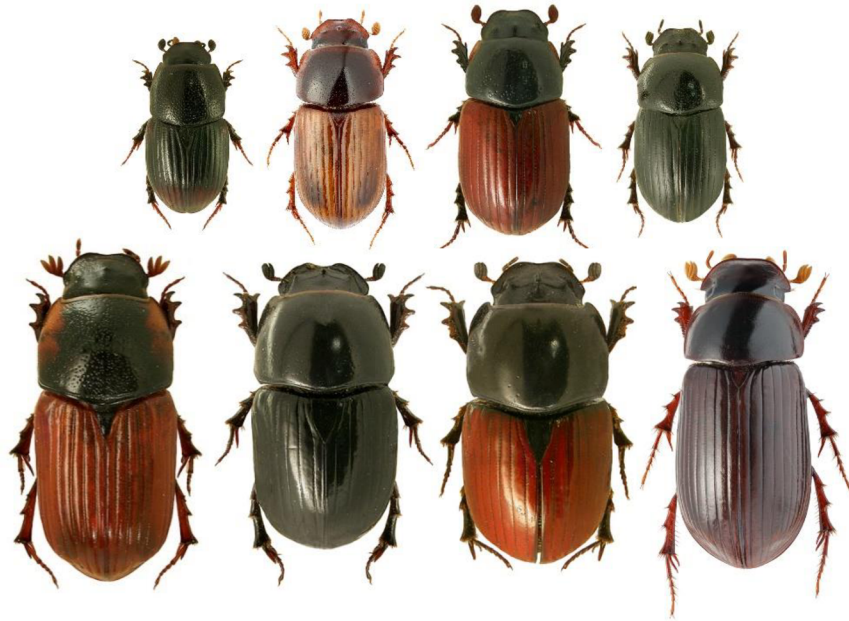


Přírodovědecká fakulta
Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích



Kompetice temperátních koprofágních brouků -
konečné rozuzlení?

Diplomová práce

Bc. Ondřej Vácha

RNDr. František X. J. Sládeček, Ph.D.

České Budějovice, 2023

Vácha, O. (2023): **Kompetice temperátních koprofágních brouků – konečné rozuzlení?** [Competition of temperate dungbeetles – final resolution? Mgr. Thesis, in Czech] – 86 pp., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

ANOTACE

The effects of season, sunlight, habitat size and intraspecific aggregation on coprophagous beetles were studied in Czech Republic. Experiments focused on intraspecific aggregation of larvae of individual beetle species and their interaction with earthworms were carried out. All of the factors mentioned above had some degree of effect on beetles abundance and species richness. Furthermore, various species segregate along the factors' axes or are intraspecific aggregated, and thus facilitate species coexistence.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracoval/a samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

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

V Českých Budějovicích, 13.4.2023

.....
Ondřej Vácha

Poděkování:

Především bych rád poděkoval mému školiteli Františku Xaveru Jiřímu Sládečkovi za rozumné vedení mé práce. Můj dík mu patří především, za vydatnou pomoc se statistickou analýzou. Dále velice děkuji kolegovi a příteli Jakubovi Pawlikovi, který díky své nevídané pracovitosti vydatně pomohl při všech praktických částech mojí práce. Nemalé díky patří i dalšímu kolegovi a příteli Janu Lencovi, se kterým jsme prošli celé období studia a nikdy neváhal s čímkoliv pomoci. Především ale děkuji mým přátelům za mnoho zábavy, rozšíření obzorů a nenahraditelný pocit sounáležitosti. Samozřejmě děkuji i své rodině, která mě vždy bezpodmínečně podporovala po všech myslitelných stránkách. Speciální díky si zaslouží moje maminka, která se v době mé časté nepřítomnosti svědomitě starala o můj chov exotických roháčů. Děkuji také Michaelovi Tansleymu z University of Oxford, za cenné rady v oblasti ekologie žížal. Nakonec bych rád poděkoval pracovníkům laboratoře elektronové mikroskopie, za povolení k provedení polo-laboratorní části mého experimentu, v areálu jejich pracoviště.

Obrázky na titulní straně – první řada, zleva: *Otophorus haemorrhoidalis* (Linnaeus, 1758) - foto: Lech Borowiec, *Bodilopsis rufa* (Moll, 1782) – foto: Maxim Eduardovič Smirnov, *Aphodius fimetarius* (Linnaeus, 1758) – foto: Lech Borowiec, *Agrilinus ater* (De Geer, 1774) – foto: Lech Borowiec. Druhá řada, zleva: *Coprimorphus scrutator* (Herbst, 1789) – foto: Maxim Eduardovič Smirnov, *Teuchestes fossor* (klasická a červená forma) (Linnaeus, 1758) – foto: Lech Borowiec, *Acrosus rufipes* (Linnaeus, 1758) – foto: Kirill Vladimirovič. Fotografie jsou převzaty z webových stránek: [Photo Gallery | UK Beetle Recording \(coleoptera.org.uk\)](http://Photo Gallery | UK Beetle Recording (coleoptera.org.uk)) a [Жуки \(Coleoptera\) и колеоптерологи \(zin.ru\)](http://Жуки (Coleoptera) и колеоптерологи (zin.ru)).

Obsah

1. Úvod.....	1
1.1. Snižování kompetice a druhová koexistence	3
1.1.1. Kompetiční vyloučení, ekologické niky a habitat filtering.....	3
1.1.2. Teorie prostorové koexistence.....	4
1.2. Agregace a druhová koexistence.....	6
1.3. Koprofilní společenstvo	8
1.3.1. Charakteristika společenstva.....	8
1.3.2. Kompetice v koprofágním společenstvu a ekologické guildy	9
1.3.3. Kompetice obývačů podčeledi Aphodiinae.....	10
1.3.4. Koexistence obývačů podčeledi Aphodiinae	13
2. Cíl práce	18
3. Metodika	20
3.1. Terénní část práce.....	20
3.1.1. Lokalita a období sběru.....	20
3.1.2. Sledované druhy	21
3.1.3. Sběr vzorků	21
3.1.4. Determinace vzorků	22
3.2. Polo-laboratorní část práce.....	23
3.2.1. Experimentální design.....	23
3.2.2. Rozšíření experimentu	26
3.3. Statistická analýza dat	27
3.3.1. Jaká je časoprostorová segregace dospělců a jejich larev od sledovaných temperátních obývačů z podčeledi Aphodiinae? S důrazem na sezonalitu, oslunění/zastínění exkrementů, rozdílný objem trusu a vnitrodruhovou agregaci.	27
3.3.2. Mají konkrétní druhy negativní vliv na počet odchovaných larev ostatních druhů a jak je těmito interakcemi ovlivněna vnitrodruhová agregace jejich larev? Liší se míra vnitrodruhové agregace larev mezi přirozenými a experimentálními podmínkami?.....	29
3.3.3. Jaký je vliv žižal na počet odchovaných larev a jejich vnitrodruhovou agregaci u dvou druhů temperátních obývačů (<i>Acrsus rufipes</i> , <i>Bodilopsis rufa</i>) z podčeledi Aphodiinae?	30
4. Výsledky	32
4.1. Jaká je časoprostorová segregace dospělců a jejich larev od sledovaných temperátních obývačů z podčeledi Aphodiinae? S důrazem na sezonalitu, oslunění/zastínění exkrementů, rozdílný objem trusu a vnitrodruhovou agregaci.	32

4.2.	Mají konkrétní druhy negativní vliv na počet odchovaných larev ostatních druhů a jak je těmito interakcemi ovlivněna vnitrodruhová agregace jejich larev? Liší se míra vnitrodruhové agregace larev mezi přirozenými a experimentálními podmínkami?.....	45
4.3.	Shrnutí výsledků z hlediska možných mezidruhových interakcí larev a jejich řešení....	52
4.4.	Jaký je vliv žížal na počet odchovaných larev a jejich vnitrodruhovou agregaci u dvou druhů (<i>Acrsus rufipes</i> , <i>Bodilopsis rufa</i>) temperátních obývačů z podčeledi Aphodiinae?	53
5.	Diskuse.....	58
6.	Závěr	Error! Bookmark not defined.
7.	Seznam citované literatury	75

1. Úvod

Soužití jednotlivých druhů v druhově bohatých společenstvech je dlouhodobě zkoumanou, a přesto stále ne-zcela objasněnou problematikou (MacArthur 1958; Weiher & Keddy 1999; Kraft et al. 2015). Zabránit kompetičnímu vyloučení druhu ze společenstva, a umožnit tak vzájemnou koexistenci, lze zejména prostřednictvím snížení kompetice mezi druhy, které dané společenstvo utváří (Gause 1934; Elton 1946; Beaver 1977).

Potlačení mezidruhové kompetice o zdroje zajišťuje celá řada přirozených mechanismů, z nichž je mnoho popsáno a vysvětleno v nejrůznějších ekologických teoriích. Konkrétně se jedná například o teorie: „habitat filtering“, neutrální teorii a teorii ekologických nik (Hutchinson 1957; Keddy 1992; Hubbell 2001). Syntéza všech těchto teorií společně s dalšími mechanismy stála za vznikem komplexní teorie prostorové koexistence. Tato koexistenční teorie popisuje mnoho vyrovnávacích a stabilizačních mechanismů vedoucích k teoretickému objasnění druhové diverzity ve společenstvech (Chesson 2000(a,b)). Jedním ze stabilizačních mechanismů popisovaných touto teorií je i vnitrodruhová agregace, jež zvyšuje vnitrodruhovou kompetici na úkor kompetice mezidruhové. Tento agregační model koexistence může pomáhat v udržování druhové diverzity ve společenstvech s vysokou mírou kompetice o zdroje, a to zejména v případech, kdy jsou od sebe jednotlivé zdroje jasně prostorově odděleny (Hanski 1981; Ives 1991; Chesson 1994; Chesson 2000(a,b)).

Ideálním příkladem pro výše popsáný jev jsou společenstva efemérních „habitatů“. Vzhledem k pomíjivosti, náhodné časoprostorové distribuci a nutriční bohatosti potravních zdrojů vládne v těchto společenstvech silná kompetice (Finn & Gittings 2003; Scholtz et al. 2009). Kromě například mršin, hníjícího ovoce a plodnic hub, patří k efemérním „habitatům“ i trus (zejména trus velkých býložravců) (Finn 2001). Vnitrodruhová agregace byla potvrzena jak v temperátním, tak v tropickém společenstvu koprofágních brouků (Hutton & Giller 2004; Horgan 2006; Vácha 2020). Na rozdíl od tropického společenstva je v tom temperátním kompetice o potravní zdroje zdánlivě zanedbatelná. Trusu je na první pohled oproti broukům nadbytek, přesto zde dochází k jevům, které jasně vedou ke snižování mezidruhové kompetice (Landin 1961; Holter 1982; Vitner 1998). Kromě vnitrodruhové agregovanosti, lze jmenovat i sezonalitu, nebo vliv sukcesního stádia exkrementu na druhové složení (Gittings & Giller 1997; Sladeczek et al. 2013). Na základě tohoto vědění lze usoudit,

že kompetice v temperátním koprofágním společenstvu probíhá spíše mezi larvami než mezi dospělci (Holter 1979(a); Gittings & Giller 1997; Finn & Gittins 2003). Při uvážení prokázané vnitrodruhové agregace dospělých brouků u většiny dříve zkoumaných druhů, lze vzhledem k vyšší potenciální kompetici předpokládat vyšší míru vnitrodruhové agregovanosti u jejich larev.

Společenstva efemérních „habitatů“ včetně koprofilního hmyzu jsou esenciální složkou přírody. Zpracovávají odpadní hmotu a pomáhají tak navracet živiny zpět do koloběhu (Tixier, Lumaret & Sullivan 2015). Pochopení koexistenčních mechanismů, které udržují druhovou diverzitu těchto společenstev může sehrát významnou úlohu v budoucí ochraně a zachování funkčnosti ekosystémů.

Tato práce je zaměřena na prozkoumání mechanismů umožňující druhové soužití. Zejména na agregační model koexistence ve vztahu ke společenstvu temperátních koprofágních brouků s důrazem na jejich larvální stádia.

1.1. Snižování kompetice a druhová koexistence

1.1.1. **Kompetiční vyloučení, ekologické niky a habitat filtering**

I přesto, že mezidruhová kompetice neprobíhá pouze o potravní zdroje, je nejpřímější cestou k jejímu snížení potravní specializace (MacArthur 1958; MacArthur & Levins 1967; Schoener 1974). Tento princip nicméně nesnižuje vnitrodruhovou kompetici a není ani univerzální pro tu mezidruhovou, neboť v přírodě využívá konkrétní zdroje mnoho druhů (Doube 1990; Begon et al. 1996).

Vyústěním společného výskytu dvou druhů využívajících stejné zdroje je kompetiční vyloučení konkurenčně slabšího druhu. Tento stav nastává, pokud nedojde k zapojení mechanismů snižujících mezidruhovou kompetici (Volterra 1926; Gause 1934). Tyto mechanismy fungují zejména v dostatečně heterogenním prostředí s vícero typy zdrojů, které zajišťují vysokou druhovou diverzitu (Hutchinson 1957; Keddy 1992; Chesson 2000(a,b)).

Díky vertikální, horizontální, ale i časové heterogenitě prostředí nachází mnoho druhů své ekologické niky, ve kterých jsou schopny přežít (MacArthur 1958; Schoener 1974; Droge et al. 2017). Nicméně v reálném prostředí obvykle nedochází k izolaci jednotlivých druhů v jejich ekologických nikách, a tak se tyto niky překrývají. S mírou překryvu roste zároveň míra mezidruhové kompetice, což v krajním případě vede ke kompetičnímu vyloučení slabšího druhu v důsledku limitní podobnosti ekologických nik (Gause 1934; MacArthur & Levins 1967).

Kompletní překryv ekologických nik nastává zejména v rámci jedinců jednoho druhu. V takovém případě si příslušníci daného druhu konkurují převážně mezi sebou a hovoříme tedy o vnitrodruhové kompetici. Pokud v takovémto společenstvu vzroste denzita jedinců na úroveň nosné kapacity jejich prostředí, začnou si mezi sebou konkurovat takovým způsobem, že se zastaví růst jejich populace (Branch 1975; HilleRisLambers et al. 2012).

Nicméně ani v případě vnitrodruhové kompetice nemusí všichni jedinci využívat stejné zdroje, popřípadě mohou využívat zdroje jiným způsobem (Hanski & Cambefort 1991; Finn & Gittings 2003). U hmyzu se často liší potravní preference mezi různými vývojovými stádii, což může vést k celkově vyšší denzitě populace. Dokonce se předpokládá, že právě kvůli této možnosti rozdílné potravní specializace, se u hmyzu vyvinula holometabolie (proměna dokonalá) (Yang 2001). Příklady lze najít i v koprofágním společenstvu, kdy jsou dospělci často

přizpůsobení ke koprofagii a larvy jsou predátory. Takto tomu je například u koprofágních brouků z čeledi Hydrophilidae (*Sphaeridium*, *Cercyon*), anebo u druhu *Mesembrina meridiana* ze skupiny dvoukřídlých (Gittings & Giller 1998; Holter 2004; Dickson et al. 2012). Existují, ale i přímé protiklady jako je *Scatophaga stercoraria*, jejíž larvy jsou koprofágní a dospělci predují (Blanckenhorn et al. 2010).

Kromě kompetičních tlaků působících mezi druhy působí na přežívání druhů i nepřízně prostředí v jakém se druhy vyskytují (Keddy 1992; Kraft et al. 2015). Konkurenceschopnost některých druhů je umožněna zejména díky jejich schopnosti přežít v extrémních prostředích. Tyto hraniční podmínky mohou být stanoveny například teplotou, vlhkostí anebo obranou, kterou vytváří potrava (Verdu et al. 2007; Ramos, Diniz & Valls 2014; Volf et al. 2015). Často dochází k takové sukcesní dynamice, kdy prvotní kolonizátoři (pionýrské druhy) mění podmínky habitatu od extrémů směrem k mírným podmínkám, které je schopno obývat širší spektrum druhů (Holter 1982; Prach & Hobbs 2008; Whipple, Cavallaro & Hoback 2013).

1.1.2. Teorie prostorové koexistence

Kromě ekologických nik a podmínek prostředí bere teorie prostorové koexistence v úvahu i rozdíly mezi druhy ve společenstvech. Tyto rozdíly zahrnují rozdílnou relativní fitness a konkurenceschopnost v prostředí, kde nedochází k prostorové segregaci daných druhů (Chesson 2000(a,b)). U druhů s vyšší relativní fitness je menší šance, že budou z prostředí vykompetovány. Koexistence druhů je usnadněna a stabilizována v případě, že jsou rozdíly v relativní fitness menší, než rozdíly v ekologických nikách (Chesson 2000(a); HilleRisLambers et al. 2012).

V případě, že nenacházíme rozdíly mezi druhy, ať už nikové anebo fitness, pak na tyto druhy nepůsobí klasické kompetiční tlaky, a tak není možné koexistenci nijak usnadňovat ani stabilizovat. V takové situaci je společenstvo utvářeno náhodnými vlivy a řídí se tak podle pravidel neutrální teorie (Bell 2000; Hubbell 2001).

Dále je v teorii prostorové koexistence popsána celá řada mechanismů, které přispívají koexistenci, a udržují tak druhovou diverzitu ve společenstvech. Teorie rozděluje tyto mechanismy na dvě skupiny, přičemž první skupinou jsou mechanismy vyrovnávací (Chesson 2000(a,b)). Vyrovnávací mechanismy vyrovnávají odchylky mezi druhy v jejich relativní

fitness a konkurenceschopnosti v rámci společenstva. V praxi lze pozorovat, že druhy s různými minimálními nároky na množství potravy si monopolizují různá její množství tak, aby byly pokryty nároky všech druhů obývajících dané společenstvo (Chesson 2000(a)). Kdyby došlo k rovnoměrné distribuci potravy ke všem jedincům, druh s nejnižšími nároky by ve společenstvu časem převládl, v průběhu čehož by vykompetoval ostatní druhy (Tilman 1980).

Druhým typem mechanismů, které se uplatňují při udržování druhové diversity jsou mechanismy stabilizační (Chesson 2000(a,b)). Ty fungují na principu zvyšování vnitrodruhové kompetice na úkor kompetice mezidruhové, díky čemuž je docíleno snazší koexistence druhů ve společenstvech (Ives 1991). Vzhledem k tomu, že se v takovýchto případech kompetice přesouvá na vnitrodruhovou úroveň, kdy jedince nejvíc omezují ostatní jedinci vlastního druhu, tak tyto mechanismy upřednostňují právě ty druhy, které vykazují rychlý populační růst při nízké populační hustotě (Chesson 2000(a); Chesson 2008; HilleRisLambers et al. 2012). Stabilizační mechanismy se dále dělí na několik typů.

Jedním z nich je „fitness - density covariance“, popisující nerovnoměrnou distribuci jedinců v habitatu, v němž se na určitých místech koncentrují více, než na jiných (Chesson 1994; Chesson 2000(a,b); Chesson 2008). Jinými slovy lze tento mechanismus označit jako vnitrodruhovou agregaci jedinců. Proto, aby agregovanost v zájmu podpory druhové koexistence plnila svůj účel, musí být agregovaní jedinci různých druhů v prostředí při nejmenším částečně fyzicky oddělení (Hanski 1981; Ives 1991; Chesson 1994). Takovéto oddělení snižuje mezidruhovou kompetici, čímž podporuje vysokou diverzitu (Ives 1991). Jako jeden z mnoha možných příkladů lze uvést samice komárů, které kladou vajíčka nerovnoměrně na různé vodní plochy v krajině (Bowatte et al. 2013; Fader & Juliano 2013). Podobné charakteristiky, jako jsou prostorové oddělení, nerovnoměrná distribuce v prostředí a časová pomíjivost, vykazují i tradiční efemérní „habitaty“ (Finn 2001). Právě proto hraje agregační model koexistence významnou roli zejména v těchto prostředích (Hanski 1981; Ives 1991; Chesson 1994; Hutton & Giller 2004).

1.2. Agregace a druhová koexistence

Termín agregace označuje skupinu individuí vyskytujících se na konkrétním stanovišti, ve které nenalzáme žádnou hierarchii ani organizaci. Takovéto skupiny utváří jedinci jednoho, nebo i více druhů. Mluvíme pak o vnitrodruhové a mezidruhové agregaci. (Matthews & Matthews 1978). Důvodů k agregovanosti může být celá řada. Od snižování predačního tlaku a překonávání nevhodných období k aktivnímu životu, přes zvyšování šancí na získání partnera pro rozmnožování, až po její koexistenční význam (Bertram 1978; Chesson 1994; Hokit & Blaustein 1997; Krause & Ruxton 2002).

I přesto, že se jedná o méně častý jev, tak i mezidruhová agregace může poskytovat podobné výhody, jako agregace vnitrodruhová. Zejména antipredační efekt, například v důsledku zesílení aposemantických signálů, nebo zlepšení retence vody při přečkávání suchých období (Allee 1926; Bonacci et al. 2008). Pokud jsou různé druhy donuceny okolními podmínkami obývat společné prostředí, ale tento jejich výskyt je náhodný a druhy z něj nemají žádný reálný užitek, pak se tento výskyt neoznačuje za agregaci (Hotová Svádová et al. 2014).

Vnitrodruhová agregace je obvykle častějším a významnějším jevem. Mechanismy vedoucí k vytváření vnitrodruhových agregací jsou různé. Často se jedná o prosté shlukování kolem potravního zdroje (Stamp 1980; Hokit & Blaustein 1997). Jindy je agregovanost reliktem po shlukovitém naklazení vajíček, kdy mají larvy slabou disperzní schopnost, a tak neopouštějí okolí místa vylíhnutí (Stamp 1980; Clark & Faeth 1998). Často se také agregují hibernující jedinci (Allee 1926; Verheggen et al. 2007). I přesto, že se tyto jedinci shromažďují na vhodném místě pro přečkání nepříznivých podmínek, tak navíc využívají agregačních feromonů proto, aby maximalizovali velikost agregace a s tím spojené výhody. Bylo prokázáno, že čím větší agregace sluněček *Harmonia axyridis* byla vytvořena, tím větší procento jedinců úspěšně hibernovalo do další sezóny (Verheggen et al. 2007; Murakami, Hasegawa & Watanabe 2019). Agregační feromony ovšem nejsou využívány pouze v období hibernace. Různé druhy agregačních feromonů byly objeveny u stovek druhů živočichů, zejména hmyzu (Matthews & Matthews 1978; Jutsum & Gordon 1989; Landolt 1997; Verheggen et al. 2007).

Agregovanost jedinců v rámci druhu má mnoho dalších výhod. Například pomáhá udržovat stabilnější vnitřní teplotu těla, a to jak u obratlovců v rámci sociální termoregulace, tak i u některých bezobratlých (Graves & Duvall 1987; Denno & Benrey 1997; Gilbert et al.

2010). Zároveň pomáhá zvyšovat retenci vody, a to jak přímo v tělech agregovaných jedinců, tak například i u vajíček nakladených v klastrech (Allee 1926; Branch 1975; Clark & Faeth 1998; Broly et al. 2014). Ve vnitrodruhových agregacích je také snazší najít sexuálního partnera, což je významné zejména v populacích s nízkou denzitou (Holter 1982). I přes výše zmíněné výhody má vnitrodruhová agregace patrně největší význam jako antipredační strategie. Agregovaná kořist využívá několika mechanismů, které vedou ke snížení predací tlaku na jedince ve skupině, ale i na skupinu jako celek. Mezi tyto mechanismy patří například: efekt zmatení predátora, efekt zvýšení ostražitosti skupiny, „trafalgar efekt“, teorie sobeckého stáda a zesílení aposemantického signálu (Miller 1922; Cott 1940; Hamilton 1971; Lazarus 1972; Treherne & Foster 1981; Stevens et al. 2011; Laland, Atton & Webster 2011). Nicméně v souvislosti s koprofágním společenstvem, je patrně nejvýznamnějším mechanismem působícím proti predacímu tlaku, takzvaný zředovací efekt (Bertram 1978).

