstranění? Jaké jsou trendy jednotlivých gild pro velikost zdroje? Preferují jednotlivé druhy zdroje o rozdílné velikost?**

Pro analýzu vlivu velikosti zdroje na společenstvo jsem využil „velikostního“ datasetu, který čítal 84 denních a 84 nočních exkrementů. Analyzoval jsem 80 druhů a morfodruhů.

K určení vlivu velikosti zdroje na abundance a druhovou bohatost jsem využil dva GLM s negativně binomickou distribucí. V jednom modelu jsem použil jako závislou proměnnou abundance jedinců na exkrement, ve druhém pak počet druhů na exkrement. V obou těchto modelech jsem jako faktoriální vysvětlující proměnnou použil objem exkrementu (0.25, 0.75, 1.5 a 3 l). K otestování vlivu velikosti zdroje na pravděpodobnost odstranění exkrementu jsem použil GLM s quasibinomickou distribucí, kde objem exkrementu opět fungoval jako vysvětlující proměnná, a jako závislá proměnná byl použit stav exkrementu na škále 0 %, 25 %, 50 %, 75 % a 100 %, kdy 0 % znamená prakticky v původním stavu a 100 % znamená celý exkrement odstraněn.

K otestování vlivu velikosti zdroje na jednotlivé gildy jsem využil RDA. Objem exkrementu jako faktoriální proměnná (0.25, 0.75, 1.5 a 3 l) byl použit jako prediktor a jako kovariáty jsem do analýzy zadal sběr (danou jednu replikaci), typ sběru (sběry denní a sběry noční), sukcesní čas i sezónní kontinuum. Gildy, respektive abundance jedinců v jednotlivých gildách, jsem použil jako závislé proměnné a signifikanci prediktoru opět testoval Monte Carlo permutačním testem s 999 permutacemi.

V CCA analýze testující vliv velikosti zdroje na jednotlivé druhy (dle nejvyšší abundance) jsem jako prediktor použil objem exkrementu jako faktoriální proměnnou (0.25, 0.75, 1.5 a 3 l). Abundance jednotlivých druhů byly zadány jako závislé proměnné a sběry (replikace), denní doba, sukcesní čas a sezónní kontinuum jako kovariáty. Signifikance velikosti zdroje jako prediktoru jsem otestoval Monte Carlo permutačním testem s 999 permutacemi. Z této CCA jsem byl schopen určit, které druhy (dle nejvyšší abundance) preferují jakou velikost exkrementu. Toho jsem dosáhl porovnáváním vzdáleností centroidu daného druhu a centroidů daných objemů, přičemž objem o nejkratší vzdálenosti k druhu byl daným druhem preferován nejvíce.

### **5) Jak přispívají případné segregace k eliminaci potenciálních kompetičních interakcí ve společenstvu?**

Dle předchozích CCA jsem byl schopen určit, které druhy spolu koexistují, a které se segregují napříč studovanými faktory, tedy denní dobou, sezónou, sukcesí a preferencemi pro odlišnou velikost zdroje. Na základě toho jsem vytvořil tabulku možných kompetičních interakcí 52 nejvíce abundantních koprofágních druhů/morfodruhů společenstva. Cílem bylo zjistit, zda potenciální kompetiční interakce těchto druhů mohou být eliminovány segregacemi napříč faktory. Konstrukce interakční tabulky probíhala v několika krocích:

**Krok 1:** Vynesení všech 52 druhů a možných interakcí mezi nimi.

**Krok 2:** Do tabulky interakcí jsem nadále vynesl hierarchii čtyř koprofágních gild vytvořených na základě relokačních schopností (viz str. 23-25 a Tab. 2). Tímto způsobem jsem byl schopen určit, ke kolika kompetičním druhovým interakcím může reálně docházet, a kolik reálně nevzniká díky zanedbatelnému vlivu slabšího druhu na silnější (v Tab. 2 jako X). Krom toho jsem také dostal konkrétní počty možných druhových interakcí o daných úrovních intenzity (v Tab. 2 jako 1, 2, 3, 4). Takto vytvořená tabulka sloužila jako „vstupní“ v kroku 3.

**Krok 3:** Do jednotlivých druhových interakcí jsem vynesl, zda se druhy segregují napříč denní dobou. To je do jisté míry prostudováno u dominantních a silných relokátorů, já se ale rozhodl tyto možné segregace prozkoumat u všech 52 nejvíce abundantních druhů společenstva. Získal jsem jak celkový počet možných interakcí, které mohou být eliminovány díky segregacím napříč denní aktivitou, tak počty eliminovaných a neeliminovaných interakcí o daných intenzitách. Takto vytvořená tabulka sloužila jako „vstupní“ v kroku 4.

**Krok 4:** Do neeliminovaných interakcí tabulky z kroku 3 (tedy do těch neřešených rozdílnou denní aktivitou) jsem vynesl, zda se druhy mohou segregovat napříč sezónou. Opět jsem získal jak celkový počet řešených interakcí, tak počty pro dílčí úrovně intenzity. Tento krok jsem následně opakoval také pro segregace napříč stářím exkrementu a pro segregace na základě velikosti zdroje.

**Krok 5:** Nakonec došlo k společnému vynesení všech možných typů segregací (denní doba, sezóna, sukcese, velikost zdroje) do tabulky vytvořené v kroku 2. Získal jsem tak finální interakční tabulku s celkovým počtem potenciálních druhových interakcí, které mohou být eliminovány segregacemi napříč faktory, a zároveň počty eliminovaných interakcí o daných intenzitách.

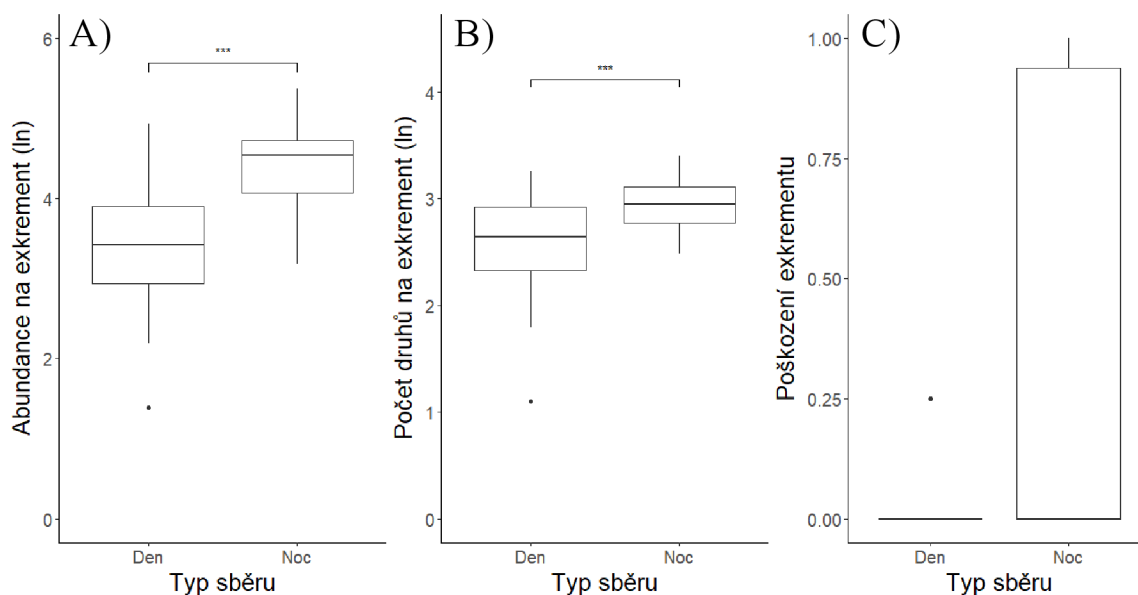
Tento postup (krok 1-5) jsem vypracoval také pro 17 nejvíce abundantních (morfo)druhů predátorů a 3 (morfo)druhy omnivorů. Výjimkou bylo vynechání kroku 2, jelikož u těchto trofických gild nejsme schopni určit podobnou hierarchii jako u koprofágů.

## 1.5. Výsledky

Sesbíráno bylo 16 670 jedinců koprofilního hmyzu náležících do 112 druhů a morfodruhů (Tab. P1). Z čeledi Scarabaeidae bylo sesbíráno 79 druhů a morfodruhů (Scarabaeinae – 66, Aphodinae – 13). Čeleď Staphylinidae byla reprezentována 21 morfodruhy, čeleď Histeridae 7 a čeleď Hydrophilidae jen 4 morfodruhy. Z koprofilních dvoukřídлых pak byly sbírány jen larvy čeledi Muscidae.

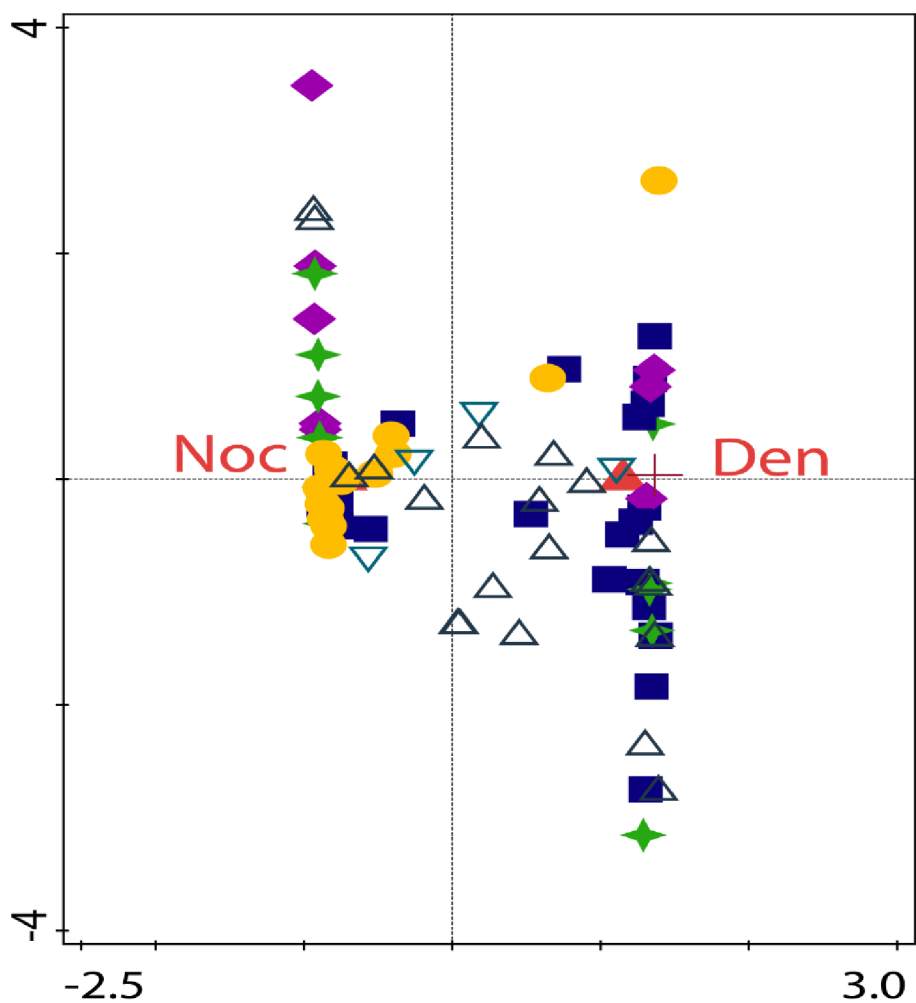
### **1) Ovlivňuje denní doba abundanci, druhovou bohatost a pravděpodobnost odstranění exkrementu? Které druhy jsou aktivní především ve dne, a které v noci?**

Typ sběru (sběry denní a sběry noční) měl signifikantní vliv na abundanci jedinců na exkrement ( $\chi^2 = 40.823$ , DF = 1,  $p < 0.001$ ), přičemž v noci je větší abundance jedinců na exkrement než ve dne (Estimate = 0.837, SE = 0.130,  $z = 6.445$ ,  $p < 0.001$ ) (Obr. 4A). Rovněž má typ sběru signifikantní vliv na počet druhů na exkrement ( $\chi^2 = 18.161$ , DF = 1,  $p < 0.001$ ), přičemž počet druhů na exkrement je vyšší v noci (Estimate = 0.295, SE = 0.069,  $z = 4.254$ ,  $p < 0.001$ ) (Obr. 4B). Typ sběru měl taktéž signifikantní vliv na pravděpodobnost odstranění exkrementu ( $\chi^2 = 16.145$ , DF = 1,  $p < 0.001$ ), přičemž v noci je tato pravděpodobnost mnohem vyšší než ve dne (Estimate = 2.785, SE = 0.897,  $z = 3.107$ ,  $p = 0.002$ ) (Obr. 4C).



**Obr. 4:** Vliv typu sběru na abundanci, druhovou bohatost a pravděpodobnost odstranění exkrementu. A = vliv typu sběru na abundanci jedinců na exkrement, B = vliv typu sběru na počet druhů na exkrement, C = vliv typu sběru na pravděpodobnost odstranění exkrementu (Poškození exkrementu je škála od 0 do 1, kdy 0 = exkrement téměř v původním stavu a 1 = exkrement úplně odstraněn), Typ sběru = typ sběru dle denní doby (Den = sběry denní (položeny během dne), Noc = sběry noční (položeny během noci)), svorky signifikance: \*\*\* =  $p < 0.001$ , v jednotlivých boxech jsou zaznačeny mediány.

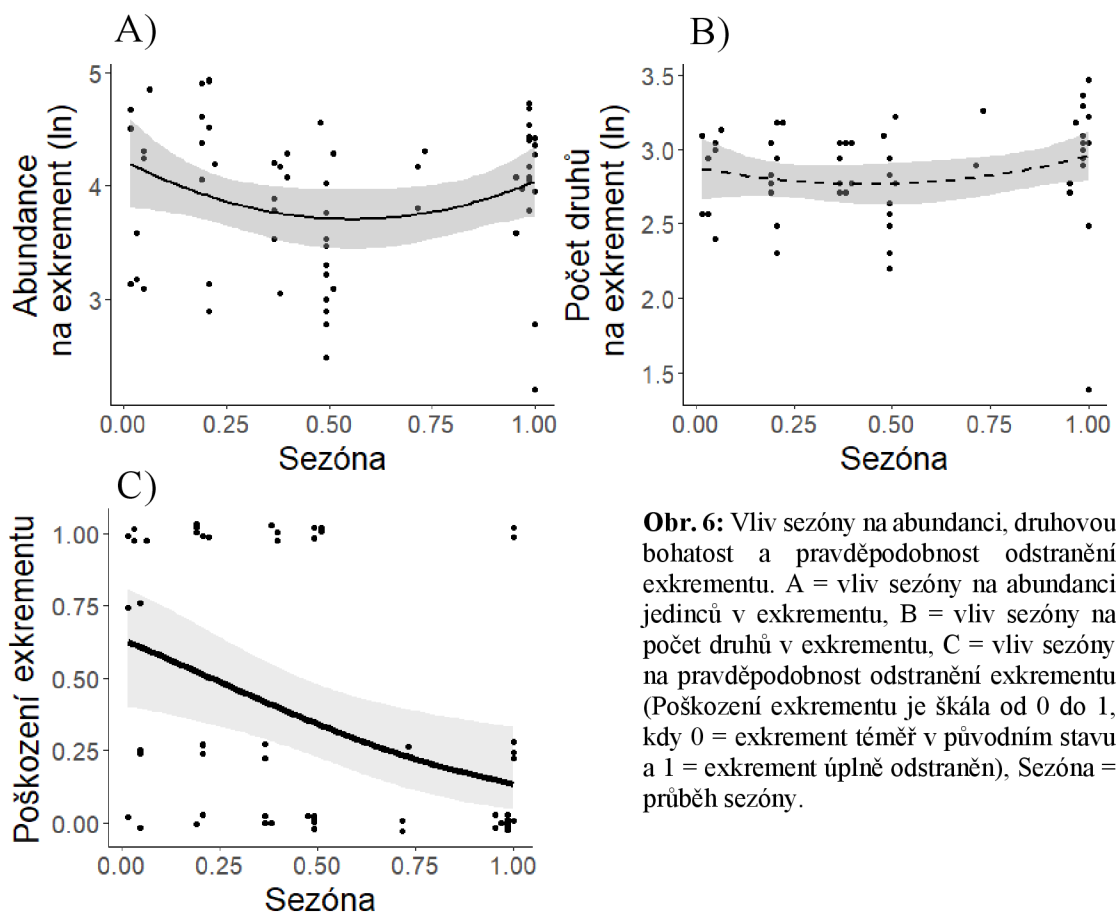
Abundance druhů byly signifikantně ovlivněny typem sběru ( $F = 21.2$ ,  $p < 0.002$ , první kanonická osa vysvětlila 21.34% variability, což je 95.57% vysvětlitelné variability). Z 81 analyzovaných druhů/morfodruhů lze 38 považovat za denní a 38 za noční. U 5 druhů jsem nebyl schopen jednoznačně určit denní aktivitu (Tab. P1). Koprofágní brouci se jasně segregují do denního a nočního společenstva, larvy much projevují denní aktivitu (Obr. 5). Váleči z tribů Scarabaeini a Sisyphini představují dominantní a silné brouky denního společenstva. Tyto gildy jsou v nočním společenstvu reprezentovány velkými štoláři z tribů Coprini a Onitini (Obr. P1A). V rámci gildy slabé je denní aktivita druhově specifická a nacházíme tak zde jak druhy denní (např. *Drepanocerus kirbii* či *Onthophagus pauxillus*), tak noční (např. *Euonthophagus carbonarius* či *Onthophagus vinctus*) (Obr. P1B). Obývači, tvořeni především podčeledí Aphodinae, projevují noční aktivitu (Obr. P1C). U omnivorních a dravých brouků již povětšinou nebyla denní aktivita tak jednoznačná, 5 morfodruhů jsem pak nebyl schopen dle denní aktivity určit vůbec. Brouci z čeledi Histeridae jsou však evidentně denní (Obr. P1D).



**Obr. 5:** CCA ordinační diagram vlivu typu sběru (denní sběry a noční sběry) na abundance druhů. Světle červené trojúhelníky jsou indikátory vysvětlující proměnné: Den = denní typ sběru (sběry denních replikací), Noc = noční typ sběru (sběry nočních replikací), příslušnosti druhů k ekologickým gildám jsou vyznačeny barevnými symboly: fialový kosočtverec = dominantní koprofágové (rychle relokují velké množství trusu), zelená hvězda = silní koprofágové (rychle relokují malé množství trusu, nebo velké množství pomalu), modrý čtverec = slabí koprofágové (relokují malé množství trusu pomalu), žluté kolečko = koprofágové obývači (trus nerelokují), světlý obrácený trojúhelník = omnivoři (mezi larvální a adultní fází života dochází ke změně potravní strategie z predace na koprofagii, či naopak), tmavý trojúhelník = predátoři (v larvální i adultní fázi jsou draví), tmavě červený kříž = larvy much (larvy koprofílních dvoukřídlých z čeledi Muscidae).

2) Ovlivňuje sezóna abundanci, druhovou bohatost a pravděpodobnost odstranění exkrementu? Jaké jsou sezónní trendy jednotlivých gild? Segregují se jednotlivé druhy odlišnými optimy napříč sezónou?

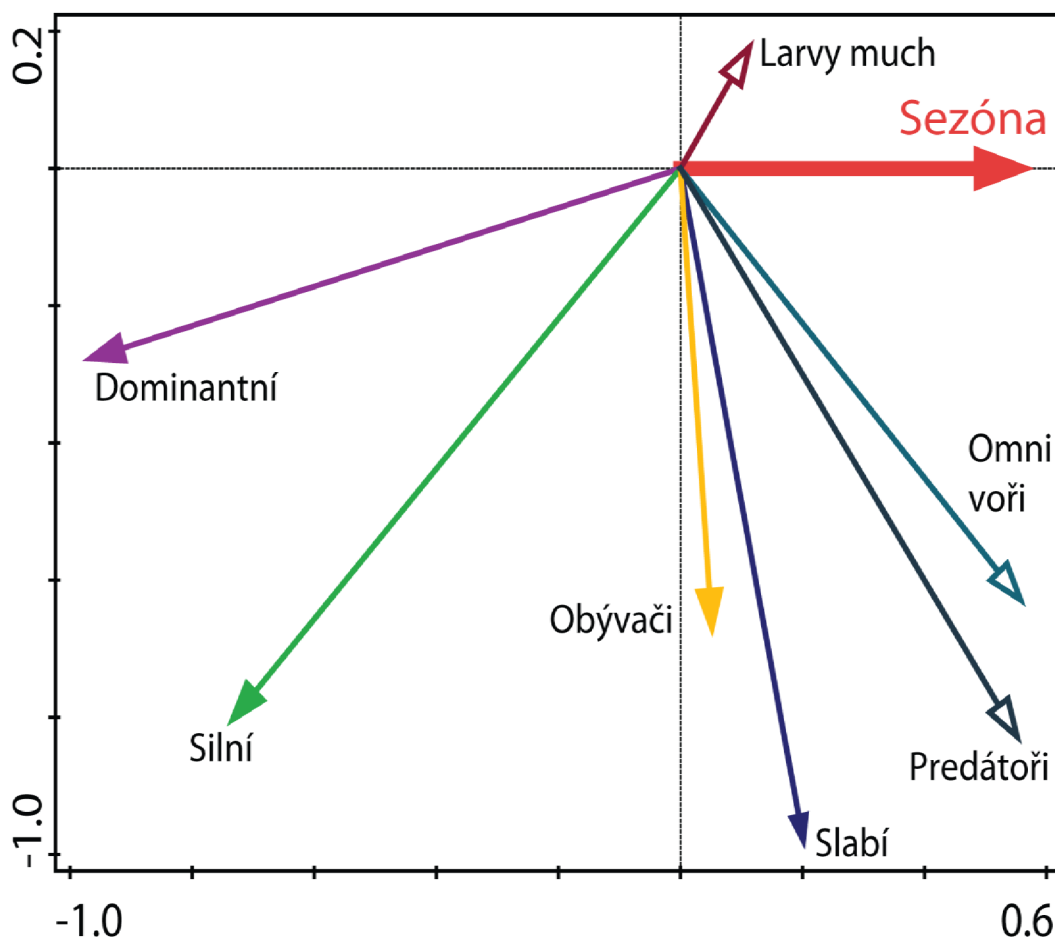
Kvadratický model vlivu sezóny měl signifikantní vliv na abundanci jedinců na exkrement ( $\chi^2 = 5.114$ , DF = 1,  $p = 0.024$ ), přičemž nejvíce jedinců na exkrement nalzáme na začátku a na konci sezóny, abundance hmyzu má tedy napříč sezónou „U“ distribuci. (Estimate = 1.828, SE = 0.752,  $z = 2.431$ ,  $p = 0.015$ ) (Obr. 6A). Na počet druhů v exkrementu má sezóna pouze marginální vliv ( $\chi^2 = 2.769$ , DF = 1,  $p = 0.096$ ), přičemž počet druhů na exkrement je lehce nižší okolo středu sezóny (Estimate = 0.648, SE = 0.387,  $z = 1.675$ ,  $p = 0.084$ ) (Obr. 6B). Na pravděpodobnost odstranění exkrementu má sezóna signifikantní vliv ( $\chi^2 = 10.179$ , DF = 1,  $p = 0.001$ ), přičemž s postupem sezóny se snižuje pravděpodobnost odstranění exkrementu (Estimate = -2.422, SE = 0.827,  $t = -2.929$ ,  $p = 0.005$ ) (Obr. 6C).



**Obr. 6:** Vliv sezóny na abundanci, druhovou bohatost a pravděpodobnost odstranění exkrementu. A = vliv sezóny na abundanci jedinců v exkrementu, B = vliv sezóny na počet druhů v exkrementu, C = vliv sezóny na pravděpodobnost odstranění exkrementu (Poškození exkrementu je škála od 0 do 1, kdy 0 = exkrement téměř v původním stavu a 1 = exkrement úplně odstraněn), Sezóna = průběh sezóny.



Gildy společenstva byly signifikantně ovlivněny sezónou ( $F = 7.7$ ,  $p < 0.001$ , první kanonická osa vysvětlila 11.78% variability, což je 38.64% vysvětlitelné variability). Dominantní a silná gilda jsou nejvíce abundantní především v ranné fázi sezóny. Zbylé gildy mají své nejvyšší abundance od druhé poloviny sezóny, přičemž omnivoři a predátoři jsou nejvíce abundantní až ke konci sezóny (Obr. 7).



**Obr. 7:** RDA ordinační diagram vlivu sezóny na abundance ekologických gild. Světle červená šipka Sezóna = vysvětlující proměnná - kontinuální průběh sezóny, Dominantní = koprofágové, kteří rychle relokují velké množství trusu, Silní = koprofágové, kteří rychle relokují malé množství trusu, nebo velké množství pomalu, Slabí = koprofágové, kteří relokují malé množství trusu pomalu, Obývači = koprofágové, kteří trus nerelokují, Omnivoři = mezi larvální a adultní fází života dochází ke změně potravní strategie z predace na koprofagii, či naopak, Predátoři = v larvální i adultní fázi jsou draví, Larvy much = larvy koprofilních dvoukřídlých z čeledi Muscidae.