Ve společenstvech, kde jsou zdroje vzájemně odděleny a jedinci tvořící tato společenstva nedokáží tyto zdroje monopolizovat, se často setkáváme s vnitrodruhovou agregací (Fader & Juliano 2013). Jedná se zejména o společenstva efemérních „habitátů“ (Hanski 1987; Rosewell et al. 1990; Ives 1991; Kouki & Hanski 1995). Tato vnitrodruhová agregovanost kromě výše zmíněných pozitiv může vést ke stabilní koexistenci druhů (Atkinson & Shorrocks 1984; Shorrocks & Rosewell 1988; Hanski & Cambefort 1991; Ives 1991; Chesson 1994). Agregací model koexistence lze zjednodušeně vysvětlit tak, že čím více se jedinci vnitrodruhově agregují, tím méně interagují s jedinci jiných druhů, což vede ke snížení mezidruhové kompetice, a tím pádem k usnadnění druhové koexistence (Ives 1991; Chesson 1994; Hartley & Shorrocks 2002). Mezidruhová agregace vede proti tomuto koexistenčnímu efektu. Tyto vazby jsou nicméně obvykle příliš slabé na to, aby překonaly pozitivní koexistenční význam vnitrodruhové agregace (Shorrocks et al. 1990; Sevenster & Van Alphen 1996). Agregací model koexistence sám o sobě nestačí k vysvětlení druhové variability ve společenstvech, a tak pouze doplňuje ostatní mechanismy snižující mezidruhovou kompetici, které usnadňují druhovou koexistenci (Hartley & Shorrocks 2002).

1.3. Koprofilní společenstvo

1.3.1. Charakteristika společenstva

Exkrementy, jakožto útočiště obyvatel koprofilních společenstev, lze díky jejich částečné izolaci od okolí i od sebe navzájem charakterizovat jako pomyslné ekologické ostrovy. Sukcese v těchto habitatech nevede k ekvilibriu, nýbrž ke zmizení potravních a hnízdních zdrojů v podobě exkrementů (Beaver 1977). I přes toto omezené a pomíjivé množství energie jsou koprofilní společenstva velice bohatá, a proto zde lze očekávat vysoký kompetiční tlak (Hanski & Cambefort 1991; Krell et al. 2003; Sladeczek et al. 2013).

Společenstva efemérních habitatů včetně toho koprofilního jsou utvářena řadou taxonomických i ekologických skupin. Jmenovitě to mohou být nejrůznější mikroorganismy, houby, hlístice, kroužkovci, roztoči a z hlediska této práce nejdůležitější hmyz (Richardson 1972; Beaver 1977; Holter 1979 (b); Hanski & Cambefort 1991). Z hmyzích skupin denzitou i druhovou diverzitou vynikají především dva řády, jsou to brouci a dvoukřídlí. Vzhledem k tomu, že tato práce není zaměřena na dvoukřídlé, budu se tímto řádem nadále zabývat pouze okrajově, a to zejména ve vztahu k broukům.

Z řádu brouků lze v koprofilním společenstvu najít množství skupin z různých ekologických guild. Jedná se o guildu predátorů tvořenou druhy z čeledí Staphylinidae, Histeridae a Carabidae (Hanski & Koskela 1977). Dále exkrementy obývají i takzvaní omnivoři, jejichž potravní preference, se mění mezi vývojovými stádii, kdy jsou dospělci koprofágní, ale larvy predátorské. Do této guildy patří podčeledi Hydrophilinae a Sphaeridiinae, které spolu patří do čeledi Hydrophilidae (Gittings & Giller 1998; Holter 2004). Gilda koprofágů (saprofágů) zahrnuje čeleď Geotrupidae a dvě podčeledi z čeledi Scarabaeidae. Jedná se o podčeleď Aphodiinae a také o podčeleď Scarabaeinae, jejíž příslušníci se označují jako „pravý koprofágní brouci“ („true dung beetles“) (Hanski & Cambefort 1991; Finn & Gittins 2003).

Právě koprofágní brouci jsou z hlediska dekompozice fekální hmoty nejdůležitější složkou koprofilního společenstva, jelikož mají největší podíl na odstraňování fekální hmoty a jejím předzpracování v raných fázích sukcese pro ostatní koprofágní členy společenstva, především pro žížaly (Holter 1979(b); Hanski & Cambefort 1991; Bang et al. 2009).

1.3.2. Kompetice v koprofágním společenstvu a ekologické guildy

Vzhledem k majoritnímu vlivu koprofágních brouků na zpracování trusu je kompetiční tlak působící v koprofilním společenstvu soustředěn především mezi ně. Aby se kompetice snížila, a byla tak usnadněna druhová koexistence, vytvořila se zde celá řada mechanismů, které druhové soužití umožňují (Beaver 1977; Hanski & Cambefort 1991; Finn & Gittings 2003).

Zejména v tropickém koprofágním společenstvu, kde se vyvinulo mnoho hnízdních a relokačních strategií je kompetice natolik vysoká, že i exkrementy o velikosti vyšších jednotek kilogramů mohou být zpracovány v řádku několika hodin (Doube 1990; Hanski & Cambefort 1991).

Převážná většina druhů v tomto společenstvu vytváří svá hnízda v podzemí, což vede k vzájemné izolaci jejich larev. Kromě snížení mezidruhové kompetice u larev přispívá podzemní hnízdění také k omezení přístupu predátorů a negativních vlivů počasí. Izolace hnízda od okolí v některých případech umožňuje i rodičovskou péči o potomstvo (Hanski & Cambefort 1991). Ve společenstvu koprofágních brouků nalézáme podzemní hnízda mnoha typů, které lze rozlišit do dvou skupin lišících se zejména konečným způsobem zpracování potravního zdroje pro larvy. Prvním typem je prosté nahromadění fekální hmoty („brood mass”) v distálním konci hnízdního tunelu. Přičemž druhým typem je zpracování fekální hmoty do kulovitých útvarů („brood balls”), ve kterých se larvy vyvíjejí jednotlivě, což omezuje jejich vnitrodruhové interakce (Doube 1990; Hanski & Cambefort 1991; Sanchez 2008).

Z hlediska relokačních strategií lze v koprofágním společenstvu rozeznat čtyři hlavní přístupy na základě kterých je možné brouky rozdělit do čtyř obecných ekologických guild. Tyto guildy se liší zejména v tom, jakým způsobem, kam a kolik trusu brouci přemísťují (Hanski & Cambefort 1991; Krell et al. 2003).

První, patrně nejproslavenější, guildou jsou váleči (rollers/telecoprids), kteří vytvářejí z trusu kulovité objekty, které přemísťují horizontálně po povrchu na příhodné lokace k zahrabání a následnému vytvoření hnízd (Doube 1990). Toto chování vzniklo patrně jako maximálně rychlá reakce na vysokou kompetici o potravní zdroj, kdy je sférický objekt rychle vytvořen a odstraněn z dosahu ostatních kompetitorů (Krell et al. 2003).

Druhou guildou jsou takzvaní štoláři (tunnelers/paracoprids), kteří přemísťují trus po vertikální ose, kdy vytvářejí tunely a v nich hnízda rovnou pod exkrementy (Doube 1990). Tyto

hnízda jsou nakonec zcela fyzicky oddělená od původního potravního zdroje, čímž je opět zajištěna izolace od ostatních kompetitorů (Horgan & Fuentes 2005).

Speciálním případem je guilda kleptoparazitů (cleptoparasites/cleptocoprids), kteří využívají trus, jenž byl relokován, popřípadě i zpracován pro výživu larev, jinými příslušníky koprofágního společenstva. Kleptoparazité se tak na relokaci fekální hmoty sami nepodílejí a pouze těží z relokačních schopností a odvedené práce ostatních brouků (Doube 1990; Martin-Piera & Lobo 1993). Obvykle se jedná o drobnější druhy, které spadají do rodů, jenž fungují jako štolari, popřípadě jako obývači (Hammond 1976).

Právě obývači (dwellers/endocoprids) jsou z hlediska této práce nejpodstatnější guildou. I přes to, že druhy z této guildy nevynikají svojí velikostí, mohou se vyskytovat ve vysokých abundancích (Hanski & Cambefort 1991). Tato guilda se dělí na dvě funkční skupiny, které jsou vývojově oddělené. První vývojovou linií tvoří brouci souhrnně označovaní jako hnízdni obývači, kteří tvoří svá hnízda přímo v potravním zdroji. Jedná se například o rod *Oniticellus* (Davis 1989; Doube 1990). Oproti tomu druhá linie – nehnízdni obývači nevytvářejí žádná hnízda a kladou svá vajíčka přímo do hlavní masy exkrementu. Kladou buďto do kůry, která se na exkrementu utváří, nebo do plodových mas, které vytvářejí pod exkrementy, přičemž tyto plodové masy nejsou od hlavního potravního zdroje odděleny. Vylíhlé larvy se z plodových mas časem dostanou až do hlavní části exkrementu a dokončují v něm svůj vývoj stejně jako larvy vylíhlé z vajíček nakladených do kůry exkrementu. Nejvíce zástupců nehnízdnic obývačů patří do podčeledi Aphodiinae (Gittings & Giller 1997; Vítner 1998).

1.3.3. Kompetice obývačů podčeledi Aphodiinae

1.3.3.1. Kompetice v tropickém společenstvu

V tropických koprofágních společenstvech byly obývači považováni za nevýraznou složku koprocenózy (Cambefort 1984; Hanski & Cambefort 1991). Vzhledem k celkové diverzitě, a zejména vzhledem k přítomnosti velkých válečů a štolářů, není toto přehlížení drobných obývačů překvapující. Výzkumy nicméně ukázaly, že i v takto bohatých společenstvech mají obývači svou nezastupitelnou pozici (Escobar 1997; Krell et al. 2003).

Vzhledem k nízké konkurenceschopnosti oproti relokátorům se centrum aktivity obývačů soustředí zejména do těch exkrementů, které jsou nevhodné anebo na nevhodných místech pro ostatní příslušníky společenstva, čímž zajišťují dekompozici jinak opominutých exkrementů (Escobar 1997; Krell et al. 2003). Kolonizování hůře přístupných exkrementů je zajištěno dobrými disperzními schopnostmi druhů z podčeledi Aphodiinae. Tyto zejména noční druhy, které nevytvářejí podzemní hnízda zároveň nemají problém s méně vhodným podložím, jež je podstatným faktorem právě pro vytváření hnízd v podzemí (Krell et al. 2003). Také v rámci sezóny hnízdí někteří obývači později, v obdobích, která jsou sušší, a tak nejsou příznivá pro konstrukci hnízd ostatních členů společenstva (Davis 1996). V neposlední řadě se druhy obývačů při hnízdění obvykle vyskytují v pozdějším stádiu sukcese, kdy využívají zbytkové exkrementy po ostatních kompetitorech (Horgan 2002). Ekologie jednotlivých druhů z podčeledi Aphodiinae je v tropickém společenstvu nicméně prozkoumána jen minimálně, proto není známo, jak se jednotlivé druhy vyhýbají vzájemné kompetici.

1.3.3.2. Kompetice v temperátním společenstvu

Naopak v temperátní oblasti, kde jsou obývači z podčeledi Aphodiinae majoritní složkou koprocenózy, je ekologie jednotlivých druhů poměrně dobře zmapována (Gittings & Giller 1997; Vítner 1998). Nezřídka kdy se některé z temperátních druhů vyskytují ve vysokých abundancích i stovek jedinců na exkrement. V takovém případě dospělci dokáží znehodnotit potravní zdroj natolik, že v něm není možný následný vývoj larev, což zvyšuje jak vnitrodruhovou, tak mezidruhovou kompetici ve společenstvu (Hanski & Cambefort 1991). Obvykle abundance temperátních obývačů nicméně nedosahují takových hodnot, aby bylo množství fekální hmoty limitujícím zdrojem pro dospělé. Z toho důvodu se předpokládá, že kompetice probíhá zejména mezi larválními stádii těchto brouků. Larvy spotřebovávají větší množství potravního zdroje pro své dostatečné vykrmení během vývoje. Zároveň zde, při větších denzitách, mohou existovat i přímé negativní interakce mezi jedinci (Landin 1961, Holter 1979(a); Gittings & Giller 1997; Finn & Gittings 2003).

Dřívější výzkumy u některých druhů prokázali negativní vliv zvýšené denzity larev na velikost jejich třetích instarů a následně na procento jedinců, kteří dokončili vývoj do dospělého stádia. Přesný důvod, proč byl při vyšší denzitě larev snížen počet brouků, kteří dokončili

vývoj nicméně není zcela jasný. Larvy si mohly vzájemně příliš spotřebovat potravní zdroj, nebo se mohly rušit při kuklení, popřípadě mohlo docházet k přímému kanibalismu (Gittings 1994; Hirschberger 1998). Velikost třetího larválního instaru úzce koreluje s velikostí dospělců, což bylo experimentálně potvrzeno i u brouků z podčeledi Aphodiinae. Velikost a hmotnost dospělých samic má navíc vliv na počet nakladených vajec, z čehož lze usoudit, že zvýšená denzita larev v exkrementu může výrazně ovlivnit množství jedinců v následující generaci (Hirschberger 1998; Hirschberger 1999). Krom velikosti samice má na kladení vajec negativní vliv i denzita již dříve nakladených vajec, což lze jednoznačně vnímat jako sebeomezující mechanismus snižující zejména vnitrodruhovou kompetici (Holter 1979(a)).

Přesto, že se většina prací zaměřených na larvy a ovipozici zabývala vnitrodruhovou kompeticí, předpokládá se i značný podíl kompetice mezidruhové. Například bylo jasně zdokumentováno, že přítomnost muších larev druhu *Scatophaga stercoraria* má negativní vliv na ovipozici samic druhu *Aphodius (Agrilinus) ater* (Hirschberger & Degro 1996). Dalšími kompetitory obývačů z řad temperátní koprofauny jsou štolari, zejména se jedná o rod *Onthophagus* a brouky z čeledi Geotrupidae. Larvy štolářů jsou nicméně fyzicky odděleny od larev obývačů, čímž se přímá mezidruhová kompetice larev snižuje k nule (Doube 1990). A navíc, na rozdíl od tropických druhů nedokáží temperátní štolari zmonopolizovat výrazně velkou část potravního zdroje. Z toho důvodu, pokud nedojde k masovému výskytu štolářů, se nepředpokládá výrazná kompetice mezi štolari a obývači v temperátním společenstvu (Hanski & Cambefort 1991).

Mimo řady hmyzu by měla být zaměřena pozornost zejména na kompetitory z kmenu kroužkovců, konkrétně na žížaly, které mohou s koprofágními brouky značně interagovat (Holter 1979(b); O'Hea et al. 2010; Xie et al. 2021). Vzhledem k pozdější aktivitě žížal v exkrementech, které v sukcesi pozvolna navazují na dospělé brouky je kompetice mezi žížalami a dospělci minimální. Dokonce se předpokládá, že aktivita dospělých brouků vede k usnadnění přístupu žížal k exkrementům (Holter 1979 (b); Bang et al. 2009). Naopak kompetice s larvami brouků je značná. Žížaly se agregují pod exkrementy ve velkých počtech a následně spotřebovávají značné množství fekální hmoty, která může následně chybět k vývoji larev koprofágních brouků (Holter 1979 (b); Gittings & Giller 1997; Bacher et al. 2018). Existují také záznamy o tom, že žížaly kleptoparazitují na relokované fekální hmotě štolářů v jejich hnízdech, čímž negativně ovlivňují vývoj larev. Toto chování má také negativní efekt na

dekompozici zbylé nadzemní části exkrementu, kterou tak žížaly opomíjejí (O'Hea et al. 2010; Xie et al. 2021). Vzhledem k tomu, že hlavní doba aktivity žížal je soustředěna do brzkých jarních a podzimních měsíců, dalo by se usoudit, že vrchol kompetice mezi žížalami a broučími larvami je právě v těchto obdobích (Gittings et al. 1994; Schon 2017). Na základě předchozích informací lze odvodit proč se larvy některých druhů, jenž se vyskytují v období vrcholu žížalí aktivity, nevyvíjejí uvnitř exkrementů, nýbrž v rozkládající se rostlinné hmotě, a jsou tedy saprofágní. Například se jedná o druhy *Melinopterus prodromus* a *Melinopterus sphaelatus*. Předpokládá se, že vysoká aktivita žížal v kombinaci s nízkou teplotou a častým deštěm by vedla k tomu, že by byl potravní zdroj degradován dříve, než by larvy brouků dokázaly dokončit vývoj (Gittings & Giller 1997).

1.3.4. Koexistence obývačů podčeledi Aphodiinae

1.3.4.1. Časové vyhýbání druhů

Kromě potravní specializace se brouci vyhýbají kompetici zejména díky rozdílné aktivitě druhů v rámci sezóny. Sezónní výskyt je patrně hlavním mechanismem usnadňující koexistenci druhů v rámci temperátní koprokomunity. Jak již bylo zmíněno, rozdílný výskyt v rámci sezóny částečně řeší kompetici mezi většinou druhů brouků a žížalami, jejichž vrchol aktivity připadá na začátek a konec aktivity koprofágních brouků (Gittings et al. 1994; Gittings & Giller 1997; Schon 2017).

Sezonalita řeší zároveň i kompetici mezi brouky a většinou much, jejichž vrchol aktivity připadá na vrcholné léto, kdy je aktivita broučí části společenstva nejnižší (Gittings & Giller 1997; Sladeczek et al. 2017).

Pro tuto práci je nicméně nejpodstatnější sezonalita jednotlivých druhů koprofágních brouků, a zejména pak obývačů z podčeledi Aphodiinae (Holter 1982; Gittings & Giller 1997; Vítner 1998; Sladeczek et al. 2013). Výzkumy ukázaly, že aktivita relokátorů je soustředěna zejména do jarních měsíců. Zatímco aktivita omnivorů je posunuta do letního období, čímž se tyto dvě raně sukcesní skupiny vyhýbají (Hanski & Koskela 1977; Sladeczek et al. 2013). Oproti tomu obývači se vyskytují v rámci celé koprofágní sezóny, kdy jsou ale jednotlivé druhy rozdělené do několika sezónních skupin. Jedná se o druhy jarní, letní a podzimní, přičemž mezi jednotlivými druhy je napříč obdobími plynulý přechod (Gittings & Giller 1997; Sladeczek et

al. 2013). Některé druhy se během roku vyskytují ve dvou obdobích, v takovém případě se jedná o dvě po sobě jdoucí generace. Nicméně pouze u druhu *A. fimetarius* se obě generace prokazatelně rozmnožují. U ostatních druhů se druhá generace pravděpodobně pouze vykrmuje a přezimuje. Podobná sezónní dynamika funguje i v rámci larev pouze s tím rozdílem, že výskyt larev jednotlivých druhů je opožděn oproti výskytu dospělců (Gittings & Giller 1997).

Další časovou charakteristikou, která rozděluje dobu aktivity různých druhů je sukcese. Společenstvo temperátního koprofaunního hmyzu se dělí na ranně, středně a pozdně sukcesní. Jak již bylo zmíněno, tak se k ranně sukcesním druhům řadí zejména relokátoři a omnivoři. Zatímco druhy obývačů se rozdělují po celém sukcesním gradientu (Hanski & Koskela 1977; Sladeczek et al. 2013). Kvalitou, která ovlivňuje sukcesní dynamiku v exkrementech je zejména vlhkost, která se časem snižuje (Landin 1961; Gittings & Giller 1998). V sukcesí se nicméně nemění pouze složení v rámci různých druhů, ale také v rámci druhů jednotlivých, kdy různě staří jedinci jednoho druhu mohou vyhledávat různě staré exkrementy, což může platit i u rozdílných pohlaví (Hirschberger 1998). Důvodem může být to, že v ranně sukcesních fázích je exkrement vhodnější ke konzumaci ze strany dospělců, jelikož se v něm nachází větší množství drobných částic, které jsou brouci schopni zkonsumovat (Holter 2000; Holter & Scholtz 2007). Oproti tomu exkrementy v pozdějších fázích sukcese jsou vhodnější pro kladení vajíček a následný vývoj larev (Hirschberger 1998).

Z výše uvedených informací lze v tomto bodě opět zopakovat, že žížaly jsou pozdně sukcesní členy koprofauny stejně jako broučí larvy, a tím pádem jsou pro larvy jarních a podzimních druhů přímými konkurenty (Gittings & Giller 1997; O'Hea et al. 2010; Xie et al. 2021).

1.3.4.2. Prostorové vyhýbání druhů

Kromě rozdělení aktivity druhů po časové ose se brouci vyhýbají i na škále prostorové. Může se jednat o stratifikaci v rámci jednotlivých exkrementů, kdy různé druhy upřednostňují různé části těchto exkrementů (Finn & Gittings 2003). Největší vliv na stratifikaci má patrně rozdílná vlhkost ve středové a v periferních oblastech „habitatu“. Většina brouků vykazuje preference právě pro okrajové části a krustu vzniklou na povrchu trusu, kde je vlhkost nižší a nepanují zde tak anoxické podmínky, jako v tekuté středové části exkrementu (Holter 1982; Gittings 1994).

Toto prostorové rozrušení může také přispívat k druhové koexistenci (Finn & Gittings 2003). Larvy v prvních dvou instarech se také vyskytují v periferních částech exkrementu a na rozmezí exkrementu a půdy, kde jsou podmínky pro jejich vývoj příznivější (Gittings 1994; Vitner 1998). Nicméně larvy brouků ve třetích instarech, které se vyskytují v pozdějším sukcesním stádiu nevykazují podobný stratifikační trend a vyskytují se napříč celým „habitatem“, neboť v této fázi jsou již podmínky v exkrementu všude mírné (Finn & Giller 2000).

Jiná prostorová separace nastává, když různé druhy upřednostňují různé typy trusu (Landin 1961; Finn & Gittings 2003). Typ trusu je přímo závislý na druhu zvířete, který jej produkuje. Trus se může kvalitativně lišit mimo jiné obsahem organických látek, vlhkostí, anebo velikostí částic (Gittings & Giller 1998; Holter & Scholtz 2007). V temperátním společenstvu nacházíme tři základní typy trusu býložravců, jedná se o koňský, ovčí a kravský trus. Studie prokázali, že většina druhů obývačů není přímo specializovaná na jeden z těchto tří typů trusu, nicméně každý druh vykazuje určité preference (Landin 1961; Finn & Giller 2002; Mroczunski & Komosinski 2014). Exkrementy se mohou lišit také kvantitativně. Různé druhy mohou mít rozdílné preference pro velikost exkrementu, což bylo již dříve prokázáno. Velké druhy obvykle preferují velké exkrementy a naopak (Peck & Howden 1984; Gittings 1994). Rozdílná preference pro různě velké exkrementy byla potvrzena i pro temperátní obývače podčeledi Aphodiinae (Hutton & Giller 2004; Zitek 2016).

Bylo také dokázáno, že i expozice exkrementů vůči slunečnímu záření může mít vliv na segregaci druhů v prostoru i abundanci jedinců v exkrementech. Vliv tohoto faktoru byl prokázán zejména v tropickém společenstvu. Nicméně i pro temperátní společenstvo existují důkazy potvrzující, že vliv slunečního záření není zanedbatelným faktorem (Vessby 2001; Horgan 2002; Krell et al. 2003). Kromě vlivu oslunění existují patrně i další enviromentální faktory mající vliv na kolonizaci exkrementů konkrétními druhy. Jedná se například o složení a vlhkost podloží, anebo orientaci svahů vůči světovým stranám (Davis 1996; Krell et al. 2003, Vessby 2003)

Jedním z dalších mechanismů oddělujících druhy v prostoru, a zajišťujících tak druhové soužití je vnitrodruhová agregace. Agregáčnı model koexistence bývá popisován obvykle právě na společenstvech efemérnıch „habitatů“ (Hanski 1981; Ives 1991; Kouki & Hanski 1995). Ve společenstvu koprofágnıho hmyzu byla vnitrodruhová agregace prokázána jak v tropické, tak v temperátnı oblasti (Hutton & Giller 2004; Horgan 2006; Vácha 2020). V temperátu se jednalo

zejména o obývače z podčeledi Aphodiinae (Hutton & Giller 2004; Wall & Lee 2010). I přes zajímavé výsledky získané z výzkumů na dospělých jedincích, je nedostatek agregáčnických dat z experimentů zaměřených na larvální stádia (Wall & Lee 2010). A právě proto, že se usuzuje, že kompetice mezi obývači probíhá zejména mezi jejich larvami, lze předpokládat, že vnitrodruhová agregace larev bude výraznější a bude mít větší význam, než agregace dospělců (Holter 1979(a); Gittings & Giller 1997; Finn & Gittins 2003).

Vnitrodruhová agregace je častější a výraznější zejména v přirozených exkrementech, což je způsobeno výše zmíněnými faktory, jako jsou sukcesní stádium, kvalita, velikost, anebo lokace exkrementu (Holter 1979(a); Hutton & Giller 2004). Pozitivní vliv velikosti habitatu na počet individuí, a tak i na agregaci v něm se označuje jako pseudoagregace. V takovém případě se nejedná o pravou agregaci a je zapotřebí brát v úvahu spíše denzitu jedinců, než abundanci (Hutton & Giller 2004).

I přesto, že existuje mnoho faktorů ovlivňujících agregaci jedinců v habitatu, tak je agregace prokazatelná i když se tyto faktory eliminují. Ve standardizovaných uměle vytvořených exkrementech byla agregovanost jedinců výrazně nižší než v přirozených exkrementech, ale přesto byla stále signifikantní (Palestrini et al. 1998; Hutton & Giller 2004; Vácha 2020).

Na základě těchto informací lze předpokládat, že existují i další faktory na základě kterých se jednotlivé druhy vnitrodruhově agregují. Jedno z potenciálních vysvětlení může být takové, že prvotní kolonizátoři svou specifickou aktivitou upravují složení plynů unikajících z exkrementu, což následně láká příslušníky stejného druhu, popřípadě opačného pohlaví (Penttilä et al., 2013). Kromě toho bylo prokázáno, že na kolonizaci exkrementu mohou mít vliv i akustické signály, které ovšem fungují pouze na velmi krátké vzdálenosti (Kasper & Hirschberger 2005). Významnějším faktorem, ovlivňujícím kolonizaci exkrementů, budou patrně feromony (Palestrini et al. 1998; Manning & Ford 2016). Toto tvrzení podporují pozorování, kdy trus kolonizovaný samicemi druhu *Aphodius (Teuchestes) fossor* přitahoval samce a naopak, přičemž se samice cíleně vyhýbali exkrementům, které byly kolonizovány jinými samicemi a samci se zase vyhýbali jiným samcům (Manning & Ford 2016). Vzájemná přitažlivost není překvapující, nicméně ani vyhýbání se stejnému pohlaví není nelogické. Samice se snaží zajistit nižší konkurenci pro potomstvo a samci se snaží vyhnout konkurenci pro ně samotné. Tento jev může být zajištěn pomocí anti-agregačních feromonů. Feromonovou

hypotézu podporují i pozorování, kdy se brouci druhu *Aphodius (Teuchestes) fossor* do exkrementu nezavrtají celí, ale nechají zadní část těla čnít ven, přičemž se předpokládá, že jsou feromony deponovány právě ze zadečku. Tento jev často doprovází defekace daného jedince, což také může mít vliv na uvolňování volatilních látek k přilákání dalších příslušníků druhu (Manning & Ford 2016).

2. Cíl práce

Cílem této práce bylo zmapovat vzájemné mezidruhové interakce a koexistenční mechanismy ve společenstvu temperátních koprofágních brouků z podčeledi Aphodiinae. Zvláštní důraz byl zaměřen zejména na larvální stádia sledovaných druhů. Právě tato část dané problematiky byla v minulosti často opomíjena, důsledkem čehož vznikla informační propast mezi poznatky o dospělých a o jejich larvách.

Existují ovšem i práce, které se larvami těchto brouků zabývaly. Obvykle ale neřešily vzájemné mezidruhové interakce. Zaměřením těchto prací bylo především prozkoumání způsobu a doby hnízdění, ovipozice a následného vývoje larev jednotlivých druhů (Holter 1979(a); Gittings & Giller 1997; Vitner 1998; Vessby 2001). Z kompetičně orientovaných prací se většina zabývala vnitrodruhovou kompeticí (Holter 1979(a); Hirschberger 1998; Hirschberger 1999; Vessby 2001). Mezidruhovou kompeticí larev se zabývalo minimum prací (Landin 1961; Hirschberger & Degro 1996), přičemž mezidruhovými interakcemi larev obývačů z podčeledi Aphodiinae se zabýval jen (Landin 1961) a to pouze u dvou druhů.

Do mé práce jsem kromě nejběžnějších časoprostorově segregačních faktorů, jako jsou sezonalita, velikost a lokace potravního zdroje, zařadil i vnitrodruhovou agregaci, jako jeden z mechanismů prostorové segregace. Na vnitrodruhové agregaci je založený agregací model koexistence, který bývá diskutován zejména ve spojitosti s efemérními „habitaty“, ke kterýmž patří i koprofilní společenstvo (Hanski 1981; Ives 1991). Absolutní většina prací zabývajících se vnitrodruhovou agregací v koprofilním společenstvu byla zaměřena na dospělé. Výsledky těchto prací ukazují, že mnoho druhů dospělců se vnitrodruhově agreguje, a to jak v tropech, tak i v temperátu (Hutton & Giller 2004; Horgan 2006; Vácha 2020).

Vzhledem k tomu, že se v temperátním společenstvu předpokládá kompetice zejména mezi larvami obývačů podčeledi Aphodiinae, je na místě očekávání toho, že se tyto larvy budou také vnitrodruhově agregovat, což by mělo mít výraznější vliv na druhovou koexistenci oproti vnitrodruhové agregovanosti dospělců. Jediná mně známá práce řešící agregaci, ve které byly přinejmenším okrajově zahrnuty larvy brouků z podčeledi Aphodiinae, nerozlišovala tyto larvy do konkrétních druhů, čímž se zcela ztratily informace o jejich mezidruhových vztazích i vnitrodruhové agregovanosti (Wall & Lee 2010).

Další proměnnou, která by mohla mít výrazný vliv na larvy koprofágních brouků jsou hnojní žížaly. Tyto žížaly odčerpávají hmotu z potravních zdrojů, čímž zvyšují celkový kompetiční tlak, který v exkrementech působí (Holter 1979 (b); Gittings & Giller 1997; Bacher et al. 2018).

Informační mezeru o vzájemných vztazích larev brouků z podčeledi Aphodiinae, ale i dalších kompetitorů v podobě žížal, jsem se pokusil maximálně vyplnit v mé práci, přičemž jsem se pokusil zodpovědět následující otázky:

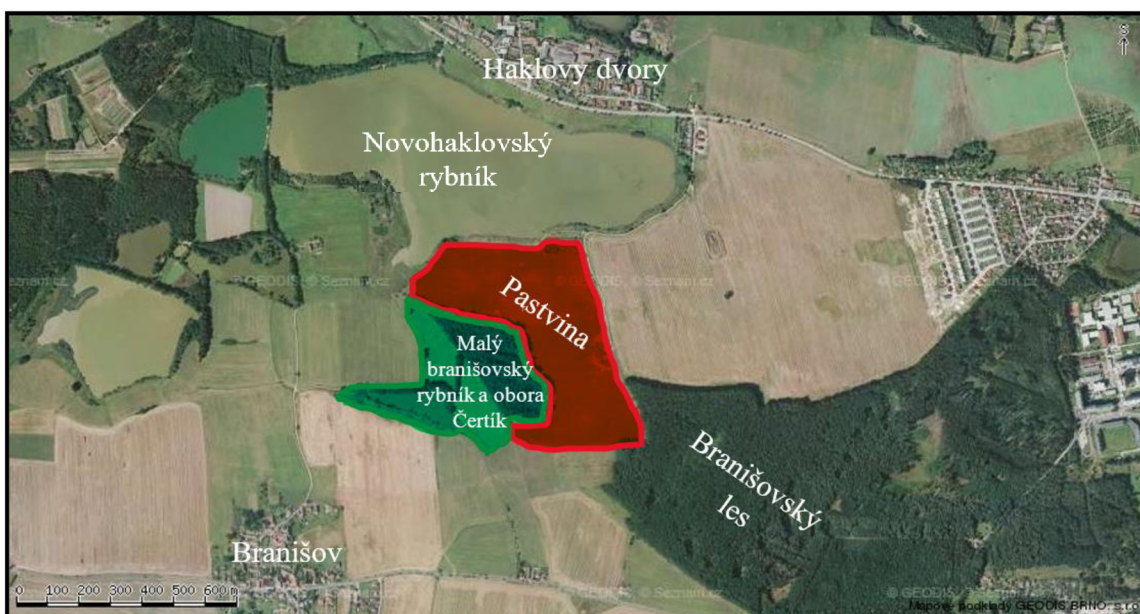
- 1) Jaká je časoprostorová segregace dospělců a jejich larev od sledovaných temperátních obývačů z podčeledi Aphodiinae? S důrazem na sezonalitu, oslunění/zastínění exkrementů, rozdílný objem trusu a vnitrodruhovou agregaci.
- 2) Mají konkrétní druhy negativní vliv na počet odchovaných larev ostatních druhů a jak je těmito interakcemi ovlivněna vnitrodruhová agregace jejich larev? Liší se míra vnitrodruhové agregace larev mezi přirozenými a experimentálními podmínkami?
- 3) Jaký je vliv žížal na počet odchovaných larev a jejich vnitrodruhovou agregaci u dvou druhů temperátních obývačů (*Acrosus rufipes*, *Bodilopsis rufa*) z podčeledi Aphodiinae?

3. Metodika

3.1. Terénní část práce

3.1.1. Lokalita a období sběru

Terénní část experimentu jsem vykonal na pastvině skotu, která se nachází přibližně 3 kilometry západně od Českých Budějovic ($48^{\circ}59'2.4''N$, $14^{\circ}24'34.957''E$). Pastvina je situována v nadmořské výšce 380 metrů a její rozloha činí 23 hektarů. Průměrné roční srážky v této lokalitě dosahují 630 milimetrů a průměrná roční teplota je $8,5^{\circ}C$. Pastvina je několik let nepřetržitě spásána stádem skotu o velikosti přibližně 35 kusů. V bezprostřední hranici s pastvinou se nachází obora Čertík. Stromy z této obory vytvářejí podél hranice s pastvinou stinný pás. Kromě tohoto ekotonu je celá pastvina osluněná a s výjimkou podmáčených napajedel je její profil homogenní (Obr.1) (Sladeczek et al. 2013).



Obr.1: Lokalita (červeně) sběru terénních vzorků s popiskami okolí (Mapy.cz, 2022).

Zahájení experimentu proběhlo v druhé polovině roku 2021, kdy jsem testoval experimentální design, který jsem chtěl aplikovat na kompletní následující sezónu. Počátek sběru terénních vzorků v následujícím roce jsem stanovil na brzké jaro (přelom března a dubna) na základě předchozích sezonních experimentů (Holter 1982; Gittings & Giller 1997; Sladeczek et al. 2013). První sběr, proběhl 16.4.2022 (na základě jasné přítomnosti sledovaných druhů z podčeledi Aphodiinae). Od tohoto sběru jsem sbíral vzorky s přibližně 14denními rozestupy, přičemž odchylky nastaly pouze z důvodu nepříznivého počasí. Poslední sběr proběhl

8.10.2022. Tímto postupem jsem pokryl kompletní sezónní výskyt mnou sledovaných druhů. S většinou sběrů, ale i s další prací, mi pomáhal kolega Jakub Pawlik.

3.1.2. Sledované druhy

V této práci jsem se zaměřil především na běžnější druhy jejichž abundance byly dostatečné zejména pro polo-laboratorní část experimentu (Tab.1). Vzácnější druhy jsem nesbíral, jelikož by nebylo možné pro ně vytvořit dostatek mikrokosmů pro získání validních dat.

Tab.1: Seznam sledovaných druhů.

Druh = rodový a druhový název brouka. Autor + rok popsání = příjmení autora, který daný druh popsal + rok popsání. Zkratka = zkratka vytvořená zkrácením rodového a druhového jména (tyto zkratky jsou použity i v ostatních grafech a obrázcích).

Druh	Autor + rok popsání	Zkratka
<i>Agrilinus ater</i>	(De Geer -1774)	A.ater
<i>Acrosus rufipes</i>	(Linnaeus – 1758)	A.fim
<i>Aphodius fimetarius</i>	(Linnaeus – 1758)	A.rufi
<i>Bodilopsis rufa</i>	(Moll - 1782)	B.rufa
<i>Coprimorphus scrutator</i>	(Herbst - 1789)	C.scrut
<i>Melinopterus prodromus</i>	(Brahm - 1790)	M.prod
<i>Teuchestes fossor</i>	(Linnaeus – 1758)	T.foss
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i>	(Linnaeus – 1758)	O.haem

3.1.3. Sběr vzorků

Sběr dospělých jedinců i larev při každé návštěvě lokality probíhal v časově oddělených úsecích (jeden pro dospělé, jeden pro larvy) z důvodu výskytu dospělců a larev v jiných exkrementech. Dospělci se vyskytují v relativně čerstvých exkrementech, zatímco larvy v o mnoho starších a sušších (Holter 1979(a); Holter 1982).

Každý takový úsek trval dvě hodiny ve dvou lidech (4 hodiny, pokud jsem byl na sběr sám), přibližně od 14:00 do 16:00-18:00 hodin. Během těchto dvou hodin jsem procházel

pastvinu a prohledával všechny vhodné exkrementy, ve kterých jsem přepokládal výskyt brouků. Cílem bylo získat vzorky z minimálně 10 exkrementů s dospělci a 10 exkrementů s larvami. Pokud jsem během časově vymezeného úseku nedokázal najít žádné vzorky, což platí především pro larvy na začátku sezóny, zapsal jsem pro ně prázdný sběr. Kromě toho jsem se snažil vybírat ty exkrementy, kde se dospělci, nebo larvy vyskytovaly v abundanci větší než 3. Tato podmínka byla nicméně v určitých případech narušena, a to zejména na konci sezóny, kdy především dospělců razantně ubývá. Primárně jsem se zaměřil na exkrementy s přítomností larev v L3 instaru, což mělo zefektivnit pozdější determinaci – viz determinace vzorků.

Při sběru vzorků jsem také zaznamenával rozměry exkrementů pro výpočet jejich přibližného objemu (přičemž jsem vycházel z předpokladu, že exkrement má zhruba rozměry válce (Zítek 2016)). Objem může mít vliv na celkové množství brouků, ale i na druhové složení (Hutton & Giller 2004; Zítek 2016). Dále jsem zapisoval expozici exkrementů vůči slunečnímu záření, což může být také faktorem ovlivňujícím abundanci a druhovou diverzitu (Landin 1961; Vessby 2001). Jako osluněné exkrementy jsem zapisoval ty, které byly po celý den vystaveny vlivu slunečního záření. Zatímco, za „zastíněné“ exkrementy jsem považoval takové, které mohly být osluněny během ranních hodin, ale byly zastíněné od poledne do večera, kdy má slunce největší sílu.

Brouky z exkrementů jsem vybíral ručně. Soustředil jsem se nejen na pečlivé probrání samotné hmoty exkrementu a jeho krusty, ale také na prohledání půdy pod exkrementem. Dospělé jedince (které lze u naprosté většiny sledovaných druhů určit *in situ*) jsem schraňoval v lahvičkách se zeminou, aby přežily a bylo možné využít jich při polo-laboratorní části práce. Larvy jsem konzervoval v etanolu kvůli pozdější a náročnější determinaci.

Výše popsaným způsobem jsem při některých sběrech nashromáždil vzorky i z více než 10 vhodných exkrementů s dospělci/larvami. Nadbytečné vzorky jsem při pozdějším zpracovávání dat odfiltroval náhodným výběrem za použití generátoru náhodných čísel.

3.1.4. Determinace vzorků

Determinace dospělců z terénu byla vzhledem k nižšímu počtu sledovaných druhů (8) snadná. Všechny sledované druhy, které se na pastvině vyskytují ve vyšších abundancích se jasně morfologicky liší.

V případě larev jsem pro maximální přesnost determinace skloubil dva postupy. U prvního jsem se spoléhal na využití knihy: *Die Larven Der Kafer Mitteleuropas* (Klausnitzer 1997). V této knize jsou poměrně podrobné a přesné nákresy s popisem daných znaků, které lze na larvách vidět. I přesto, že kniha krom jiného zahrnuje všechny mnou zkoumané druhy, ne vždy pro mě byly nákresy dostatečně reálné k tomu, abych dokázal všechny larvy s jistotou přiřadit ke konkrétním druhům. Jednalo se zejména o nižší larvální instary L1 a L2. Problém s determinací larev jsem vyřešil díky polo-laboratorní části mé práce. Podařilo se mi odchovat larvy od všech mnou zkoumaných druhů (7) v této části práce. Díky čemuž jsem vytvořil referenční sbírku larev ve všech instarech s jistou druhovou příslušností. Tato sbírka výrazně zrychlila i zpřesnila determinaci, neboť bylo možné neurčené larvy přímo porovnávat se 100 % známými referenčními larvami. Dalším faktorem, který výrazně zvýšil úspěšnost determinace bylo to, že jsem upřednostňoval ty ekrementy, kde se vyskytovaly odrostlejší larvy, převážně ve třetím instaru, na kterých byly determinační znaky dobře patrné.

3.2. Polo-laboratorní část práce

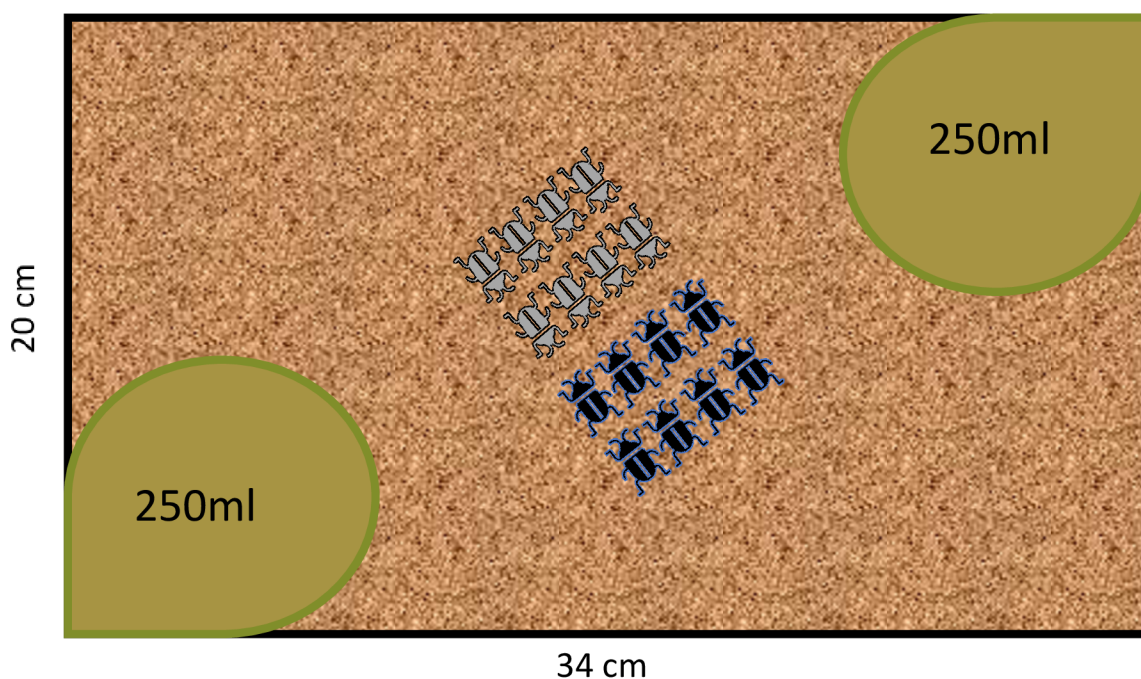
3.2.1. Experimentální design

Polo-laboratorní část mé práce spočívala zejména v pozorování vlivu interakcí mezi druhovými dvojicemi na abundance a agregace jejich larev v další generaci. Tato část práce se odehrávala v pokusných mikrokosmech. Při designování mikrokosmů jsem se nechal inspirovat jinými pracemi, které se zabývaly odchovem larev koprofágních brouků z podčeledi Aphodiinae v (polo)laboratorních podmínkách (Gittings & Giller 1997; Vítner 1998; Vessby 2001). Zároveň jsem ale uplatnil vlastní zkušenosti ze zájmového chovu listorohých brouků.

Základ každého mikrokosmu sestával z plastového boxu o objemu 14 litrů (34/20/20 cm) se zajistitelným víkem. Po celém horním obvodu každého boxu jsem vytvořil dva pásy průduchů, které zajišťovaly dostatečnou cirkulaci vzduchu. Dbal jsem při tom na to, aby otvory nebyly příliš velké a brouci tak nemohli box svévolně opustit. Dno každého boxu jsem pokryl zeminou (komerčně prodávaný substrát pro rostliny, bez přítomnosti půdní fauny), kterou jsem udusal, a když bylo třeba, tak i rovnoměrně zvlhčil pomocí rozprašovače. Minimální výška zeminy byla vždy alespoň 4 cm.

Další složkou mikrokosmů byly exkrementy. Ty se v každém mikrokosmu nacházely dva, a to vždy v protilehlých rozích. Objem každého exkrementu byl přibližně 250 ml. Tento objem byl stanoven vzhledem k velikosti boxu, neboť bylo nutné zajistit dostatečnou vzdálenost mezi exkrementy tak, aby bylo možné v rámci jednoho mikrokosmu hovořit o dvou nezávislých stanovištích. Exkrementy pro mikrokosmy jsem sbíral v předstihu na pastvině po tom, co jsem dokončil terénní sběry dat. Dbal jsem při tom na to, abych nabíral maximálně čerstvý, ještě nekolonizovaný trus. Tuto fekální hmotu nashromážděnou z několika exkrementů jsem se snažil maximálně zhomogenizovat ve sběrné nádobě. Díky tomuto postupu jsem vyloučil efekty velikosti, kvality a situovanosti exkrementu, které by mohly mít vliv na agregaci brouků v mikrokosmech. A zároveň jsem eliminoval kompetiční a predační efekt nechtěných druhů na zkoumané druhové dvojice a abundance jejich larev v další generaci.

Poslední složkou mikrokosmů byly dospělí brouci. Do středu mikrokosmu jsem umístil buď 4 páry (celkem 8) brouků od jednoho druhu, čímž jsem vytvořil „sólo“ mikrokosmos, nebo 2x4 páry (celkem 16) brouků dvou druhů, čímž vznikl „interakční“ mikrokosmos (Obr.2). „Sólo“ mikrokosmy sloužily jako kontrola k těm „interakčním“ a zároveň posloužily k vytvoření referenční sbírky larev (viz determinace vzorků).



Obr.2: Schematický náčrt „interakčního“ mikrokosmu.

Takto připravené mikrokosmy jsem umístil ven na předem zvolené místo v areálu Jihočeské univerzity. Pro venkovní inkubaci jsem se rozhodl z toho důvodu, aby teplota a její výkyvy byly přirozeně stejné, nebo alespoň podobné, jako je tomu na pastvině. Abych zabránil přehřátí v důsledku skleníkového efektu působícího na plastový box, tak jsem dané místo zastínil. Na tomto místě jsem mikrokosmy ponechal přibližně 1,5–2 měsíce. Tuto dobu jsem stanovil na základě předchozích experimentů (Holter 1979(a); Gittings & Giller 1997; Vessby 2001). Ale také díky vlastnímu testování toho, jak dlouho trvá jednotlivým druhům vývoj od založení mikrokosmu do doby, než většina vyprodukovaných larev dosáhne třetího instaru. Z tohoto testování vznikla také část referenční larvální sbírky. Ideální termín pro výběr larev z mikrokosmů jsem odhadoval podle roční doby a průběhu venkovních teplot, neboť bylo dokázáno, že teplota má přímý vliv na rychlost vývoje (Gittings & Giller 1997; Vessby 2001).