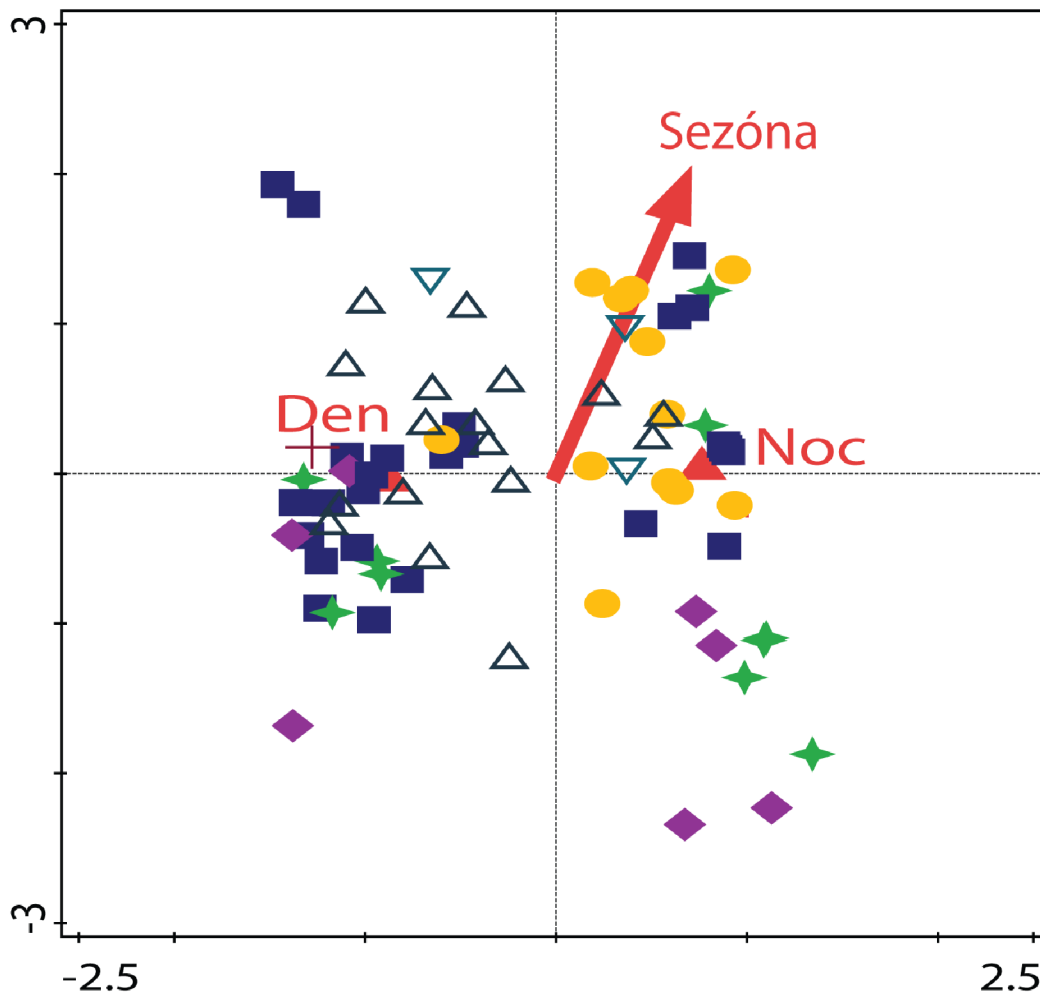
Abundance druhů byly signifikantně ovlivněny typem sběru a sezónou (typ sběru vysvětlil 15.6 % variability,  $F = 10.9$ ,  $p < 0.001$ , sezóna vysvětlila 6.2 % variability,  $F = 3.9$ ,  $p < 0.002$ , společně první dvě kanonické osy vysvětlily 21.19 % variability, což je 82.45% vysvětlitelné variability,  $F = 7.8$ ,  $p < 0.001$ ). Přibližná sezónní optima analyzovaných druhů jsou pak shrnuta v Tab. P1.

Denní společenstvo se v rámci sezóny segreguje na koprofágy, kteří jsou nejvíce abundantní především v první polovině sezóny, a predátory nejvíce abundantní v druhé polovině sezóny. Larvy much jsou pak nejvíce abundantní okolo střední fáze sezóny (Obr. 8).

Sezónní segregace denních koprofágů nejsou tak výrazné, jako v nočním společenstvu. Několik zřetelných výjimek však můžeme vyzorovat. *Kheper subaenaeus* je výrazně ranně sezónní, a segreguje se tak od ostatních dominantních a silných denních relokátorů (Obr. P2A). Většina slabých denních relokátorů tvoří ranně-středně sezónní klastr. Od nich se však segregují pozdně sezónní *Caccobius ferrugienemus* a *Onthophagus flavolimbatus* (Obr. P2B). Larvy much jsou nejvíce aktivní okolo střední fáze sezóny (Obr. P2C). Většinovému klastru pozdních predátorů se vyhýbá *Hister sp 4* (Obr. P2D).

Sezónní segregace nočních koprofágů jsou značně výraznější než v denním společenstvu. Evidentní je zde segregace především ranně sezónních dominantních a silných relokátorů od zbytku nočního společenstva, který je spíše středně-pozdně sezónní (Obr. 8).

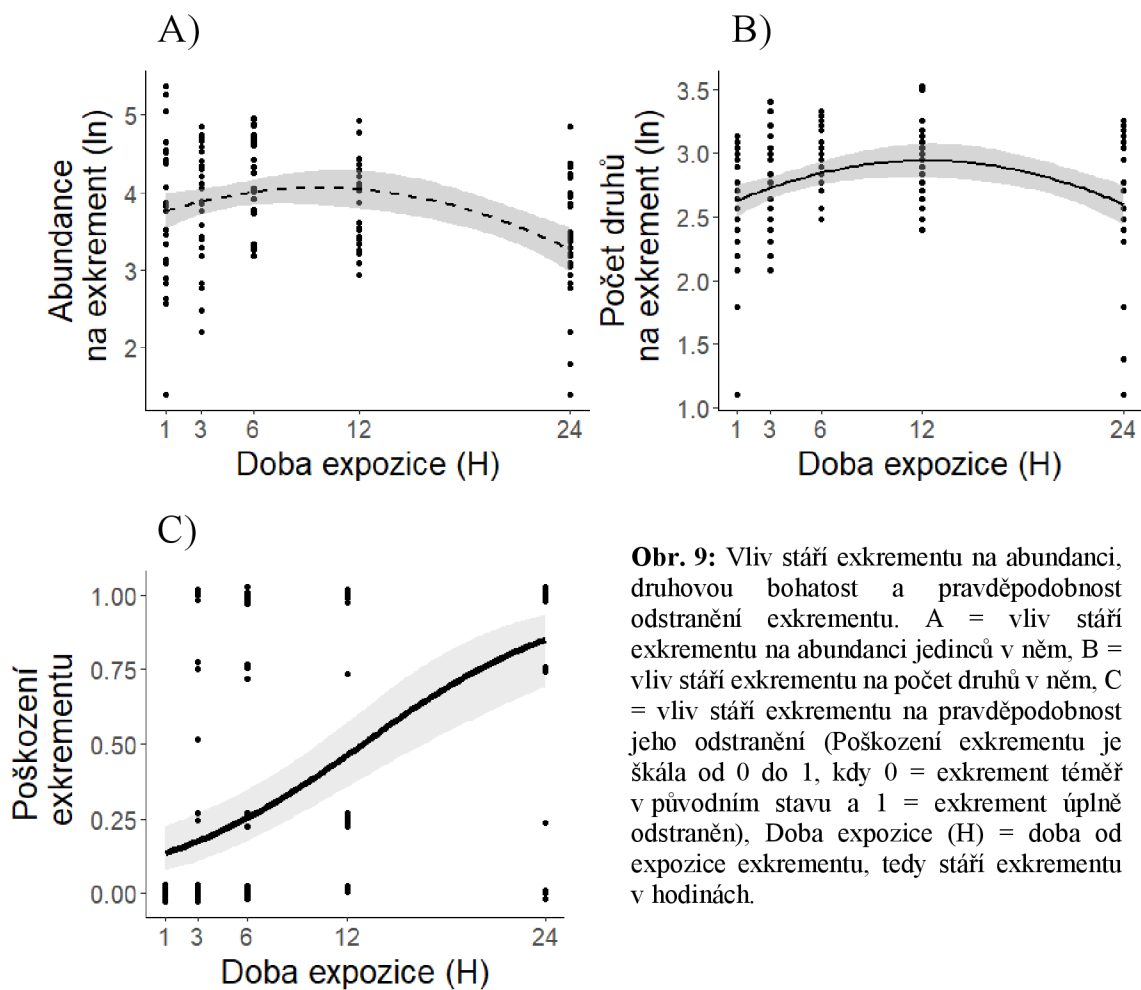
U nočních dominantních relokátorů dochází k segregaci velice ranně sezónní dvojice *Copris cassius* a *Copris denticulatus* od dvojice *Catharsius tricornutus* a *Heliocopris japetus* (Obr. P2A). Ze silných relokátorů jsou zřetelná optima druhů *Onitis alexis* a *Onitis fabricii* v pozdější fázi sezóny (Obr. P2A). Slabí relokátoři vytváří napříč sezónou dva, popřípadě tři menší klastry (Obr. P2B). Noční obyvatelé, povětšinou z podčeledi Aphodinae, jsou především středně-pozdně sezónní, jedinou výjimku tvoří *Aphodius sp 11* (Obr. P2C). Noční omnivoři a predátoři projevují spíše pozdně sezónní výskyt (Obr. P2D).



**Obr. 8:** CCA ordinační diagram vlivu typu sběru (denní sběry a noční sběry) a sezóny na abundance druhů. Světle červené trojúhelníky jsou indikátory vysvětlující proměnné: Den = denní typ sběru (sběry denních replikací), Noc = noční typ sběru (sběry nočních replikací), světle červená šipka Sezóna = vysvětlující proměnná - kontinuální průběh sezóny, příslušnosti druhů k ekologickým gildám jsou vyznačeny barevnými symboly: fialový kosočtverec = dominantní koprofágové (rychle relokují velké množství trusu), zelená hvězda = silní koprofágové (rychle relokují malé množství trusu, nebo velké množství pomalu), modrý čtverec = slabí koprofágové (relokují malé množství trusu pomalu), žluté kolečko = koprofágové obývači (trus nerelokují), světlý obrácený trojúhelník = omnivoři (mezi larvální a adultní fází života dochází ke změně potravní strategie z predace na koprofagii, či naopak), tmavý trojúhelník = predátoři (v larvální i adultní fázi jsou draví), tmavě červený kříž = larvy much (larvy koprofilních dvoukřídlých z čeledi Muscidae).

**3) Ovlivňuje stáří exkrementu abundanci, druhovou bohatost a pravděpodobnost jeho odstranění? Jaké jsou sukcesní trendy jednotlivých gild? Segregují se jednotlivé druhy odlišnými optimy napříč stářími zdroje?**

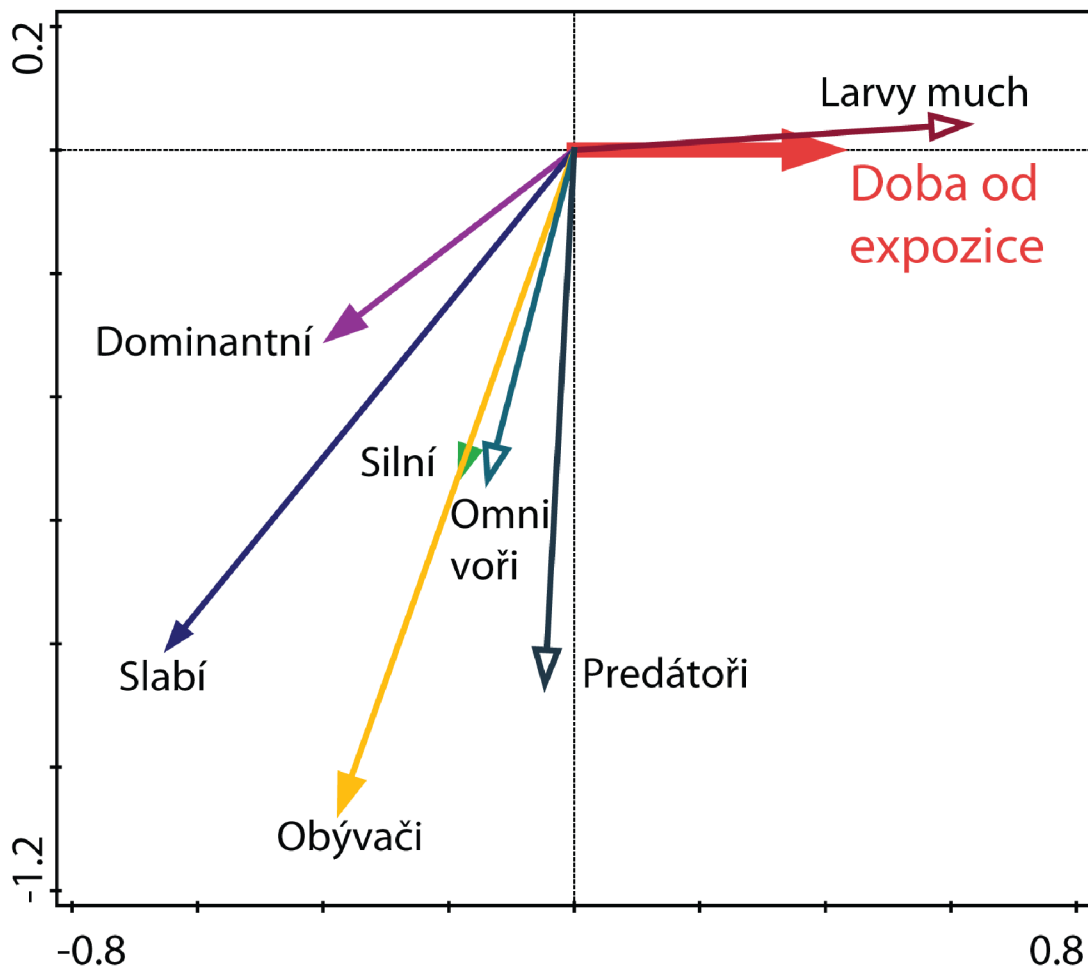
Kvadratický model vlivu stáří exkrementu na abundanci hmyzu v něm byl pouze marginálně signifikantní ( $\chi^2 = 3.142$ ,  $DF = 1$ ,  $p = 0.076$ ), přičemž nejvíce jedinců v exkrementu nalzáme těsně před střední fází sukcese. (Estimate = -1.168,  $SE = 0.656$ ,  $z = -1.782$ ,  $p = 0.075$ ) (Obr. 9A). Na počet druhů v exkrementu má sukcese signifikantní vliv ( $\chi^2 = 10.165$ ,  $DF = 1$ ,  $p = 0.001$ ), přičemž počet druhů v exkrementu je nejvyšší během střední fáze sukcese, tedy stáří exkrementu okolo 12 h (Estimate = -1.087,  $SE = 0.338$ ,  $z = -3.219$ ,  $p = 0.001$ ) (Obr. 9B). Na pravděpodobnost odstranění exkrementu má sukcese signifikantní vliv ( $\chi^2 = 53.899$ ,  $DF = 1$ ,  $p < 0.001$ ), přičemž s postupem sukcese, tedy delší dobou expozice, se zvyšuje pravděpodobnost odstranění exkrementu (Estimate = 3.744,  $SE = 0.602$ ,  $t = 6.222$ ,  $p < 0.001$ ) (Obr. 9C).



**Obr. 9:** Vliv stáří exkrementu na abundanci, druhovou bohatost a pravděpodobnost odstranění exkrementu. A = vliv stáří exkrementu na abundanci jedinců v něm, B = vliv stáří exkrementu na počet druhů v něm, C = vliv stáří exkrementu na pravděpodobnost jeho odstranění (Poškození exkrementu je škála od 0 do 1, kdy 0 = exkrement téměř v původním stavu a 1 = exkrement úplně odstraněn), Doba expozice (H) = doba od expozice exkrementu, tedy stáří exkrementu v hodinách.

Gildy společenstva byly signifikantně ovlivněny stářím exkrementu, respektive dobou jeho expozice ( $F = 3.6$ ,  $p = 0.014$ , první kanonická osa vysvětlila 2.63% variability, což je 6,47% vysvětlitelné variability).

Dominantní a slabí relokátoři dosahují nejvyšších abundancí v ranné fázi sukcese. Silní relokátoři, obývači a omnivoři jsou nejvíce abundantní prakticky ve stejnou dobu, a to na pomezí ranné a střední sukcese. Predátoři jsou z koprofilních brouků nejpozdnějšími kolonizátory. Larvy much jsou pak nejvíce abundantní spíše ve starších exkrementech (Obr. 10).

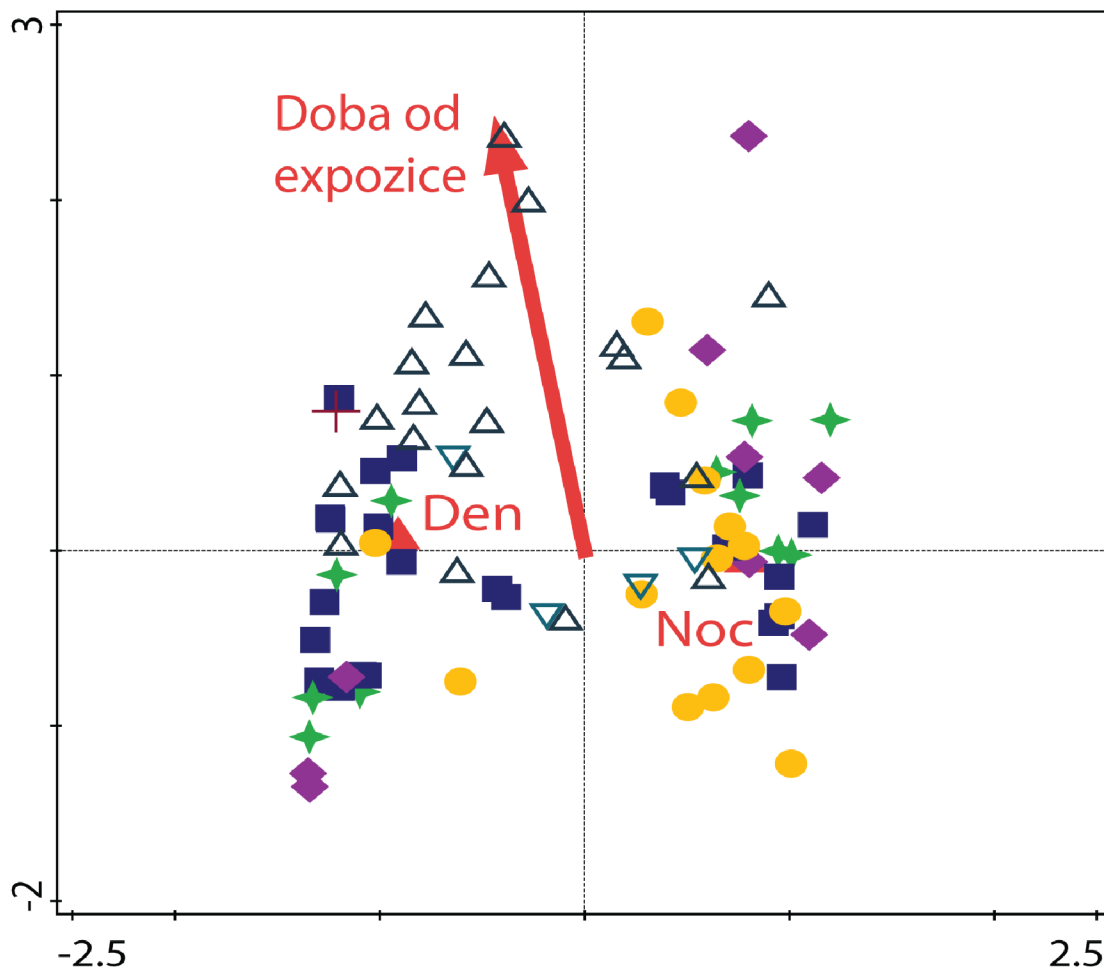


**Obr. 10:** RDA ordinační diagram vlivu stáří exkrementu (doby expozice exkrementu) na abundance ekologických gild. Světle červená šipka Doba od expozice = vysvětlující proměnná – kontinuum stáří exkrementu (expozice exkrementu), Dominantní = koprofágové, kteří rychle relokují velké množství trusu, Silní = koprofágové, kteří rychle relokují malé množství trusu, nebo velké množství pomalu, Slabí = koprofágové, kteří relokují malé množství trusu pomalu, Obývači = koprofágové, kteří trus nerelokují, Omnivoři = mezi larvální a adultní fází života dochází ke změně potravní strategie z predace na koprofagii, či naopak, Predátoři = v larvální i adultní fázi jsou draví, Larvy much = larvy koprofilních dvoukřídlých z čeledi Muscidae.

Abundance druhů byly signifikantně ovlivněny typem sběru a stářím exkrementu (typ sběru vysvětlil 14.7 % variability,  $F = 22.7$ ,  $p < 0.002$ , stáří exkrementu vysvětlilo 3.1 % variability,  $F = 4.2$ ,  $p < 0.002$ , společně první dvě kanonické osy vysvětlily 17.77% variability, což je 80.26% vysvětlitelné variability,  $F = 14.2$ ,  $p < 0.002$ ). Přibližná optima analyzovaných druhů v sukcesi jsou pak shrnuta v Tab. P1.

Oproti nočnímu společenstvu je u toho denního patrná sukcesní posloupnost od dominantních relokátorů, přes silné, slabé, až po predátory (Obr. 11). Většina ranných kolonizátorů denního společenstva patří mezi dominantní a silné relokátory, tedy váleče. Od velice ranného klastru se však segregují *Neosisyphus rubrus* a *Neosisyphus calcaratus* (Obr. P3A). Slabí denní relokátoři pak zaujímají škálu okolo střední fáze sukcese (Obr. P3B). Denní omnivoři a predátoři jsou pak středně až pozdně sukcesní (Obr. P3D) a larvy much jsou nejvíce abundantní spíše až v pozdější fázi sukcese (Obr. P3C).

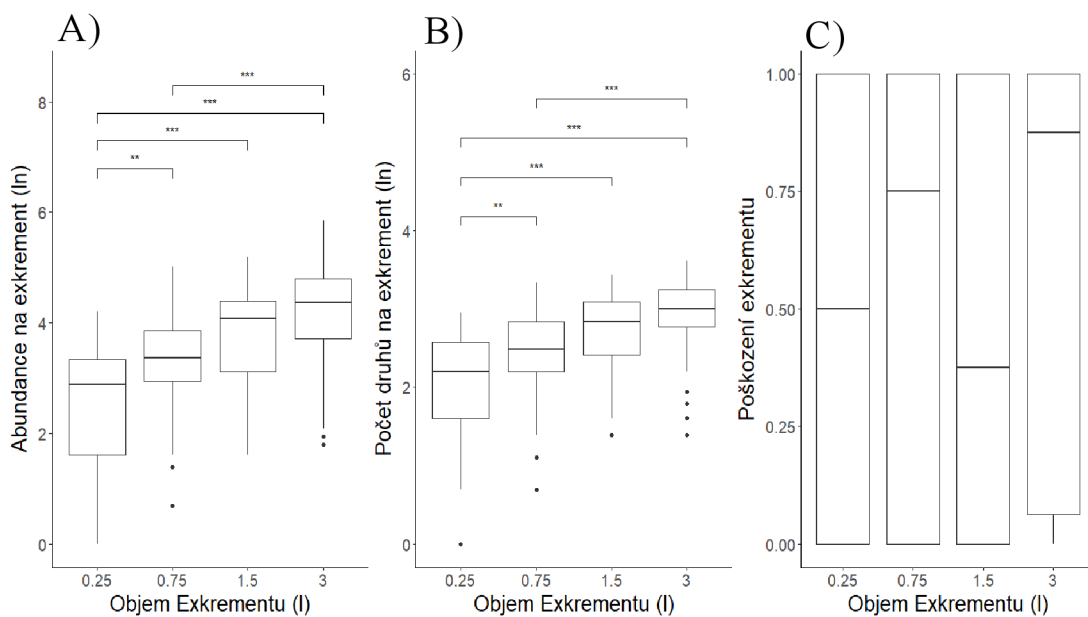
Noční dominantní relokátoři nejsou, na rozdíl od těch denních, ranně sukcesní. Evidentní jsou u nich různá optima, díky kterým se většina napříč stářím exkrementu segreguje (Obr. P3A). Silní noční relokátoři vykazují abundanční optima okolo střední fáze sukcese (Obr. P3A). Sukcesní optima slabých nočních relokátorů jsou obdobná jako u těch denních, tedy okolo střední fáze sukcese (Obr. P3B). Druhy nočních obývačů zaujímají relativně širokou škálu, co se optimálního stáří exkrementu týče, přičemž některé z nich mohou být i v poměrně čerstvých (Obr. P3C). Noční omnivoři vykazují optima okolo střední fáze sukcese a noční predátoři pak spíše druhová optima napříč střední až pozdní sukcesí (Obr. P3D).



**Obr. 11:** CCA ordinační diagram vlivu typu sběru (denní sběry a noční sběry) a stáří exkrementu (doby expozice exkrementu) na abundance druhů. Světle červené trojúhelníky jsou indikátory vysvětlující proměnné: Den = denní typ sběru (sběry denních replikací), Noc = noční typ sběru (sběry nočních replikací), světle červená šipka Doba od expozice = vysvětlující proměnná – kontinuum stáří exkrementu (expozice exkrementu), příslušnosti druhů k ekologickým gildám jsou vyznačeny barevnými symboly: fialový kosočtverec = dominantní koprofágové (rychle relokují velké množství trusu), zelená hvězda = silní koprofágové (rychle relokují malé množství trusu, nebo velké množství pomalu), modrý čtverec = slabí koprofágové (relokují malé množství trusu pomalu), žluté kolečko = koprofágové obývači (trus nerelokují), světlý obrácený trojúhelník = omnivoři (mezi larvální a adultní fází života dochází ke změně potravní strategie z predace na koprofagii, či naopak), tmavý trojúhelník = predátoři (v larvální i adultní fázi jsou draví), tmavě červený kříž = larvy much (larvy koprofilních dvoukřídlých z čeledi Muscidae).

**4) Ovlivňuje velikost zdroje abundanci, druhovou bohatost a pravděpodobnost jeho odstranění? Jaké jsou trendy jednotlivých gild pro velikost zdroje? Preferují jednotlivé druhy zdroje o rozdílné velikost?**

Velikost zdroje signifikantně ovlivňuje abundanci hmyzu na exkrement ( $\chi^2 = 64.933$ ,  $DF = 3$ ,  $p < 0.001$ ). Signifikantně větší abundance je ve všech objemech ve srovnání s 0.25 l, a dále je signifikantně větší abundance také v 3 l exkrementu než v 0.75 l. Marginálně větší abundance je poté v 1.5 l oproti 0.75 l exkrementu (Obr. 12A) (Tab. 3). Velikost zdroje taktéž signifikantně ovlivňuje počet druhů na exkrement ( $\chi^2 = 60.453$ ,  $DF = 3$ ,  $p < 0.001$ ). Signifikantně vyšší počet druhů je ve všech objemech ve srovnání s 0.25 l, a dále je signifikantně vyšší počet druhů také v 3 l exkrementu než v 0.75 l. Marginálně je vyšší počet druhů také v 1.5 l oproti 0.75 l exkrementu (Obr. 12B) (Tab. 4). Na pravděpodobnost odstranění exkrementu nemá velikost zdroje signifikantní vliv ( $\chi^2 = 0.799$ ,  $DF = 3$ ,  $p = 0.850$ ) (Obr. 12C).