Takto připravené mikrokosmy jsem umístil ven na předem zvolené místo v areálu Biologického Centra AVČR. Pro venkovní inkubaci jsem se rozhodl z toho důvodu, aby teplota a její výkyvy byly přirozeně stejné, nebo alespoň podobné, jako je tomu na studijní lokalitě. Abych zabránil přehřátí v důsledku skleníkového efektu působícího na plastový box, tak jsem dané místo zastínil. Na tomto místě jsem mikrokosmy ponechal přibližně 1,5–2 měsíce. Tuto dobu jsem stanovil jednak na základě předchozích experimentů (Holter 1979(a); Gittings & Giller 1997; Vessby 2001), tak na základě předběžného vlastnímu testování toho, jak dlouho trvá jednotlivým druhům vývoj od založení mikrokosmu do doby, než většina vyprodukovaných larev dosáhne třetího instaru. Z tohoto testování vznikla také část referenční larvální sbírky. Ideální termín pro výběr larev z mikrokosmů jsem odhadoval podle roční doby a průběhu venkovních teplot, neboť bylo dokázáno, že teplota má přímý vliv na rychlost vývoje (Gittings & Giller 1997; Vessby 2001).

Po uplynutí stanovené doby jsem z mikrokosmů vybral odchované larvy. Každý ze dvou exkrementů jsem vybíral zvlášť. Z jednoho boxu jsem tedy vždy získal dvě sady larev. Vybrané larvy jsem zakonzervoval v ethanolu pro pozdější determinaci. Determinace probíhala stejně, jako u larev z terénu (viz determinace vzorků).

3.2.2. Rozšíření experimentu

V závěru sezóny roku 2022, byl můj projekt, díky nečekané finanční podpoře Katedry Zoologie Přírodovědecké fakulty Jihočeské university, rozšířen o další interakční prvek, který by mohl mít reálný vliv na larvy koprofágních brouků. Tímto prvkem byly žížaly – konkrétně žížaly hnojní (*Eisenia fetida*), které se v podobných studiích používají jako modelový organismus (Holter 1979(a); Holter 1979 (b); O'Hea et al. 2010). Pro tuto část jsem použil téměř stejný experimentální design, jako pro hlavní segment mojí práce.

Před samotným zahájením interakcí brouků a žížal jsem musel zajistit dostatek žížal od správného druhu. Vzhledem ke končící sezóně koprofágních brouků, a tedy časovému tlaku, ale také kvůli malým zkušenostem se sběrem a determinací žížal z terénu, jsem se rozhodl pro nákup žížal z internetového obchodu. Tyto žížaly jsem nechal týden aklimatizovat v přechodném boxu, který obsahoval stejnou zeminu, jakou jsem používal pro mikrokosmy a také kousek čerstvé fekální hmoty z pastviny. Boxy použité pro experiment se žížalami jsem musel upravit tak, abych zabránil nechtěnému úniku žížal z mikrokosmů. To jsem provedl tak, že jsem pásy dýchacích otvorů na boxech překryl jemnou sítkou, kterou jsem k boxu přilepil technickým silikonem. Později při zakládání mikrokosmů jsem také dbal na dostatečné zatížení vík od boxů tak, aby dokonale přiléhala.

Z takto upravených boxů jsem vytvořil mikrokosmy podle stejného postupu jako v hlavní části experimentu. Žížaly jsem do mikrokosmů přidal až po týdnu od jejich založení. Toto zpoždění mělo reflektovat předchozí zkušenosti, ze kterých vyplývá, že žížaly kolonizují trus později, než mnou sledovaní brouci (Holter 1979(b); Gittings et al. 1994; Bang et al. 2009). Snažil jsem se tedy o napodobení přirozené sukcesní dynamiky, která na pastvině panuje. Do středu každého z mikrokosmů jsem umístil 6 stejně velkých žížal. Následně jsem nechal experiment běžet bez dalších zásahů, a to opět po dobu 1,5-2 měsíců. Sběr vzorků a jejich determinace probíhaly totožně jako v předchozí části. S tím rozdílem, že jsem nyní navíc zaznamenal počet žížal v jednotlivých exkrementech.

Vzhledem k pozdnímu zahájení pokusu bylo možné zahrnout do interakcí s žížalami pouze dva podzimní druhy, a to: *Bodilopsis rufa* a *Acrossus rufipes*. Typy interakce byly následovné: *B.rufa* („sólo“+žížaly), *A.rufipes* („sólo“+žížaly), *B.rufa* + *A.rufipes* („interakce“+žížaly). Počty brouků v mikrokosmech byly shodné jako v předchozí části experimentu.

3.3. Statistická analýza dat

3.3.1. Jaká je časoprostorová segregace dospělců a jejich larev od sledovaných temperátních obývačů z podčeledi Aphodiinae? S důrazem na sezonalitu, oslunění/zastínění exkrementů, rozdílný objem trusu a vnitrodruhovou agregaci.

Abych odhalil, zda měla sezóna vliv na abundanci dospělců a larev v exkrementech (data z terénních sběrů), použil jsem zobecněné lineární modely (Generalized Linear Models = GLM) s negativně binomickou distribucí v programu R (R Core Team 2023), přičemž jsem použil jeden GLM s abundancí dospělců/exkrement a jeden GLM s abundancí larev/exkrement jako závislými proměnnými, a sezónou (Juliánské datum sběru) jako kontinuální vysvětlující proměnou. Jelikož jsem předpokládal nelineární průběh v datech (Sladeczek et al. 2017), upřednostnil jsem při analýze kvadratický model. Výsledný model jsem validoval v knihovně „DHARMA“ (Hartig 2022), analýzu variance modelu (ANOVA) jsem získal s pomocí knihovny „car“ (Fox 2019 & Weisberg 2019). Obdobně jsem postupoval se závislostí abundancí dospělců a larev/exkrement s objemem exkrementu.

Poté jsem zanalyzoval vliv oslunění na abundanci dospělců a larev v exkrementech (data z terénních sběrů). Opět jsem použil GLM s negativně binomickou distribucí, kde abundance larev/exkrement, potažmo dospělců /exkrement, byla závislá proměnná a osluněnost exkrementu byla vysvětlující faktoriální proměnná („Na slunci“, „Ve stínu“). Model jsem opět validoval v knihovně „DHARMA“ (Hartig 2022), analýzu variance modelu (ANOVA) jsem získal s pomocí knihovny „car“ (Fox & Weisberg 2019).

K analýze vlivu sezóny, objemu exkrementu a osluněnosti exkrementu na jednotlivé druhy dospělců a larvev temperátních obývačů z podčeledi Aphodiinae, jsem použil kanonickou korespondenční analýzu (Canonical Correspondence Analysis = CCA) v programu Canoco5 for Windows (Ter Braak & Smilauer 2012). Jelikož jsem během jednotlivých sběrů sbíral larvy v jiných exkrementech než dospělce (a tudíž mám pro larvy jiné hodnoty objemu exkrementu/sběr než pro dospělce), provedl jsem 2 CCA, jednu zvlášť pro dospělce a jednu pro larvy. Vzhledem k pozdějšímu sezónnímu výskytu larev (viz. Výsledky) a tudíž absenci objemů pro sběry, kdy se larvy v terénu nevyskytovaly, jsem pro larvy použil jen data od jejich prvního výskytu (10.6.2022). V obou CCA figurovaly abundance dospělců/larev jednotlivých druhů obývačů z podčeledi Aphodiinae jako závislé proměnné, sezóna a objem exkrementu jako kontinuální a osluněnost jako faktoriální vysvětlující proměnné. Signifikanci mezi závislými a

vysvětlujícími proměnnými jsem ověřil pomocí Monte Carlo permutačního testu (999 permutací).

Ve všech analýzách představoval jeden exkrement jedno pozorování.

Odpověď na otázku, zda se brouci a jejich larvy vnitrodruhově agregují, jsem se pokusil odhalit prostřednictvím vypočítání agregačního indexu J_x . Tento index stanovuje míru pravděpodobnosti, s jakou je možné nalézt jedince konkrétního druhu ve vnitrodruhové agregaci. Pokud platí, že $J_x = 0,4$, znamená to, že se druh x bude vnitrodruhově agregovat s 40 % vyšší pravděpodobností, než předpokládá náhodná distribuce. V případě, kdy $J_x = 0$, dochází k náhodné distribuci druhu x ve sledovaném habitatu (Ives 1988; Ives 1991). Při výpočtu agregačního indexu jsem se řídil původní zjednodušenou verzí vzorce, která nezahrnuje objem exkrementu, a tak nepočítá s denzitou, ale pouze s počtem jedinců. Rozhodl jsem se tak proto, že z předcházející analýzy terénních dat vycházelo, že objem exkrementů neměl vliv na počet jedinců v nich (viz Výsledky). Zjednodušený vzorec bylo také snazší aplikovat, čímž se snížila pravděpodobnost dopuštění se chyb. Tvar zjednodušeného vzorce, který jsem použil je následující:

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

V tomto vzorci, V_x je variancí a m_x je průměrem počtu individuí druhu x ve vzorku (Ives 1988; Ives 1991). Do dat pro výpočet agregačních indexů J_x jsem zahrnul pouze ty sběry, ve kterých se konkrétní druhy vyskytovaly v minimálním počtu deseti kusů. Pro určení signifikance výsledných hodnot jsem použil jednovýběrový χ^2 disperzní test („Poisson dispersion test“) v programu R. (R Core Team 2023).

Pro druhy jejichž hodnota agregačního indexu J_x byla signifikantní, jsem vypočetl index T_{xy} . Tento index udává význam vnitrodruhové agregace z hlediska druhové koexistence (Sevenster 1996). Před samotným výpočtem jsem nejprve musel stanovit dílčí index mezidruhové agregovanosti – C_{xy} , který je pro výpočet indexu T_{xy} nezbytný (Ives 1988; Ives 1991; Sevenster 1996). Vzorec pro výpočet indexu C_{xy} je následující:

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

V tomto případě, Cov_{xy} je kovariancí počtu individuí druhů x a y . A stejně jako v předchozím vzorci i zde m_{xy} označuje průměry počtu individuí jednotlivých druhů ve vzorku. Index C_{xy} , jak již bylo zmíněno, stanovuje míru mezidruhové agregace. Pokud je $C_{xy} = 0,3$, tak je šance na společný výskyt dvou druhů na jednom stanovišti o 30% větší, než by tomu bylo při náhodné distribuci jedinců sledovaných druhů (Ives 1988; Ives 1991).

Vzhledem k tomu, že v přirozených podmínkách nedochází ke kompetici pouze mezi dvěma druhy, nýbrž mezi všemi druhy daného společenstva, vytvořil jsem takzvaný „superdruh“ (y), vůči kterému jsem jednotlivé druhy (x) porovnával (Sevenster & Van Alphen 1996). Tento „superdruh“ je tvořen součtem abundancí všech ostatních druhů, které se na pastvině vyskytují simultánně s druhem (x), což znamená, že každý druh (x) k sobě má kompatibilní „superdruh“ (y). Po stanovení indexu C_{xy} jsem mohl určit, zda má vnitrodruhová agregace jednotlivých druhů signifikantně pozitivní vliv na koexistenci daných druhů ve společenstvu, což určuje index T_{xy} (Sevenster 1996). Tento index jsem počítal podle vzorce:

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

Index C_{xy} je vysvětlen výše a index J_y je stejný jako J_x s tím rozdílem, že je vypočítán pro konkrétní „superdruh“ (y). Index T_{xy} nabývá hodnot od 0 do nekonečna. V případě, že $T_{xy} < 1$, pak má vnitrodruhová agregace konkrétního druhu prokazatelný pozitivní vliv na koexistenci onoho druhu v rámci společenstva (Sevenster 1996).

3.3.2. Mají konkrétní druhy negativní vliv na počet odchovaných larev ostatních druhů a jak je těmito interakcemi ovlivněna vnitrodruhová agregace jejich larev? Liší se míra vnitrodruhové agregace larev mezi přirozenými a experimentálními podmínkami?

Vlivy různých interakcí mezi sledovanými druhy teperátních obývačů z podčeledi Aphodiinae, jsem testoval v programu R s využitím zobecněných lineárních smíšených modelů (Generalized Linear Mixed Models = GLMM) s negativně binomickou distribucí pomocí knihovny „lme4“ (Bates et al. 2015; R Core Team 2023). Ve všech analýzách vystupoval jeden exkrement jako jedno pozorování a identita mikrokosmu jako faktor s náhodným efektem. Všechny modely jsem validoval pomocí knihovny DHARMA (Hartig 2022).

Nejprve jsem otestoval vliv přítomnosti dvou druhů na počet larev v exkrementu napříč všemi druhy, přičemž počet larev/exkrement byla závislá proměnná a typ mikrokosmu („sólo“ / „interakční“) byla vysvětlující faktoriální proměnná.

Poté jsem pro každý sledovaný druh spočítal obdobný model, kde počet larev/exkrement dotyčného druhu byla závislá proměnná a typ mikrokosmu („sólo“ sledovaného druhu / „interakční“ s dalšími konkrétními druhy) byla vysvětlující proměnná. Na příklad, pro druh *Acrossus rufipes*, chovaný v „interakčních“ mikrokosmech s druhy *B. rufa* a *C. scrutator* byly hladiny faktoru „typ mikrokosmu“ následující: „sólo“ *A. rufipes*, „interakce“ *A. rufipes* s *B. rufa* a „interakce“ *A. rufipes* s *C. scrutator*. Takto jsem analyzoval pouze data u druhových kombinací, pro které jsem měl aspoň tři mikrokosmy (tj. minimálně 6 exkrementů).

Obdobně jako pro data z terénu jsem vypočítal indexy J_x , C_{xy} a T_{xy} i pro data získaná z polo-laboratorních experimentů. A to pro všechny druhy v „sólo“ mikrokosmech, zatímco v interakčních mikrokosmech jsem agregační indexy počítal jak napříč celými daty, tak i pro dílčí data získaná ze samostatných druhových kombinací. Opět jsem analyzoval pouze ta data, která pocházela minimálně ze 3 nezávislých mikrokosmů. A i v tomto případě jsem měl podmínku, že se do analýz dostanou jen ty mikrokosmy, ze kterých jsem získal minimálně 10 larev. Stejný postup jsem aplikoval i pro část experimentu s žížalami.

3.3.3. Jaký je vliv žížal na počet odchovaných larev a jejich vnitrodruhovou agregaci u dvou druhů teperátních obývačů (*Acrsus rufipes*, *Bodilopsis rufa*) z podčeledi Aphodiinae?

Vliv přítomnosti hnojních žížal druhu (*Eisenia fetida*) na počet odchovaných larev dvou podzimních druhů teperátních obývačů z podčeledi Aphodiinae (*A. rufipes* + *B. rufa*) jsem také testoval v programu R s využitím zobecněných lineárních smíšených modelů (Generalized Linear Mixed Models = GLMM) s negativně binomickou distribucí (R Core Team 2023). I v těchto analýzách byly jednotlivé mikrokosmy vnímány jako faktory s náhodným efektem. A stejně jako dříve, také v tomto případě jeden exkrement představoval jedno pozorování.

Jako první jsem otestoval, zda měla přítomnost žížal vliv na průměrnou abundanci broučích larev v exkrementech, a to napříč všemi typy „interakčních“ mikrokosmů. Počet

larev/exkrement byl opět závislou proměnnou a přítomnost žížal (0/1) byla faktoriální vysvětlující proměnnou.

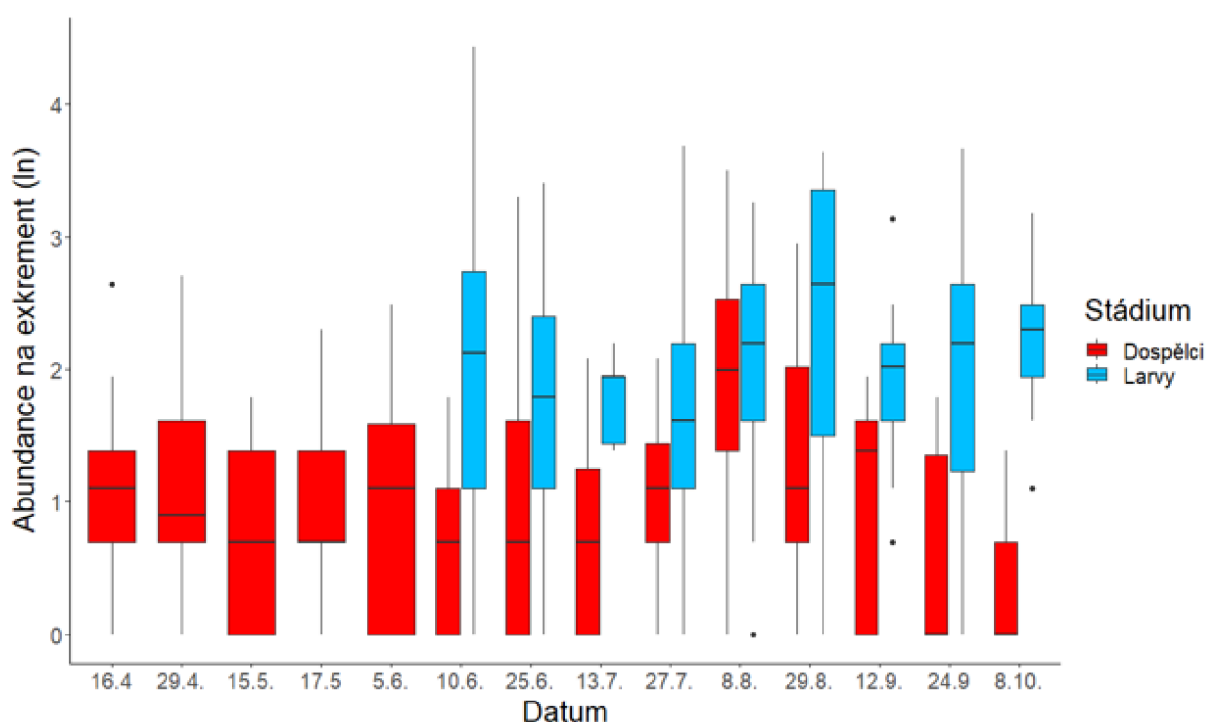
V návaznosti na předchozí analýzu jsem následně testoval vliv žížal na abundanci larev v exkrementech, tentokrát pro jednotlivé typy mikrokosmů, které byly následující: „sólo“ konkrétního druhu, „sólo“ konkrétního druhu + žížaly, „interakční“, „interakční“ + žížaly. V první analýze, pro kterou jsem použil data ze všech mikrokosmů, jsem testoval rozdíly v počtu larev/exkrement v závislosti na typu mikrokosmu. V druhé analýze jsem obdobně analyzoval počty odchovaných larev *A. rufipes* a ve třetí počty larev *B. rufa*. Po zkonstruování odpovídajících GLMM, jsem následně provedl pro každý model mnohonásobná porovnání pro jednotlivé hladiny „typu mikrokosmu“ s použitím knihovny „multcomp“ (Hothorn 2008).

4. Výsledky

Celkově bylo v terénu nasbíráno 2042 dospělých brouků z 8 druhů a 3133 larev patřících celkově do 7 druhů. Pro statistickou analýzu byla nicméně využita pouze větší část těchto dat (Tab.2). V polo-laboratorní části experimentu bylo odchováno 7992 larev od 7 druhů (Tab.3).

4.1. Jaká je časoprostorová segregace dospělců a jejich larev od sledovaných temperátních obývačů z podčeledi Aphodiinae? S důrazem na sezonalitu, oslunění/zastínění exkrementů, rozdílný objem trusu a vnitrodruhovou agregaci.

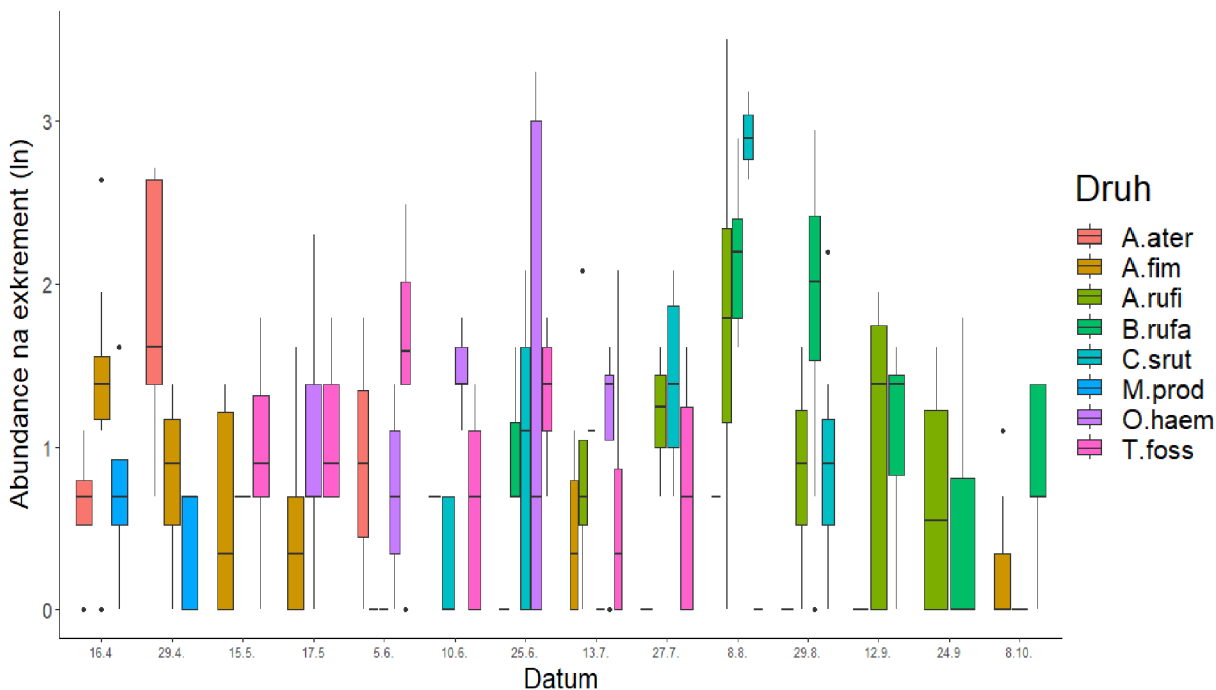
Dospělí brouci se vyskytovali na pastvině od počátku (16.4.) až do konce (8.10.) experimentu (Obr.3, Obr.4). Larvy třetího instaru byly na pastvě k nalezení od druhé třetiny sezóny (10.6.) až do jejího konce (8.10), s tím dodatkem, že mladší larvy, které se na pastvině vyskytovaly dříve (od ~ 15.5.), nebyly sbírány (Obr.3, Obr.5).



Obr.3: Abundance dospělců a larev v exkrementech v průběhu roku, napříč druhy.

V jednotlivých boxech jsou vyznačeny mediány. Abundance na exkrement (ln) = přirozený logaritmus počtu jedinců v exkrementu. Stádium = vývojové stádium brouka dospělci/larvy. Datum = datum konkrétního terénního sběru.

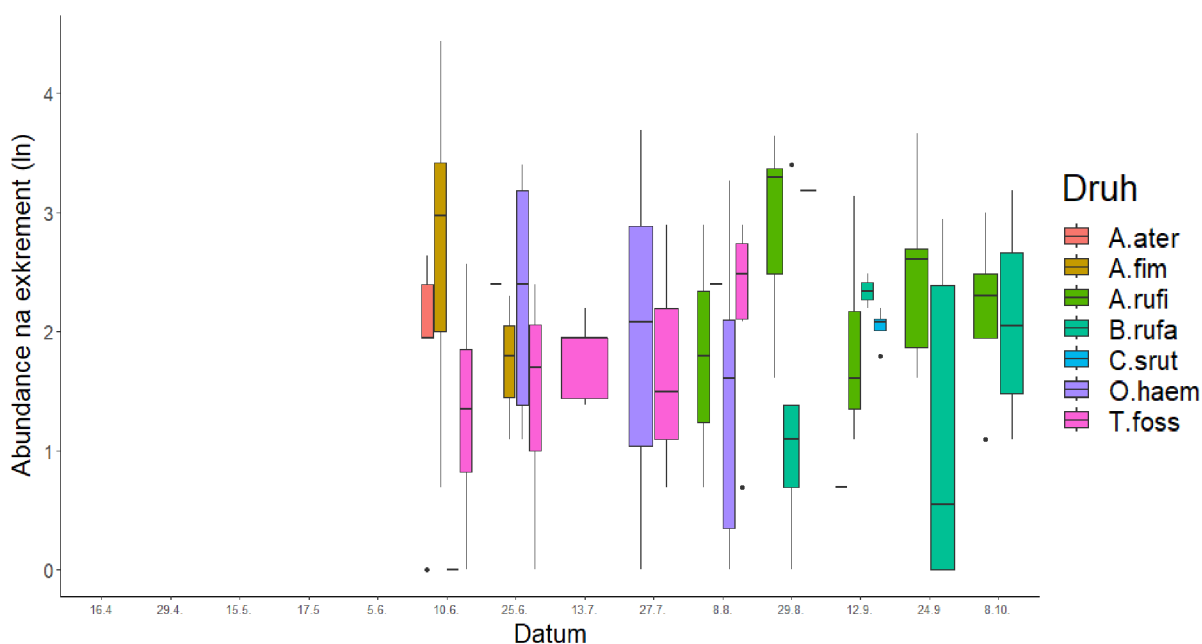
Sledované druhy se v dospělém stádiu v rámci sezóny postupně střídaly, přičemž bylo možné rozeznat několik sezónních skupin. Aktivita jednotlivých druhů na sebe nicméně plynule navazovala, přičemž doba výskytu po sobě jdoucích druhů se do značné míry překrývala (Obr.4).