**Obr. 12:** Vliv velikosti zdroje na abundanci, druhovou bohatost a pravděpodobnost odstranění exkrementu. A = vliv velikosti zdroje na abundanci jedinců na exkrement, B = vliv velikosti zdroje na počet druhů na exkrement, C = nesignifikantní vliv velikosti zdroje na pravděpodobnost odstranění exkrementu (Poškození exkrementu je škála od 0 do 1, kdy 0 = exkrement téměř v původním stavu a 1 = exkrement úplně odstraněn) – nesignifikantní, Objem Exkrementu (l) = faktoriální proměnná objem exkrementu (0.25, 0.75, 1.5, 3 l), svorky signifikance: \*\*\* =  $p < 0.001$ , \*\*  $p = 0.001 - 0.01$ , v jednotlivých boxech jsou zaznačeny mediány.



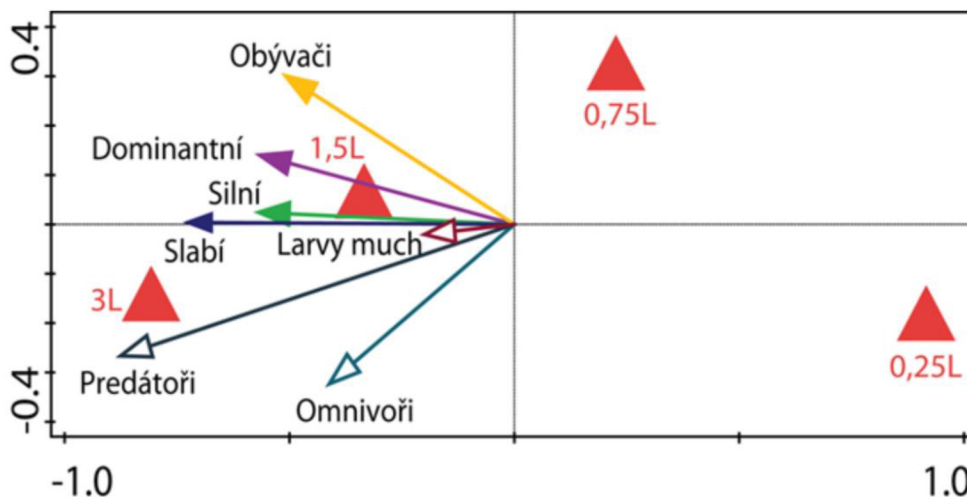
**Tab. 3:** Dílčí výsledky GLM testující vliv různých objemů zdroje na abundanci hmyzu v exkrementu. Objem = objem zdroje (0.25, 0.75, 1.5, 3 l), jehož vliv na abundanci hmyzu v exkrementu je srovnáván s objemem ve sloupci Srovnávací objem, Srovnávací objem = objem zdroje (0.25, 0.75, 1.5, 3 l), který je porovnáván vůči vlivu objemu ve sloupci Objem na abundanci hmyzu v exkrementu. Estimate = sklon regresní přímky, Std. Error = střední chyba průměru, z = hodnota testového kritéria, p = signifikance.

<b>Objem</b>	<b>Srovnávací objem</b>	<b>Estimate</b>	<b>Std. Error</b>	<b>z</b>	<b>p</b>
<b>3 l</b>	<b>1.5 l</b>	0.395	0.184	2.143	0.140
<b>3 l</b>	<b>0.75 l</b>	0.854	0.185	4.620	< 0.001
<b>3 l</b>	<b>0.25 l</b>	1.473	0.186	7.908	< 0.001
<b>1.5 l</b>	<b>0.75 l</b>	0.459	0.185	2.480	0.063
<b>1.5 l</b>	<b>0.25 l</b>	1.079	0.187	5.779	< 0.001
<b>0.75 l</b>	<b>0.25 l</b>	0.619	0.187	3.308	0.005

**Tab. 4:** Dílčí výsledky GLM testující vliv různých objemů zdroje na počet druhů v exkrementu. Objem = objem zdroje (0.25, 0.75, 1.5, 3 l), jehož vliv na počet druhů v exkrementu je srovnáván s objemem ve sloupci Srovnávací objem, Srovnávací objem = objem zdroje (0.25, 0.75, 1.5, 3 l), který je porovnáván vůči vlivu objemu ve sloupci Objem na počet druhů v exkrementu. Estimate = sklon regresní přímky, Std. Error = střední chyba průměru, z = hodnota testového kritéria, p = signifikance.

<b>Objem</b>	<b>Srovnávací objem</b>	<b>Estimate</b>	<b>Std. Error</b>	<b>z</b>	<b>p</b>
<b>3 l</b>	<b>1.5 l</b>	0.163	0.109	1.503	0.435
<b>3 l</b>	<b>0.75 l</b>	0.445	0.111	4.022	< 0.001
<b>3 l</b>	<b>0.25 l</b>	0.841	0.115	7.341	< 0.001
<b>1.5 l</b>	<b>0.75 l</b>	0.282	0.112	2.526	0.056
<b>1.5 l</b>	<b>0.25 l</b>	0.678	0.116	5.871	< 0.001
<b>0.75 l</b>	<b>0.25 l</b>	0.396	0.1174	3.375	0.004

Gildy společenstva byly signifikantně ovlivněny velikostí zdroje ( $F = 16.1$ ,  $p < 0.001$ , první dvě kanonické osy vysvětlily 23.17% variability, což je 31.92% vysvětlitelné variability). Všechny ekologické gildy vykazují preference pro objemnější exkrementy (1.5 a 3 l), nicméně omnivoři a predátoři mají větší afinitu k 3 l exkrementům (Obr. 13).

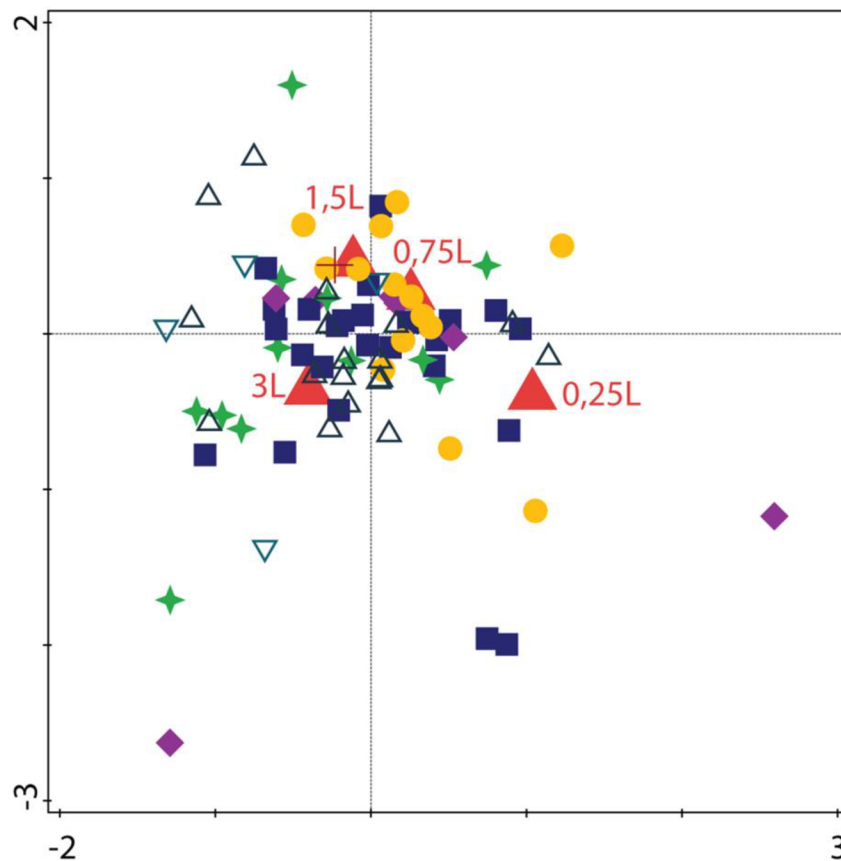


**Obr. 13:** RDA ordinační diagram vlivu velikosti zdroje na abundance ekologických gild. Světle červené trojúhelníky jsou indikátory vysvětlující proměnné: 0,25L = exkrement o objemu 0.25 l, 0,75L = exkrement o objemu 0.75 l, 1,5L = exkrement o objemu 1.5 l, 3L = exkrement o objemu 3 l, Dominantní = koprofágové, kteří rychle relokují velké množství trusu, Silní = koprofágové, kteří rychle relokují malé množství trusu, nebo velké množství pomalu, Slabí = koprofágové, kteří relokují malé množství trusu pomalu, Obývači = koprofágové, kteří trus nerelokují, Omnivoři = mezi larvální a adultní fází života dochází ke změně potravní strategie z predace na koprofagii, či naopak, Predátoři = v larvální i adultní fázi jsou draví, Larvy much = larvy koprofilních dvoukřídlých z čeledi Muscidae.

Abundance druhů byly signifikantně ovlivněny odlišnými velikostmi zdroje ( $F = 1.4$ ,  $p < 0.001$ , první dvě kanonické osy vysvětlily 2.18% variability, což je 19,91% vysvětlitelné variability). Obecným druhovým trendem je využívat objemnější zdroje, exkrementy o objemu 0.25 l tak byly využívány nejméně (Obr. 14). Preference analyzovaných druhů pro zdroje o určitém objemu jsou pak shrnuty v Tab. P1.

U dominantních relokátorů lze pozorovat odlišné druhové preference pro objemy exkrementu, vůbec nejvýraznější je pak preference denního váleče *Kheper subaenaeus* pro velké 3 l exkrementy, a dále preference nočního štoláře *Metacatharsius pumilionis* pro malé 0.25 l exkrementy (Obr. P4A). Většina nočních silných relokátorů rodu *Onitis* vykazuje preference pro velké 3 l exkrementy (Obr. P4A). Většina druhů slabých relokátorů preferuje zdroje v rozmezí 0.75 – 3 l, přičemž výjimkami s preferencí pro 0.25 l zdroje jsou *Caccobius cavatus*, *Onthophagus aeruginosus* a *Onthophagus cictipennis* (Obr. P4B). Obývači pak obecně upřednostňují zdroje o objemu 0.75 či 1.5 l, výjimkami preferujícími 0.25 l zdroje jsou *Anotylus*

*sp 3* a *Aphodius\_sp 12* (Obr. P4C). Omnivoři a predátoři vykazují preference především pro větší 1.5 a 3 l exkrementy. Dva denní drabčiči *Aleochara sp 2* a *Tachyporus sp 2* však upřednostňují zdroje menší (Obr. P4D). Larvy much vykazují afinitu k 1.5 l zdrojům (Obr. S4C).



**Obr. 14:** CCA ordinační diagram vlivu velikosti zdroje na abundance druhů. Světle červené trojúhelníky jsou indikátory vysvětlující proměnné: 0,25L = exkrement o objemu 0.25 l, 0,75L = exkrement o objemu 0.75 l, 1,5L = exkrement o objemu 1.5 l, 3L = exkrement o objemu 3 l, příslušnosti druhů k ekologickým gildám jsou vyznačeny barevnými symboly: fialový kosočtverec = dominantní koprofágové (rychle relokují velké množství trusu), zelená hvězda = silní koprofágové (rychle relokují malé množství trusu, nebo velké množství pomalu), modrý čtverec = slabí koprofágové (relokují malé množství trusu pomalu), žluté kolečko = koprofágové obývači (trus nerelokují), světlý obrácený trojúhelník = omnivoři (mezi larvální a adultní fází života dochází ke změně potravní strategie z predace na koprofagii, či naopak), tmavý trojúhelník = predátoři (v larvální i adultní fázi jsou draví), tmavě červený kříž = larvy much (larvy koprofilních dvoukřídých z čeledi Muscidae).

## **5) Přispívají případné segregace k eliminaci potenciálních kompetičních interakcí ve společenstvu?**

Postupně jsem zkonstruoval tři interakční tabulky pro jednotlivé trofické gildy: první z nich s 52 nejvíce abundantními koprofágy, druhou se 17 nejvíce abundantními predátory a třetí se 3 nejvíce abundantními omnivory. Výsledky těchto tabulek budou popsány v krocích, ve kterých byly konstruovány:

### **Krok 1:**

**Koprofágové** – vynesemím 52 druhů vůči sobě jsem získal tabulku o 2652 teoreticky možných mezidruhových interakcích (již jsem bral v potaz, že do tabulky koprofágů bude v následujícím kroku vynesena relokační hierarchie) (Obr. P5).

**Predátoři** – vynesemím 17 druhů vůči sobě jsem získal tabulku o 136 různých mezidruhových interakcích (Obr. P6A).

**Omnivoři** – vynesemím 3 druhů vůči sobě jsem získal tabulku o 3 různých mezidruhových interakcích (Obr. P6B).

### **Krok 2:**

**Koprofágové** – do tabulky o 2652 interakcích jsem vynesl hierarchii relokačních gild (viz str. 23-25 a Tab. 2). Tímto jsem získal reálný počet mezidruhových interakcí, ke kterým mezi našimi 52 druhy může docházet. Těchto interakcí bylo 1711, konkrétně 84 z nich je úrovně intenzity 4, 281 je úrovně 3, 576 je úrovně 2 a 770 je úrovně 1, kdy intenzita 4 znamená kompetiční interakce o nejvyšší intenzitě (na obývače ze strany dominantní gildy) a intenzita 1 znamená kompetiční interakce o nejnižší intenzitě (mezi příslušníky stejné gildy) (Obr. P7).

Vzhledem k neznámé hierarchii u omnivorů a predátorů byl krok 2 u těchto gild vynechán.

### **Krok 3:**

**Koprofágové** – zahrnutím druhových segregací napříč denní dobou bylo eliminováno 834 z 1711 možných druhových interakcí (48.74 %). Eliminováno bylo 37 z 84 interakcí úrovně 4 (44.05 %), 134 z 281 interakcí úrovně 3 (47.70 %), 329 z 576 interakcí úrovně 2 (57.12%) a 334 z 770 interakcí úrovně 1 (43.38 %) (Obr. P8)

**Predátoři** – zahrnutím druhových segregací napříč denní dobou bylo eliminováno 36 z 136 možných druhových interakcí (26.47 %) (Obr. P9A).

**Omnivoři** – zahrnutím druhových segregací napříč denní dobou byly eliminovány 2 interakce ze 3 (66.66 %) (Obr. P9B).

### **Krok 4:**

Do zbývajících interakcí neeliminovaných denními segregacemi (tedy 877 pro koprofágy – 47 intenzity 4, 147 intenzity 3, 247 intenzity 2 a 436 intenzity 1; 1 pro omnivory a 100 pro predátory) jsem zvláště vynášel možné druhové segregace napříč sezónou, stářím exkrementu a odlišnými preferencemi pro zdroj.

#### **Sezónní druhové segregace**

**Koprofágové** – zahrnutím sezónních segregací bylo eliminováno 568 z 877 možných druhových interakcí (64.77 %). Eliminováno bylo 44 z 47 interakcí úrovně 4 (93.62 %), 117 z 147 interakcí úrovně 3 (79.59 %), 153 z 247 interakcí úrovně 2 (61.94 %) a 254 z 436 interakcí úrovně 1 (58.26 %) (Obr. P10).

**Predátoři** – zahrnutím sezónních segregací bylo eliminováno 63 ze 100 možných druhových interakcí (63 %) (Obr. P11A).

**Omnivoři** – zahrnutím sezónní segregace byla eliminována poslední zbývající interakce (100 %) (Obr. P11B).

### **Segregace napříč stářím exkrementu**

**Koprofágové** – zahrnutím segregací napříč stářím exkrementu bylo eliminováno 518 z 877 možných druhových interakcí (59.06 %). Eliminováno bylo 30 z 47 interakcí úrovně 4 (63.83 %), 101 z 147 interakcí úrovně 3 (68.71 %), 139 z 247 interakcí úrovně 2 (56.27 %) a 248 z 436 interakcí úrovně 1 (56.88 %) (Obr. P12).

**Predátoři** – zahrnutím segregací napříč stářím exkrementu bylo eliminováno 59 ze 100 možných druhových interakcí (59 %) (Obr. P13A).

**Omnivoři** – zahrnutím segregací napříč stářím exkrementu nebyla poslední zbývající interakce eliminována (0 %) (Obr. P13B).

### **Segregace druhů napříč odlišnými preferencemi pro velikost zdroje**

**Koprofágové** – zahrnutím druhových preferencí pro odlišné velikosti zdroje bylo eliminováno 501 z 877 možných druhových interakcí (57.13 %). Eliminováno bylo 14 z 47 interakcí úrovně 4 (29.79%), 90 z 147 interakcí úrovně 3 (61.22 %), 157 z 247 interakcí úrovně 2 (63.56 %) a 240 z 436 interakcí úrovně 1 (55.05 %) (Obr. P14).

**Predátoři** – zahrnutím sukcesních segregací bylo eliminováno 42 ze 100 možných druhových interakcí (42 %) (Obr. P15A).

**Omnivoři** – zahrnutím druhových preferencí pro odlišné velikosti zdroje byla poslední zbývající interakce eliminována (100 %) (Obr. P15B).

### **Krok 5:**

Po vynesení všech čtyř typů možných segregací (denní doba, sezóna, sukcese, velikost zdroje) společně jsem získal tři finální interakční tabulky:

**Koprofágové** – časoprostorové segregace druhů eliminují 1653 z 1711 (96.61 %) potenciálních druhových interakcí 52 nejvíce abundantních koprofágních brouků společenstva. Eliminováno bylo 83 z 84 interakcí úrovně 4 (98.81%), 278 z 281 interakcí úrovně 3 (98.83 %), 562 z 576 interakcí úrovně 2 (97.57 %) a 730 ze 770 interakcí úrovně 1 (94.81 %) (Obr. P16).

**Predátoři** – časoprostorové segregace druhů eliminují 128 ze 136 (94.12 %) potenciálních druhových interakcí 17 nejvíce abundantních dravých brouků společenstva (Obr. P17A).

**Omnivoři** – časoprostorové segregace druhů eliminují 3 ze 3 potenciálních druhových interakcí 3 nejvíce abundantních omnivorních brouků společenstva, tedy 100 % (Obr. P17B).

## 1.6. Diskuse

Na rozdíl od předchozích studií zabývajících se povětšinou pouze koprofágními brouky afrotropického koprofilního společenstva, tato práce se zaměřuje na koexistenci společenstva kompletního, včetně omnivorních a dravých brouků, a také koprofilních dvoukřídlých. Toto společenstvo bylo studováno napříč několika faktory – denní dobou, sezónou, sukcesí a velikostí zdroje, a jedná se tak o komplexní náhled do ekologie afrotropického koprofilního společenstva a mechanismů udržující jeho druhou diverzitu. Byl potvrzen vliv všech čtyř faktorů na studované afrotropické společenstvo, stejně tak jako četné druhové segregace napříč nimi. Souhra těchto segregací pak může značně přispívat k eliminaci potenciální mezidruhové kompetice.

### **1) Ovlivňuje denní doba abundanci, druhovou bohatost a pravděpodobnost odstranění exkrementu? Které druhy jsou aktivní především ve dne, a které v noci?**

Naše výsledky potvrdily vliv denní doby na abundanci hmyzu v exkrementech, přičemž více jedinců nalezneme během noci. Hlavním důvodem tohoto stavu jsou bezesporu velice početní obývači podčeledi Aphodiinae na studované lokalitě (Helclová, 2020; Vácha, 2020), kteří jsou aktivní především v noci (Krell et al., 2003; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004). Studie ze savan Pobřeží Slonoviny došly k opačným výsledkům, důvodem pro to však byly extrémně vysoké abundance denních válečů (Krell et al., 2003; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004), jaké jsme na studované lokalitě nepozorovali. Koprofilní komunity se často sestávají z podobně druhově bohatých denních a nočních společenstev (Hanski & Camberfort, 1991; Feer & Pincebourde, 2005), nicméně například druhová bohatost v temperátních společenstev obvykle spadá do denní hodiny, a to z důvodu nižších nočních teplot (Landin, 1961; Koskela, 1979). Námí studované společenstvo má také poměrně vyrovnaný počet denních a nočních druhů, nicméně obecně je druhová bohatost vyšší v nočních exkrementech. Vysvětlením pro to se opět zdají být noční Aphodiinae, jistou roli by však mohli hrát i silní pomalu zahrabávající štolari rodu *Onitis*, kteří oproti denní silné gildě, menším válečům, čítají skoro dvojnásobek druhů. Markantní rozdíl v pravděpodobnosti odstranění exkrementu, kdy v nočních hodinách jsou exkrementy odstraňovány mnohem častěji než ve dne si vysvětlují především činností brouků rodu *Heliocopris*, kteří jsou schopni do několika hodit odstranit celý exkrement (Klemperer & Boulton, 1976). Ačkoliv jsou denní váleči také rychlí relokátoři (Doube, 1991), co se týká



množství trusu jsou jejich relokační schopnosti oproti rodu *Heliocopriss* nepatrné (Sladeczek et al., v přípravě). Roli v tomto rozdílu hraje zřejmě také fakt, že data pro vliv denní doby byla použita pouze ze sukcesních časů 1, 3 a 6 hodin, přičemž za tuto dobu nebyli pravděpodobně denní váleči schopni exkrementy dostatečně poškodit.

Dle očekávání byly jednotlivé druhy společenstva ovlivněny denní dobou. Výsledky pak z velké části potvrzují již známé trendy gild koprofágů napříč denní dobou (Hanski & Cambefort, 1991; Doube, 1991; Krell et al., 2003) a námi studované společenstvo se tedy funkčně i druhově liší během dne a noci. Dominantní a silná gilda byly v denním společenstvu reprezentovány výhradně velkými váleči z tribu Scarabaeini a menšími váleči tribu Sisyphini. Převážně denní aktivita válečů se zdá být všeobecným trendem těchto relokátorů (Hanski & Cambefort, 1991; Doube, 1991; Krell et al., 2003, Krell-Westerwalbesloh et al., 2004) a souvisí pravděpodobně s vysokou energetickou náročností formování a válení koule trusu. Bartholomew & Heinrich (1978) zjistili pozitivní korelaci rychlosti válení s tělesnou teplotou. Sluneční svit v otevřených krajinách tak zřejmě pomáhá optimalizovat tělesnou teplotu válečů, a s ní i jejich relokační schopnosti. Dominantní a silní relokátoři nočního společenstva reprezentovali velcí štolari tribů Coprini, respektive Onitini. Noční výskyt těchto druhů bývá často vysvětlován jako mechanismus vyhnutí se velkým denním válečům, kteří často bývají považováni za vůbec nejdominantnější kompetitory (Doube, 1991, Krell et al., 2003; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004; Chao et al., 2013). Sladeczek se svým týmem (v přípravě) však zjistili, že jsou to právě velcí rychle zahrabávající štolari, především rodu *Heliocopriss*, kteří v jihoafrickém společenstvu představují vůbec nejdominantnější kompetitory. Výhradně noční aktivita velkých štolářů by tak mohla být vysvětlena fyziologicky. Větší velikost těla těchto brouků napomáhá s regulací teploty během chladnějších nocí (Bartholomew & Heinrich, 1978; Verdu et al., 2006), nicméně vysoké denní teploty pro ně mohou být letální (Krell-Westerwalbesloh et al., 2004; Niino et al., 2014). To by také vysvětlovalo neobvyklý výskyt umírajících jedinců druhů z tribu Coprini v denních hodinách (osobní pozorování).

Denní aktivita slabé gildy, tedy malých pomalu zahrabávajících štolářů, se zdá být druhově specifická, nicméně lze bezpečně tvrdit, že rozšířenější je mezi druhy aktivita denní. K podobným výsledkům došly také studie z Ugandy (Chao et al., 2013), Malajsie (Niino et al., 2014) i přímo Jihoafrické republiky (Bernon, 1981). Spíše denní aktivita těchto brouků pravděpodobně souvisí s jejich menší tělesnou velikostí, a tak horší schopností regulovat tělesnou teplotu během chladnějších nocí (Bartholomew & Heinrich, 1978; Verdu et al., 2006), čímž jsou více vázání na externí ohřívání slunečním svitem.

Poměrně zajímavá je téměř výhradně noční aktivita obývačů podčeledi Aphodiinae (Krell et al., 2003, Krell-Westerwalbesloh et al., 2004). Tito brouci jsou vůbec nejslabší relokační gildou (Doube, 1991), a tak je jejich překryv, co se denní aktivity týče, s vůbec nejdominantnějšími štolaři překvapující. Vysvětlením noční aktivity obývačů by mohly, podobně jako u malých štolařů, být jejich teplotní nároky a valence a špatná regulace tělesné teploty v souvislosti s malou velikostí těla (Bartholomew & Heinrich, 1978; Verdu et al, 2006). Energetické nároky obývačů jsou však oproti relokátorům výrazně nižší, jelikož trus nerelokují vůbec (Krell-Westerwalbesloh et al., 2004), a tak si obývači pravděpodobně vystačí s teplotou substrátu ohřátého během dne a nejsou příliš ovlivněni nižšími nočními teplotami (Krell et al., 2003).

Mou další teorií společné noční aktivity malých štolařů a obývačů s velkými relokátory byl kleptoparazitismus, kdy relokačně slabší gildy mohou obligátně, či alespoň fakultativně využívat trus zahrabaný většími váleči a štolaři (Martin-Pierra & Lobo, 1993). Z námi studovaných druhů byl fakultativní parazitismus potvrzen například u malých nočních štolařů rodu *Pedaria* (Krell et al., 2003, Krell-Westerwalbesloh et al., 2004). Výrazné sezónní segregace nočních malých štolařů a obývačů od velkých nočních relokátorů (viz dále v textu) však tuto teorii do jisté míry vyvrací.

Jednotlivé rody jihoafrických omnivorů z čeledi Hydrophilidae vykazují totožný průběh jako v temperátu, kdy helio- a termofilní *Sphaeridium* jsou aktivní výhradně během dne, ale rody *Cercyon* a *Cryptopleurum* upřednostňují nižší teploty přicházející se západem slunce (Psarev, 2001). Upřednostňovaná denní aktivita jihoafrických predátorů se zdá být druhově rozmanitá, nicméně všechny morfodruhy čeledi Histeridae projevovali denní aktivitu, což pozorujeme také u temperátních mršníků (Summerlin et al, 1993; Psarev, 2001). Jedná se tak pravděpodobně o silně termofilní čeleď. Draví drabčící (Staphylinidae) na druhou stranu projevují v závislosti na (morfo)druhu jak denní, tak noční aktivitu. Temperátní druhy drabčíků upřednostňují spíše aktivitu denní (Hunter et al., 1991), nicméně některé druhy mohou být, za přiměřeně vysokých teplot, aktivní také v nočních hodinách (Psarev, 2001). Námi studovaní Staphylinidae vykazují druhově závislou denní aktivitu, která u několika z nich nemůže být z výsledků analýz přesně určena, je však pravděpodobné, že tyto druhy mohou kolonizovat exkrementy jak v denních, tak nočních hodinách. Psarev (2001) došel k podobným poznatkům, a to dokonce u stejných rodů – *Aleochara* a *Philonthus*. Staphylinidae se tak obecně zdají být více teplotně tolerantní nežli Histeridae, což jim umožňuje se druhově segregovat napříč denní dobou.