Obr.4: Abundance dospělců jednotlivých druhů v exkrementech v průběhu roku.

V jednotlivých boxech jsou vyznačeny mediány. Názvy druhů jsou ve zkratkách uvedených v Tab.1. Druh = seznam zkratk sledovaných druhů v dospělém stádiu s legendou barevného značení. Abundance na exkrement (ln) = přirozený logaritmus počtu jedinců v exkrementu. Datum = datum konkrétního terénního sběru.

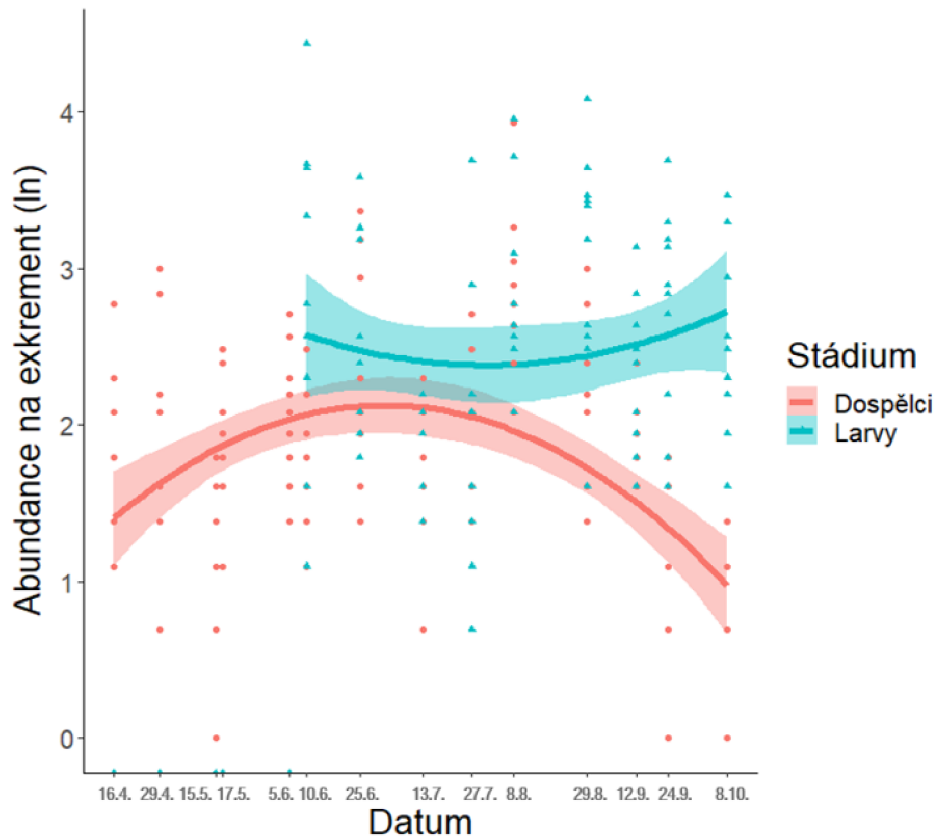
Přítomnost larev ve třetím instaru kopírovala trend dospělců s tím rozdílem, že byl jejich výskyt přibližně o 1-2 měsíce zpožděn (Obr.3, Obr.5). Na rozdíl od dospělců navíc nedocházelo během roku k tak plynulému přechodu druhového složení, nýbrž ke skokovějším změnám (Obr.5).



Obr.5: Abundance larev jednotlivých druhů v exkrementech v průběhu roku.

V jednotlivých boxech jsou vyznačeny mediány. Názvy druhů jsou ve zkratkách uvedených v Tab.1. Druh = seznam zkratk sledovaných druhů v larválním stádiu s legendou barevného značení. Abundance na exkrement (ln) = přirozený logaritmus počtu jedinců v exkrementu. Datum = datum konkrétního terénního sběru.

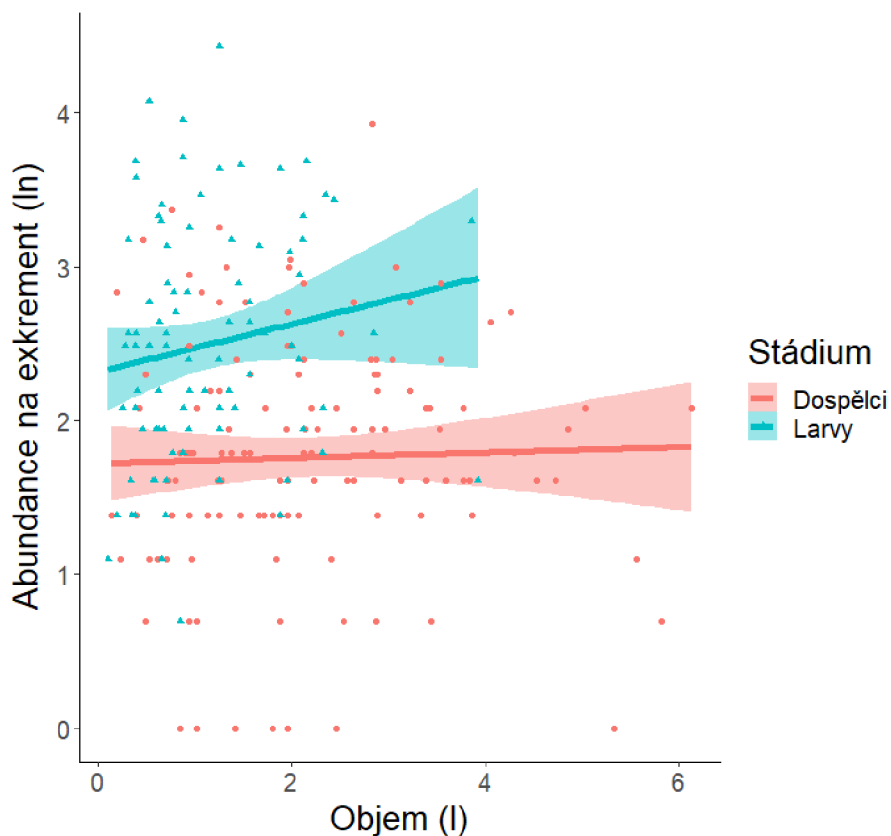
Abundance dospělců ($\chi^2 = 24,150$, DF = 1, $p < 0,001$) i larev ($\chi^2 = 66,704$, DF = 1, $p < 0,001$) v exkrementech byla signifikantně závislá na sezóně. Dospělci měli stoupající trend od dubna do června a klesající od července do října (Estimate = $-1,167 \times 10^{-4}$, SE = $2,332 \times 10^{-5}$, $z = -5,005$, $p < 0,001$). Larvy měly klesající trend od června do začátku srpna a stoupající od srpna do října (Estimate = $-4,494 \times 10^{-4}$, SE = $5,334 \times 10^{-5}$, $z = -8,426$, $p < 0,001$) (Obr.6).



Obr.6: Sezónní trend abundancí dospělců a larev napříč druhy.

Barevné pásy křivek vyznačují 95 % konfidenci interval. Abundance na exkrement (ln) = přirozený logaritmus počtu jedinců v exkrementu. Stádium = vývojové stádium brouka dospělci/larvy. Datum = datum konkrétního terénního sběru.

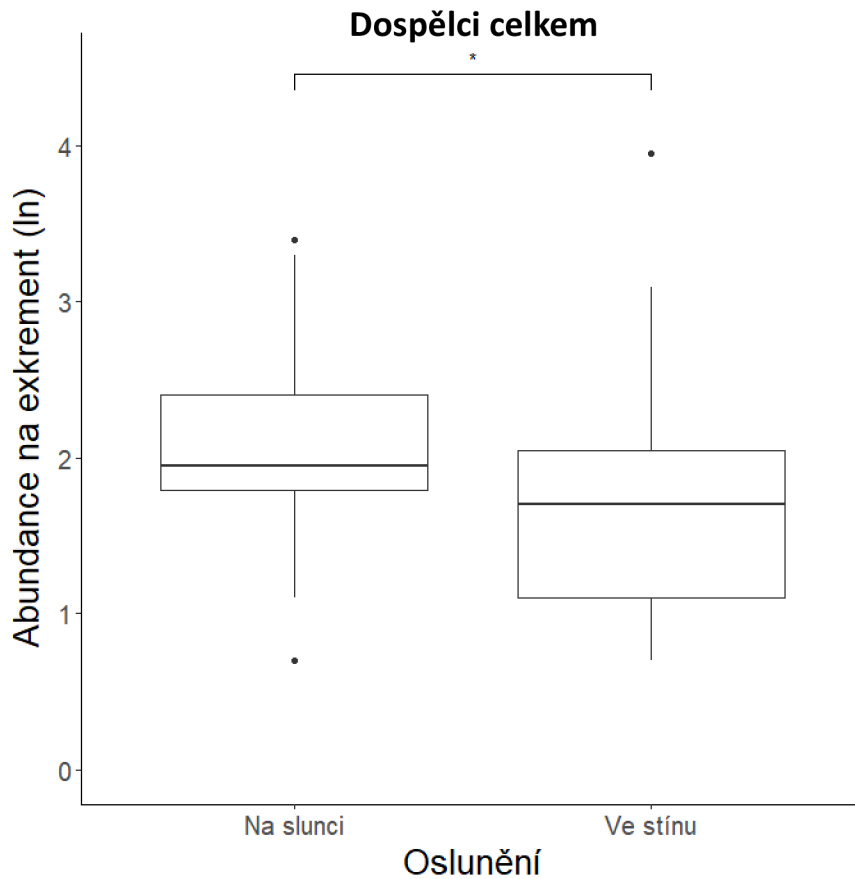
Analýza závislosti abundance dospělců ($\chi^2 = 0,029$, DF = 1, p = 0,865) i larev ($\chi^2 = 1,212$, DF = 1, p = 0,271) na objemu exkrementu dopadla nesignifikantně (Obr.7).



Obr.7: Abundance dospělců a larev v závislosti na objemu exkrementu napříč druhy.

Barevné pásy křivek vyznačují 95 % konfidenci interval. Abundance na exkrement (ln) = přirozený logaritmus počtu jedinců v exkrementu. Stádium = vývojové stádium brouka dospělci/larvy. Objem = přibližný objem exkrementu v litrech.

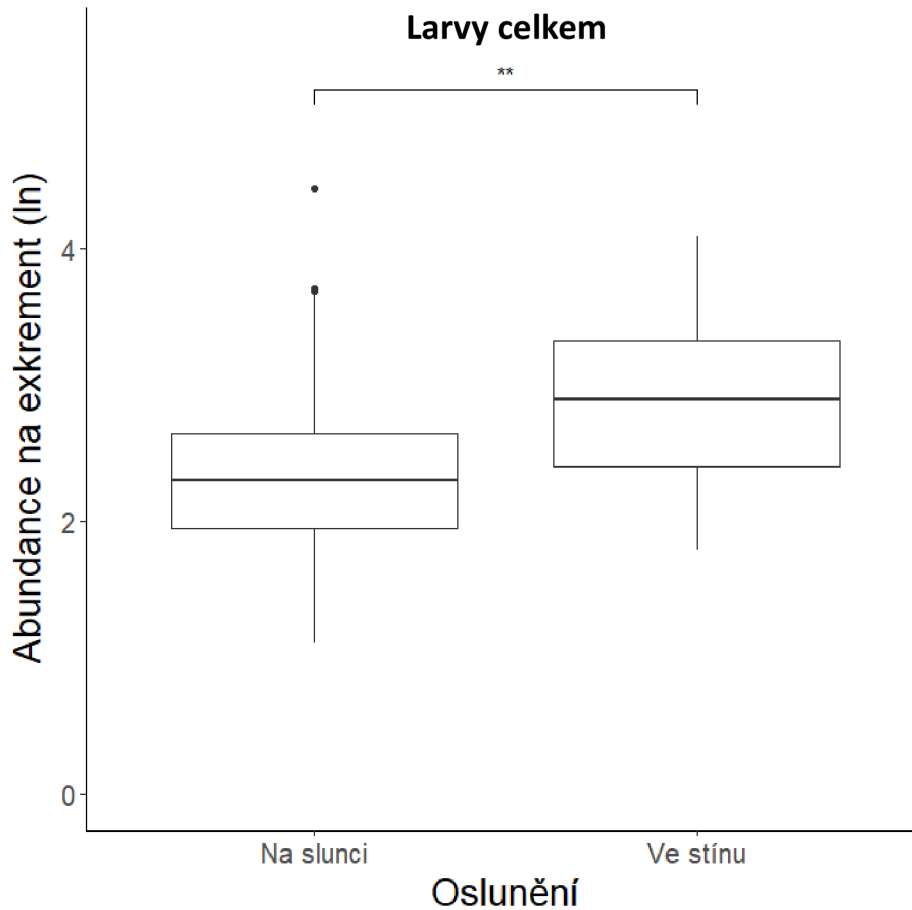
Množství dospělců mezi zastíněnými a osluněnými exkrementy se významně lišilo ($\chi^2 = 4,901$, DF = 1, $p = 0,027$). V zastíněných exkrementech bylo významně méně dospělců, než v těch osluněných (Estimate = -0,292, SE = 0,131, $z = -2,231$, $p = 0,026$) (Obr.8).



Obr.8: Vliv oslunění/zastínění na abundanci dospělců v exkrementech.

V jednotlivých boxech jsou vyznačeny mediány. Abundance na exkrement (ln) = přirozený logaritmus počtu jedinců v exkrementu. Oslunění = kde se exkrement nacházel. Na slunci (faktoriální proměnná) = exkrementy deponované na slunci. Ve stínu (faktoriální proměnná) = exkrementy deponované ve stínu. Svorčky signifikance: * = $p < 0,05$.

Množství larev mezi zastíněnými a osluněnými exkrementy se také významně lišilo ($\chi^2 = 6,737$, DF = 1, p = 0,009). Na rozdíl od dospělců, bylo v zastíněných exkrementech významně více larev než v těch, které byly osluněné (Estimate = 0,397, SE = 0,154, z = 2,577, p = 0,010) (Obr.9).

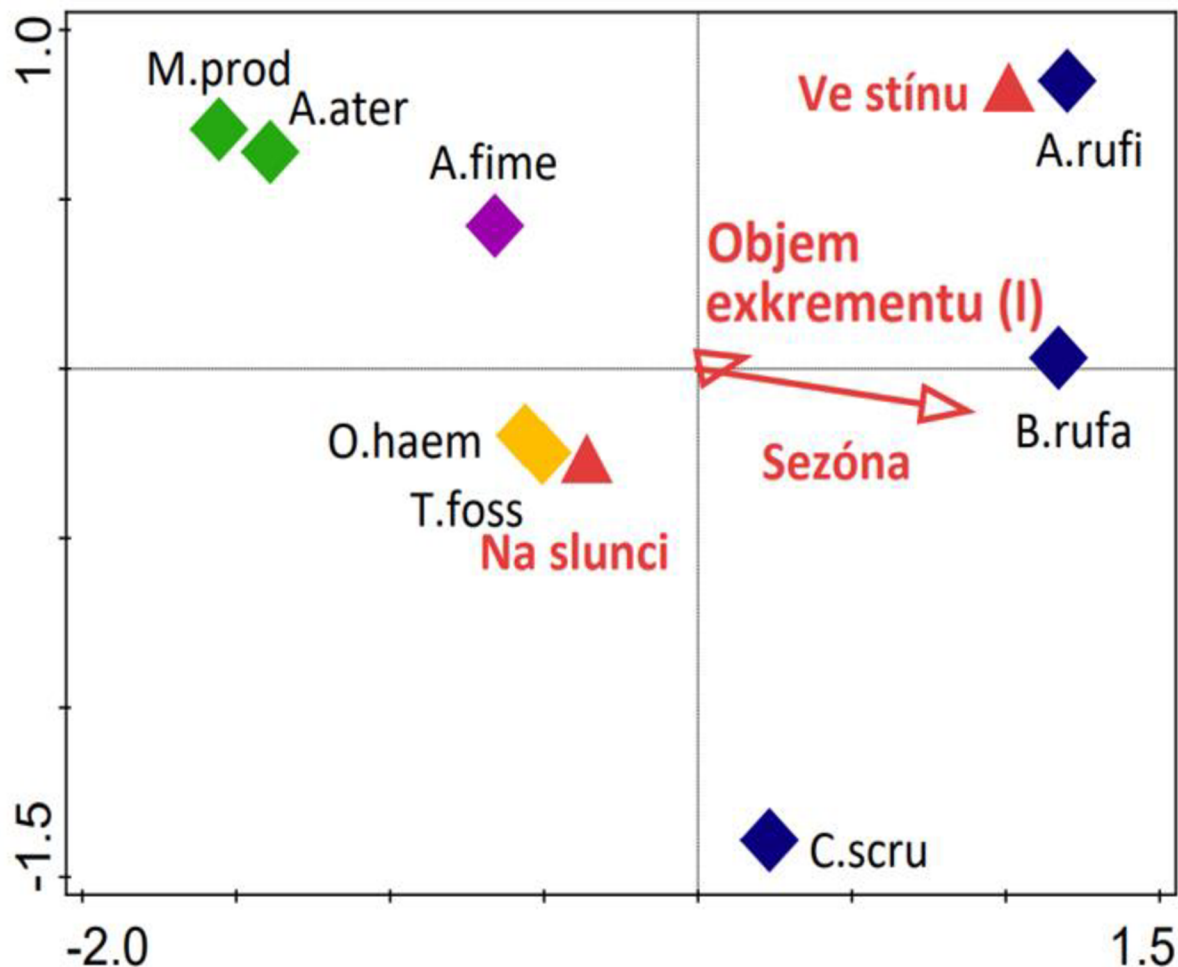


Obr.9: Vliv oslunění/zastínění na abundanci larev v exkrementech.

V jednotlivých boxech jsou vyznačeny mediány. Abundance na exkrement (ln) = přirozený logaritmus počtu jedinců v exkrementu. Oslunění = kde se exkrement nacházel. Na slunci (faktoriální proměnná) = exkrementy deponované na slunci. Ve stínu (faktoriální proměnná) = exkrementy deponované ve stínu. Svorčky signifikance: ** = p < 0,01.

Na výskyt jednotlivých druhů dospělců v exkrementech měla největší vliv sezóna ($F = 30,8$, $p < 0,001$, 18,3 % variability), následovaná osluněním ($F = 18,4$, $p < 0,001$, 11,8 % variability), přičemž objem exkrementu neměl signifikantní vliv ($F = 1,5$, $p = 0,224$, 1% variability). Celkem všechny osy vysvětlily 24,8 % variability, což bylo 39,4 % z celkové možné vysvětlitelné variability ($F = 15,0$, $p < 0,001$).

Ordinační diagram vytvořený pro tuto CCA ukazuje komplexní výsledek (Obr.10). Vliv sezóny rozdělil druhy na 4 skupiny. Zprvce to byli brouci jarní, kam patřily druhy: *A. ater* + *M. prodromus*. Dále to byly letní druhy: *T. fossor* + *O. haemorrhoidalis*. Poté podzimní druhy: *B. rufa* + *A. rufipes* + *C. scrutator*, a jeden druh bivoltní: *A. fimetarius*, který se vyskytuje zejména na začátku, ale i na konci sezóny, a tak se na diagramu zdánlivě přiřadil k letním druhům. Faktor oslunění, potažmo zastínění exkrementu rozdělil druhy na dvě skupiny. První, menší skupinu tvořily dva podzimní druhy: *A. rufipes* a *B. rufa* s preferencí pro zastíněné exkrementy, kdy první z jmenovaných vykazoval silnou vazbu na tyto habitaty situované mimo přímé sluneční záření. Druhou, druhově bohatší skupinu, utvořily zbývající sledované druhy. Z těchto druhů měly zejména dva výraznou preferenci pro osluněné „habitaty“, jednalo se o *T. fossor* a *O. haemorrhoidalis* (Obr.10). Vliv objemu exkrementu měl nesignifikantní vliv na prostorovou segregaci dospělců.



Obr.10: Časoprostorová segregace sledovaných druhů brouků v dospělém stádiu.

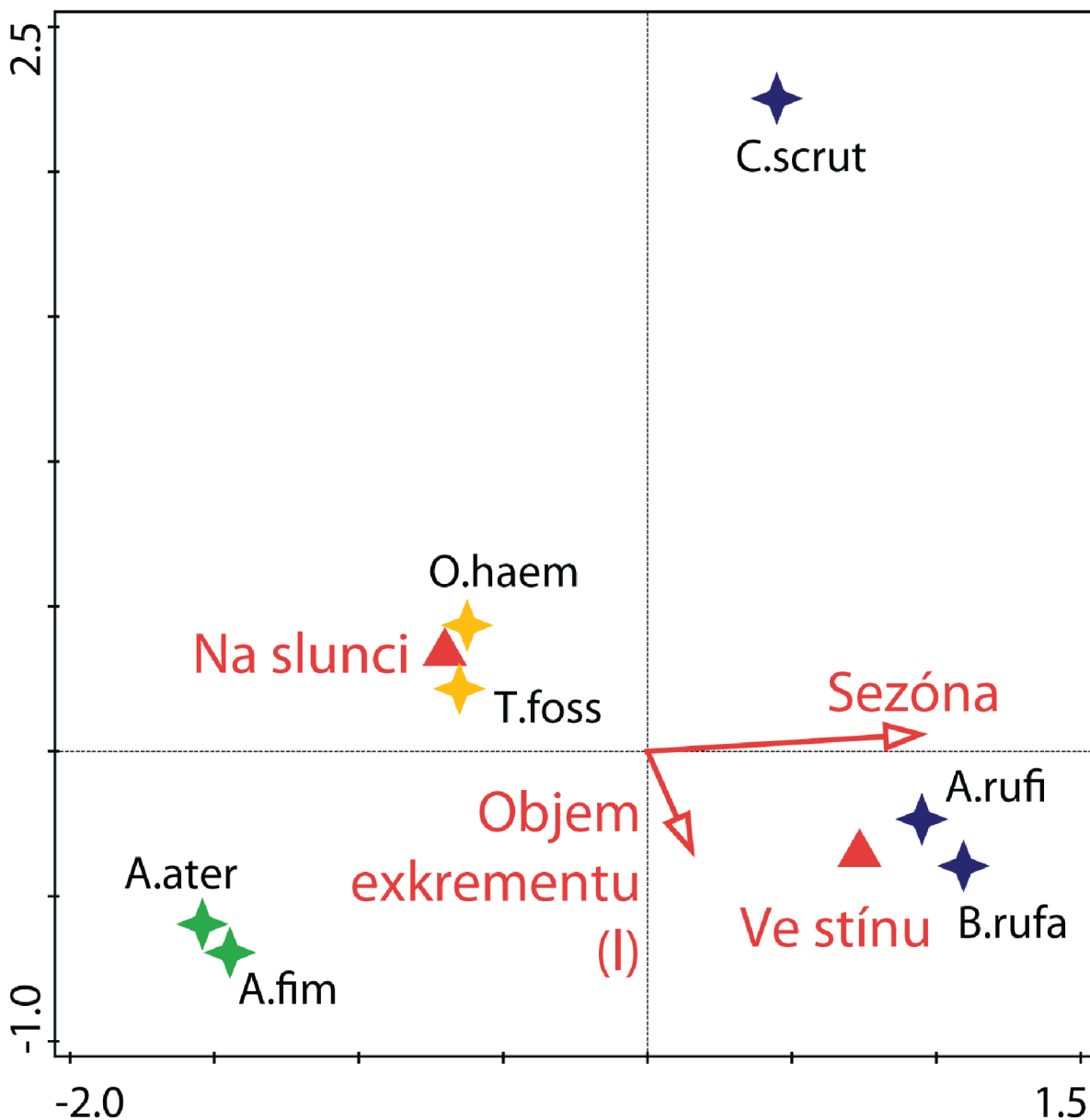
Názvy druhů jsou ve zkratkách uvedených v Tab.1. Sezóna = kontinuální proměnná vzniklá z juliánských datumů jednotlivých sběrů. Objem exkrementu (I) = kontinuální proměnná vzniklá z přibližných objemů exkrementů (v litrech) získaných z terénních měření. Červený trojúhelník – Na slunci (faktoriální proměnná) = exkrementy deponované na slunci. Červený trojúhelník – Ve stínu (faktoriální proměnná) = exkrementy deponované ve stínu. Zelený kosočtverec = jarní druhy. Žlutý kosočtverec = letní druhy. Modrý kosočtverec = podzimní druhy. Fialový kosočtverec = bivoltní druh.