Koprofilní dvoukřídlí z čeledi Muscidae jsou poměrně nároční na vysoké denní teploty (Mohr, 1943). Jejich larvy jsou však vázány na dostatek fekální hmoty, která ale může být v tropech rychle odstraněna relokátory (Klemperer & Boulton, 1976; Doube, 1991). Zároveň jejich nedospělá stádia tvoří velkou část jídelníčku koprofilních predátorů (Hanski & Cambefort 1991; Sladeczek et al., 2021b), společný vliv velkých relokátorů a možné celodenní aktivity predátorů má pak pravděpodobně za následek poměrně nízké abundance larev much a jejich úplnou absenci v nočních vzorcích.

Výsledky denní aktivity ukazují, že druhy studovaného společenstva lze rozdělit na denní a noční, přičemž počty denních a nočních druhů jsou téměř ekvivalentní. Segregace napříč denní dobou tak přispívají na eliminaci téměř poloviny potenciálních kompetičních interakcí, nicméně zdá se, že blízkce příbuzné druhy, například ze stejného tribu (např. Coprini či Sisyphini), jsou často aktivní ve stejnou denní dobu. Denní aktivita je tak pravděpodobně nejvíce ovlivněna fyzickými či fylogenetickými omezeními, a pomáhá tak koexistenci spíše vyšších taxonomických skupin, které tak segreguje (Niino et al., 2014). Vliv denní doby však může být doplněn vlivem sezóny, stáří exkrementu či velikosti zdroje, které mohou dále přispívat k segregacím gild i jednotlivých blízkce příbuzných druhů.

## **2) Ovlivňuje sezóna abundanci, druhovou bohatost a pravděpodobnost odstranění exkrementu? Jaké jsou sezónní trendy jednotlivých gild? Segregují se jednotlivé druhy odlišnými optimy napříč sezónou?**

Abundance jihoafrického koprofilního společenstva projevuje napříč sezónou tzv. „U“ distribuci, kdy nejvyšší počty hmyzu v exkrementech nalézáme na začátku a na konci sezóny. Tento sezónní průběh společenstva si vysvětlují především sezónními průběhy jednotlivých gild. Dominantní a silní relokátoři, především nočního společenstva, se zdají být ranně sezónní a výrazně tak přispívají abundanci společenstva na začátku sezóny. K vysoké abundanci v pozdější fázi sezóny pak nemalou měrou přispívají především predátoři a obývači. Podobný sezónní průběh pozorujeme také u koprofilních společenstev mimo Jižní Afriku (Horgan, 2002; Sladeczek et al., 2013; Sladeczek et al., 2017a; Mroczynski & Marczak, 2018). Nejmenší abundance hmyzu studovaného společenstva tak připadají do středu sezóny, tedy ledna, přičemž důvodem je pravděpodobně větší sucho v této době (Hanski & Cambefort, 1991). Průběh jednotlivých gild je pak také zodpovědný za druhovou bohatost napříč sezónou. Ta, ačkoliv je ovlivněna pouze marginálně, projevuje obdobný průběh jako abundance, jen

v mírnější podobě. Lze tak tvrdit, že ačkoliv se druhové složení napříč sezónou mění, druhová bohatost zůstává poměrně konstantní, a dochází tak tedy k výměně druhů napříč sezónou (Horgan, 2002; Scholtz et al., 2009; Sladeczek et al., 2017a; Sladeczek et al., 2017b; Sladeczek et al., 2021b). Šance na odstranění exkrementu se s postupem sezóny snižují, což přímo koreluje se sezónním výskytem, především nočních, dominantních a silných relokátorů, kteří jsou vůbec nejefektivnějšími odstraňovači fekální hmoty (Klemperer & Boulton, 1976; Doube, 1991; Horgan & Fuentes, 2005; Sladeczek et al., v přípravě).

Druhy jihoafrického společenstva byly signifikantně ovlivněny průběhem sezóny. Markantní odchylkou mezi denním a nočním společenstvem byly především rozdíly v optimech a segregacích jednotlivých gild. Co se denního společenstva týče, většina koprofágů má svá početní optima v první polovině sezóny. Tento výsledek je poměrně překvapující, jelikož váleči, kteří zde reprezentují dominantní a silnou gildu, jsou schopni velice rychle odstranit fekální hmotu z exkrementů, a já tak očekával, že by se slabá gilda mohla zřetelně sezónně segregovat od těch silnějších (Hanski & Cambefort, 1991; Errouissi et al., 2009; Sladeczek et al., 2013). K segregacím zde však dochází spíše na úrovni odlišných druhových mikrooptim, kdy určité menší skupinky druhů mohou spolu v sezóně koexistovat, a zároveň se vyhýbat skupinkám jiným (Giller & Doube, 1994; Errouissi et al., 2009). Tyto možné koexistence slabších druhů se silnými by mohly být vysvětleny kleptoparazitismem malých štolářů na válečích (Bernon, 1981; Martin-Pierra & Lobo, 1993), nicméně lze ho vysvětlit také dostatkem fekálního materiálu v denních hodinách napříč sezónou. Kravský trus je obecně poměrně objemný zdroj (Zitek, 2016). Váleči, kteří nejsou schopni spotřebovat tak velká množství trusu (Sladeczek et al., v přípravě), nemusí v konečném důsledku představovat pro malé denní štoláře tak velký kompetiční problém. To by však nemuselo platit na lokalitách buďto s vyššími abundancemi válečů (Krell-Westerwalbesloh et al., 2004), či v případě že by byl trus v denních hodinách více nedostatkový (Chao et al., 2013). Stálo by tedy za prozkoumání možných sezónních segregací společenstva na lokalitách s větším poměrovým zastoupením válečů a s využitím menších producentů trusu, než je skot. Za povšimnutí však stojí časný sezónní výskyt velkého váleče *Khepher subaenaeus* a jeho segregace od zbylých dominantních relokátorů denního společenstva (*Kheper lamarckii* a *Pachylomera femoralis*). Mezi váleči může často docházet k mezidruhové interferenční kompetici o zdroj ve formě krádeží již opracovaných kuliček trusu (Bernon, 1981; Hanski & Cambefort, 1991; Scholtz et al., 2009). *K. subaenaeus* se tak může vyhýbat této potenciální kompetici sezónní segregací od zbylých velkých válečů. Tento výsledek však mohl být ovlivněn nízkým počtem tohoto druhu ve

vzorcích, nicméně sezónní segregace obdobně schopných kompetitorů, které mohou napomáhat koexistenci jsou známy například u menších západoafrických válečků rodů *Gymnopleurus* a *Sisyphus* (Hanski & Cambefort, 1991), domnívám se tedy, že mé výsledky podobně reflektují reálnou sezónní segregaci *K. subaeneus* od zbylých dominantních kompetitorů.

Denní predátoři projevují, na rozdíl od koprofágů, početní optima spíše až od druhé poloviny sezóny. Na rozdíl od larev denních koprofágů, které se vyvíjejí v plodových koulích v substrátu (Halffter & Matthews, 1966; Halffter & Edmonds, 1982), larvy predátorů jsou vázané na vývoj přímo v exkrementu, kde loví svou kořist (Hanski & Koskela, 1977). Tou pak mohou být muší larvy, ale i jiní koprofilní brouci (Hanski & Cambefort 1991; Sladeczek et al., 2021a, Sladeczek et al., 2021b). Relokátoři, kteří se vyskytují především v první polovině sezóny, tak mohou výrazně znesnadňovat vývoj predátorů, kteří tak mohou být „nuceni“ přesunout svou aktivitu do pozdějších fází sezóny (Sladeczek et al., 2013). Tento možný tlak vyvíjený na predátory ze strany relokátorů by tak mohl být důvodem odlišného sezónního průběhu od temperátu, kde absence velkých relokátorů může predátorům umožňovat stabilní výskyt napříč sezónou (Hunter et al., 1991; Sladeczek et al., 2013; Sladeczek et al., 2021a, Sladeczek et al., 2021b). Obzvláště zajímavý je však podobný sezónní průběh predátorů a nočních obývačů v druhé části sezóny. Konzumace obývačů dravými koprofilními brouky je předpokládána v temperátu, nicméně více konzumován jsou zde hojně se vyskytující Hydrophilidae (Sladeczek et al., 2021b). Nižší abundance jihoafrických Hydrophilidae (Helclová, 2020; Vácha, 2020; Sladeczek et al., v přípravě) by tak mohly být zodpovědné za trofickou vazbu predátorů na značně početnější kořist, tedy obývače, a vysvětlovat tak jejich společný sezónní výskyt. Tato teorie je dále podpořena také pozdním výskytem denních predátorů v sukcesi (dále v textu). Mimo obývače by pak mohly vhodnou kořist představovat také larvy much, jejichž početní optimum se pohybuje okolo střední fáze sezóny, pravděpodobně z důvodu vysokých teplot v tomto období, které jim tak umožňují rychlý vývoj (Sladeczek et al., 2017a; Sladeczek et al., 2021b). Ačkoliv lze považovat koprofilní predátory za generalisty (Sladeczek et al., 2021b) obdobný ranně sezónní výskyt *Hister sp 4* a *Aphodius sp 11* podněcuje myšlenku, zda by některé druhy koprofilních predátorů nemohli být potravní specialisté. Jednotlivé druhy predátorů však také vykazují několik evidentních mikrooptim napříč sezónou. Díky nim dochází k sezónním segregacím druhů, které tak snižují kompetici o kořist, i případnou vnitrogildovou predaci (Sladeczek et al., 2021b). Ranně sezónní výskyt *Hister sp 4* by tak také mohl být příkladem sezónního mikrooptima založeného na vyhnutí se kompetici a *Aphodius sp 11* by mohl představovat pouze příhodně se vyskytující zdroj potravy. Abych si

však mohl své teorie potvrdit, či vyvrátit, bylo by bezesporu vhodné blíže určit a prozkoumat biologii jihoafrických koprofilních predátorů a jejich trofických linek, jak bylo zhotoveno například u predátorů temperátních (Sladecek et al., 2021b).

Markantním rozdílem mezi denním a nočním společenstvem je především sezónní segregace nočních koprofágních gild. Jak se zdá, dominantní a silní relokátoři patří především mezi ranně sezónní druhy, které aktivují po prvních intenzivních deštích, díky kterým půda navlhne a změkne, a brouci jsou v ní tak schopni hrabat (Hanski & Cambefort, 1991; Giller & Doube, 1994, Horgan, 2002). Vzhledem k značným relokačním schopnostem rychle zahrabávajících štolářů (Klemperer & Boulton, 1976; Sladecek et al., v přípravě) nejsou jejich sezónní segregace příliš překvapující, známe je již ze Střední Ameriky, kde dochází k druhovým separacím velkých štolářů rodů *Dichotomius*, *Copris* a *Phanaeus* (Horgan, 2002; Horgan & Fuentes, 2005). Kompetiční tlak vyvíjený na silné štoláře rodu *Onitis* stran těch dominantních (Giller & Doube, 1989) může být eliminován odlišnými sezónními optimy, jak je tomu u pozdně sezónních *O. alexis* a *O. fabricii*. To by mohl být jedním z vysvětlení poměrně vysokého počtu *O. alexis* na lokalitě.

Výrazná sezónní separace silných a dominantních nočních relokátorů od zbylých nočních gild zdá se, velice účinně eliminuje intenzivní potenciální kompetici o zdroj, která by za jejich sezónního překryvu mohla vznikat (Giller & Doube, 1989; Doube, 1991; Horgan & Fuentes, 2005). Domnívám se, že jde prakticky o totožný princip, k jakému dochází při sezónní separaci denních relokátorů a predátorů, kdy jsou relokačně slabší (či nerelokující) gildy v určité části sezóny potlačeny schopnými relokátory, a tak nuceny diferencovat svou niku, tedy agregovat se později v sezóně (Sladecek et al., 2013). Tento fenomén pozorujeme i mimo Jižní Afriku (Horgan & Fuentes, 2005; Errouissi et al., 2009; Sladecek et al., 2013), nicméně ne v tak výrazném měřítku. Logickým vysvětlením se zdá být přítomnost dominantních štolářů, kteří svými relokačními schopnostmi vystavují slabší gildy obrovskému kompetičnímu tlaku (Klemperer & Boulton, 1976; Giller & Doube, 1989; Sladecek et al., v přípravě).

Krom sezónních separací některých gild pak také dochází k separacím jednotlivých druhů v rámci určité gildy což, na rozdíl od denní aktivity (Niino et al., 2014), může výrazně napomáhat koexistenci druhů v rámci stejného rodu. To do jisté míry podporuje teorii tzv. niche differentiation která říká, že segregace napříč časem, prostorem či výběrem zdroje umožňují koexistenci ekologicky podobných druhů (Schoener, 1974; Sladeczek et al., 2017b; Sladeczek et al., 2021b). Zdá se však, že největší roli sezónní segregace hrají především v koexistenci kompetičně značně rozdílných skupin, a to především v nočním společenstvu. Bez těchto segregací by pak mohlo docházet k značnému potlačení druhové bohatosti silnými kompetitory (Horgan & Fuentes, 2005; Sladeczek et al., v přípravě). Tyto segregace vyšších taxonomických skupin si pak lze vyložit jako důsledek jejich vzájemné koevoluce, což mohlo vést k „nucené“ změně niky inferiorních kompetitorů v čase, zde konkrétně v sezóně (Errouissi et al., 2009; Sladeczek et al., 2013). Ačkoliv sezónní segregace druhů mohou eliminovat značnou část možných interakcí v rámci dané denní doby, jiné stále zůstávají nevyřešené, jako například ranně sezónní klastr dominantních a silných nočních relokátorů či značný sezónní překryv denních koprofágů. Dalším faktorem, napříč kterým se tyto druhy mohou segregovat, a který tak napomáhá koexistenci společenstva, je doba stáří exkrementu.

### **3) Ovlivňuje stáří exkrementu abundanci, druhovou bohatost a pravděpodobnost jeho odstranění? Jaké jsou sukcesní trendy jednotlivých gild? Segregují se jednotlivé druhy odlišnými optimy napříč stářím zdroje?**

Ačkoliv byl vliv stáří exkrementu na abundanci hmyzu v něm pouze marginálně signifikantní, bylo možné vidět jistý trend společenstva, kdy abundance je v exkrementu nejvyšší před střední fází sukcese. Tento trend pozorujeme i u jiných koprofílních společenstev (Sabu et al., 2006; Sladeczek et al., 2017a). Toto si vysvětlují jako časové rozmezí, kdy dochází k akumulaci jak ranně kolonizujících jedinců, kteří z důvodu dlouhodobější relokace zůstávají v exkrementech delší dobu (například rod *Onitis*), tak zároveň i ke kolonizaci pozdějšími sukcesními skupinami, kupříkladu malými štoláři rodu *Onthophagus*. Právě absence později kolonizujících brouků *Onthophagus* na některých tropických lokalitách může mít za následek postupný sestup abundance hmyzu se stářím exkrementu (Marchiori et al., 2003). Pokles abundancí během druhé poloviny expozičního času pak přímo souvisí s postupným opouštěním zdroje relokačními gildami (Doube, 1991; Chao et al., 2013). To však neplatí pro predátory, kteří jsou obecně abundantní až během druhé poloviny sukcese (Guimaraes & Mendes 1998; Theuerkauf et al., 2009; Sladeczek et al., 2013), přesto však v této fázi evidentně nedosahují takových počtů

jako dřívěji kolonizující koprofágové. Totožnými důvody si pak také vysvětlují obdobný, ač více výrazný, průběh druhové bohatosti se stářím exkrementu. Korelace rostoucí pravděpodobnosti odstranění exkrementu s jeho stářím je pak logická, jelikož čím déle je zdroj exponován, tím více a déle je vystavován dekompozičnímu vlivu koprofilního hmyzu (Klemperer & Boulton, 1976; Hanski & Cambefort 1991; Horgan & Fuentes, 2005; Scholtz et al., 2009; Sladeczek et al., v přípravě).

Jihoafrické koprofilní společenstvo tedy bylo, dle očekávání, ovlivněno stářím exkrementu, respektive dobou jeho expozice. Na základě studií sukcese mimo Afriku jsem však, podobně jako Sladeczek (2010), očekával kolonizaci trusu od kompetičně dominantních relokátorů, postupně přes ty silné a slabé, až k obývačů. (Horgan, 2002; Marchiori et al., 2003; Sladeczek et al., 2013; Sladeczek et al., 2017a; Wassmer, 2020). Této sekvenci se vymykají především silní relokátoři, kteří dosahují nejvyšších abundancí v nejpozdější fázi sukcese ze všech koprofágů. Tento výsledek byl pravděpodobně ovlivněn vysokými abundancemi denního druhu *Neosisyphus rubrus* a nočních druhů rodu *Onitis*.

Když se podíváme blíže na sukcesní sekvenci denního společenstva, tak však prakticky odpovídá výše popsanému předpokladu. Většina válečů z dominantní a silné gildy kolonizuje exkrement časně po deponování, což souhlasí s výsledky mimo Jižní Afriku (Krell-Westerwalbesloh et al., 2004; Chao et al., 2013). Důvodem této rychlé kolonizace je pravděpodobně rychlé vysychání trusu během dne. Dospělí brouci vyžadují pro svou výživu dostatek tekutých složek trusu (Holter & Scholtz, 2005; Holter & Scholtz, 2007), intenzivní sluneční svit však může trus znehodnotit a omezit tak konzumaci (Landin, 1961; Vessby, 2001). Vysychání exkrementu a s ním související tvorba krusty na jeho povrchu může také značně komplikovat opracovávání povrchového trusu do formy kuličky, kterou tito brouci válí (Bernon, 1981; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004). Brzká kolonizace trusu váleči se tak zdá být průnikem jejich nároků na sluneční svit, který zlepšuje jejich relokační schopnosti (rychlost válení) (Bartholomew & Heinrich, 1978) a současné potřeby dostatečně vlhkého trusu vhodného pro opracovávání a konzumaci. To pak tedy vede k využívání zdroje maximálně pár hodin starého (Doube, 1991). Krádeže kuliček trusu mezi váleči by pak mohly vysvětlovat pozdější kolonizace exkrementu druhů *Neosisyphus rubrus* a *N. calcaratus* (silná gilda), kteří se z důvodu vyhnutí se dominantním válečům mohli adaptovat k využití i staršího trusu. Právě tento možný posun v nice, a z něj plynoucí vyhnutí se kompetici, by mohl být jedním z důvodů vysokých abundancí druhu *N. rubrus* na studijní lokalitě (Bernon, 1981; Vácha, 2020). Vysoká



abundance tohoto, spíše středně sukcesního, druhu v našich datech byla pravděpodobně jedním z důvodů zasazení silné gildy jako středně sukcesní.

Obecně lze tvrdit, že malí pomalu zahrabávající štolari kolonizují trus později spíše až po válečích, což se opět shoduje s výsledky jiných studií (Horgan, 2002; Chao et al., 2013). Tímto se segregují od kompetičně silnějších gild, nicméně jsou tak také odkázáni na méně kvalitní sušší trus. Na rozdíl od válečů, kteří mají ke zdroji omezený přístup a jsou odkázáni pouze na trus z vytvořené kuličky (Sato, 1998), štolari tvořící si svá hnízda vertikálně pod zdrojem jsou schopni trus relokovat dlouhodoběji, a tak ho i více nahromadit pro svou vlastní stravu či potomstvo (Doube, 1991; Chao et al., 2013). Přístupem k většímu množství trusu tak mohou malí štolari vyvažovat horší kvalitu tohoto zdroje. Tomu může zčásti dopomáhat také fakt, že štolari si do svých hnízd zatahují fekální hmotu ze spodní části exkrementu, která není slunečnímu záření tak exponovaná jako jeho povrch, a drží tak vlhkost po delší dobu (Landin, 1961; Gittings & Giller, 1998; Finn & Giller, 2000; Vessby, 2001).

Optima většiny predátorů byla, dle očekávání, až v déle exponovaných exkrementech. Jihoafričtí koprofilní predátoři tak na první pohled sledují obdobný trend, kteří tyto brouci projevují i ve společenstvích mimo Jižní Afriku (Guimaraes & Mendes 1998; Theuerkauf et al., 2009; Sladeczek et al., 2013). Čeledi koprofilních predátorů (Staphylinidae, Histeridae) jsou obecně méně odolné vůči anoxickým podmínkám, které nastávají v čerstvých a vlhkých exkrementech, a mohou tak preferovat sušší, déle exponované exkrementy s optimálnějšími podmínkami (Sladeczek et al., 2021b). Predátorům mohou také vyhovovat exkrementy, které jsou do jisté míry degradované koprofágy, a to z důvodu snadnějšího pohybu v již vyhrabaných chodbách exkrementu nežli v souvislé mase trusu (Bernon, 1981; Sladeczek et al., 2021b). Pozdější sukcesní výskyt predátorů bývá také často vysvětlován vazbou na jejich kořist. Tím je míněno následování dříve se vyskytující kořisti do exkrementů, přičemž za tuto kořist bývají nejčastěji považováni Hydrophilidae a nedospělá stádia dvoukřídlých (Guimaraes & Mendes 1998; Theuerkauf et al., 2009; Sladeczek et al., 2013; Sladeczek et al., 2021b). Ačkoliv jsou oba tyto typy kořisti dozajista využívány i predátory námi studovaného společenstva, jejich nižší abundance a nedostatečný sezónní překryv s predátory by poukazoval spíše na odlišnou, a početnou, kořist, tedy obývače. Ti mohou být predátory loveni také v temperátu (Sladeczek et al., 2021b). S nimi se predátoři jihoafrického společenstva hojně vyskytují během sezóny, je tedy možné, že denní predátoři nalétávají do starších exkrementů, kde následně vyčkávají na kolonizaci nočními obývači. Tato strategie však dosud nebyla pozorována, nicméně sezónní i sukcesní průběh těchto gild by tomu mohl nasvědčovat.

Noční společenstvo, na rozdíl od toho denního, nevykazuje jasnou sukcesní sekvenci na gildové úrovni. To si vysvětlují především jasnou sezónní segregací dominantní a silné gildy od slabé gildy a obývačů. Horgan (2002) zjistil, že dominantní rychle zahrabávající štoláři Střední Ameriky, především rodu *Dichotomius*, patří mezi ranně kolonizující druhy, což se v mých výsledcích nepotvrdilo. Ve studii ze Střední Ameriky však byla sukcese sledována v rámci dní, nikoliv hodin, jelikož zde probíhá značně déle než v Jižní Africe (Klemperer & Boulton, 1976; Hanski & Cambefort, 1991; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004; Sladecek et al., v přípravě). Rychle zahrabávajícím štolářům může relokace trusu trvat několik hodin (Doube, 1991), což v rámci středoamerického společenstva stále spadá do ranné sukcese (první den od expozice). V jihoafrickém společenstvu však obvykle do prvních 24 hodin proběhne celé sukcesní kontinuum, brouci jsou nicméně stále limitováni hranicí svých relokačních schopností. Došlo tak pravděpodobně k postupné akumulaci jedinců ve starších expozičních časech, a tím k jejich zařazení do pozdějších fází sukcese ve výsledcích. Pro příští experimenty bych tak navrhoval sledování doby kolonizace trusu danými druhy, spíše než jejich výběrem v určitých expozičních časech, čímž by vzniklé komplikaci mohlo být předejito. I přes tuto možnou problematiku však můžeme rozlišit četné druhové segregace napříč sukcesní sekvencí, jmenovitě především u *Copris sp 3* a *Copris denticulatus*, kteří evidentně využívají déle exponované exkrementy. Preference některých druhů rodu *Copris* pro starší trus je známá také z jiných studií (Horgan, 2002; Sabu et al., 2006), je tak možné, že se u nich vyvinuly adaptace umožňující jim efektivně využívat i starší či méně kvalitní trus, například ústní ústrojí umožňující jim konzumovat i větší částice potravy (Holter & Scholtz, 2005; Holter & Scholtz, 2007). Pozdější sukcesní optima silných nočních relokátorů, tedy velkých pomalu zahrabávajících štolářů rodu *Onitis*, byla pravděpodobně ovlivněna podobně jako u dominantních relokátorů. Jelikož jsou však početnější a relokují ještě delší dobu (Doube, 1991; Chao et al., 2013), tak jejich početní optima v sukcesi vyšla ještě o něco později. Společný vliv akumulace nočních silných relokátorů rodu *Onitis* a vysoké abundance středně sukcesního denního váleče *Neosisyphus rubrus* tak měly za následek zasazení silné gildy jako nejpozději kolonizujících koprofágních brouků.

Obývači podčeledi Aphodiinae patří povětšinou mezi pozdní kolonizátory, kteří využívají méně kvalitní trus (Sladecek et al., 2013; Sladecek et al., 2017a), nicméně i mezi nimi může docházet k odlišným druhovým optimům napříč stářím exkrementu (Holter, 1982; Gittings & Giller, 1998; Horgan, 2002; Marchiori et al., 2003; Sabu et al., 2006). V námi studovaném společenstvu jsou tyto segregace ještě výraznější a u obývačů pozorujeme poměrně

širokou škálu druhových sukcesních optim, včetně těch ranných. Vysvětlují si to tak, že díky redukovanému vlivu silnějších relokátorů na odstranění exkrementu (díky sezónním segregacím) (Sladeczek et al., v přípravě) dochází k zintenzivnění kompetice mezi obývači (Landin, 1961). Ti se tak následně mohou napříč optimálním stářím exkrementu segregovat, což může usnadnit vnitrogildovou koexistenci (Holter, 1982; Gittings & Giller, 1998; Marchiori et al., 2003; Sabu et al., 2006). Některé druhy tak stále upřednostňují starší exkrementy, pravděpodobně z důvodu lepších podmínek pro vývoj vajíček (Gittings & Giller, 1998). Tyto druhy by tak mohli kolonizovat také exkrementy deponované již během dne, a sloužit tak jako potrava denním predátorům.

Nepříliš početní denní a noční omnivoři vykazují početní optima okolo střední fáze sukcese. Dospělci omnivorů vyžadují tekutou stravu z exkrementu, ale jejich larvy jsou dravé a loví především larvy much (Sowig et al., 1997; Holter, 2004). Lze tedy předpokládat, že dospělí *Hydrophilidae* kolonizují ještě dostatečně čerstvý exkrement, který jim nejen může sloužit jako potrava, ale zároveň do něj můžou naklást vajíčka, ze kterých vylíhnuvší se larvy mohou lovit larvy dvoukřídlých (Bernon, 1981; Sladeczek et al., 2013; Sladeczek et al., 2017a). Pozdní sukcesní výskyt larev much je pak logický z důvodu sběru pouze těchto stádií, kterým určitou dobu trvá, než se vylíhnou z vajíček. Výskyt larev je stále poměrně brzký, a to i s ohledem na jejich rychlý vývoj za vyšších teplot (Geden et al., 2021). Lze tedy tvrdit, že kladoucí dospělci *Muscidae* budou patřit mezi nejranější kolonizátory exkrementů, stejně jak je tomu v temperátu (Sladeczek et al., 2017a; Sladeczek et al., 2017b; Sladeczek et al., 2021a).

Na rozdíl od nočního společenstva, které je na gildové úrovni segregováno především napříč sezónou, gildy denního společenstva se zdají být segregovány především napříč odlišnými preferencemi pro stáří exkrementu. Hlavním faktorem se pak zdá být kvalita exkrementu, respektive jeho vlhkost či struktura (Bernon, 1981; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004; Sladeczek et al., 2021a; Sladeczek et al., 2017a). To odpovídá koexistenční teorii tzv. habitat filtering, která sdružuje druhy na základě jejich schopností přežít v určitých podmínkách (Keddy, 1992; Kraft et al., 2015). Zároveň však může sukcese separovat některé druhy v rámci dané gildy, jako například u nočních dominantních relokátorů či obývačů. Segregace napříč sezónou i sukcesí tak společně doplňují vliv denní doby, a výrazně tak přispívají k eliminaci možné mezidruhové kompetice, přičemž každý z těchto faktorů působí odlišnou mírou zvláště na denní a noční společenstvo. Celkový vliv časových segregací na koexistenci jihoafrického koprofilního společenstva je nepopíratelně značný, což odpovídá výsledkům studií vypracovaných mimo Jižní Afriku (např. Krell-Westerwalbesloh et al., 2004; Errouissi

et al., 2009; Sladeczek et al., 2013; Chao et al., 2013; Sladeczek et al., 2017a; Sladeczek et al., 2017b), nicméně stále zůstává otázka, jak spolu mohou koexistovat druhy vyskytující se spolu napříč všemi časovými osami. Druhové preference pro odlišnou velikost zdroje tuto problematiku mohou, alespoň z části, vyřešit (Zitek, 2016).

#### **4) Ovlivňuje velikost zdroje abundanci, druhovou bohatost a pravděpodobnost jeho odstranění? Jaké jsou trendy jednotlivých gild pro velikost zdroje? Preferují jednotlivé druhy zdroje o rozdílné velikost?**

Velikost zdroje měla podobný vliv jak na abundanci, tak na druhovou bohatost v exkrementech. Signifikantně více jedinců i druhů hmyzu bylo v porovnání s 0.25 l ve všech ostatních exkrementech, a dále také ve 3 l oproti 0.75 l. Je zde tedy evidentní rozdíl mezi menšími (0.25 – 0.75 l) a většími (1.5 – 3 l) exkrementy. To se shoduje s pozorováními s temperátu, kde měla rostoucí velikost zdroje pozitivní vliv na abundanci a druhovou bohatost společenstva (Finn & Giller, 2000; Hutton & Giller, 2004; Zitek, 2016). Krom evidentního důvodu, že větší exkrementy nabízí více potravy, je vyšší „obsazenost“ objemnějších exkrementů ovlivněna jejich větší plochou, díky které je do ovzduší uvolňováno více chemikálií, a hmyz je tak schopný tyto zdroje lépe najít (Finn & Giller, 2000; Zitek, 2016; Sladeczek et al., 2021a; Helclová et al., 2020). Abundance a druhová bohatost studovaného společenstva na exkrement se však signifikantně nelišila mezi dvojicemi mezních větších objemů. Lze tedy tvrdit, že exkrementy od objemu 1 l a výše pojmu přibližně podobný počet jedinců a druhů, a rozdíl mezi nimi se tak stírá. Respektive, rostoucí abundanci a druhovou bohatost napříč zvětšujícími se objemy můžeme do jisté míry sledovat, ale tento trend není příliš výrazný. Tento výsledek se liší od výsledků z České republiky, kde se i napříč většími objemy abundance a druhová bohatost signifikantně zvyšovaly (Zitek, 2016). Důvodem tohoto rozdílu je pravděpodobně použití odlišné škály objemů exkrementů, kdy Zitek (2016) použil osm různých objemů na škále od 0.25 až 5 l, což umožnilo lepší lineární zobrazení rostoucí abundance a druhové bohatosti napříč gradientem objemů, ale také odhalilo preference některých druhů pro velké 5 l exkrementy. V této práci, ačkoliv byla snaha pokrýt co největší spektrum velikostí zdroje, nebylo z logistických důvodů možno použít škálu čítající osm různých objemů jako v České republice. Pro příští studie by však i přesto bylo dobré použít větší spektrum objemů exkrementů, a to především těch nad 3 l. V neposlední řadě je poměrně zajímavý výsledek, že šance na odstranění exkrementu není signifikantně ovlivněna jeho objemem. Očekával bych, že ty

nejobjemnější, tedy 3 l, exkrementy budou kompletně odstraněny nejméně, nicméně jsou ničeny stejně jako ty menší, ba dokonce mají ze všech čtyř objemů minimum nepoškozených stavů, což si vysvětlují obecným trendem společenstva preferovat zdroje o větším objemu.

Všechny ekologické gildy studovaného společenstva vykazují preference pro objemnější, tedy 1.5 a 3 l, exkrementy. Nicméně intenzita těchto preferencí se jasně liší, a to především napříč trofickými gildami. Predátoři, a především pak omnivoři, demonstrují silnější afinitu k 3 l zdrojům než koprofágové. Ke stejným poznatkům došly také studie z temperátu (Finn & Giller, 2000; Zitek, 2016). Tento výsledek si vysvětlují především vývojem jejich larev přímo ve zdroji (Hanski & Koskela, 1977; Sowig et al., 1997; Holter, 2004), kdy malé exkrementy mohou rychleji vysychat (Landin, 1961; Gittings & Giller, 1998; Finn & Giller, 2000) či mizet vlivem relokátorů (Hanski & Cambefort, 1991; Scholtz et al., 2009), a nenabízet tak dostatečně stabilní podmínky. Objemnější exkrementy na druhou stranu vlhkost drží mnohem lépe, a měly by tak poskytovat potomstvu lepší podmínky pro vývoj (Landin, 1961; Gittings & Giller, 1998; Finn & Giller, 2000; Vessby, 2001). Omnivoři projevují ze všech gild vůbec největší afinitu k 3 l zdrojům, čímž mohou, v případě časových překryvů, alespoň z části redukovat kompetici s koprofágy (Zitek, 2016). Omnivorní Hydrophilidae také pravděpodobně nejlépe snášejí anoxické podmínky (Holter & Spangenberg, 1997; Short & Fikacek, 2013), díky čemuž mohou efektivně využívat vlhké objemné exkrementy (Zitek, 2016).

Na rozdíl od temperátního (Zitek, 2016), jednotlivé gildy koprofágů jihoafrického společenstva neprojevují rozdílné preference pro velikosti zdroje, a všechny upřednostňují ty větší. Na to mají pravděpodobně opět vliv velcí relokátoři. (Klemperer & Boulton, 1976; Hanski & Cambefort, 1991; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004; Sladeczek et al., v přípravě). Otázkou však zůstává, proč vzrůstově menší gildy, například malí štolaři a obyvači, nevyužívají refugia v menších exkrementech. Jejich menší vývojové požadavky by měly být pokryty i menšími zdroji (Hanski & Cambefort, 1991; Scholtz et al., 2009). Jednou z odpovědí by opět mohlo být rychlé vysychání menších exkrementů, a z něj plynoucí snížení kvality zdroje (Landin, 1961; Hanski & Cambefort, 1991; Gittings & Giller, 1998; Finn & Giller, 2000; Vessby, 2001; Scholtz et al., 2009). Druhým vysvětlením by mohlo být to, že ačkoliv velcí relokátoři preferují větší zdroje, mohou stále využívat i ty menší. Přítomnost jen několika takových jedinců v méně objemném zdroji by pak znamenala jeho rychlé odstranění. Za této skutečnosti by tak lepší alternativu pro slabší kompetitory měly stále představovat objemnější exkrementy, u kterých je větší šance, že po činnosti velkých relokátorů „něco zbude“.

Ačkoliv gildy koprofágů nevykazují rozdílné preference pro velikost zdroje, jednotlivé druhy v rámci daných gild už ano. Z gildy nočních dominantních štolářů stojí za zmínku především druh *Metacatharsius pumilionis*. Tento, na lokalitě vzácnější, druh vykazuje stejné sukcesní optimum jako vůbec nejdominantnější druh společenstva – *Heliocoprís japetus*. *M. pumilionis* jasně preferuje pouze 0.25 l exkrementy, a tímto způsobem je schopen se od *H. japetus* segregovat v prostoru. Zároveň se jedná vztřstově o nejmenší druh z rychle zahrabávajících štolářů na lokalitě (Davis et al., 2020), což do jisté míry vysvětluje, proč tento druh není omezen menšími objemy zdroje. Z denních dominantních válečů projevuje velmi silnou afinitu k 3 l exkrementům *Kheper subaenaesus*, přičemž tento druh by měl být poměrně prominentní na čerstvých výkalech slonů (Davis et al., 2020). Je tedy možné, že je tento druh vázán na velké množství potravy. Většina silných relokátorů rodu *Onitis* preferuje objemné 3 l exkrementy a napřič velikostmi zdroje se tak příliš nesegreguje. Vysvětlením pro to jsou jejich vysoké nároky na fekální materiál. Jedná se totiž o velké pomalu zahrabávající štoláře, což jsou brouci, kteří v přepočtu na svou váhu relokují vůbec největší množství trusu, a to až tisícinásobek své vlastní váhy (Doube, 1991). K dalším druhovým segregacím dochází také u slabších gild koprofágů a predátorů, nicméně nedostatečně prozkoumaná biologie těchto druhů mi bohužel neumožňují komplexní interpretaci těchto preferencí, předpokládám však, že se může jednat o specialisty, kteří jsou tak schopni snížit vliv kompetice, či v případě predátorů také vnitrogildové predace (Zitek, 2016; Sladeczek et al., 2021b).

Časové škály se velkou měrou podílejí na segregaci jednotlivých gild společenstva napřič jimi, čímž dochází k eliminaci možné kompetice a facilitaci koexistence. Sezóna i sukcese nadále také mohou segregovat i jednotlivé druhy v rámci jedné gildy, a přispívat tak rovněž k soužití ekologicky podobných druhů či druhů náležících do stejného rodu. Vliv prostorových segregací napřič velikostmi zdroje však evidentně příliš nepřispívá ke koexistenci gild, jelikož všechny projevují afinitu k více objemným zdrojům. Je však možné, že za použití většího rozmezí objemů by se více projevíly i rozdílné preference gild. Zdá se tedy, že odlišné velikosti zdroje hrají roli především v segregacích blízce příbuzných druhů v rámci jednotlivých gild, a to včetně těch společně se vyskytujících napřič časem (Zitek, 2016). Vliv tohoto typu prostorové segregace druhů by mohl být aplikován také v praxi, kdy by bylo dobré brát ohled na to, aby se na lokalitách vyskytovali producenti různých druhů či stář, kteří by deponovali exkrementy odlišných velikostí. Tím by následně mohlo dojít k segregaci některých druhů koprofílního společenstva, a tak k usnadnění koexistence koprofauny.

## 5) Jak přispívají případné segregace k eliminaci potenciálních kompetičních interakcí ve společenstvu?

V této části diskuse aplikuji výsledky z předchozích otázek na výsledky z vytvořených kompetičních tabulek pro nejvíce abundantní druhy jednotlivých trofických gild společenstva, tedy 52 druhů koprofágů, 3 druhy omnivorů a 17 druhů predátorů. Tyto souhrnné výsledky nyní také interpretuji.

Zjistil jsem, že koprofágové jihoafrického společenstva se drží často se vyskytujícího trendu, kdy jsou zastoupeni téměř rovnoměrně denními i nočními druhy (Hanski & Cambefort, 1991; Feer & Pincebourde, 2005). Toto rozdělení se následně ukázalo také pro jejich nejvíce abundantní druhy, ač s mírným vychýlením ve prospěch těch nočních. Díky tomuto rovnoměrnému rozdělení dochází k eliminaci téměř poloviny možných kompetičních interakcí, ke kterým by bez těchto segregací mohlo dojít. Poměrně zajímavé bylo zjištění, že jednotlivé relokační ekologické gildy koprofágů (dominantní, silná atd.) jsou také zastoupeny poměrně rovnoměrně ve dne i v noci, a kompetiční interakce daných úrovní intenzity (4. úroveň – nejintenzivnější až 1. úroveň – nejméně intenzivní) jsou tak také eliminovány přibližně z  $50 \pm 7$  %. Obvykle studovaná koprofilní společenstva nemají relokační gildy zastoupeny takto rovnoměrně napříč denní dobou, důvodem pro to však může být nižší celková druhová bohatost (Horgan, 2002; Chao et al., 2013; Niino et al., 2014). Především se však ukázalo, že blízké příbuzné druhy, které zpracovávají trus obdobně (např. váleči, velcí štolari), jsou aktivní ve stejnou dobu, a denní aktivita je tak pravděpodobně řízena fylogenetickými omezeními. Segregace napříč denní dobou tak napomáhají především koexistenci vyšších taxonomických skupin (Niino et al., 2014), nikoliv jednotlivých druhů v rámci dané skupiny.

Vzhledem k malému počtu omnivorních druhů na lokalitě byly do interakční tabulky vybrány pouze tři, jediný denní (morfo)druh je pak termofilní *Sphaeridium sp 1* (Psarev, 2001). Omnivorní Hydrophilidae se tak segregují na jeden denní a dva noční druhy. Možné kompetiční interakce 17 nejvíce zastoupených predátorů byly denní dobou eliminovány pouze z 26 %. Ačkoliv jsme byli schopni určit jasnou denní aktivitu čeledi Histeridae, druhy čeledi Staphylinidae mohou vykazovat aktivitu denní, noční i celodenní (Summerlin et al, 1993; Psarev, 2001)., čímž nedochází k tak výrazným druhovým segregacím napříč denní dobou.

Celkově byl tedy potvrzen vliv denní aktivity na koexistenci společenstva, kdy některé taxonomické skupiny jsou aktivní především ve dne, a jiné zase v noci. Na soužití společenstev dané denní doby se pak velkou mírou podílejí další časové faktory, sezóna a stáří exkrementu, přičemž každý z nich projevuje odlišný vliv.

Zdá se, že sezóna má největší vliv na segregaci jednotlivých relokačních gild nočního společenstva, kdy dochází k sezónní separaci dominantní a silné gildy od té slabé a obývačů. Díky tomu dochází k eliminaci značného množství kompetičních interakcí o 4. a 3. úrovni intenzity. Díky téměř výhradně nočnímu výskytu obývačů, kteří se evidentně v sezóně segregují od nočních dominantních druhů dochází k eliminaci více než 90 % možných kompetičních interakcí 4. úrovně. Tímto způsobem může docházet ke stabilní koexistenci rozdílně kompetičně schopných gild nočních koprofágů (Giller & Doube, 1989; Doube, 1991; Horgan & Fuentes, 2005; Sladeczek et al., v přípravě). V denním společenstvu na druhou stranu dochází k značnému sezónnímu překryvu koprofágů, kteří se společně segregují od poměrně pozdně sezónních predátorů, což může predátorům umožnit stabilní výskyt na lokalitě (Hunter et al., 1991; Sladeczek et al., 2013; Sladeczek et al., 2021a, Sladeczek et al., 2021b). Nicméně i v rámci jmenovaných gild, jak denních, tak nočních, může docházet k segregacím druhů či skupinek druhů na základě jejich odlišných mikrooptim v sezóně, což napomáhá především koexistenci blízce příbuzných či do stejného rodu náležících druhů. Celkově tak mohou sezónní segregace eliminovat téměř 65 % potenciální kompetice mezi druhy v rámci daných denních dob, a to včetně dravých predátorů. Mimo jiné došlo také k sezónní segregaci dvou nočních omnivorů. Lze tedy potvrdit značný vliv sezónních separací na koexistenci společenstva (Schoener, 1974; Holter, 1982; Giller & Doube, 1994; Errouissi et al., 2009; Sladeczek et al., 2017b; Sladeczek et al., 2021b).

Na rozdíl od gild nočního společenstva, které jsou segregovány napříč sezónou, gildy společenstva denního se evidentně segregují napříč sukcesí. Kolonizace trusu zjevně probíhá postupně od dominantních a silných válečů, přes malé štoláře až po predátory. Tato sukcesní sekvence zřejmě souvisí primárně s požadavky na čerstvost, respektive vlhkost trusu (Landin, 1961; Doube, 1991; Holter & Scholtz, 2005; Holter & Scholtz, 2007; Chao et al., 2013), nicméně má také značně pozitivní vliv na koexistenci společenstva. U nočního společenstva nedochází, možná díky vlivu již zmíněných sezónních segregací, k jasné sukcesní sekvenci gild, ale spíše k druhovým sukcesním optimům v rámci daných gild. Do jisté míry je zde tedy podobný fenomén, jako u denního společenstva v rámci sezóny. Je však možné, že pozdější kolonizační optima nočních štolářů mohla být, z důvodu omezené rychlosti hrabání, ovlivněna



jejich akumulací v exkrementech (Doube, 1991; Chao et al., 2013). Ačkoliv je celkový vliv sukcesních segregací na koexistenci koprofauny o něco nižší než těch sezónních, stále mohou eliminovat bez mála 60 % možných kompetičních interakcí v rámci daných denních dob.

Prostorové segregace napříč velikostmi zdroje, na rozdíl od těch časových, segregují společenstvo pouze na úrovni druhových preferencí, nikoli gildových. Výjimku do jisté míry představují silnější preference omnivorů a predátorů pro 3 l exkrementy, což pravděpodobně souvisí s biologií jejich larev (Hanski & Koskela, 1977; Sowig et al, 1997; Holter, 2004). Všechny gildy koprofágů pak preferují objemnější 1.5 – 3 l zdroje. To se liší od výsledků temperátních studií (Zitek, 2016), přičemž důvodem je pravděpodobně přítomnost velkých relokátorů (Klemperer & Boulton, 1976; Doube, 1991; Hanski & Cambefort, 1991; Sladeczek et al., v přípravě) či rychlejší vysychání exkrementů (Landin, 1961; Gittings & Giller, 1998; Finn & Giller, 2000). Při psaní této části práce jsem si uvědomil, že určování preferencí jednotlivých druhů pro velikosti zdroje na základě vzdálenosti jejich centroidů ve výchozí CCA pravděpodobně dostatečně nereflektuje reálné trendy druhů. Tímto způsobem jsem totiž přiřadil jednotlivým druhům pouze jeden konkrétní objem, nicméně u mnoha z nich dochází k podobnému využívání dvou mezních (např. 1.5 a 3 l). Přiřazení pouze jednoho konkrétního objemu jako preferenčního je pravděpodobně příliš striktní a nedostatečně flexibilní, z čehož následně vyplývá, že determinace, zda se druhy segregují napříč velikostmi zdroje byly příliš „štědré“. Bohužel, vzhledem k blížícímu se termínu odevzdání této práce jsem však již nebyl schopen tento nedostatek eliminovat. Pro budoucí publikace bych tak zohlednil využití většího spektra exkrementů, především velice objemných (5 l), a následně přiřazení preferencí druhů na základě například tří velikostních rozmezí – malé (do 0.75 l), střední (0.75 – 1.5 l) a velké (1.5 a více). I ze současných výsledků jsou však stále evidentní druhy specialistů s preferencemi pro konkrétní objemy, přičemž některé druhy, které se společně vyskytují napříč časem, se mohou separovat právě preferencemi pro odlišnou velikost zdroje (Zitek, 2016). Nicméně celkové množství eliminovaných kompetičních interakcí díky velikostním segregacím (57 %) se zdají být, s ohledem na trend společenstva, příliš optimistické.

Po konečném zahrnutí všech studovaných faktorů (denní doba, sezóna, stáří exkrementu, velikost zdroje) jsem zjistil, že drtivá většina potenciálních kompetičních interakcí, které mohou mezi nejvíce abundantními druhy studovaného koprofilního společenstva vznikat, může být eliminována díky segregacím napříč těmito faktory. Konkrétně může být eliminováno téměř 97 % možných interakcí mezi koprofágními druhy, 94 % mezi predátory a všech 100 % mezi třemi druhy omnivorů. Tento značný vliv časových a

prostorových segregací na koexistenci společenstva se shoduje nejen s výsledky studií koprofilních společenstev mimo Jižní Afriku (Landin, 1961; Horgan, 2002; Krell et al., 2003; Chao et al., 2013; Zitek, 2016), ale také koexistenčními studii jiných komunit, ať už bezobratlých (Kocarek, 2003; Grassberger & Frank, 2004; Opatovsky et al., 2017; Lange et al., 2021), tak obratlovců (Navarro et al., 2013; Droge et al., 2017). Tato studie tak potvrzuje vliv druhových segregací napříč několika možnými škálami, což umožňuje jak koexistenci druhově bohatých společenstev, tak i efektivní využívání zdroje (Schoener, 1974; Borza et al., 2018).

## **Závěr**

Cílem této studie bylo poskytnout komplexní vhled do ekologie kompetičně intenzivního jihoafrického koprofilního společenstva, a to včetně často opomíjených omnivorů a predátorů, a zjistit, co umožňuje jeho druhovou koexistenci. Studován byl vliv denní doby, sezóny, stáří exkrementu a velikosti zdroje, přičemž každý z těchto faktorů alespoň částečně ovlivňoval abundanci a druhovou bohatost společenstva, a také pravděpodobnost odstranění exkrementu. Gildy studovaného společenstva byly zjevně strukturovány vlivem časových škál, kdy denní doba prakticky „rozděluje“ společenstvo na dvě dílčí, tedy denní a noční, a to především v závislosti na jejich ekologii. Gildy denního společenstva pak byly segregovány především napříč stáří exkrementu a gildy nočního společenstva zase napříč sezónou. Jak v rámci sezóny, tak stáří exkrementu pak docházelo rovněž k dílčím druhovým segregacím. Jednotlivé druhy se krom časových škál také segregovali napříč odlišnými preferencemi pro velikost zdroje. Společný vliv časoprostorových škál hrál značnou roli v segregacích ekologicky rozdílných i podobných druhů, čímž dochází k eliminaci možných kompetičních interakcí a facilitaci koexistence tohoto druhově bohatého společenstva.

## 1.7. Použité zdroje

- Bacher, M., Fenton, O., Bondi, G., Creamer, R. E., Karmarkar, M. & Schmidt, O. (2018): The Impact Of Cattle Dung Pats On Earthworm Distribution In Grazed Pastures. *Bmc Ecology*, 18, 1-12.
- Bartholomew, G. A. & Heinrich, B. (1978): Endothermy in African dung beetles during flight, ball making, and ball rolling. *Journal of Experimental Biology*, 73, 65-83.
- Begon, M., Harper, J. & Townsend, C. (1997): Ekologie: jedinci, populace a společenstva. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc.
- Bernon, G. (1981): Species abundance and diversity of the Coleoptera component of a South African cow dung community, and associated insect predators. Bowling Green State University.
- Bishop, A., McKenzie, H., Spohr, L. & Barchia, I. (2005): Interactions between dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) and the arbovirus vector *Culicoides brevitarsis* Kieffer (Diptera: Ceratopogonidae). *Australian Journal of Entomology*, 44, 89-96.
- Blanckenhorn, W. U., Pemberton, A. J., Bussière, 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.
- Bornemissza, G. F. (1979): The Australian dung beetle research unit in Pretoria. *South African Journal of Science*, 75, 257-260.
- Borza, P., Huber, T., Leitner, P., Remund, N. & Graf, W. (2018): Niche differentiation among invasive Ponto-Caspian *Chelicorophium* species (Crustacea, Amphipoda, Corophiidae) by food particle size. *Aquatic Ecology*, 52, 179-190.
- Carrel, J. E. (2003): Ecology of two burrowing wolf spiders (Araneae: Lycosidae) syntopic in Florida scrub: burrow/body size relationships and habitat preferences. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 16-30.
- Coe, M. (1977): The role of termites in the removal of elephant dung in the Tsavo (East) National Park Kenya. *African Journal of Ecology*, 15, 49-55.

- Davis, A. L. (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.
- Davis, A. L., Deschodt, C. M. & Scholtz, C. H. (2020): Conservation assessment of Scarabaeine dung beetles in South Africa, Botswana and Namibia: IUCN Red List categories, atlas and ecological notes. South African National Biodiversity Institute.
- Davis, A., Scholtz, C. & Philips, T. (2002): Historical biogeography of scarabaeine dung beetles. *Journal of Biogeography*, 29, 1217-1256.
- de Camargo, N. F., de Camargo, W. R., Correa, D. D. C., 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, 313-324.
- Dimarco, R. D., Nice, C. C. & Fordyce, J. A. (2012): Family matters: effect of host plant variation in chemical and mechanical defenses on a sequestering specialist herbivore. *Oecologia*, 170, 687-693.
- Doube, B. (1991): Dung beetles of Southern Africa. *In: Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 133-155.
- Doube, B., Macqueen A. & Fay, H. (1988): Effects of dung fauna on survival and size of buffalo flies (*Haematobia* spp) breeding in the field in South-Africa and Australia. *Journal of Applied Ecology*, 25, 523-536.
- Dowding, V. M. (1967). The function and ecological significance of the pharyngeal ridges occurring in the larvae of some cyclorrhaphous Diptera. *Parasitology*, 57, 371-388.
- Droge, E., Creel, S., Becker, M. S. & M'soka, J. (2017): Spatial and temporal avoidance of risk within a large carnivore guild. *Ecology and evolution*, 7, 189-199.
- 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*, 837-851.
- Errouissi, F., Labidi, I. M. E. N. & Noura, S. (2009): Seasonal occurrence and local coexistence within scarabaeid dung beetle guilds (Coleoptera: Scarabaeoidea) in Tunisian pasture. *European Journal of Entomology*, 106, 85.
- Federico, C. & Philips, T. (2005): Food relocation and nesting behavior of the Argentinian dung beetle genus *Eucranium* and comparison with the southwest African *Scarabaeus* (*Pachysoma*) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 64, 53-59.