Na výskyt jednotlivých druhů v larválním stádiu v exkrementech měla největší vliv sezóna ($F = 25,3$, $p < 0,002$, 22,4 % variability), následovaná osluněním ($F = 14,8$, $p < 0,002$, 14,4 % variability), přičemž nejmenší vliv měl objem exkrementu ($F = 2,6$, $p = 0,04$, 2,9 % variability). Celkem všechny osy vysvětlily 28,25 % variability, což bylo 39,7 % z celkové možné vysvětlitelné variability ($F = 11,3$, $p < 0,002$).

Obdobný ordinační diagram vycházející z CCA, jako byl vytvořený pro dospělé, přinesl i pro larvy komplexní výsledek (Obr.11). V tomto diagramu výsledek sezonality larev do značné míry odráží sezonalitu dospělců. Tentokrát se druhy podél sezónního gradientu rozdělily na tři skupiny. Do první skupiny patřily larvy druhů, které se vyskytují na jaře: *A. ater* + *A. fimetarius*. Dále to byly larvy letních druhů: *T. fossor* + *O. haemorrhoidalis*. A nakonec larvy druhů podzimních: *B. rufa* + *A. rufipes* + *C. scrutator*. Larvy *M. prodromus* nejsou v diagramu vyneseny, jelikož se ve vzorcích žádné nenacházely.

Vliv exponovanosti exkrementu vůči slunečnímu záření rozdělil larvy všech sledovaných druhů na tři skupiny. První skupinou byly druhy preferující vývoj v zastíněných exkrementech. Konkrétně se jednalo o druhy: *A. rufipes* a *B. rufa*. Druhou jednočlennou „skupinu“ tvoří *C. scrutator*, který v zásadě vykazuje pouze mírné preference pro vývoj v osluněných „habitacích“. Larvy od zbylých druhů se nacházely převážně v osluněných exkrementech, zejména druhová dvojice letních druhů *T. fossor* a *O. haemorrhoidalis* vykazovala zvlášť silnou preferenci pro vývoj v těchto osluněných „habitacích“ (Obr.11).

Různé preference pro výběr „habitatu“ k hnízdění na základě objemu, rozdělily druhy relativně rovnoměrně podél gradientu. Dva podzimní druhy: *A. rufipes* a *B. rufa*, vykazovaly tendence k upřednostňování větších exkrementů, přičemž oba druhy by mohly mít svá rozdílná mikrooptima pro objem exkrementu. Jarní druhy: *A. ater* + *A. fimetarius*, preferovaly střední velikosti exkrementů a letní druhy: *T. fossor* a *O. haemorrhoidalis* se vyskytovaly zejména v menších exkrementech, opět pravděpodobně s mikrooptimy jako *A. rufipes* a *B. rufa*. S odstupem od všech ostatních druhů se nacházel třetí podzimní druh *C. scrutator*, který preferoval zdaleka nejmenší exkrementy (Obr.11).



Obr.11: Časoprostorová segregace sledovaných druhů brouků v larválním stádiu.

Názvy druhů jsou ve zkratkách uvedených v Tab.1. Sezóna = kontinuální proměnná vzniklá z juliánských datumů jednotlivých sběrů. Objem exkrementu (I) = kontinuální proměnná vzniklá z přibližných objemů exkrementů (v litrech) získaných z terénních měření. Červený trojúhelník – Na slunci (faktoriální proměnná) = exkrementy deponované na slunci. Červený trojúhelník – Ve stínu (faktoriální proměnná) = exkrementy deponované ve stínu. Zelená hvězdička = jarní druhy. Žlutá hvězdička = letní druhy. Modrá hvězdička = podzimní druhy.

Vnitrodruhová agregace byla pro dospělé brouky signifikantně prokázána u 7 z 8 pozorovaných druhů. Jediný druh, u kterého byla agregovanost nesignifikantní byl *M. prodromus*, který byl ve finálních datech v počtu pouze 21 kusů. U všech ostatních druhů, které byly dostatečně abundantní, byla hodnota $p < 0,001$ a zároveň byl určen pozitivní efekt této vnitrodruhové agregace na koexistenci těchto druhů ve společenstvu (Tab.2).

Z dospělců vykazovaly nejvyšší míru agregace druhy *A. rufipes* a *O. haemorrhoidalis*. Naopak nejméně agregovaní byly dospělci druhů *A. ater* a *T. fossor*. *A. ater* byl zároveň tím nejméně abundantním druhem, který byl zahrnut do analýz, zatímco *T. fossor* byl druhým nejvíce abundantním druhem, hned po *B. rufa* (Tab.2).

Vnitrodruhová agregace byla také signifikantně prokázána i pro všechny druhy nalezené v larválním stádiu. Celkově se jednalo o 7 z 8 celkově sledovaných druhů brouků, přičemž žádné larvy druhu *M. prodromus* nebyly nalezeny. A i pozitivní efekt této vnitrodruhové agregace na koexistenci druhů ve společenstvu byl určen u všech druhů, u kterých byly larvy nalezeny (Tab.2).

Zdaleka nejvyššího agregačního indexu v larválním stádiu dosahoval druh *C. scrutator*, který byl zároveň jedním ze dvou nejméně abundantních druhů. Tím nejméně abundantním druhem ve stádiu larvy, byl opět *A. ater* s 51 larvami. Nicméně i ostatní druhy, až na dva, vykazovaly vysokou míru agregovanosti. Ony dva druhy s výrazně nižšími agregačními indexy byly *A. rufipes* a *T. fossor*. Jednalo se o dva druhy jejichž larvy byly nejvíce abundantní, zejména pak druh *A. rufipes* vyčníval s počtem 509 larev (Tab.2).

Tab.2: Seznam zkoumaných druhů a míra jejich vnitrodruhové agregace.

Druh = rodový a druhový název brouka. Stádium = vývojové stádium brouka: dospělec/larva. Počet = počet kusů, které byly zahrnuty do analýzy. J_x = hodnota agregačního indexu (pravděpodobnost toho, že se daný druh vyskytuje v agregaci), (NS = nesignifikantní, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$). T_{xy} = hodnota indexu určujícího, zda má vnitrodruhová agregace pozitivní vliv na koexistenci druhu ve společenstvu, druhy s $T_{xy} < 1$, označeny ◀.

Druh	Stádium	Počet	J_x	$T_{x,y}$
<i>Agrilinus ater</i>	Dospělec	71	0,408***	0,367◀
<i>Aphodius fimetarius</i>	Dospělec	97	1,041***	0,341◀
<i>Acrossus rufipes</i>	Dospělec	153	3,162***	0,758◀
<i>Bodilopsis rufa</i>	Dospělec	205	1,046***	0,482◀
<i>Coprimorphus scrutator</i>	Dospělec	146	2,293***	0,205◀
<i>Melinopterus prodromus</i>	Dospělec	21	0,451NS	-
<i>Teuchestes fossor</i>	Dospělec	190	0,416***	0,498◀
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i>	Dospělec	125	3,326***	0,469◀
<i>Agrilinus ater</i>	Larva	51	2,737***	0,473◀
<i>Aphodius fimetarius</i>	Larva	220	3,071***	0,267◀
<i>Acrossus rufipes</i>	Larva	509	0,887***	0,297◀
<i>Bodilopsis rufa</i>	Larva	155	3,036***	0,712◀
<i>Coprimorphus scrutator</i>	Larva	55	4,065***	0,017◀
<i>Teuchestes fossor</i>	Larva	298	0,560***	0,122◀
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i>	Larva	173	2,987***	0,495◀

4.2. **Mají konkrétní druhy negativní vliv na počet odchovaných larev ostatních druhů a jak je těmito interakcemi ovlivněna vnitrodruhová agregace jejich larev? Liší se míra vnitrodruhové agregace larev mezi přirozenými a experimentálními podmínkami?**

Počty jednotlivých typů mikrokosmů jsou pro všechny druhy uvedeny v Tab.3 a počty „interakčních“ mikrokosmů pro konkrétní druhové dvojice jsou uvedeny v Tab.4.

Počet larev odchovaných v „sólo“ mikrokosmech se signifikantně nelišil oproti počtu larev odchovaných v „interakčních“ mikrokosmech ($\chi^2 = 0,511$, DF = 1, p = 0,475) (Obr.12, A). V interakčních mikrokosmech se nicméně měnilo poměrové složení odchovaných larev jednotlivých druhů na základě míry vzájemných negativních vztahů (Obr.12, B-F).

Typ mikrokosmu měl marginálně signifikantní vliv na počet odchovaných larev *A. rufipes* na exkrement ($\chi^2 = 5,751$, DF = 2, p = 0,056). *A. rufipes* měl oproti „sólo“ mikrokosmům signifikantně méně larev v interakcích s druhem *C. scrutator* (Estimate = -0,481, SE = 0,201, z = -2,391, p = 0,017). Interakce s druhem *B. rufa* byla marginálně signifikantně negativní (Estimate = -0,341, SE = 0,189, z = -1,810, p = 0,070) (Obr.12, B).

Typ mikrokosmu měl signifikantní vliv na počet odchovaných larev *B. rufa* na exkrement ($\chi^2 = 18,742$, DF = 2, p <0,001). Pro *B. rufa* byl signifikantně negativním kompetitorem právě *A. rufipes*, v jehož přítomnosti se výrazně snížil počet odchovaných larev prvního druhu (Estimate = -1,137, SE = 0,330, z = -3,44, p <0,001). Naopak vliv druhu *C. scrutator* na *B. rufa* byl nesignifikantní (Estimate = -0,116, SE = 0,359, z = -0,322, p = 0,747) (Obr.12, C).

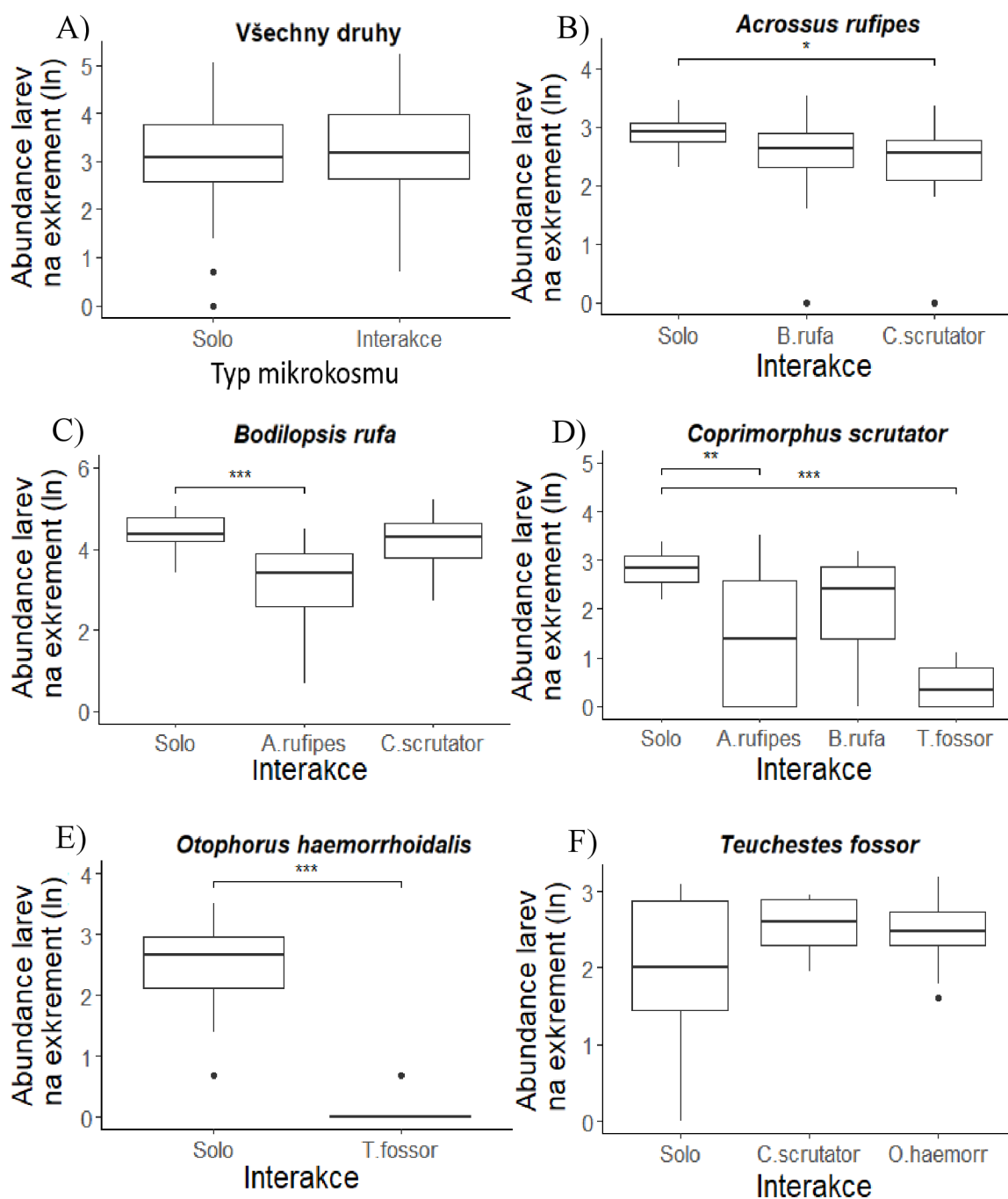
Typ mikrokosmu měl signifikantní vliv na počet odchovaných larev *C. scrutator* na exkrement ($\chi^2 = 14,376$, DF = 3, p <0,002). Na druh *C. scrutator* byl prokázán signifikantně negativní vliv druhu *A. rufipes* (Estimate = -1,849, SE = 0,709, z = -2,610, p = 0,009). Mnohem silnější negativní vztah byl nicméně prokázán s druhem *T. fossor*, jehož přítomnost výrazně snížila počet odchovaných larev od druhu *C. scrutator* (Estimate = -3,663, SE = 1,042, z = -3,516, p <0,001). *B. rufa* měl na odchov druhu *C. scrutator* nesignifikantní, ale mírně negativní vliv (Estimate = -1,061, SE = 0,712, z = -1,489, p = 0,137) (Obr.12, D).

Typ mikrokosmu měl signifikantní vliv na počet odchovaných larev *O. haemorrhoidalis* na exkrement ($\chi^2 = 39,595$, DF = 1, p <0,001). *O. haemorrhoidalis* měl dostatečný počet

interakcí pouze s druhem *T. fossor*. Tato interakce pro *O. haemorrhoidalis* měla výrazně negativní vliv (Estimate = -4,865, SE = 0,773, z = -6,292, p <0,001). Odchov larev druhu *O. haemorrhoidalis* v přítomnosti *T. fossor* se pohyboval na úrovni nulových hodnot (Obr.12, E).

Typ mikrokosmu neměl signifikantní vliv na počet odchovaných larev *T. fossor* na exkrement ($\chi^2 = 1.643$, DF = 2, p = 0,440). Pro druh *T. fossor* tedy nebyl zjištěn negativní vztah v interakci s *C. scrutator* ani s *O. haemorrhoidalis*. Nicméně počet larev od *T. fossor* byl v interakcích dokonce mírně vyšší (Obr.12, F).

Konkrétních „interakčních“ mikrokosmů pro ostatní druhy a další kombinace druhů výše diskutovaných bylo bohužel pro analýzy příliš málo.



Obr.12: Vzájemný vliv druhových dvojic na abundance larev v „interakčních“ mikrokosmech a porovnání těchto abundancí s výsledky ze „sólo“ mikrokosmů pro jednotlivé druhy.

A) Rozdíl abundancí larev v jednotlivých exkrementech mezi „sólo“ a „interakčním“ mikrokosmem napříč všemi druhy. B-F) Rozdíly v počtu larev pro jednotlivé druhové dvojice. V jednotlivých boxech jsou vyznačeny mediány. Abundance larev na exkrement (ln) = přirozený logaritmus počtu larev v exkrementu. Typ mikrokosmu = typ mikrokosmu. Solo = „sólo“ mikrokosmy. Interakce = „interakční“ mikrokosmy. Zkratky všech zde uvedených druhů jsou uvedeny v Tab.1. Svorky signifikance: * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$.

V „sólo“ mikrokosmech se larvy všech 7 chovaných druhů signifikantně vnitrodruhově agregovaly. Nejvyšších agregačních indexů dosahovaly zejména *A. ater* a *A. fimetarius*, jejichž míra agregace byla asi o 40 % vyšší, než míra agregace třetího nejagregovanějšího druhu *T. fossor*. Téměř rovnoměrnou distribuci mezi exkrementy vykazovaly larvy dvou druhů, jednalo se o *A. rufipes* a *C. scrutator*, jejichž agregační indexy nepřesáhly ani hodnotu $J_x = 0,07$. (Tab.3).

V „interakčních“ mikrokosmech byly agregační indexy obecně vyšší. Jen druh *T. fossor* vykazoval asi o 40 % nižší míru agregace oproti agregaci v „sólo“ mikrokosmech, a blížil se tak k náhodné distribuci napříč „habitaty“. Naopak u druhů *C. scrutator* a *O. haemorrhoidalis* se agregovanost v „interakčních“ mikrokosmech markantně zvýšila. Vyjádřeno v procentech, agregační index pro druh *C. scrutator* se zvýšil o 2000 % a agregační index druhu *O. haemorrhoidalis* dokonce o 2650 %. U všech druhů byl také určen pozitivní vliv vnitrodruhové agregace na koexistenci v „interakčních“ mikrokosmech. Pro druh *A. ater* byly vytvořeny pouze dva „interakční“ mikrokosmy, a tak jsou výsledky z nich pouze orientační (Tab.3).

V porovnání s agregací v přirozených podmínkách na pastvině, byly agregační indexy získané z polo-laboratorní části práce obecně výrazně nižší. Zejména data získaná ze „sólo“ mikrokosmů vedla k agregačním indexům, které byly všechny nižší, než ty vypočítané z terénních dat. Hodnoty agregačních indexů vztažené k „interakčním“ mikrokosmům byly až na jeden druh také všechny výrazně nižší, oproti těm získaných z přirozeného prostředí. Tím jedním druhem, který narušil všemi ostatními nastavený vzorec, byl *O. haemorrhoidalis*, který měl až extrémně vysokou míru vnitrodruhové agregace v „interakčních“ mikrokosmech, která přesahovala i jeho agregovanost v přirozeném prostředí (Tab.3).

Tab.3: Seznam druhů v polo-laboratorním experimentu.

Druh = rodové a druhové jméno brouka. Počet larev celkem = počet všech odchovaných larev od konkrétního druhu během této části experimentu. Počet larev sólo = celkový počet larev daného druhu odchovaných v „sólo“ mikrokosmech. Počet sólo mikro. = počet „sólo“ mikrokosmů pro konkrétní druh. Počet larev inter. = celkový počet larev daného druhu odchovaných v „interakčních“ mikrokosmech. Počet inter. mikro. = počet „interakčních“ mikrokosmů ve kterých byl konkrétní druh. J_x Sólo = hodnota agregačního indexu (pravděpodobnost toho, že se daný druh vyskytuje v agregaci) vypočítaná pro konkrétní druh z dat získaných ze „sólo“ mikrokosmů. J_x Interakce = hodnota agregačního indexu vypočítaná pro konkrétní druh z dat získaných z „interakčních“ mikrokosmů. (NS = nesignifikantní, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$). T_{xy} Interakce = hodnota indexu určujícího, zda má vnitrodruhová agregace pozitivní vliv na koexistenci druhů v „interakčním“ mikrokosmu, druhy s $T_{xy} < 1$, označeny ◀. Hnědým písmem je značen nízký počet interakčních mikrokosmů a výsledků z nich spočítaných pro druh *Agrilinus ater*. Tyto výsledky jsou pouze orientační.

Druh	Počet larev celkem	Počet larev sólo	Počet sólo mikro.	Počet larev inter.	Počet inter. mikro.	J_x Sólo	J_x Interakce	T_{xy} Interakce
<i>Agrilinus ater</i>	810	632	8	178	2	0,424***	0,581***	0,309◀
<i>Aphodius fimetarius</i>	545	419	5	126	5	0,461***	0,555***	0,295◀
<i>Acrossus rufipes</i>	1022	218	6	804	32	0,041*	0,169***	0,420◀
<i>Bodilopsis rufa</i>	4260	1252	8	3008	33	0,245***	0,832***	0,535◀
<i>Coprimorphus scrutator</i>	606	203	6	403	28	0,064**	1,308***	0,325◀
<i>Teuchestes fossor</i>	504	91	4	413	17	0,269***	0,105***	0,255◀
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i>	141	125	4	16	14	0,219***	5,781***	0,451◀

Celkem bylo vytvořeno 25 kombinací „interakčních“ mikrokosmů. V důsledku nedostatku jedinců od druhů z různých sezónních skupin v jedné chvíli, bylo u většiny „interakčních“ mikrokosmů nemožné vytvořit více než 1-2 opakování téže interakce. Po odfiltrování dat získaných z těchto ojedinělých interakcí zbylo 10 kombinací, z nichž byla získána data z více než 3 „interakčních“ mikrokosmů (Tab.4).

Dvou nejvyšších agregačních indexů ze všech testovaných kombinací dosahuje *C. scrutator*. Nejvyšší vnitrodruhovou agregaci vykazuje tento druh v interakci s *A. rufipes*. Míra této agregace více než trojnásobně přesahuje vnitrodruhovou agregaci tohoto druhu v přítomnosti druhu *B. rufa*, která je zároveň druhou nejvyšší mírou agregace ze všech signifikantních hodnot (Tab.4).

Středních hodnot agregačního indexu dosahoval druh *B. rufa*. Ten také vykazoval vyšší míru vnitrodruhové agregace v přítomnosti druhu *A. rufipes*. O málo menší agregační index vycházel pro tento druh při interakci s *C. scrutator* (Tab.4).

Agregační indexy pro *A. rufipes* patřily k nejnižším pozorovaným hodnotám. Kdy v přítomnosti druhu *C. scrutator* byla agregace mírně vyšší, než v přítomnosti druhu *B. rufa* (Tab.4).

Zdaleka nejnižší vnitrodruhovou agregaci vykazoval druh *T. fossor*. Spíše, než o agregaci se jednalo o náhodnou distribuci, neboť agregační index pro tento druh byl menší než 0,1 (Tab.4).

Ostatní agregační indexy pro zbylé možné interakce nebyly signifikantní. Kromě toho, počty odchovaných larev *C. scrutator* a *O. haemorrhoidalis* v interakcích s *T. fossor*, byly tak nízké, že z nich agregační indexy nebylo možné vypočítat (Tab.4).

Pro všechny druhy jejichž hodnota agregačního indexu byla signifikantní vyšlo, že tato jejich vnitrodruhová agregace napomáhá koexistenci těchto druhů v konkrétních mezidruhových interakcích (Tab.4).