- Feer, F. & Pincebourde, S. (2005): Diel flight activity and ecological segregation within an assemblage of tropical forest dung and carrion beetles. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 21-30.
- Finn, J. (2001): Ephemeral resource patches as model systems for diversity-function experiments. *Oikos*, 92, 363-366.
- 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. & Gittings, T. (2003): A review of competition in north temperate dung beetle communities. *Ecological Entomology*, 28, 1-13.
- Fowler, F. E. & Mullens, B. A. (2016): Dividing the pie: differential dung pat size utilization by sympatric *Haematobia irritans* and *Musca autumnalis*. *Medical and Veterinary Entomology*, 30, 185-192.
- Gause, G. (1934): The struggle for existence. The Williams & Wilkins Company, Baltimore.
- Geden, C. J., Nayduch, D., Scott, J. G., Burgess IV, E. R., Gerry, A. C., Kaufman, P. E., Thomson, J., Pickens, V. & Machtinger, E. T. (2021): House fly (Diptera: Muscidae): biology, pest status, current management prospects, and research needs. *Journal of Integrated Pest Management*, 12, 1-38.
- Gerry, A. C. (2018): Cattle ectoparasites in extensive and Intensive Cattle Systems. *The welfare of cattle*, 39.
- Gibernau, M., Macquart, D. & Przetak G. (2004): Pollination in the Genus *Arum* – a review. *Aroideana*, 27, 148-166.
- Giller, P. S. & Doube, B. M. (1989): Experimental analysis of inter-and intraspecific competition in dung beetle communities. *The Journal of Animal Ecology*, 58, 129-142.
- Giller, P. S. & Doube, B. M. (1994): Spatial and temporal co-occurrence of competitors in Southern African dung beetle communities. *Journal of Animal Ecology*, 629-643.
- Gittings, T. & Giller, P. S. (1998): Resource quality and the colonisation and succession of coprophagous dung beetles. *Ecography*, 21, 581-592.
- Grassberger, M. & Frank, C. (2004): Initial study of arthropod succession on pig carrion on a central European urban habitat. *Journal of Medical Entomology*, 41, 511-523.

- Gross, N., Suding, K. N., Lavorel, S. & Roumet, C. (2007): Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses. *Journal of Ecology*, 95, 1296-1305.
- Guimaraes, J. A. & Mendes, J. (1998): Succession and abundance of Staphylinidae in cattle dung in Uberlândia, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 93, 127-131.
- Halffter, G. & Edmonds, W. D. (1982): The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Mexico: Instituto de ecología.
- Halffter, G. & Matthews, E. (1966): The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae. *Folia entomologica mexicana*.
- 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.
- Hartig, F. (2022): DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.6.
- Helclová, M. (2020): Vliv tvaru potravních zdrojů na společenstva afrického koprofilního hmyzu. Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.
- 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*, 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. (2004): Dung feeding in hydrophilid, geotrupid and scarabaeid beetles: examples of parallel evolution. *European Journal of Entomology*, 101, 365-372.
- Holter, P. & Scholtz, C. (2005): Are ball-rolling (Scarabaeini, Gymnopleurini, Sisyphini) and tunneling scarabaeine dung beetles equally choosy about the size of ingested dung particles? *Ecological Entomology*, 30, 700-705.

- Holter, P. & Scholtz, C. (2007): What do dung beetles eat? *Ecological Entomology*, 32, 690-697.
- Holter, P. & Spangenberg, A. (1997): Oxygen uptake in coprophilous beetles (*Aphodius*, *Geotrupes*, *Sphaeridium*) at low oxygen and high carbon dioxide concentrations. *Physiological Entomology*, 22, 339-343.
- Horgan, F. G. (2002): Shady field boundaries and the colonisation of dung by coprophagous beetles in Central American pastures. *Agriculture, ecosystems & environment*, 91, 25-36.
- Horgan, F. G. & Fuentes, R. C. (2005): Asymmetrical competition between Neotropical dung beetles and its consequences for assemblage structure. *Ecological Entomology*, 30, 182-193.
- Hrcek, J., Miller, S. E., Whitfield, J. B., Shima, H. & Novotny, V. (2013): Parasitism rate, parasitoid community composition and host specificity on exposed and semi-concealed caterpillars from a tropical rainforest. *Oecologia*, 173, 521-532.
- Huerta, C., Halffter, G. & Halffter, V. (2005): Nidification in *Eurysternus foedus* Guérin-Ménéville: its relationship to other dung beetle nesting patterns (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 44, 75-84.
- 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*, 64, 163-173.
- Hutchinson, G. (1957): Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on *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.
- Chao, A., Simon-Freeman, R. & Grether, G. (2013): Patterns of Niche Partitioning and Alternative Reproductive Strategies in an East African Dung Beetle Assemblage. *Journal of Insect Behaviour*, 26, 525-539.
- Josens, G. & Makatia Wango, S. P. (2019): Niche differentiation between two sympatric *Cubitermes* species (Isoptera, Termitidae, Cubitermitinae) revealed by stable C and N isotopes. *Insects*, 10, 38.

- Keddy, P. (1992): Assembly and Response Rules – 2 Goals for Predictive Community Ecology. *Journal of vegetation science*, 3, 157-164.
- Keddy, P. (2001): Competition, 2nd edition. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Klemperer, H. & Boulton, R. (1976): Brood burrow construction and brood care by *Heliocopris japetus* (Klug) and *Heliocopris hamadryas* (Fabricius) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 1, 19-29.
- 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. (1979): Patterns of diel flight activity in dung-inhabiting beetles: an ecological analysis. *Oikos*, 419-439.
- Kraft, N., Adler, P., Godoy, O., James, E., Fuller, S. & Levine, J. (2015): Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional ecology*, 29, 592-599.
- Krell, F. T., Krell-Westerwalbesloh, S., Weiß, I., Eggleton, P. & Linsenmair, K. E. (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. & Linsenmair, K. (2004): Diel separation of Afrotropical dung beetle guilds – avoiding competition and neglecting resources (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Natural History*, 38, 2225-2249.
- Landin, B. O. (1961): Ecological studies on dung-beetles (Col. Scarabaeidae). *Opuscula Ent. Suppl.*, 19, 1-228.
- Lange, D., Calixto, E. S., Del-Claro, K. & Stefani, V. (2021): Spatiotemporal niche-based mechanisms support a stable coexistence of ants and spiders in an extrafloral nectary-bearing plant community. *Journal of Animal Ecology*, 90, 1570-1582.
- Leps, J. & Smilauer, P. (2003): Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge university press, Cambridge, UK.
- Macedo, R., Audino, L. D., Korasaki, V. & Louzada, J. (2020): Conversion of Cerrado savannas into exotic pastures: the relative importance of vegetation and food resources for dung beetle assemblages. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 288, 106709.
- Machtinger, E. T., Gerry, A. C., Murillo, A. C. & Talley, J. L. (2021): Filth fly impacts to animal production in the United States and associated research and Extension needs. *Journal of Integrated Pest Management*, 12, 41.



- 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. (2003): Succession of Scarabaeidae on bovine dung in Itumbiara, Goiás, Brazil. *Neotropical Entomology*, 32, 173-176.
- Martin-Piera, F. & Lobo, J. (1993): New data and observations on kleptoparasitic behaviour in dung beetles from temperate regions (Coleoptera:Scarabaeoidea). *Acta Zoologica Mexicana*, 57, 15-18.
- Matich, P., Ault, J. S., Boucek, R. E., Bryan, D. R., Gastrich, K. R., Harvey, C. L., Heithaus, M. R., Kiszka, J. J., Paz, V., Rehage, J. S. & Rosenblatt, A. E. (2017): Ecological niche partitioning within a large predator guild in a nutrient-limited estuary. *Limnology and Oceanography*, 62, 934-953.
- McKane, R. B., Johnson, L. C., Shaver, G. R., Nadelhoffer, K. J., Rastetter, E. B., Fry, B., Giblin, A. E., Kielland, K., Kwiatkowski, B. L., Laundre, J. A. & Murray, G. (2002): Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature*, 415, 68-71.
- Miller, A. (1961): The mouth parts and digestive tract of adult dung beetles (Coleoptera:Scarabaeidae), with reference to ingestion of helminths eggs. *The Journal of Parasitology*, 47, 735-744.
- Mohr, C. O. (1943): Cattle droppings as ecological units. *Ecological monographs*, 13, 275-298.
- Mroczyński, R. & Marczak, D. (2018): Seasonality of Coprophagous Beetles (Coleoptera: Hydrophilidae, Geotrupidae, Scarabaeidae) Inhabiting Moose (Alces Alces Linnaeus) Dung in Kampinoski Park Narodowy, Poland. *The Coleopterists Bulletin*, 72, 816-824.
- Navarro, J., Votier, S. C., Aguzzi, J., Chiesa, J. J., Forero, M. G. & Phillips, R. A. (2013): Ecological segregation in space, time and trophic niche of sympatric planktivorous petrels. *Plos One*, 8, e62897.
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezquita, S., Favila, M. & Network, T. (2008): Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological conservation*, 141, 1461-1474.
- Niino, M., Hosaka, T., Kon, M., Ochi, T., Yamada, T. & Okuda, T. (2014): Diel flight activity and habitat preference of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in Peninsular Malaysia. *Raffles Bulletin of Zoology*, 62, 795-804.

- Nithya, S., Vineesh, P. J., & Sabu, K. T. (2021): Dung preference and trophic association of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in the moist forests of the South-western Ghats of the Indian subcontinent. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 24, 739-748.
- Opatovsky, I., Gavish-Regev, E., Weintraub, P. G. & Lubin, Y. (2017): Various competitive interactions explain niche separation in crop-dwelling web spiders. *Oikos*, 125, 1586-1596.
- Owen, W., Lloyd, J., Legg, D. & Kumar, R. (2006): Endocoprid activity of *Aphodius fossor* (Coleoptera: Scarabaeidae) related to bovine dung decomposition in a mixed grass prairie. *Journal of Economic Entomology*, 99, 2210-2215.
- Pellisier, L., Litsios, G., Fiedler, K., Pottier, J., Dubuis, A., Pradervand, J., Salamin, N. & Guisan, A. (2012): Loss of interactions with ants under cold climate in a regional myrmecophilous butterfly fauna. *Journal of Biogeography*, 39, 1782-1790.
- Psarev, A. M. (2001): Rhythms of diel activity of coprophilous beetles of mountain pastures. *Russian Entomological Journal*, 10, 405-409.
- R Core Team (2023): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramos, D., Diniz, P. & Valls, J. (2014): Habitat filtering and interspecific competition influence phenological diversity in an assemblage of Neotropical savanna grasses. *Brazilian journal of botany*, 37, 29-36.
- Reymond, A., Purcell, J., Cherix, D., Guisan, A. & Pellisier, L. (2013): Functional diversity decreases with temperature in high elevation ant fauna. *Ecological Entomology*, 38, 364-373.
- 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.
- Sanchez, M. (2008): Nest and brood chamber structure of two South American dung beetles: *Gromphas lacordairei* Brulle and *Ontherus sulcator* (Fabricius) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 62, 49-61.
- Sato, H. (1998): Payoffs of two alternative nesting tactics in the African dung beetle, *Scarabaeus catenatus*. *Ecological Entomology*, 23, 62-67.
- Silva, J. L. D., Silva, R. J. D., Fernandes, I. M., Sousa, W. O. D. & Vaz-de-Mello, F. Z. (2021): Species composition and community structure of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) compared among savanna and forest formations in the southwestern Brazilian Cerrado. *Zoologia (Curitiba)*, 37.

- Schoener, T. (1974): Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science*, 185, 27-39.
- Scholtz, C., Davis, A. & Kryger, U. (2009): Evolutionary biology and conservation of dung beetles. Pensoft Publishers, Bulgaria.
- Schyra, J., Scheu, S. & Korb, J. (2019): Cryptic niche differentiation in West African savannah termites as indicated by stable isotopes. *Ecological Entomology*, 44, 190-196.
- Skidmore, P. (1991): Insects of the British cow-dung community. Field Studies Council.
- Sladeczek, F. (2010): Sukcese společenstev koprofágních brouků. Faculty of science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.
- Sladeczek, F. (2014): „Jen trochu blíže hrdobci...“ aneb ne každý hovnivál válí. *Živa*, 5, 227.
- 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., Segar, S. T., Lee, C., Wall, R. & Konvicka, M. (2017a): Temporal Segregation between Dung-Inhabiting Beetle and Fly Species. *Plos One*, 12, e0170426.
- Sladeczek, F. X. J., Sulakova, H. & Konvicka, M. (2017b): Temporal segregations in the surface community of an ephemeral habitat: Time separates the potential competitors of coprophilous Diptera. *Entomological Science*, 20, 111-121.
- Sladeczek, F. X. J., Dötterl, S., Schäffler, I., Segar, S. T. & Konvicka, M. (2021a): Succession of dung-inhabiting beetles and flies reflects the succession of dung-emitted volatile compounds. *Journal of Chemical Ecology*, 47, 433-443.
- Sladeczek, F. X. J., Zitek, T., Konvicka, M. & Segar, S. T. (2021b): Evaluating the relative importance of habitat filtering and niche differentiation in shaping the food web of dung-inhabiting predators. *Acta Oecologica*, 112, 103767.
- Smith, K. V., DeLong, K. L., Boyer, C. N., Thompson, J. M., Lenhart, S. M., Strickland, W. C., Burgess IV, E. R., Tian, Y., Talley, J., Machtinger, E. T. & Trout Fryxell, R. T. (2022): A Call for the Development of a Sustainable Pest Management Program for the Economically Important Pest Flies of Livestock: a Beef Cattle Perspective. *Journal of Integrated Pest Management*, 13.
- Sowig, P. (1997): Predation among Sphaeridium larvae: the role of starvation and size differences (Coleoptera Hydrophilidae). *Ethology Ecology & Evolution*, 9, 241-251.
- Spector, S. & Ayzama, S. (2003): Rapid Turnover and Edge Effects in Dung Beetle Assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian Neotropical Forest-Savanna Ecotone. *Biotropica*, 35, 394-404.

- Summerlin, J. W., Fincher, G. T., Hunter III, J. S. & Beerwinkle, K. R. (1993): Seasonal distribution and diel flight activity of dung-attracted histerids in open and wooden pasture in east-central Texas. *The Southwestern entomologist*, 18, 251-261.
- Sun, Z., Zhao, C., Xu, D., Zhu, W., Fan, W., Zhao, T. & Su, S. (2021): Microhabitat segregation of two coexisting tadpole species on Emei Mountain. *Acta Herpetologica*, 16, 3-9.
- ter Braak, C.J.F. & Smilauer, P (2012): Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0. Ithaca: Microcomputer Power; 2012. 492 p.
- Theuerkauf, J., Rouys, S., Henegouwen, A. L. V. B., Krell, F. T., Mazur, S. & Mühlenberg, M. (2009): Colonization of forest elephant dung by invertebrates in the Bossematié Forest Reserve, Ivory Coast. *Zoological Studies*, 48, 343-350.
- Tshikae, B. P., Davis, A. L. & Scholtz, C. H. (2008). Trophic associations of a dung beetle assemblage (Scarabaeidae: Scarabaeinae) in a woodland savanna of Botswana. *Environmental Entomology*, 37, 431-441.
- Vacha, O. (2020): Vyskytuje se vnitrodruhová agregace jedinců ve společenstvech afrického koprofilního hmyzu? Faculty of science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.
- Verdu, J. R., Arellano, L. & Numa, C. (2006): Thermoregulation in endothermic dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): effect of body size and ecophysiological constraints in flight. *Journal of Insect physiology*, 52, 854-860.
- Vessby, K. (2001). Habitat and weather affect reproduction and size of the dung beetle *Aphodius fossor*. *Ecological Entomology*, 26, 430-435.
- Villanueva-Bonilla, G. A., Safuan-Naide, S., Pires, M. M. & Vasconcellos-Neto, J. (2019): Niche partitioning and coexistence of two spiders of the genus *Peucetia* (Araneae, Oxyopidae) inhabiting *Trichogoniopsis adenantha* plants (Asterales, Asteraceae). *Plos One*, 14, e0213887.
- Vitner, J. (1998): Reproductive biology of the Central European *Aphodius* species with large scutellum (Coleoptera:Scarabaeidae:Aphodiinae). *Acta Societa Zoologica Bohemica*, 62, 227-253.
- Volf, M., Hrcek, J., Julkunen-Tiitto, R. & Novotny, V. (2015): To each its own: differential response of specialist and generalist herbivores to plant defence in willows. *Journal of Animal Ecology*, 84, 1123-1132.
- Volterra, V. (1926): Variazione e fluttuazione del numero d'individui in specie animali conviventi. *Memoire della Regia Accademia Nazionale dei Lincei*, 2, 31-113.

- Wassmer, T. (2020): Attractiveness of cattle dung to coprophilous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea and Sphaeridiinae) and their segregation during the initial stages of the heterotrophic succession on a pasture in southeast Michigan. *Journal of Insect Science*, 20, 1-15.
- Whipple, S. D., Cavallaro, M. C. & Hoback, W. W. (2013): Immersion tolerance in dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) differs among species but not behavioral groups. *The Coleopterists Bulletin*, 67, 257-263.
- Zitek, T. (2016): Jak velikost habitatu ovlivňuje společenstvo koprofilního hmyzu? Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

## 1.8. Přílohy

Tab. P1: Přehled sesbíraných druhů a morfodruhů, jejich klasifikace, optima napříč testovanými faktory a abundance v jednotlivých datasetech.

Druh/morfodruh = rodový a druhový název druhu, popřípadě název morfodruhu, Zkratka druhu = zkratka pro daný druh používaná v grafech, Klasifikace = vědecká klasifikace druhu (podčeledi Aphodiinae a Scarabaeinae náleží do čeledi Scarabaeidae), Denní aktivita = doba dne, kdy je daný druh aktivní (Den/Noc/Nelze určit – z analýzy nebylo možné jednoznačně určit denní aktivitu druhu), Sukcesní optimum = přibližné optimum druhu v rámci sukcesního kontinua na škále od 1 do 5, kde 1 znamená počáteční fáze sukcese a 5 znamená pozdní fáze sukcese, Sezónní optimum = přibližné optimum druhu v rámci sezónního kontinua na škále od 1 do 5, kde 1 znamená počáteční fáze sezóny a 5 znamená pozdní fáze sezóny, Preferovaná velikost zdroje = objem exkrementu využívaný daným druhem nejčastěji (0.25 l, 0.75 l, 1.5 l, 3 l), Abundance v sukcesním datasetu = celková abundance daného druhu v sukcesním datasetu, Abundance v sezónním datasetu = celková abundance daného druhu v sezónním datasetu, Abundance ve velikostním datasetu = celková abundance daného druhu ve velikostním datasetu, Gilda = příslušnost daného druhu do jedné z ekologických gild (viz. Tab. 1), Dominantní – relokují velké množství trusu za krátkou dobu, Silní – relokují malé množství trusu za krátkou dobu, nebo relokují velké množství za delší dobu, Slabí – relokují malé množství trusu za delší dobu, Obývači – trus nerelokují, Omnivoři – mezi larválním a adultním stádiem druhu dochází ke změně trofické strategie z predace na koprofagii, či naopak, Predátoři – larvální i adultní stádium se živí dravě, Larvy much – larvy koprofilních dvoukřídlých z čeledi Muscidae; \* = druhy/morfodruhy, které v ani jednom datasetu nebyly reprezentovány alespoň pěti jedinci, a tak nebyly analyzovány.

Druh/Morfodruh	Zkratka druhu	Klasifikace	Denní aktivita	Sukcesní optimum	Sezónní optimum	Preferovaná velikost zdroje	Abundance v sukcesním datasetu	Abundance v sezónním datasetu	Abundance velikostním datasetu
<b>Gilda: Dominantní</b>									
<i>Catharsius tricornutus</i>	CTri	Scarabaeinae: Coprini	Noc	2	3	0.75 l	81	52	109
<i>Copris cassius</i>	CCas	Scarabaeinae: Coprini	Noc	2	1		22	17	2
<i>Copris elephenor</i> *		Scarabaeinae: Coprini					2	2	4
<i>Copris mesacanthus</i> *		Scarabaeinae: Coprini					1	0	1
<i>Copris denticulatus</i>	CDen	Scarabaeinae: Coprini	Noc	4	1		16	16	0
<i>Copris vilhenai</i>	CVil	Scarabaeinae: Coprini				0.75 l	0	3	27

Druh/Morfodruh	Zkratka druhu	Klasifikace	Denní aktivita	Sukcesní optimum	Sezónní optimum	Preferovaná velikost zdroje	Abundance v sukcesním datasetu	Abundance v sezónním datasetu	Abundance velikostním datasetu
<b>Gilda: Dominantní</b>									
<i>Copris sp 3</i>	Cop3	Scarabaeinae: Coprini		5			10	4	0
<i>Copris sp 4*</i>		Scarabaeinae: Coprini					3	0	1
<i>Heliocopris japetus</i>	HJap	Scarabaeinae: Coprini	Noc	3	2	1.5 1	48	25	64
<i>Metacatharsius latifrons*</i>		Scarabaeinae: Coprini					0	0	2
<i>Metacatharsius pumilionis</i>	MPum	Scarabaeinae: Coprini	Noc	3		0.25 1	7	1	12
<i>Kheper lamarckii</i>	KLam	Scarabaeinae: Scarabaeini	Den	1	3	1.5 1	32	16	34
<i>Kheper subaenaeus</i>	KSub	Scarabaeinae: Scarabaeini	Den	1	2	3 1	10	5	10
<i>Pachylomera femoralis</i>	PFem	Scarabaeinae: Scarabaeini	Den	2	4	0.75 1	44	15	33
<b>Gilda: Silná</b>									
<i>Allogymnopleurus splendidus</i>	ASpl	Scarabaeinae: Canthonini	Den	1	3	0.75 1	59	23	76
<i>Anachalcos cupreus*</i>		Scarabaeinae: Canthonini					0	0	1
<i>Garreta unicolor</i>	GUni	Scarabaeinae: Canthonini	Den	2	3	1.5 1	12	6	5
<i>Onitis alexis</i>	OniAle	Scarabaeinae: Onitini	Noc	3	4	1.5 1	114	54	85

Druh/Morfodruh	Zkratka druhu	Klasifikace	Denní aktivita	Sukcesní optimum	Sezónní optimum	Preferovaná velikost zdroje	Abundance v sukcesním datasetu	Abundance v sezónním datasetu	Abundance velikostním datasetu
<b>Gilda: Silná</b>									
<i>Onitis deceptor</i>	OniDec	Scarabaeinae: Onitini	Noc	3	2	3 1	87	54	111
<i>Onitis fabricii</i>	OniFab	Scarabaeinae: Onitini	Noc	2	5	3 1	61	22	38
<i>Onitis fulgidus</i>	OniFul	Scarabaeinae: Onitini	Noc	2	2	3 1	25	21	42
<i>Onitis picticollis</i>	OniPic	Scarabaeinae: Onitini				3 1	2	0	7
<i>Onitis pseudosetosus</i>	OniPse	Scarabaeinae: Onitini	Noc	3	2	3 1	20	24	34
<i>Onitis tortuosus</i>	OniTor	Scarabaeinae: Onitini	Noc	3	2	3 1	7	8	15
<i>Neosisyphus barbarossa</i>	NBar	Scarabaeinae: Sisyphini	Den	2		0.75 1	6	2	7
<i>Neosisyphus calcaratus</i>	NCal	Scarabaeinae: Sisyphini	Den	3	3	1.5 1	11	9	31
<i>Neosisyphus rubrus</i>	NRub	Scarabaeinae: Sisyphini	Den	2	3	0.75 1	359	215	835
<i>Sisyphus goryii*</i>		Scarabaeinae: Sisyphini					2	0	0
<i>Sisyphus impressipennis*</i>		Scarabaeinae: Sisyphini					0	0	1
<b>Gilda: Slabá</b>									
<i>Aphodius sp 10</i>	A10	Aphodiinae	Den	3	4	3 1	234	125	426



Druh/Morfodruh	Zkratka druhu	Klasifikace	Denní aktivita	Sukcesní optimum	Sezónní optimum	Preferovaná velikost zdroje	Abundance v sukcesním datasetu	Abundance v sezónním datasetu	Abundance velikostním datasetu
<b>Gilda: Slabá</b>									
<i>Pedaria sp</i>	Ped	Scarabaeinae: Dichotomini	Noc	3	3	1.5 1	113	71	166
<i>Drepanocerus kirbii</i>	DKir	Scarabaeinae: Oniticellini	Den	3	3	0.75 1	15	10	16
<i>Drepanocerus patrizii*</i>		Scarabaeinae: Oniticellini					4	2	1
<i>Eodrepanus fastitidus*</i>		Scarabaeinae: Oniticellini					2	1	4
<i>Latodrepanus laticollis</i>	LLat	Scarabaeinae: Oniticellini	Den	3	4	0.75 1	488	174	632
<i>Euoniticellus intermedius</i>	EInt	Scarabaeinae: Oniticellini	Den	2	3	3 1	21	16	30
<i>Liatongus militaris</i>	LMil	Scarabaeinae: Oniticellini	Den	3	4	0.75 1	129	99	333
<i>Oniticellus planatus</i>	OnitiP	Scarabaeinae: Oniticellini	Den	3	3	3 1	19	12	30
<i>Tiniocellus eurypygus</i>	TEur	Scarabaeinae: Oniticellini	Den	3	3	3 1	72	43	96
<i>Caccobius cavatus</i>	CCav	Scarabaeinae: Onthophagini	Noc	3	5	0.25 1	74	31	86
<i>Caccobius ferrugienemus</i>	CFer	Scarabaeinae: Onthophagini			5	1.5 1	1	8	60
<i>Digitonthophagus gazella</i>	DGaz	Scarabaeinae: Onthophagini	Noc	3		3 1	20	4	11

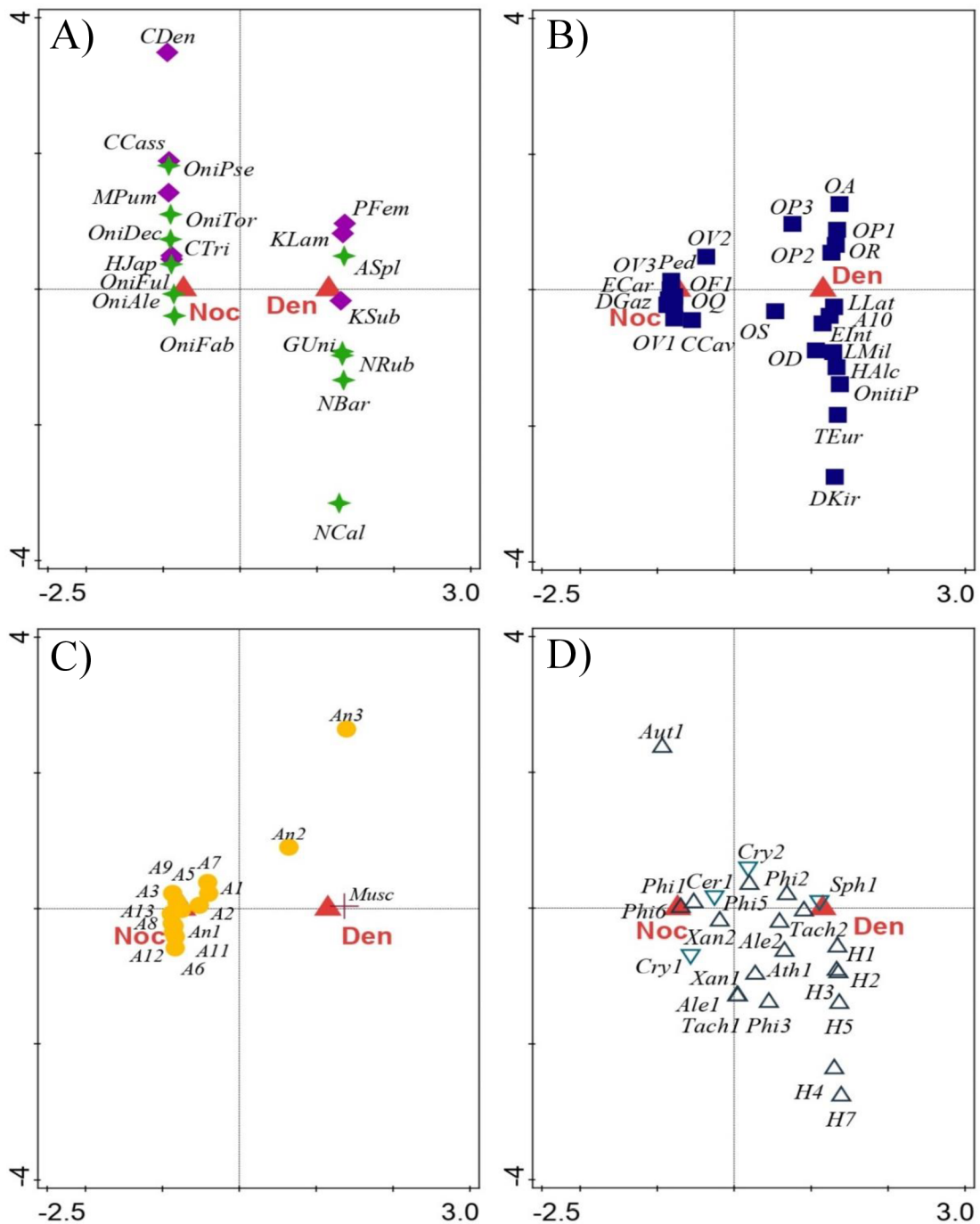
Druh/Morfodruh	Zkratka druhu	Klasifikace	Denní aktivita	Sukcesní optimum	Sezónní optimum	Preferovaná velikost zdroje	Abundance v sukcesním datasetu	Abundance v sezónním datasetu	Abundance velikostním datasetu
<b>Gilda: Slabá</b>									
<i>Euonthophagus carbonarius</i>	ECar	Scarabaeinae: Onthophagini	Noc	2	4	1.5 l	685	139	408
<i>Hyalonthophagus alcyonidas</i>	HA1c	Scarabaeinae: Onthophagini	Den	2	3	3 l	105	80	146
<i>Kurtops quadriceps*</i>		Scarabaeinae: Onthophagini					0	0	2
<i>Onthophagus aeruginosus</i>	OA	Scarabaeinae: Onthophagini	Den	2	3	0.25 l	13	5	17
<i>Onthophagus cictipennis</i>	OC	Scarabaeinae: Onthophagini				0.25 l	3	3	7
<i>Onthophagus discretus</i>	OD	Scarabaeinae: Onthophagini	Den	2	3		55	39	0
<i>Onthophagus fimetarius</i>	OF1	Scarabaeinae: Onthophagini	Noc	2	4	0.75 l	239	104	181
<i>Onthophagus flavolimbatus</i>	OF2	Scarabaeinae: Onthophagini			5	0.25 l	0	8	78
<i>Onthophagus fugitivus*</i>		Scarabaeinae: Onthophagini					3	1	1
<i>Onthophagus obtusicornis*</i>		Scarabaeinae: Onthophagini					3	1	3
<i>Onthophagus pallidipennis</i>	OP1	Scarabaeinae: Onthophagini	Den	2	4	0.75 l	93	52	82
<i>Onthophagus pauxillus</i>	OP2	Scarabaeinae: Onthophagini	Den	2	3	1.5 l	139	38	97

Druh/Morfodruh	Zkratka druhu	Klasifikace	Denní aktivita	Sukcesní optimum	Sezónní optimum	Preferovaná velikost zdroje	Abundance v sukcesním datasetu	Abundance v sezónním datasetu	Abundance velikostním datasetu
<b>Gilda: Slabá</b>									
<i>Onthophagus probus</i>	OP3	Scarabaeinae: Onthophagini	Den	2	4	0.75 1	93	58	166
<i>Onthophagus quadrinodosus</i>	OQ	Scarabaeinae: Onthophagini	Noc	2	5	3 1	42	18	44
<i>Onthophagus rasipennis</i>	OR	Scarabaeinae: Onthophagini	Den	2	3		85	8	0
<i>Onthophagus suffusus</i>	OS	Scarabaeinae: Onthophagini	Den	2	4	0.75 1	67	41	128
<i>Onthophagus venustus</i>	OV1	Scarabaeinae: Onthophagini	Noc	2	5	1.5 1	56	16	69
<i>Onthophagus verticalis</i>	OV2	Scarabaeinae: Onthophagini	Noc	3	3	0.75 1	171	125	218
<i>Onthophagus vinctus</i>	OV3	Scarabaeinae: Onthophagini	Noc	2	4	1.5 1	714	296	501
<i>Phalops boschas*</i>		Scarabaeinae: Onthophagini					1	1	2
<i>Phalops smaragdinus*</i>		Scarabaeinae: Onthophagini					0	0	2
<i>Phalops wittei*</i>		Scarabaeinae: Onthophagini					0	0	1
<i>Proagoderus chalcostolus*</i>		Scarabaeinae: Onthophagini					1	1	1
<i>Proagoderus sapphirinus*</i>		Scarabaeinae: Onthophagini					3	2	4

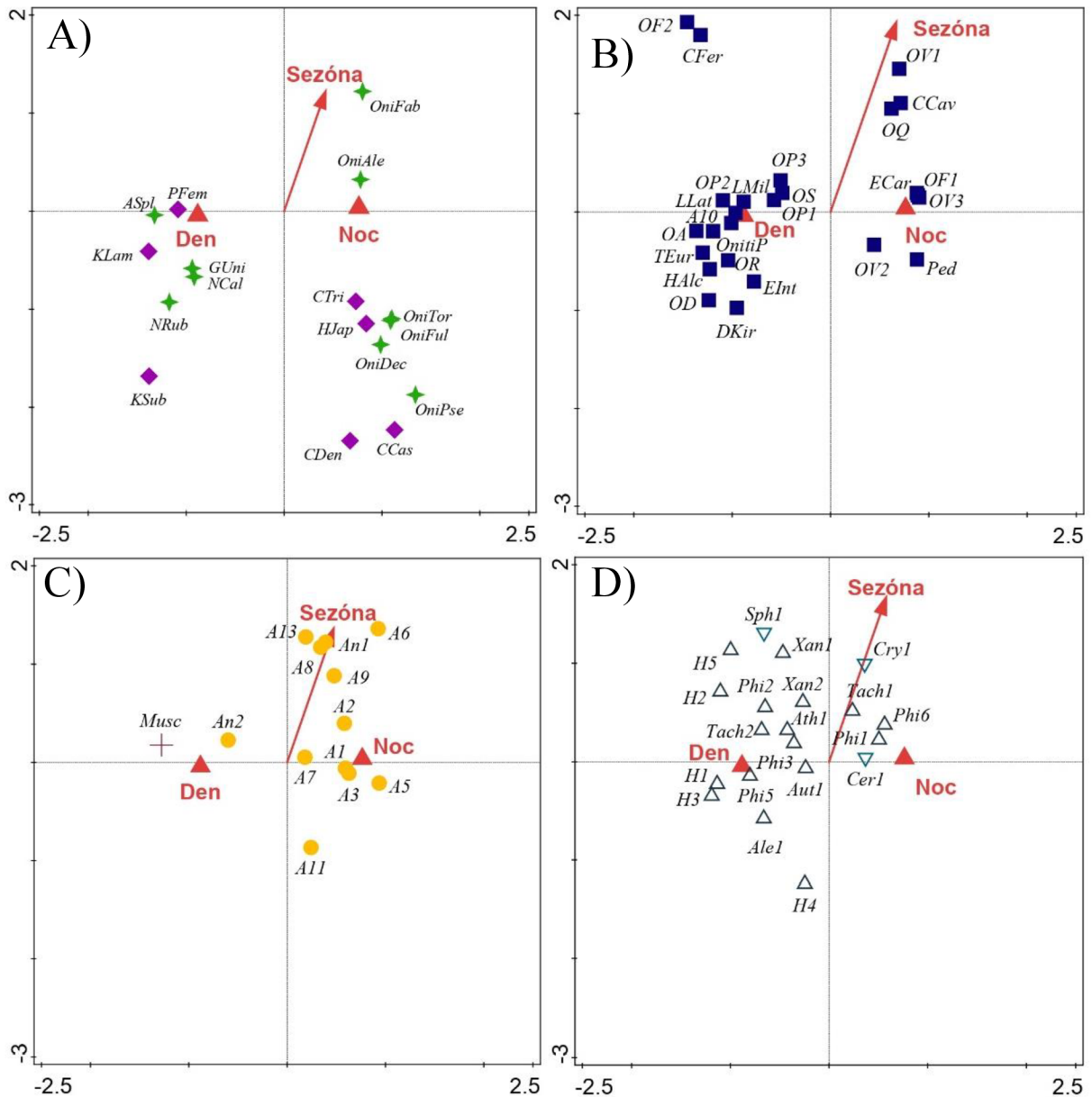
Druh/Morfodruh	Zkratka druhu	Klasifikace	Denní aktivita	Sukcesní optimum	Sezónní optimum	Preferovaná velikost zdroje	Abundance v sukcesním datasetu	Abundance v sezónním datasetu	Abundance velikostním datasetu
<b>Gilda: Slabá</b>									
<i>Proagoderus tersidoris*</i>		Scarabaeinae: Onthophagini					2	0	1
<b>Gilda: Obývači</b>									
<i>Anotylus sp 1</i>	An1	Staphylinidae: Oxytelinae	Noc	3	5	1.5 1	61	39	68
<i>Anotylus sp 2</i>	An2	Staphylinidae: Oxytelinae	Den	2	4	0.75 1	54	27	48
<i>Anotylus sp 3</i>	An3	Staphylinidae: Oxytelinae	Den	3		0.25 1	9	1	12
<i>Anotylus sp 4*</i>		Staphylinidae: Oxytelinae					0	0	1
<i>Aphodius sp 1</i>	A1	Aphodiinae	Noc	2	3	0.75 1	447	207	364
<i>Aphodius sp 2</i>	A2	Aphodiinae	Noc	2	4	0.75 1	266	107	158
<i>Aphodius sp 3</i>	A3	Aphodiinae	Noc	3	3	0.75 1	507	319	546
<i>Aphodius sp 4</i>	A4	Aphodiinae				1.5 1	3	2	12
<i>Aphodius sp 5</i>	A5	Aphodiinae	Noc	2	3	1.5 1	69	42	44
<i>Aphodius sp 6</i>	A6	Aphodiinae	Noc	2	5	0.25 1	27	10	38
<i>Aphodius sp 7</i>	A7	Aphodiinae	Noc	2	4	3 1	148	80	154
<i>Aphodius sp 8</i>	A8	Aphodiinae	Noc	2	5		12	5	3
<i>Aphodius sp 9</i>	A9	Aphodiinae	Noc	3	4	1.5 1	58	35	44
<i>Aphodius sp 11</i>	A11	Aphodiinae	Noc	4	3	1.5 1	32	22	54
<i>Aphodius sp 12</i>	A12	Aphodiinae	Noc	1		0.25 1	13	2	14
<i>Aphodius sp 13</i>	A13	Aphodiinae	Noc	2	5	0.75 1	16	5	27

Druh/Morfodruh	Zkratka druhu	Klasifikace	Denní aktivita	Sukcesní optimum	Sezónní optimum	Preferovaná velikost zdroje	Abundance v sukcesním datasetu	Abundance v sezónním datasetu	Abundance velikostním datasetu
<b>Gilda: Omnivoři</b>									
<i>Cercyon sp</i>	Cer1	Hydrophilidae	Noc	2	4	1.5 1	54	32	76
<i>Cryptopleurum sp 1</i>	Cry1	Hydrophilidae	Noc	2	5	3 1	15	8	18
<i>Cryptopleurum sp 2</i>	Cry2	Hydrophilidae	Nelze určit	2		3 1	10	4	5
<i>Sphaeridium sp</i>	Sph1	Hydrophilidae	Den	3	5	1.5 1	24	20	54
<b>Gilda: Predátoři</b>									
<i>Hister sp 1</i>	H1	Histeridae	Den	3	3	1.5 1	87	41	95
<i>Hister sp 2</i>	H2	Histeridae	Den	2	4	1.5 1	39	36	33
<i>Hister sp 3</i>	H3	Histeridae	Den	3	3	3 1	82	50	121
<i>Hister sp 4</i>	H4	Histeridae	Den	3	2	3 1	30	17	73
<i>Hister sp 5</i>	H5	Histeridae	Den	4	5	3 1	17	9	31
<i>Hister sp 6*</i>		Histeridae					3	2	4
<i>Hister sp 7</i>	H7	Histeridae	Den	4		1.5 1	5	2	7
<i>Aleochara sp 1</i>	Ale1	Staphylinidae: Aleocharinae	Nelze určit	2	3	3 1	10	8	22
<i>Aleochara sp 2</i>	Ale2	Staphylinidae: Aleocharinae	Den	4		0.25 1	7	4	14
<i>Aleochara sp 3*</i>		Staphylinidae: Aleocharinae					1	0	0
<i>Atheta sp</i>	Ath1	Staphylinidae: Aleocharinae	Den	4	4	3 1	26	8	11
<i>Autalia sp 1</i>	Aut1	Staphylinidae: Aleocharinae	Noc	5	3		10	9	1

Druh/Morfodruh	Zkratka druhu	Klasifikace	Denní aktivita	Sukcesní optimum	Sezónní optimum	Preferovaná velikost zdroje	Abundance v sukcesním datasetu	Abundance v sezónním datasetu	Abundance velikostním datasetu
<b>Gilda: Predátoři</b>									
<i>Autalia sp 2*</i>		Staphylinidae: Aleocharinae					2	1	0
<i>Philonthus sp 1</i>	Phi1	Staphylinidae: Philonthinae	Noc	2	4	3 1	343	117	285
<i>Philonthus sp 2</i>	Phi2	Staphylinidae: Philonthinae	Den	2	4	0.75 1	204	113	254
<i>Philonthus sp 3</i>	Phi3	Staphylinidae: Philonthinae	Den	4	4	3 1	12	10	19
<i>Philonthus sp 4*</i>		Staphylinidae: Philonthinae					2	1	2
<i>Philonthus sp 5</i>	Phi5	Staphylinidae: Philonthinae	Nelze určit	3	3	3 1	23	22	96
<i>Philonthus sp 6</i>	Phi6	Staphylinidae: Philonthinae	Noc	3	4	0.75 1	225	73	218
<i>Philonthus sp 7*</i>		Staphylinidae: Philonthinae					3	3	1
<i>Tachyporus sp 1</i>	Tach1	Staphylinidae: Tachyporinae	Nelze určit	4	4	3 1	16	7	19
<i>Tachyporus sp 2</i>	Tach2	Staphylinidae: Tachyporinae	Denní	3	4	0.25 1	13	5	5
<i>Xantholinus sp 1</i>	Xan1	Staphylinidae: Xantholinae	Nelze určit	3	5		10	10	4
<i>Xantholinus sp 2</i>	Xan2	Staphylinidae: Xantholinae	Noc	4	4	3 1	22	14	18
<b>Larvy much</b>									
<i>Muscidae spp</i>	Musc	Muscidae	Den	3	4	1.5 1	109	29	28

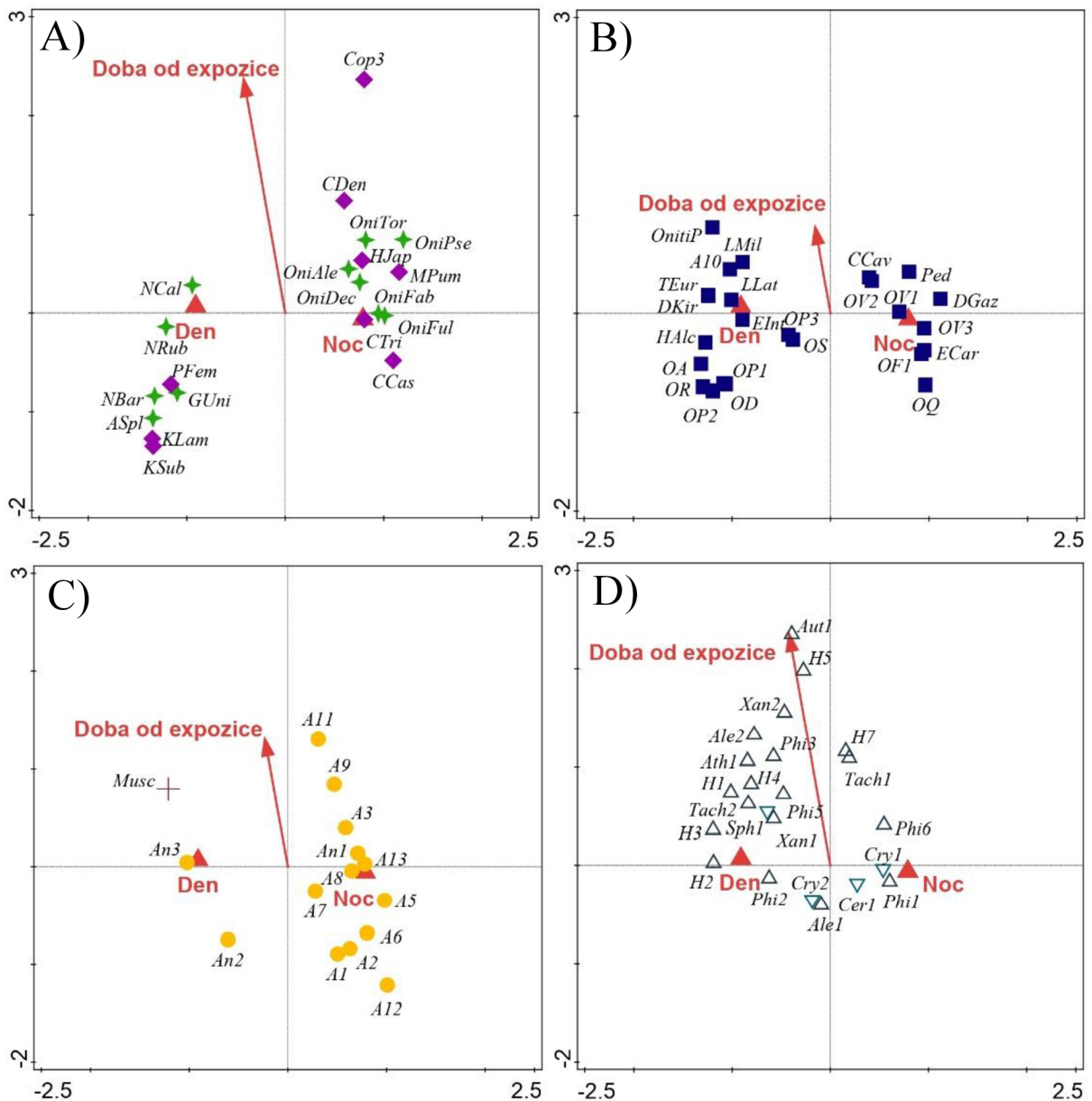


**Obr. P1:** Dílčí ordinační diagramy druhů daných ekologických gild vycházející z CCA testující vliv typu sběru (denní sběry a noční sběry) na abundance druhů. Každý z těchto diagramů vychází z toho v Obr. 5 v textu, pro lepší přehlednost však zde každý zobrazuje pouze druhy určité gildy/dvou gild, A = zobrazení vlivu denní doby na relokačně dominantní a silné druhy koprofágů, B = zobrazení vlivu denní doby na relokační slabé druhy koprofágů, C = zobrazení vlivu denní doby na koprofágy obývače a larvy much, D = zobrazení vlivu denní doby na omnivory a predátory, světle červené trojúhelníky jsou indikátory vysvětlující proměnné: Den = denní typ sběru (sběry denních replikací), Noc = noční typ sběru (sběry nočních replikací), příslušnosti druhů k ekologickým gildám jsou vyznačeny barevnými symboly: fialový kosočtverec = dominantní koprofágové (rychle relokují velké množství trusu), zelená hvězda = silní koprofágové (rychle relokují malé množství trusu, nebo velké množství pomalu), modrý čtverec = slabí koprofágové (relokují malé množství trusu pomalu), žluté kolečko = koprofágové obývači (trus nerelokují), světlý obrácený trojúhelník = omnivoři (mezi larvální a adultní fází života dochází ke změně potravní strategie z predace na koprofagii, či naopak), tmavý trojúhelník = predátoři (v larvální i adultní fázi jsou draví), tmavě červený kříž = larvy much (larvy koprofílních dvoukřídlých z čeledi Muscidae), kompletní druhová a rodová jména jednotlivých druhů, která jsou zde zobrazena zkratkami, lze nalézt v Tab. P1.

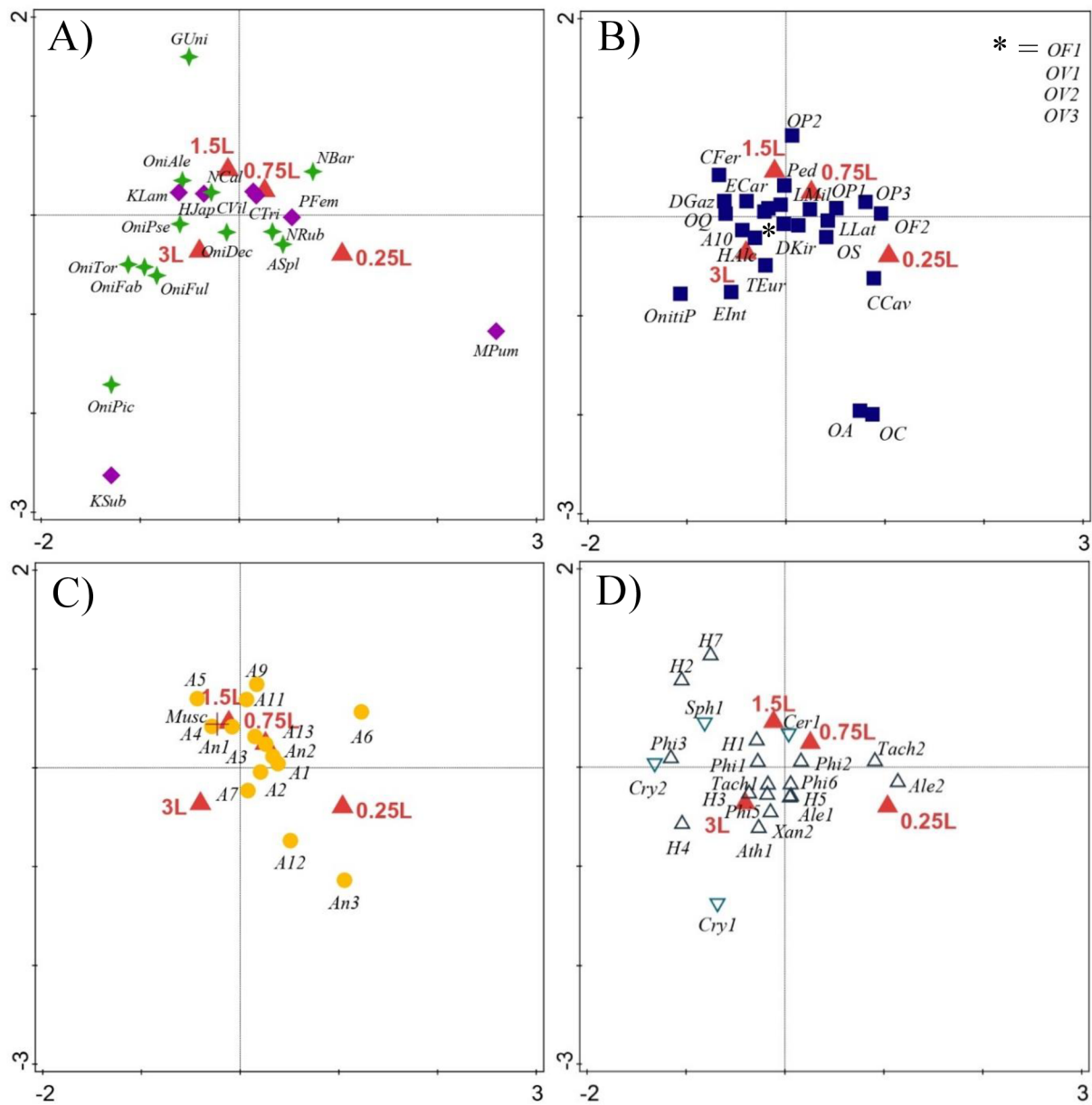


**Obr. P2:** Dílčí ordinační diagramy druhů daných ekologických gild vycházející z CCA testující vliv typu sběru (denní sběry a noční sběry) a sezóny na abundance druhů. Každý z těchto diagramů vychází z toho v Obr. 8 v textu, pro lepší přehlednost však zde každý zobrazuje pouze druhy určité gildy/dvou gild, A = zobrazení vlivu denní doby a sezóny na relokačně dominantní a silné druhy koprofágů, B = zobrazení vlivu denní doby a sezóny na relokační slabé druhy koprofágů, C = zobrazení vlivu denní doby a sezóny na koprofágy obývače a larvy much, D = zobrazení vlivu denní doby a sezóny na omnivory a predátory, světle červené trojúhelníky jsou indikátory vysvětlující proměnné: Den = denní typ sběru (sběry denních replikací), Noc = noční typ sběru (sběry nočních replikací), světle červená šipka Sezóna = vysvětlující proměnná - kontinuální průběh sezóny, příslušnosti druhů k ekologickým gildám jsou vyznačeny barevnými symboly: fialový kosočtverec = dominantní koprofágové (rychle relokují velké množství trusu), zelená hvězda = silní koprofágové (rychle relokují malé množství trusu, nebo velké množství pomalu), modrý čtverec = slabí koprofágové (relokují malé množství trusu pomalu), žluté kolečko = koprofágové obývači (trus nerelokují), světlý obrácený trojúhelník = omnivoři (mezi larvální a adultní fází života dochází ke změně potravní strategie z predace na koprofagii, či naopak), tmavý trojúhelník = predátoři (v larvální i adultní fázi jsou draví), tmavě červený kříž = larvy much (larvy koprofilních dvoukřídlých z čeledi Muscidae), kompletní druhová a rodová jména jednotlivých druhů, která jsou zde zobrazena zkratkami, lze nalézt v Tab. P1.