Tab.4: Interakce konkrétních druhových dvojic v polo-laboratorním experimentu.

Druh = rodové a druhové jméno brouka. Interakční druh = druh, který se nacházel v interakci se sledovaným druhem. Počet larev = počet odchovaných larev od sledovaného druhu během této části experimentu. Počet inter. mikro. = počet „interakčních“ mikrokosmů ve kterých byl sledovaný druh. J_x = hodnota agregačního indexu (pravděpodobnost toho, že se daný druh vyskytuje v agregaci), (NS = nesignifikantní, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$). T_{xy} = hodnota indexu určujícího, zda má vnitrodruhová agregace pozitivní vliv na koexistenci druhu ve společenstvu, druhy s $T_{xy} < 1$, označeny ◀.

Druh	Interakční druh	Počet larev	Počet inter. mikro.	J_x	$T_{x,y}$
<i>Acrossus rufipes</i>	<i>Bodilopsis rufa</i>	495	19	0,145***	0,571◀
<i>Acrossus rufipes</i>	<i>Coprimorphus scrutator</i>	307	13	0,205***	0,165◀
<i>Bodilopsis rufa</i>	<i>Acrossus rufipes</i>	1223	19	0,496***	0,746◀
<i>Bodilopsis rufa</i>	<i>Coprimorphus scrutator</i>	1771	11	0,347***	0,408◀
<i>Coprimorphus scrutator</i>	<i>Acrossus rufipes</i>	183	13	1,705***	0,371◀
<i>Coprimorphus scrutator</i>	<i>Bodilopsis rufa</i>	214	11	0,540***	0,467◀
<i>Coprimorphus scrutator</i>	<i>Teuchestes fossor</i>	6	4	Nespočítatelný index	-
<i>Teuchestes fossor</i>	<i>Coprimorphus scrutator</i>	101	4	0,029 NS	-
<i>Teuchestes fossor</i>	<i>Otophorus haemorrhoidalis</i>	234	10	0,094**	0,051◀
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i>	<i>Teuchestes fossor</i>	2	10	Nespočítatelný index	-

4.3. Shrnutí výsledků z hlediska možných mezidruhových interakcí larev a jejich řešení.

Převážnou většinu mezidruhových interakcí z pohledu larev řeší sezonalita. Konkrétně se jedná o 16 z 21 možných interakcí (Tab.5). Zbylé potenciální mezidruhové interakce mohou být vyřešeny prostorovou segregací. V takovém případě 2 z 5 těchto interakcí může řešit kombinace rozdílných preferencí pro objem a oslunění exkrementů ve kterých se larvy vyvíjejí. Zbylé tři vztahy by mohly být alespoň částečně vyřešeny dalším prostorově segregáčním mechanismem, kterým je vnitrodruhová agregace (Tab.5). Agregovanost v rámci druhu byla také prokázána i v rámci ostatních mezidruhových interakcí, kde by v kombinaci s ostatními segregáčními prvky také mohla plnit funkci mechanismu usnadňující druhovou koexistenci.

Tab.5: Shrnutí veškerých potenciálních larválních interakcí a jejich možná eliminace. Druh = zkratka druhu vytvořená zkrácením rodového a druhového jména. Zkratky k příslušným druhům jsou uvedené v Tab.1. Barevné značení: zelená = jasně vyřešený vztah, oranžová = pravděpodobné řešení vztahu, modrá = možné řešení vztahu.

Druh	A.ater	A.fim	T.foss	O.haem	A.rufi	C.scru	B.rufa
A.ater							
A.fim	Agregace						
T.foss	Sezóna	Sezóna					
O.haem	Sezóna	Sezóna	Agregace Objem?				
A.rufi	Sezóna	Sezóna	Sezóna	Sezóna			
C.scru	Sezóna	Sezóna	Sezóna	Sezóna	Osluněnost Objem		
B.rufa	Sezóna	Sezóna	Sezóna	Sezóna	Agregace Objem?	Osluněnost Objem	

4.4. Jaký je vliv žížal na počet odchovaných larev a jejich vnitrodruhovou agregaci u dvou druhů (*Acrsus rufipes*, *Bodilopsis rufa*) temperátních obývačů z podčeledi Aphodiinae?

Počet odchovaných larev z jednoho exkrementu se významně lišil mezi mikrokosmy s přítomností žížal a bez nich ($\chi^2 = 11,852$, DF = 1, $p < 0,001$). Přítomnost žížal v mikrokosmu měla na počet odchovaných broučích larev významně negativní vliv (Estimate = -0,761, SE = 0,221, $z = -3,443$, $p < 0,001$) (Obr.13).

Typ mikrokosmu měl i zde významný vliv na počet odchovaných larev z jednoho exkrementu napříč všemi daty ($\chi^2 = 11,446$, DF = 3, $p = 0,010$). Přítomnost žížal významně vedla k nižšímu počtu larev na exkrement odchovaných v „sólo+žížaly“ mikrokosmech oproti klasickým „sólo“ mikrokosmům bez žížal (Estimate = -0,782, SE = 0,289, $z = -2,705$, $p = 0,037$) (Obr.14).

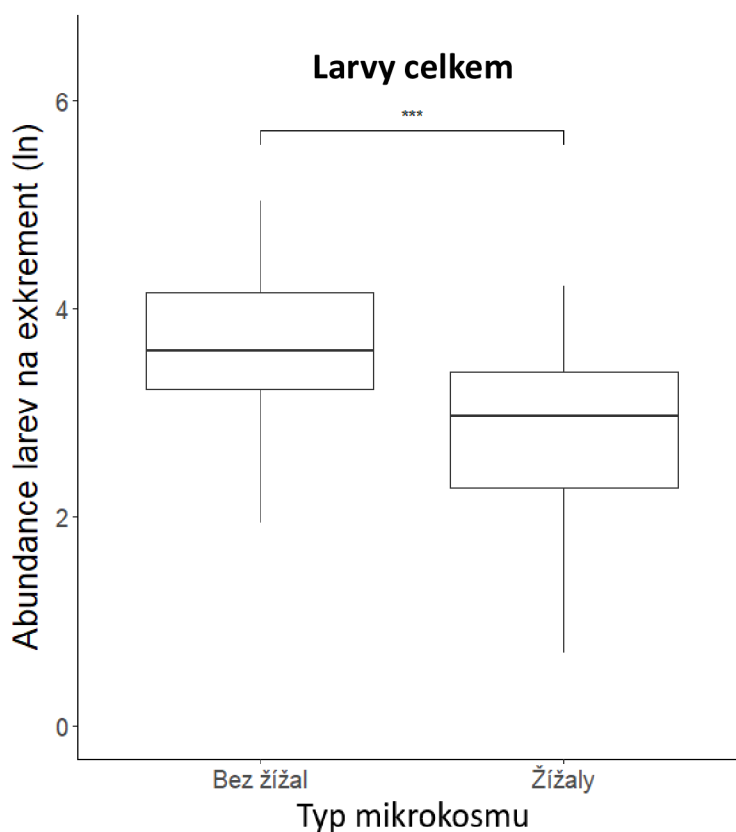
V „interakčních+žížaly“ mikrokosmech došlo k významnému snížení počtu larev na exkrementů v porovnání s klasickými „sólo“ mikrokosmy (Estimate = -0,868, SE = 0,326, $z = -2,659$, $p = 0,038$). Výsledný počet larev na exkrement z těchto „interakčních+žížaly“ mikrokosmů byl tedy nižší, než počet larev na exkrement z jakéhokoliv jiného typu mikrokosmu (Obr.14).

Rozdíl mezi „sólo+žížaly“ mikrokosmy a klasickými „interakčními“ mikrokosmy byl pouze marginálně významný (Estimate = 0,647, SE = 0,277, $z = 2,342$, $p = 0,087$), stejně tak i rozdíl mezi klasickými „interakčními“ a „interakčními+žížaly“ mikrokosmy (Estimate = -0,733, SE = 0,315, $z = -2,326$, $p = 0,089$) (Obr.14).

Typ mikrokosmu měl významný vliv i na počet odchovaných larev z jednoho exkrementu u druhu *A. rufipes* ($\chi^2 = 24,497$, DF = 3, $p < 0,001$). Pro *A. rufipes* měla přítomnost žížal v „sólo+žížaly“ mikrokosmech významně negativní vliv, vedoucím k nižšímu počtu odchovaných larev z jednoho exkrementu oproti množství larev odchovaných na exkrement v klasických „sólo“ mikrokosmech (Estimate = -0,740, SE = 0,262, $z = -2,822$, $p = 0,023$). Zároveň bylo prokázáno, že v exkrementech z „interakčních+žížaly“ mikrokosmů bylo výsledné množství odchovaných larev nižší, než v exkrementech z klasických „interakčních“ mikrokosmů (Estimate = -0,747, SE = 0,202, $z = -3,69$, $p < 0,002$). Není tedy překvapující, že

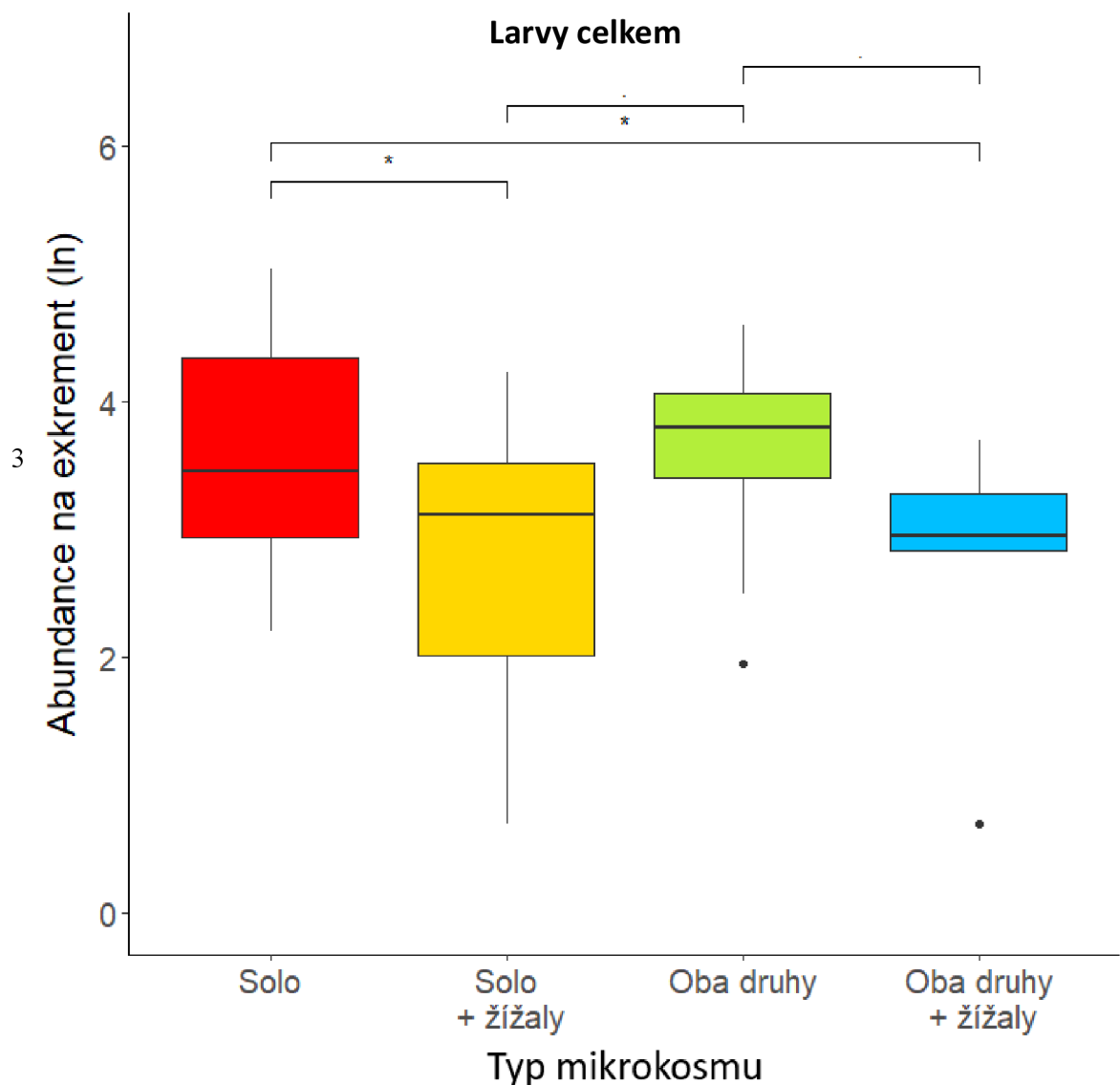
byl prokázán i signifikantní rozdíl mezi klasickými „sólo“ a „interakčními+žížaly“ mikrokosmy (Estimate = -1,075, SE = 0,232, z = -4,640, p = <0,001) (Obr.15, A).

I u *B. rufa* měl typ mikrokosmu signifikantní vliv na počet odchovaných larev na jeden exkrement ($\chi^2 = 12,894$, DF = 3, p = 0,005). Na počet odchovaných larev *B. rufa* z jednoho exkrementu v „sólo“ mikrokosmech neměla interakce s žížalami signifikantní efekt (Estimate = -0,748, SE = 0,482, z = -1,551, p = 0,398). Interakce se samotným broučím kompetitorem *A. rufipes* byla marginálně signifikantní (Estimate = -0,839, SE = 0,331, z = -2,533, p = 0,053). Přítomnost žížal v „interakčním+žížaly“ mikrokosmu s oběma druhy brouků vedla u druhu *B. rufa*, k signifikantně nižšímu počtu larev na exkrement než u klasických „sólo“ mikrokosmů (Estimate = -1,556, SE = 0,452, z = -3,441, p = 0,003) (Obr.15, B).



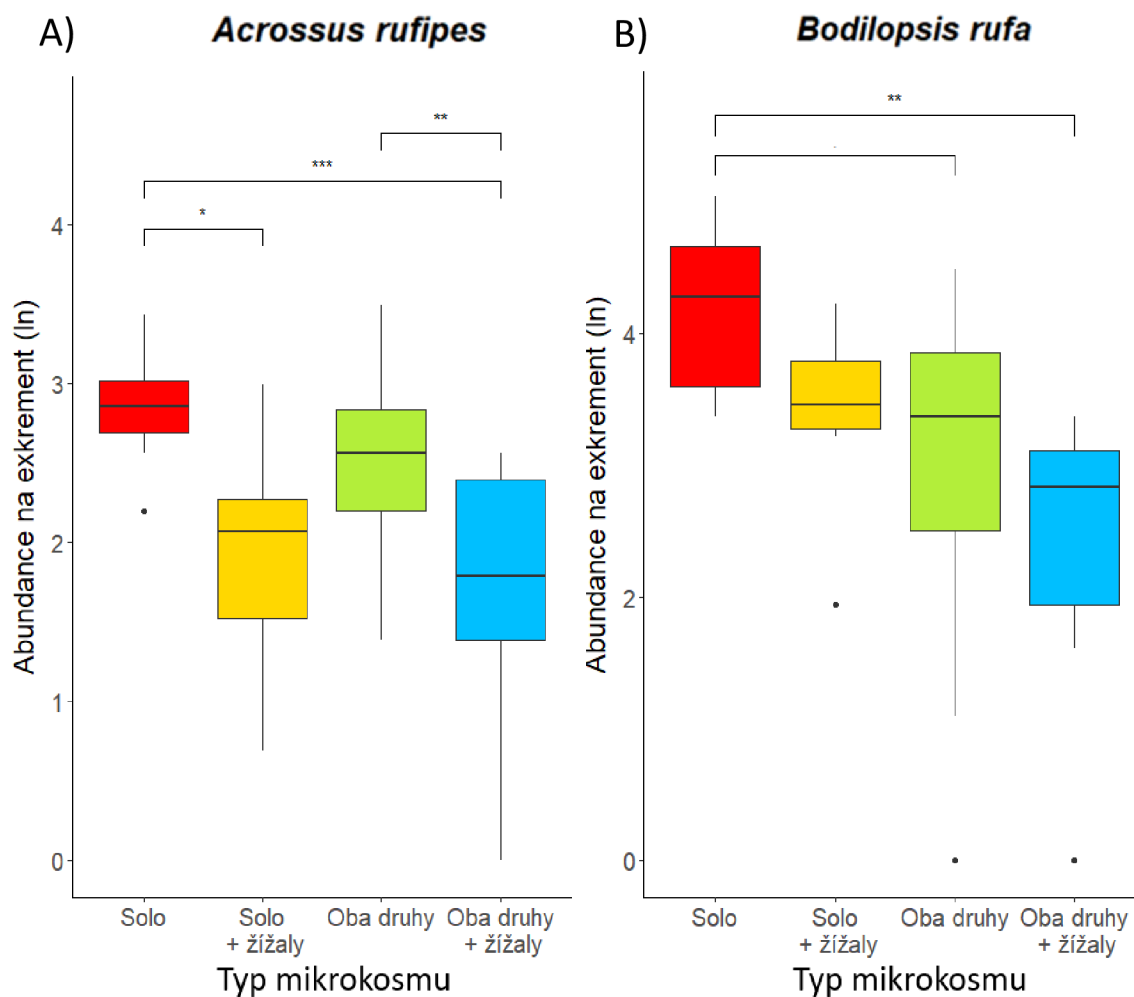
Obr.13: Vliv žížal na počet larev napříč všemi mikrokosmy.

V jednotlivých boxech jsou vyznačeny mediány. Abundance larev na exkrement (ln) = přirozený logaritmus počtu larev v exkrementu. Typ mikrokosmu = typ mikrokosmu. Bez žížal (faktoriální proměnná) = všechny mikrokosmy, do kterých nebyly přidány žížaly. Žížaly (faktoriální proměnná) = všechny mikrokosmy, do kterých byly přidány žížaly. Zkratky všech zde uvedených druhů jsou uvedeny v Tab.1. Svorky signifikance: * = p <0,05, ** = p <0,01, *** = p <0,001.



Obr.14: Vliv žížal na počet larev v jednotlivých typech mikrokosmů napříč všemi daty.

V jednotlivých boxech jsou vyznačeny mediány. Abundance larev na exkrement (ln) = přirozený logaritmus počtu larev v exkrementu. Typ mikrokosmu. Solo = „sólo“ mikrokosmy bez žížal. Solo + žížaly = „sólo“ mikrokosmy s přidáním žížal. Oba druhy = „interakční“ mikrokosmy pro *A. rufipes* + *B. rufa*. Oba druhy + žížaly = „interakční“ mikrokosmy pro *A. rufipes* + *B. rufa* s přidáním žížal. Zkratky všech zde uvedených druhů jsou uvedeny v Tab.1. Svorčky signifikance: * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$.



Obr.15: Vliv žížal na počet larev v jednotlivých typech mikrokosmů pro každý ze dvou pozorovaných druhů zvlášť.

A) Diagram pro druh *Acrossus rufipes*. B) Diagram pro druh *Bodilopsis rufa*. V jednotlivých boxech jsou vyznačeny mediány. Abundance larev na exkrement (ln) = přirozený logaritmus počtu larev v exkrementu. Typ mikrokosmu = Solo = „sólo“ mikrokosmy bez žížal. Solo + žížaly = „sólo“ mikrokosmy s přidanými žížalami. Oba druhy = „interakční“ mikrokosmy pro *A. rufipes* + *B. rufa*. Oba druhy + žížaly = „interakční“ mikrokosmy pro *A. rufipes* + *B. rufa* s přidanými žížalami. Svorky signifikance: * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$.

A. rufipes vykazoval vyšší míru vnitrodruhové agregace v přítomnosti žížal. V „sólo+žížaly“ mikrokosmech tento druh dosáhl vyšší hodnoty agregačního indexu než v obou typech mikrokosmů bez žížal (Tab.3, Tab.4, Tab.6). V „interakčních+žížaly“ mikrokosmech s oběma typy kompetitorů, tedy s druhem *B. rufa* a s žížalami, dosáhl *A. rufipes* nejvyššího agregačního indexu (Tab.6).

Naopak u *B. rufa* byly agregační indexy při interakcích s žížalami nižší než v případě obou typů mikrokosmů bez žížal (Tab.3, Tab.4, Tab.6). V případě „sólo+žížaly“ mikrokosmů se míra vnitrodruhové agregace výrazně nelišila oproti klasickým „sólo“ mikrokosmům. V „interakčních+žížaly“ mikrokosmech s oběma typy kompetitorů, s *A. rufipes* a s žížalami, byla míra agregace vyšší než v klasických „sólo“. Nicméně tato vyšší hodnota agregačního indexu v přítomnosti dvou typů kompetitorů, ve formě *A. rufipes* a žížal, nedosahovala hodnot z klasických „interakčních“ mikrokosmů (Tab.3, Tab.4, Tab.6).

U obou druhů byl prokázán pozitivní vliv jejich vnitrodruhové agregace na koexistenci v „interakčních+žížaly“ mikrokosmech (Tab.6). Nicméně při výpočtu indexu $T_{x,y}$, nebyly žížaly zahrnuty do vytvoření „superdruhu“, a tak jsou výsledky tohoto indexu spíše orientační.

Tab.6: Vliv žížal na dva druhy brouků z podčeledi Aphodiinae (*A. rufipes* a *B. rufa*).

Druh = rodové a druhové jméno brouka. Inter. druh = Interakční druh = druh, který se nacházel v interakci se sledovaným druhem. Počet larev celkem = počet všech odchovaných larev od sledovaného druhu během této části experimentu. Počet sólo+ž mikro. = počet „sólo“ mikrokosmů ve kterých byl sledovaný druh a byly obohaceny o žížaly. Počet inter.+ž mikro. = počet „interakčních“ mikrokosmů ve kterých byl sledovaný druh a byly obohaceny žížaly. Počet žížal start = počet žížal vstupující do mikrokosmu na počátku experimentu. Počet žížal konec = počet žížal vybraný z mikrokosmu na konci experimentu. J_x = hodnota agregačního indexu (pravděpodobnost toho, že se daný druh vyskytuje v agregaci), (NS = nesignifikantní, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$). T_{xy} = hodnota indexu určujícího, zda má vnitrodruhová agregace pozitivní vliv na koexistenci druhu ve společenstvu, pokud je $T_{xy} < 1$, tak ano – označeno ◀.

Druh	Inter. druh	Počet larev celkem	Počet sólo+ž mikro.	Počet inter.+ž mikro.	Počet žížal start	Počet žížal konec	J_x	$T_{x,y}$
<i>Acrosus rufipes</i>	-	52	3	-	6	6	0,327***	-
<i>Acrosus rufipes</i>	<i>Bodilopsis rufa</i>	62	-	5	6	6	0,384***	0,782◀
<i>Bodilopsis rufa</i>	-	282	4	-	6	6	0,205***	-
<i>Bodilopsis rufa</i>	<i>Acrosus rufipes</i>	157	-	5	6	6	0,293***	0,730◀

5. Diskuse

Tato práce byla provedena tak, aby maximálně prozkoumala mezidruhové interakce a koexistenční mechanismy, které se vyskytují ve společenstvu nejběžnějších temperátních obývačů z podčeledi Aphodiinae. I přesto, že se experiment týkal z velké části dospělých brouků, středobodem této práce byly jejich larvy. Právě ty by mohly být vysvětlením toho, jakým způsobem jsou populace temperátních koprofágních brouků omezovány (Holter 1979(a); Gittings & Giller 1997; Finn & Gittins 2003). Proto jsem se zaměřil na sestavení souborů možných segregací, které by měly umožňovat soužití společenstva běžných temperátních obývačů. Prozkoumal jsem míru mezidruhové kompetice mezi jednotlivými druhy a v neposlední řadě, potenciální kompetici s žížalami.

Nejvýznamnějším faktorem pro segregaci larev obývačů ve společenstvu bylo dělení v sezóně, následované preferencí pro osluněnost exkrementů a, v malé míře, segregace druhů dle jejich preference pro rozdílný objem exkrementů. Nad rámec tohoto dělení nik by měla významně k přežívání druhů ve společenstvu přispívat vnitrodruhová agregace jejich larev, která se dynamicky mění v přítomnosti kompetice.