**Obr. P3:** Dílčí ordinační diagramy druhů daných ekologických gild vycházející z CCA testující vliv typu sběru (denní sběry a noční sběry) a stáří exkrementu (doby jeho expozice) na abundance druhů. Každý z těchto diagramů vychází z toho v Obr. 11 v textu, pro lepší přehlednost však zde každý zobrazuje pouze druhy určité gildy/dvou gild, A = zobrazení vlivu denní doby a stáří exkrementu na relokace dominantní a silné druhy koprofágů, B = zobrazení vlivu denní doby a stáří exkrementu na relokace slabé druhy koprofágů, C = zobrazení vlivu denní doby a stáří exkrementu na koprofágy obývače a larvy much, D = zobrazení vlivu denní doby a stáří exkrementu na omnivory a predátory, světle červené trojúhelníky jsou indikátory vysvětlující proměnné Den = denní typ sběru (sběry denních replikací), Noc = noční typ sběru (sběry nočních replikací), světle červená šipka Doba od expozice = vysvětlující proměnná – kontinuální průběh sukcese (expozice exkrementu), příslušnosti druhů k ekologickým gildám jsou vyznačeny barevnými symboly: fialový kosočtverec = dominantní koprofágové (rychle relokují velké množství trusu), zelená hvězda = silní koprofágové (rychle relokují malé množství trusu, nebo velké množství pomalu), modrý čtverec = slabí koprofágové (relokují malé množství trusu pomalu), žluté kolečko = koprofágové obývači (trus nerelokují), světlý obrácený trojúhelník = omnivory (mezi larvální a adultní fází života dochází ke změně potravní strategie z predace na koprofagii, či naopak), tmavý trojúhelník = predátory (v larvální i adultní fázi jsou draví), tmavě červený kříž = larvy much (larvy koprofílních dvoukřídlých z čeledi Muscidae), kompletní druhová a rodová jména jednotlivých druhů, která jsou zde zobrazena zkratkami, lze nalézt v Tab. P1.



**Obr. P4:** Dílčí ordinační diagramy druhů daných ekologických gild vycházející z CCA testující vliv velikosti exkrementu na abundance druhů. Každý z těchto diagramů vychází z toho v Obr. 14 v textu, pro lepší přehlednost však zde každý zobrazuje pouze druhy určité gildy/dvou gild A = zobrazení vlivu velikosti exkrementu na relokačně dominantní a silné druhy koprofágů, B = zobrazení vlivu velikosti exkrementu na relokační slabé druhy koprofágů, C = zobrazení vlivu velikosti exkrementu na koprofágy obývače a larvy much, D = zobrazení vlivu velikosti exkrementu na omnivory a predátory, světle červené trojúhelníky jsou indikátory vysvětlující proměnné: 0,25L = exkrement o objemu 0.25 l, 0,75L = exkrement o objemu 0.75 l, 1,5L = exkrement o objemu 1.5 l, 3L = exkrement o objemu 3 l, příslušnosti druhů k ekologickým gildám jsou vyznačeny barevnými symboly: fialový kosočtverec = dominantní koprofágové (rychle relokují velké množství trusu), zelená hvězda = silní koprofágové (rychle relokují malé množství trusu, nebo velké množství pomalu), modrý čtverec = slabí koprofágové (relokují malé množství trusu pomalu), žluté kolečko = koprofágové obývači (trus nerelokují), světlý obrácený trojúhelník = omnivoři (mezi larvální a adultní fází života dochází ke změně potravní strategie z predace na koprofagii, či naopak), tmavý trojúhelník = predátoři (v larvální i adultní fázi jsou draví), tmavě červený kříž = larvy much (larvy koprofílních dvoukřídlých z čeledi Muscidae), kompletní druhová a rodová jména jednotlivých druhů, která jsou zde zobrazena zkratkami, lze nalézt v Tab. P1.



A)

		Denní									Noční				Nelze určit			
		Ath1	H1	H2	H3	H4	H5	Phi2	Phi3	Tach2	Aut1	Phi1	Phi6	Xan2	Phi5	Tach1	Xan1	Ale1
Denní	Ath1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	H1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	H2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	H3	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	H4	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	H5	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	Phi2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	Phi3	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	Tach2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Noční	Aut1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	Phi1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	Phi6	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	Xan2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Nelze určit	Phi5	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	Tach1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	Xan1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	Ale1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■

B)

		Denní	Noční	
		Sph1	Cer1	Cry1
Denní	Sph1	■	■	■
Noční	Cer1	■	■	■
	Cry1	■	■	■

**Obr. P6:** Základní interakční tabulka 17 nejvíce abundantních druhů predátorů a 3 nejvíce abundantních druhů omnivorů. A = tabulka 17 nejvíce abundantních druhů predátorů, tedy se 136 potenciálními interakcemi, B = tabulka 3 nejvíce abundantních druhů omnivorů, tedy se 3 potenciálními interakcemi, Denní = druhy aktivní během dne, Noční = druhy aktivní během noci, Nelze určit = z analýzy nebylo možné jednoznačně určit denní aktivitu druhů, a bylo tak s nimi následně zacházeno jako s druhy, které mohou být aktivní ve dne i v noci, kompletní druhová a rodová jména jednotlivých druhů, která jsou zde zobrazena zkratkami, lze nalézt v Tab. P1.

		Interakční druh																																																				
		Dominantní								Silní								Slabí								Obývači																												
		Denní				Noční				Denní				Noční				Denní				Noční				Denní				Noční																								
		KLam	KSub	PFem	CTri	CCas	CDen	HJap	Aspl	GUri	NCal	NRub	OniAls	OniDec	OniFab	OniFul	OniPas	OniTor	A10	DKir	EInt	HAic	LLat	LMit	OnitP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OF1	OQ	GV1	GV2	GV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	A9	A11	A13	
Druh	Dominantní	Denní	KLam	KSub	PFem	CTri	CCas	CDen	HJap	Aspl	GUri	NCal	NRub	OniAls	OniDec	OniFab	OniFul	OniPas	OniTor	A10	DKir	EInt	HAic	LLat	LMit	OnitP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OF1	OQ	GV1	GV2	GV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	A9	A11	A13
		Noční	CTri	CCas	CDen	HJap	Aspl	GUri	NCal	NRub	OniAls	OniDec	OniFab	OniFul	OniPas	OniTor	A10	DKir	EInt	HAic	LLat	LMit	OnitP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OF1	OQ	GV1	GV2	GV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	A9	A11	A13			
		Silní	Denní	Aspl	GUri	NCal	NRub	OniAls	OniDec	OniFab	OniFul	OniPas	OniTor	A10	DKir	EInt	HAic	LLat	LMit	OnitP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OF1	OQ	GV1	GV2	GV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	A9	A11	A13						
			Noční	OniAls	OniDec	OniFab	OniFul	OniPas	OniTor	A10	DKir	EInt	HAic	LLat	LMit	OnitP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OF1	OQ	GV1	GV2	GV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	A9	A11	A13										
	Slabí		Denní	A10	DKir	EInt	HAic	LLat	LMit	OnitP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OF1	OQ	GV1	GV2	GV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	A9	A11	A13																
			Noční	OniAls	OniDec	OniFab	OniFul	OniPas	OniTor	A10	DKir	EInt	HAic	LLat	LMit	OnitP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OF1	OQ	GV1	GV2	GV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	A9	A11	A13										
		Obývači	Denní	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	A9	A11	A13																																							
			Noční	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	A9	A11	A13																																							

**Obr. P7:** Interakční tabulka 52 nejvíce abundantních koprofágů se zahrnutím hierarchie relokačních gild, tedy o 1711 mezidruhových interakcích, ke kterým může docházet. Druh = druhy čtyř gild koprofágních brouků dle relokačních schopností, na tyto druhy je vyvíjen tlak ze strany druhů v kolonce Interakčních druh, Interakční druh = druhy čtyř gild koprofágních brouků dle relokačních schopností, toto jsou druhy, které (ne)vyvíjejí relokační tlak na druhy v kolonce Druh, Dominantní = relokačně nejsilnější - relokují velké množství trusu za krátkou dobu, Silní = relokačně druzi nejsilnější - relokují malé množství trusu za krátkou dobu, nebo relokují velké množství za delší dobu, Slabí = relokačně třetí nejsilnější - relokují malé množství trusu za delší dobu, Obývači = relokačně nejslabší - trus nerelokují, Denní = druhy aktivní během dne, Noční = druhy aktivní během noci, šedé buňky = ke kompetiční interakci nedochází, jelikož Druh je silnější relokační gilda, než Interakční druh, fialové buňky = kompetiční interakce o nejmenší intenzitě, mezi druhy ze stejné relokační gildy, žluté buňky = kompetiční interakce o druhé nejmenší intenzitě, Interakční druh je v relokační hierarchii o jeden „řád“ vyš než Druh, zelené buňky = kompetiční interakce o druhé nejvyšší intenzitě, Interakční druh je v relokační hierarchii o dva „řády“ vyš než Druh, modré buňky = kompetiční interakce o nejvyšší intenzitě, Interakční druh je v relokační hierarchii o tři „řády“ vyš než Druh, jen v případě, kdy je Druh obývač a Interakční druh je dominantní, kompletní druhová a rodová jména jednotlivých druhů, která jsou zde zobrazena zkratkami, lze nalézt v Tab. P1, z důvodu lepší čitelnosti tabulky doporučuji přiblížení alespoň 150%.

		Interakční druh																																																			
		Dominantní							Silní							Slabí												Obyvači																									
		Denní			Noční				Denní			Noční				Denní						Noční						Denní			Noční																						
	Klam	KSub	PFem	CTri	CCas	CDen	Hjap	Aspl	GUni	NCal	NRub	OniAle	OniDec	OniFab	OniFul	OniPse	OniTor	A10	DKir	Eint	HAic	LLat	LVil	OniP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OP1	OG	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13	
Dominantní	Denní	KLam	KSub	PFem	CTri	CCas	CDen	Hjap	Aspl	GUni	NCal	NRub	OniAle	OniDec	OniFab	OniFul	OniPse	OniTor	A10	DKir	Eint	HAic	LLat	LVil	OniP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OP1	OG	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13
	Noční	CTri	CCas	CDen	Hjap	Aspl	GUni	NCal	NRub	OniAle	OniDec	OniFab	OniFul	OniPse	OniTor	A10	DKir	Eint	HAic	LLat	LVil	OniP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OP1	OG	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13			
silní	Denní	Aspl	GUni	NCal	NRub	OniAle	OniDec	OniFab	OniFul	OniPse	OniTor	A10	DKir	Eint	HAic	LLat	LVil	OniP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OP1	OG	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13							
	Noční	OniAle	OniDec	OniFab	OniFul	OniPse	OniTor	A10	DKir	Eint	HAic	LLat	LVil	OniP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OP1	OG	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13											
	Denní	DKir	Eint	HAic	LLat	LVil	OniP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OP1	OG	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13																		
	Noční	OniP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OP1	OG	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13																							
	Denní	ECar	CCav	OP1	OG	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13																																
	Noční	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13																																				
	Denní	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13																																								
slabí	Denní	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OP1	OG	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13																										
	Noční	OniP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OP1	OG	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13																							
	Denní	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OP1	OG	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13																										
	Noční	OniP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OP1	OG	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13																							
	Denní	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OP1	OG	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13																										
	Noční	OniP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OP1	OG	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13																							
	Denní	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OP1	OG	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13																										
	Noční	OniP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OP1	OG	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13																							
	Denní	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OP1	OG	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13																										
	Noční	OniP	OA	OD	OP1	OP2	OP3	OR	OS	TEur	ECar	CCav	OP1	OG	OV1	OV2	OV3	Ped	An2	An1	A1	A2	A3	A5	A6	A7	A8	AP	A11	A13																							

**Obr. P8:** Hierarchická interakční tabulka 52 nejvíce abundantních koprofágů se zahrnutím segregací napříč denní aktivitou. Druh = druhy čtyř gild koprofágických brouků dle relokačních schopností, na tyto druhy je vyvíjen tlak ze strany druhů v kolonce Interakčních druh, Interakční druh = druhy čtyř gild koprofágických brouků dle relokačních schopností, toto jsou druhy, které (ne)vyvíjejí relokační tlak na druhy v kolonce Druh, Dominantní = relokačně nejsilnější - relokuji velké množství trusu za krátkou dobu, Silní = relokačně druzí nejsilnější - relokuji malé množství trusu za krátkou dobu, nebo relokuji velké množství za delší dobu, Slabí = relokačně třetí nejsilnější - relokuji malé množství trusu za delší dobu, Obyvači = relokačně nejslabší - trus nerelokuji, Denní = druhy aktivní během dne, Noční = druhy aktivní během noci, šedé buňky = ke kompetiční interakci nedochází, jelikož Druh je silnější relokátor, než Interakční druh, fialové buňky = kompetiční interakce o nejmenší intenzitě, mezi druhy ze stejné relokační gildy, žluté buňky = kompetiční interakce o druhé nejmenší intenzitě, Interakční druh je v relokační hierarchii o jeden „řád“ vyš než Druh, zelené buňky = kompetiční interakce o druhé nejvyšší intenzitě, Interakční druh je v relokační hierarchii o dva „řády“ vyš než Druh, modré buňky = kompetiční interakce o nejvyšší intenzitě, Interakční druh je v relokační hierarchii o tři „řády“ vyš než Druh, jen v případě, kdy je Druh obyvač a Interakční druh je dominantní, D = interakce může být eliminována díky segregaci daných dvou druhů napříč denní dobou, kompletní druhová a rodová jména jednotlivých druhů, která jsou zde zobrazena zkratkami, lze nalézt v Tab. P1, z důvodu lepší čitelnosti tabulky doporučuji přiblížení alespoň 150%.

A)

		Denní									Noční				Nelze určit			
		Ath1	H1	H2	H3	H4	H5	Phi2	Phi3	Tach2	Aut1	Phi1	Phi6	Xan2	Phi5	Tach1	Xan1	Ale1
Denní	Ath1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	H1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	H2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	H3	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	H4	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	H5	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	Phi2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	Phi3	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	Tach2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Noční	Aut1	D	D	D	D	D	D	D	D	■	■	■	■	■	■	■	■	
	Phi1	D	D	D	D	D	D	D	D	■	■	■	■	■	■	■	■	
	Phi6	D	D	D	D	D	D	D	D	■	■	■	■	■	■	■	■	
	Xan2	D	D	D	D	D	D	D	D	■	■	■	■	■	■	■	■	
Nelze určit	Phi5	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
	Tach1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
	Xan1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
	Ale1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	

B)

		Denní	Noční	
		Sph1	Cer1	Cry1
Denní	Sph1	■	■	■
Noční	Cer1	D	■	■
	Cry1	D	■	■

**Obr. P9:** Interakční tabulka 17 nejvíce abundantních druhů predátorů a 3 nejvíce abundantních druhů omnivorů se zahrnutím segregací napříč denní aktivitou. A = tabulka 17 nejvíce abundantních druhů predátorů, B = tabulka 3 nejvíce abundantních druhů omnivorů, Denní = druhy aktivní během dne, Noční = druhy aktivní během noci, Nelze určit = z analýzy nebylo možné jednoznačně určit denní aktivitu druhů, a bylo tak s nimi následně zacházeno jako s druhy, které mohou být aktivní ve dne i v noci, D = interakce může být eliminována díky segregaci daných dvou druhů napříč denní dobou, kompletní druhová a rodová jména jednotlivých druhů, která jsou zde zobrazena zkratkami, lze nalézt v Tab. P1.





A)

		Denní									Noční				Nelze určit			
		Ath1	H1	H2	H3	H4	H5	Phi2	Phi3	Tach2	Aut1	Phi1	Phi6	Xan2	Phi5	Tach1	Xan1	Ale1
Denní	Ath1	■																
	H1	Se	■															
	H2		Se	■														
	H3	Se		Se	■													
	H4	Se	Se	Se	Se	■												
	H5	Se	Se		Se	Se	■											
	Phi2		Se		Se	Se	Se	■										
	Phi3			Se	Se	Se	Se		■									
	Tach2		Se		Se	Se	Se			■								
Noční	Aut1	D	D	D	D	D	D	D	D	■								
	Phi1	D	D	D	D	D	D	D	D		■							
	Phi6	D	D	D	D	D	D	D	D			■						
	Xan2	D	D	D	D	D	D	D	D	Se			■					
Nelze určit	Phi5			Se		Se	Se	Se				Se	Se	■				
	Tach1		Se		Se	Se	Se			Se				Se	■			
	Xan1	Se	Se		Se	Se		Se	Se	Se	Se	Se	Se	Se	Se	■		
	Ale1	Se		Se		Se	Se	Se	Se	Se	Se	Se	Se		Se	Se	■	

B)

		Denní	Noční	
		Sph1	Cer1	Cry1
Denní	Sph1	■		
Noční	Cer1	D	■	
	Cry1	D	Se	■

**Obr. P11:** Interakční tabulka 17 nejvíce abundantních druhů predátorů a 3 nejvíce abundantních druhů omnivorů se zahrnutím segregací napříč denní aktivitou a sezónou. A = tabulka 17 nejvíce abundantních druhů predátorů, B = tabulka 3 nejvíce abundantních druhů omnivorů, Denní = druhy aktivní během dne, Noční = druhy aktivní během noci, Nelze určit = z analýzy nebylo možné jednoznačně určit denní aktivitu druhů, a bylo tak s nimi následně zacházeno jako s druhy, které mohou být aktivní ve dne i v noci, D = interakce může být eliminována díky segregaci daných dvou druhů napříč denní dobou, Se = interakce může být eliminována díky segregaci daných dvou druhů napříč sezónou, kompletní druhová a rodová jména jednotlivých druhů, která jsou zde zobrazena zkratkami, lze nalézt v Tab. P1.



A)

		Denní									Noční				Nelze určit				
		Ath1	H1	H2	H3	H4	H5	Phi2	Phi3	Tach2	Aut1	Phi1	Phi6	Xan2	Phi5	Tach1	Xan1	Ale1	
Denní	Ath1																		
	H1																		
	H2	Su	Su																
	H3	Su																	
	H4			Su															
	H5	Su	Su	Su	Su	Su													
	Phi2	Su	Su		Su	Su	Su												
	Phi3			Su	Su		Su	Su											
	Tach2			Su			Su	Su	Su										
Noční	Aut1	D	D	D	D	D	D	D	D	D									
	Phi1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	Su								
	Phi6	D	D	D	D	D	D	D	D	D	Su	Su							
	Xan2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	Su	Su	Su						
Nelze určit	Phi5			Su			Su	Su			Su	Su		Su					
	Tach1			Su	Su		Su	Su			Su	Su	Su						
	Xan1	Su					Su	Su	Su		Su	Su		Su		Su			
	Ale1		Su	Su	Su	Su	Su			Su	Su		Su		Su		Su		

**Obr. P13:** Interakční tabulka 17 nejvíce abundantních druhů predátorů a 3 nejvíce abundantních druhů omnivorů se zahrnutím segregací napříč denní aktivitou a stářím exkrementu. A = tabulka 17 nejvíce abundantních druhů predátorů, B = tabulka 3 nejvíce abundantních druhů omnivorů, Denní = druhy aktivní během dne, Noční = druhy aktivní během noci, Nelze určit = z analýzy nebylo možné jednoznačně určit denní aktivitu druhů, a bylo tak s nimi následně zacházeno jako s druhy, které mohou být aktivní ve dne i v noci, D = interakce může být eliminována díky segregaci daných dvou druhů napříč denní dobou, Su = interakce může být eliminována díky segregaci daných dvou druhů napříč stářím exkrementu (odlišnými optimy v sukcesi), kompletní druhová a rodová jména jednotlivých druhů, která jsou zde zobrazena zkratkami, lze nalézt v Tab. P1.

B)

		Denní	Noční	
		Sph1	Cer1	Cry1
Denní	Sph1			
Noční	Cer1	D		
	Cry1	D		



A)

		Denní								Noční				Nelze určit				
		Ath1	H1	H2	H3	H4	H5	Phi2	Phi3	Tach2	Aut1	Phi1	Phi6	Xan2	Phi5	Tach1	Xan1	Ale1
Denní	Ath1																	
	H1	V																
	H2	V																
	H3		V	V														
	H4		V	V														
	H5		V	V														
	Phi2	V	V	V	V	V	V											
	Phi3		V	V				V										
	Tach2	V	V	V	V	V	V	V	V									
Noční	Aut1	D	D	D	D	D	D	D	D									
	Phi1	D	D	D	D	D	D	D	D									
	Phi6	D	D	D	D	D	D	D	D		V							
	Xan2	D	D	D	D	D	D	D	D			V						
Nelze určit	Phi5		V	V				V		V			V					
	Tach1		V	V				V		V			V					
	Xan1																	
	Ale1		V	V				V		V			V					

B)

		Denní	Noční	
		Sph1	Cer1	Cry1
Denní	Sph1			
Noční	Cer1	D		
	Cry1	D	V	

**Obr. P15:** Interakční tabulka 17 nejvíce abundantních druhů predátorů a 3 nejvíce abundantních druhů omnivorů se zahrnutím segregací napříč denní dobou a velikostí zdroje. A = tabulka 17 nejvíce abundantních druhů predátorů, B = tabulka 3 nejvíce abundantních druhů omnivorů, Denní = druhy aktivní během dne, Noční = druhy aktivní během noci, Nelze určit = z analýzy nebylo možné jednoznačně určit denní aktivitu druhů, a bylo tak s nimi následně zacházeno jako s druhy, které mohou být aktivní ve dne i v noci, D = interakce může být eliminována díky segregaci daných dvou druhů napříč denní dobou, V = interakce může být eliminována díky segregaci daných dvou druhů napříč velikostí zdroje, kompletní druhová a rodová jména jednotlivých druhů, která jsou zde zobrazena zkratkami, lze nalézt v Tab. P1.



A)

		Denní								Noční				Nelze určit				
		Ath1	H1	H2	H3	H4	H5	Phi2	Phi3	Tach2	Aut1	Phi1	Phi6	Xan2	Phi5	Tach1	Xan1	Ale1
Denní	Ath1																	
	H1	V, Se																
	H2	V, Su	Se, Su															
	H3	Se, Su	V	V, Se														
	H4	Se	V, Se	V, Se, Su	Se													
	H5	Se, Su	V, Se, Su	V, Su	Se, Su	Se, Su												
	Phi2	V, Su	V, Se, Su	V	V, Se, Su	V, Se, Su	V, Se, Su	V, Se, Su										
	Phi3	V	V, Se, Su	Se, Su	Se	Se, Su	Se, Su	V, Su										
	Tach2	V	V, Se	V, Su	V, Se	V, Se	V, Se, Su	V, Su	V, Su									
Noční	Aut1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	Su							
	Phi1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	Su	V, Su						
	Phi6	D	D	D	D	D	D	D	D	D	Su	V, Su						
	Xan2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	Se, Su	Su	V, Su					
Nelze určit	Phi5	V	V, Se, Su	Se	Se, Su	V, Se, Su	V	V	Su	Su	V, Se	Se, Su						
	Tach1	V, Se	V, Su	Se, Su	Se	Se, Su	V, Su	V	Se, Su	Su	V, Su	Se						
	Xan1	Se, Su	Se	Se	Se	Su	Se, Su	Se, Su	Se	Se, Su	Se, Su	Se	Se, Su	Se	Se, Su			
	Ale1	Se	V, Su	V, Se, Su	Su	Se, Su	Se, Su	V, Se	Se,	V, Se, Su	Se, Su	Se	V, Se, Su	Se	Su	Se	Se, Su	

**Obr. P17:** Finální interakční tabulka 17 nejvíce abundantních druhů predátorů a 3 nejvíce abundantních druhů omnivorů se zahrnutím segregací napříč denní dobou a velikostí zdroje. A = tabulka 17 nejvíce abundantních druhů predátorů, B = tabulka 3 nejvíce abundantních druhů omnivorů, Denní = druhy aktivní během dne, Noční = druhy aktivní během noci, Nelze určit = z analýzy nebylo možné jednoznačně určit denní aktivitu druhů, a bylo tak s nimi následně zacházeno jako s druhy, které mohou být aktivní ve dne i v noci, D = interakce může být eliminována díky segregaci daných dvou druhů napříč denní dobou, Se = interakce může být eliminována díky segregaci daných dvou druhů napříč sezónou, Su = interakce může být eliminována díky segregaci daných dvou druhů napříč stářím exkrementu (odlišnými optimy v sukcesi), V = interakce může být eliminována díky segregaci daných dvou druhů napříč velikostí zdroje, červeně ohraničené buňky = dané interakce nemůžou být eliminovány žádnou ze segregací napříč studovanými faktory, kompletní druhová a rodová jména jednotlivých druhů, která jsou zde zobrazena zkratkami, lze nalézt v Tab. P1.

B)

		Denní	Noční	
		Sph1	Cer1	Cry1
Denní	Sph1			
Noční	Cer1	D		
	Cry1	D	V, Se	