Vliv sezóny na společenstvo dospělců a larev temperátních obývačů podčeledi Aphodiinae

Dospělci

Dospělí brouci se vyskytovali na pastvině od počátku (16.4.) až do konce (8.10.) experimentu. Tento obecný výsledek se shoduje se závěry dřívějších prací, které byly také zaměřeny na většinu mnou sledovaných druhů, a které mapovaly sezónní trendy především dospělců (Holter 1982; Gittings & Giller 1997; Sladeczek et al. 2013), ale i larev (Gittings & Giller 1997). Na rozdíl od předchozích prací, primárně ze studijní lokality (Sladeczek et al. 2013; Sladeczek et al. 2017), dospělci obývačů dosáhli nejvyšší abundance na exkrement skoro uprostřed sezóny (konec června – začátek července). Tento rozdíl byl pravděpodobně zapříčiněn simultánním výskytem s posledními jedinci jarních druhů (*A. ater*), vrcholem abundance letních druhů (*T. fossor*, *O. haemorrhoidalis*) a výskytem prvních jedinců podzimních druhů (*A. rufipes*, *B. rufa*, *C. scrutator*). Je také nutno poznamenat, že opačný sezónní trend (U – distribuce abundance obývačů v sezóně) byl v předchozích pracích (Sladeczek et al. 2013; Sladeczek et al. 2017)

pravděpodobně ovlivněn započítáním koprofágních drabčků (Staphylinidae: Oxytelinae). Další rozdíly v sezonalitě dospělců oproti předchozím pracím jsou viditelné, když se zaměříme na jednotlivé druhy.

Během mého experimentu končila doba aktivity *A. ater* (druh raně jarní) začátkem května, zatímco v pracích (Landin 1961; Holter 1982; Gittings & Giller 1997) až v červenci. Další druhy se v rámci sezonality liší mírněji. Aktivita *T. fossor* (druh raně letní) v mém experimentu započala přibližně o 14 dní později a o stejný čas se zároveň prodloužila oproti výsledku z práce Gittings & Giller (1997). Podobný trend vykazují i další druhy jako například *A. rufipes* (druh pozdně letní/raně podzimní). *B. rufa* (druh pozdně letní/raně podzimní) aktivoval v mojí práci dokonce dříve a byl k nalezení i při poslední sběru, což bylo o 14 dní později než v pracích (Holter 1982; Gittings & Giller 1997). Dalším vysvětlením odchylek v sezónních trendech může být proměnlivost sezónního výskytu jednotlivých druhů. Během tří let mapování sezonality se počátek aktivity druhu *A. rufipes* posunul asi o 1,5 měsíce k začátku sezóny, nicméně ostatní druhy tento trend nekopírovaly (Gittings & Giller 1997). Tyto odchylky ve výsledcích bych přisuzoval rozdílnému klimatu mezi studovanými plochami. V České republice je klima vnitrozemské (a tudíž s většími extrémními teplotami), zatímco na Švédském ostrově Fårö (Landin 1961), v Dánsku (Holter 1982) a v Irsku (Gittings & Giller 1997) je klima oceánské (a tudíž s menšími extrémními teplotami).

V mé práci se mi nepodařilo řádně podchytit jeden z běžných druhů, a to *M. prodromus*. Podle (Landin 1961; Gittings & Giller 1997) se imaga *M. prodromus* vyskytují brzy z jara, kdy se páří a hnízdí a druhá generace se objevuje znovu na podzim, kdy se imaga pouze vykrmují, ale nepáří. Terénní sběry v mojí práci nejspíš začaly příliš pozdě (z hlediska abundance tohoto druhu) a končily příliš brzy, jelikož při podzimních sběrech, na rozdíl od těch jarních, nebyly nalezeny téměř žádní jedinci *M. prodromus*.

Larvy

Larvy obývačů jsem na pastvině detekoval až od začátku června (10.6.), což je v rozporu s (Gittings & Giller 1997), kteří v Irsku detekovali první larvy už během dubna (*A. ater*). Tento rozpor je pravděpodobně zapříčiněn metodikou, kdy jsem cíleně hledal larvy v L3 stádiu (kvůli spolehlivé determinaci), a tudíž nezapočítal larvy v L1 a L2 stádiu, které se mohly vyskytovat

na lokalitě už dříve (květen). I přes tento drobný nezdar však má data přináší důležité informace o sezonalitě larev obývačů, především díky vzácnosti studií na těchto larvách (Finn 2003).

Na rozdíl od dospělců, kteří se v rámci sezóny značně překrývají, druhová výměna larev probíhala, takřka, skokově během 14denních sběrů. Toto je pochopitelné, jelikož primární kompetici obývačů lze očekávat v rámci larválního stádia (Holter 1979(a); Gittings & Giller 1997; Finn & Gittins 2003), a tak dává smysl, že druhová výměna bude nejmarkantnější u larválních stádií. Sezonalita se díky skoro striktnímu sezónnímu dělení larev na 3 skupiny po 2-3 druzích projevila jako nejvýznamnější faktor pro dělení nik mezi obývači podčeledi Aphodiinae. Z celkových 21 potenciálních kompetičních interakcí vysvětlila 16, což je 76 %. Tento výsledek je v rozporu s předchozími pracemi (Sladeczek et al. 2013; Zítek 2016), které u obývačů předpokládaly spíše dělení v rámci preference pro velikost „habitatu“ (Zítek 2016) či segragci na úrovni menších sezónních mikrooptim (Sladeczek et al. 2013). Nutno dodat, že tyto práce byly zaměřené pouze na dospělé, kteří se sezónně svým výskytem znatelně překrývají, jak je patrné z mých výsledků.

Abundance larev v sezóně měla v mé práci U distribuci s minimem okolo přelomu července/srpna. Tento trend by odpovídal výměně mezi raně letními druhy (*T. fossor*, *O. haemorrhoidalis*) a pozdně letními druhy (*A. rufi*, *B. rufa*). Ačkoliv Lee & Wall (2006) zmiňují, že larvy obývačů z podčeledi Aphodiinae vykazují trend zvyšující-se abundance od léta do podzimu, nepopisují sezónní dynamiku larev dostatečně, neboť je jejich práce zaměřena jiným směrem.

Trendy larev jednotlivých druhů obývačů prezentuje doted' pouze jedna studie (Gittings & Giller 1997). Tato práce měla podobnou terénní metodiku, jako měl můj experiment, kdy byli sbíráni dospělci i larvy simultánně, a tak dobře zmapovala trend několika druhů v obou aktivních životních stádiích. První společnou věcí jest, že ani v jedné práci nebyly v terénu nalezeny larvy druhu *M. prodromus*. Gittings & Giller (1997) experimentálně potvrdili, že larvy tohoto druhu se vyvíjejí mimo exkrementy, čímž vyvrátili některá dřívější tvrzení (Landin 1961). Vývoj *M. prodromus* probíhá zejména v tlející vegetaci, ale larvy se mohou vyskytovat i v půdě u kořenů rostlin (Gittings & Giller 1997). Důvod, vysvětlující, proč tomu tak může být, budu popisovat v pozdější části diskuse zabývající-se kompeticí mezi brouky a žížalami. Dalším společným zjištěním s prací Gittings & Giller (1997) je potvrzený předpoklad toho, že se larvy vyskytují na pastvině s mírným zpožděním oproti dospělcům. V obou pracích je doba

mezi výskytem imag a larev většiny druhů přibližně jeden měsíc. Nicméně jsou zde opět k diskusi dílčí rozdíly mezi druhy. Zejména pak *A. ater* je opět sporným bodem. Larvy od *A. ater* v mé práci byly k nalezení pouze v měsíci červnu, naproti tomu Gittings & Giller (1997) sbíraly larvy tohoto druhu od konce dubna do konce července, což je markantní rozdíl v jejich sezónním výskytu. Další odchylkou tohoto druhu v práci Gittings & Giller (1997) je, že se larvy začínají objevovat téměř okamžitě po dospělcích, což ale může dávat smysl v kontextu práce Hirschberger (1999), která zjistila, že samice *A. ater* jsou schopny začít klást jen pár dní po započetí jejich aktivity. I larvy druhu *A. fimetarius* se v mé práci na pastvině vyskytovaly s výrazným zpožděním oproti práci Gittings & Giller (1997), zatímco konec jejich výskytu se relativně shoduje. Ostatní druhy vykazují od výsledků srovnávané práce shodný odstup ve výskytu larev, a to přibližně jeden měsíc. Vysvětlení těchto odchylek může být hned několik. Stejně jako v předchozím bodě, i zde mohlo hrát roli rozdílné klima. Výraznějším faktorem nicméně bude nejspíš to, že jsem v mé práci sbíral larvy až ve třetím instaru z důvodu jistější determinace. Gittings & Giller (1997) nespecifikují jaký larvální instar upřednostňovali, takže pokud sbíraly mladší larvy než já, mohla zde vzniknout měsíční odchylka, která by odpovídala době, než se larva dostane do třetího instaru (Landin 1961; Holter 1979(a); Gittings & Giller 1997; Vitner 1998).

Vliv preference pro různý objem exkrementu

Segregace na základě objemu exkrementu

Dospělci

Ve výsledcích mé práce vyšel objem exkrementu jako nejméně výrazný, až nesignifikantní, prediktor celkové abundance a prostorové segregace jednotlivých druhů v dospělém stádiu. Tento výsledek je nicméně v rozporu s výsledky jiných prací (Finn & Giller 2000; Hutton & Giller 2004; Zítek 2016). Všechny tyto práce totiž odhalily pozitivní korelaci mezi objemem exkrementů a mírou abundance dospělců z podčeledi Aphodiinae. Zároveň tyto studie prezentují preference dospělců pro určité objemy exkrementů. K tomuto rozporu mohlo dojít kvůli použité metodice výběrů exkrementů s 3 a více jedinci, přičemž tento postup favorizoval větší exkrementy, a tak se do mého datasetu dostalo jen omezené množství menších

exkrementů, které by zdůraznily vztah mezi abundancí brouků a objemem exkrementu podobně jako v předchozích pracích (Finn & Giller 2000; Zítek 2016).

Larvy

Vliv objemu exkrementu na abundanci larev obývačů byl v mé práci také nesignifikantní. Stejně jako v předchozím případě, tak i u larev jsou k dohledání práce, které odporují tomuto výsledku (Gittings 1994; Finn & Giller 2000). V případě larev byl v práci Finn & Giller (2000) potvrzen přímý vztah mezi objemem exkrementu a abundancí larev. Důvod pro tento rozdíl může být výše zmíněná metodická preference pro větší exkrementy v mé práci. Tento rozdíl lze ale také vysvětlit tak, že v práci Finn & Giller (2000) byl měřen objem exkrementů na počátku experimentu, zatímco abundance larev až s odstupem času, při samotném sběru. Čili, v mé práci operuji s objemem přítomným ve chvíli sběru larev, zatímco Finn & Giller (2000) s objemem původního čerstvého exkrementu. Vztah mezi abundancí larev a objemem exkrementu mohl tedy být zkreslen v mé práci díky vysychání a spotřebovávání hmoty ze strany larev, ale i dalších koprofágů – například žížal (Landin 1961; Holter 1979(b); Gittings 1994; Hirschberger & Degro 1996; Finn & Giller 2000).

Preference pro objem exkrementu se ukázala jako druhý významný faktor pro eliminaci kompetice mezi larvami obývačů. Hlavní přínos je oddělení *C. scrutator* od *A. rufipes* a *B. rufa*, v rámci raně podzimních druhů. Kromě toho jeví potenciál pro oddělení larev raně letních druhů *T. fossor* + *O. haemorrhoidalis*, a raně podzimních druhů *A. rufipes* + *B. rufa*, kteří v rámci těchto dvojic mají, pravděpodobně svá mikrooptima na gradientu objemu exkrementu. Tímto by mé výsledky souhlasily se Zítek (2016), kde preference pro velikost exkrementu oddělovaly, v případě té studie dospělé, druhy vyskytující se spolu v sezóně či sukcesi.

Nejsem si vědom žádné práce, která by se zabývala segregací larev jednotlivých druhů v rámci rozdílných objemů exkrementů, proto budu navrhopvat interpretaci těchto výsledků bez jejich přímého porovnávání s předchozími pracemi. Larvy *T. fossor* se obvykle nacházely v menších exkrementech, než ve kterých byli nalézáni dospělci. Tento poznatek bych odůvodnil stejně jako zvyšující-se denzitu larev v exkrementech v práci Finn & Giller (2000). Samice těchto druhů mohly klást vejce do velkých exkrementů, které ovšem časem ztratily na objemu vlivem vysychání a aktivitou larev v nich (Landin 1961; Holter 1979(b); Gittings 1994; Finn &

Giller 2000). Tomuto argumentu také nahrává, že *T. fossor* patří mezi větší druhy, a tak jeho vývoj trvá déle a jeho larvy při něm spotřebují více z potravního zdroje, což se může odrazit na jeho větší degradaci (Vítner 1998). Preference druhu *O. haemorrhoidalis* pro vývoj v malých exkrementech (menších než *T. fossor*) se zjevně odráží v distribuci dospělců, kteří se vyskytují v největších a v nejmenších „habitacích“ (osobní pozorování). V nejmenších nejspíš hnízdí, zatímco v největších se pravděpodobně vykrmují. Larvy *A. rufipes* byly spíše v menších exkrementech, než larvy *B. rufa*. *A. rufipes* se stejně jako *T. fossor* řadí mezi větší druhy, a tak zde mohla nastat podobná situace spojená s výraznější degradací exkrementů v důsledku delší expozice přírodním vlivům a činností larev (Landin 1961; Holter 1979(b)). Naproti tomu *B. rufa* se jednoznačně řadí k menším druhům, jejichž vývoj by měl být rychlejší a nespotřebují při něm tolik potravního materiálu. Segregace dvojice jarních druhů *A. ater* a *A. fimetarius* na gradientu objemu exkrementu je v mé práci skoro zanedbatelná (nižší, než jaké je potenciální segregace dalších druhových dvojic).

Vliv oslunění exkrementu

Dospělci

Abundance dospělců byly v mé práci vyšší v osluněných exkrementech, což souhlasí prací Landin (1961). Zdůvodněním toho, proč se většina dospělců vyskytuje na slunci, mohou být mírné podmínky s dostatkem zdrojů. Pokud není extrémní teplo a sucho, tak brouci nemají důvod upřednostňovat stinné „habitaty“, pokud netrpí nedostatkem potravy. Tuto hypotézu podporují i pozorování, kdy se měnil poměr brouků mezi osluněnými a zastíněnými lokalitami podle místních podmínek (Landin 1961). Tomuto zdůvodnění by mohlo nahrávat, že sběry během sezóny byly obvykle prováděny v dny s příznivými meteorologickými podmínkami.

Dospělci jednotlivých druhů se na základě oslunění a zastínění rozdělili na dvě skupiny. První skupina sestávala z dvou podzimních druhů *A. rufipes* a *B. rufa*, dospělci obou těchto druhů vykazovali preference pro výskyt v zastíněných „habitacích“. Druhou skupinu tvořil zbytek druhů, z nichž zejména *T. fossor* a *O. haemorrhoidalis* upřednostňovaly osluněné „habitaty“. Stínomilné druhy *A. rufipes* a *B. rufa* jsou noční a mají nízkou odolnost proti extrémním teplotám ve srovnání s ostatními sledovanými druhy (Landin 1961; osobní sdělení školitele). Obě tyto charakteristiky jsou očividně úzce spjaté a vedou k osidlování zastíněných

exkrementů hned z několika důvodů. Prvním, nejvíce očividným, je vyhýbání se přehřátí. Druhým, poněkud překvapujícím důvodem, by mohlo být vyhýbání se nízkým nočním teplotám. V obou případech se jedná o podzimní druhy, které mají mít dolní teplotní hranici pro aktivní pohyb 6,4 °C (*A. rufipes*) respektive 8,3 °C (*B. rufa*), což jsou poměrně vysoké teploty a jak již bylo zmíněno, v zastíněných místech s vegetací jsou noční teploty vyšší (Landin 1961). Kromě toho, teplotní hranice pro rozmnožování je logicky ještě vyšší (Landin 1961). Třetím důvodem by mohlo být snazší vyhledávání zastíněných exkrementů v noci. Během slunečných dnů se na kravských exkrementech vytváří krusta, která krom jiného omezuje únik plynů z exkrementu (Landin 1961; Holter 1982; Finn & Giller 2000). Tyto plyny hrají zásadní roli v osidlování trusu, jelikož lákají brouky i ostatní koprofaunu (Holter 1982; Penttilä et al. 2013). Oba diskutované druhy jsou noční a aktivují kolem 19:00-21:00 (Landin 1961; Holter 1979(a)). V této době je na většině osluněných exkrementů vytvořená krusta omezující vypařování volatilních látek, naproti tomu trus ve stínu krustu nemá, a tak se z něj látky vypařují více (Landin 1961; Sladeczek et al. 2021). Na základě této logiky by noční druhy měly snadněji osidlovat zastíněné exkrementy i v případě, že nejsou omezovány jinými, zejména teplotními faktory. Tento předpoklad podporují i dřívější výsledky, kdy během slunečných dní noční druhy osidlovaly zastíněné exkrementy, zatímco když bylo zataženo a krusta na exkrementech se nevytvářela, tak byly všechny exkrementy osidlovány nočními brouky rovnoměrně (Holter 1979(a)) Zbylé druhy, které v adultním stádiu preferovaly osluněná stanoviště se vyznačují vyšší odolností proti vysokým teplotám (osobní sdělení školitele) a denní aktivitou (Landin 1961), zejména dva druhy s nejvyšší preferencí pro tyto „habitaty“ – *T. fossor* a *O. haemorrhoidalis*.

Larvy

Výsledky analýz pro larvy v mé práci ukázaly, že v zastíněných exkrementech se vyskytovalo větší množství larev než v exkrementech exponovaných slunečnímu záření a také, že larvy jednotlivých druhů obývají stejně osluněné typy exkrementů jako jejich rodiče. Oslunění v rámci společenstva larev obývačů řeší pouze vztahy mezi raně podzimními druhy *C. scrutator* x *A. rufipes* a *B. rufa*.

Pro larvální stádia má osluněnost mnohem větší význam než pro dospělé. Larvy mají minimální disperzní schopnost a tak, na rozdíl od dospělců nemohou migrovat v případě přehřátí, nebo vyschnutí potravního zdroje do stínu. Navíc bylo prokázáno, že kvůli tenčí kutikule rychleji ztrácejí vodu v suchých podmínkách, což vede k nižším počtům jedinců, kteří úspěšně dokončí vývoj (Landin 1961; Holter 1979(a); Vessby 2001). Vessby (2001) dále uvádí, že někteří brouci z podčeledi Aphodiinae mohou dosahovat rozdílných velikostí imag na základě toho v jaké se vyvíjejí teplotě a vlhkosti. Tyto rozdíly mohou činit až 60 %, kdy vývoj larev v ideálních podmínkách vede k větším dospělcům (Lumaret 1975), což může mít pozitivní vliv na jejich rozmnožovací schopnosti (Hirschberger 1999).

V mých datech preferovali zastíněné exkrementy dospělci i larvy nočních (Landin 1961) druhů *A. rufipes* a *B. rufa*. Kromě již zmíněné teploty, zastínění může u těchto druhů hrát významnou roli i v záležitosti přezimování. *A. rufipes* a *B. rufa*, oba tyto druhy přezimují ve stádiu prepupy (Gittings & Giller 1997), které je méně rezistentní proti environmentálním stresům než stádium imaga (Landin 1961). Jelikož přezimujícím broukům nesvědčí, když je kolem nich příliš vlhká, až podmáčená půda (Vessby & Wiktelius 2003), může zastínění chránit přezimující jedince těchto druhů před deštěm, a tím promáčení půdy.

Naopak na slunci se opět vyskytovaly larvy dvou teplotně nejodolnějších druhů *T. fossor* a *O. haemorrhoidalis* (osobní sdělení školitele). Výskyt larev *T. fossor* v osluněných exkrementech, zdánlivě odporuje výsledkům práce Vessby (2001), která sama uvádí, že *T. fossor* je druhem otevřených pastvin a vyskytuje se přednostně na slunci i přesto, že stín by pro tento druh mohl být výhodnějším.

Moje vysvětlení této skutečnosti je takové, že když jsem při terénních částí práce sbíral larvy na osluněné části pastviny, nacházely se zejména v exkrementech, kolem kterých byla vyšší vegetace ve formě trav. Ty osluněné exkrementy, kolem kterých byla tráva spasena anebo nerostla, obvykle neobsahovaly broučí larvy. Tvrdím, že exkrementy, kolem kterých během prvních pár týdnů vyroste větší množství trav, jsou vhodnější pro vývoj larev temperátních obývačů z podčeledi Aphodiinae, jelikož jim tyto traviny poskytují stín, čímž stabilizují teplotní i vlhkostní výkyvy. Pravdivost tohoto tvrzení by znamenala dva potenciální scénáře toho, jakým způsobem fungují brouci vyvíjející se na slunci. První možností by bylo to, že samice těchto druhů kladou všude a larvy v exkrementech, kolem kterých nevznikne zastínění, jednoduše zahynou anebo se zakuklí dříve, což vede k výše popsaným nevýhodám (Holter 1979(a);

Hirschberger 1999; Vessby 2001). Druhou variantou může být to, že si samice ke kladení cíleně vybírají takové exkrementy, kolem kterých už je větší vegetační pokryv.

Dochází k vnitrodruhové agregaci adultů / larev v terénu? Pokud ano, může mít tato agregace pozitivní vliv na koexistenci konkrétního druhu ve společenstvu?

Dospělci

Vnitrodruhová agregace v přirozených exkrementech byla v mé práci odhalena u sedmi z osmi sledovaných druhů v dospělém stádiu. Jediným nesignifikantně agregovaným druhem byl *M. prodromus*, který byl v datech v počtu pouze 21 kusů. Důvodem, proč bylo posbíráno tak málo jedinců tohoto druhu je pravděpodobně pozdní začátek a brzký konec mého experimentu. I když podle dat ostatních prací měl být tento druh během mého působení na pastvině přítomen (Holter 1982; Gittings & Giller 1997; Sladeczek et al. 2013). Nicméně, absence agregace by u tohoto druhu dávala smysl, jelikož se jeho larvy vyvíjejí mimo exkrementy, v půdě, a není tudíž vystaven kompetici v rámci omezeného prostoru exkrementu (Gittings & Giller 1997).

U všech ostatních druhů, u kterých byla agregace signifikantní, byl potvrzen i pozitivní efekt této agregace na koexistenci jednotlivých druhů ve společenstvu. Jak již bylo dříve zmiňováno, přítomnost vnitrodruhové agregace byla v tomto experimentu očekávána. Již dříve bylo dokázáno, že se jednotlivé druhy temperátních obyvatel agregují, a tak mé výsledky v zásadě potvrdily závěry dříve provedených prací (Palestrini et al. 1998; Hutton & Giller 2004; Wall & Lee 2010).

V mých výsledcích se míra agregačního indexu J_x v terénních vzorcích pohybovala mezi 0,4 a 3,3, přičemž průměr těchto indexů byl 1,64. Tento výsledek je podobný výsledkům práce Hutton & Giller (2004), kteří jako jedni z mála počítali agregaci i pro přírodní exkrementy. Ti bohužel sledovali pouze tři druhy obyvatel z podčeledi Aphodiinae. Konkrétně se jednalo o následující druhy: *A. rufipes*, *B. rufa* a *A. fimetarius*, kdy pouze u druhu *A. rufipes* byl potvrzen pozitivní efekt této agregace na koexistenci. Zbývající dva druhy byly v této práci relativně málo abundantní, 35 a 25 jedinců, což mohlo ovlivnit výpočet všech jejich agregačních indexů. Ve většině ostatních prací, ale i v Hutton & Giller (2004) se používaly uměle vytvořené – standardizované kravské exkrementy, které měly konstantní objem i kvalitu. V takovýchto

habitátech se předpokládá i pozoruje nižší míra vnitrodruhové agregace, která není ovlivněna faktory velikosti a kvality zdroje (Hutton & Giller 2004).

To, že se dospělí jedinci agregují, je tedy nepochybné, nicméně mechanismy, díky kterým k agregacím dochází stále nejsou dostatečně objasněny. Zcela logickým vysvětlením agregace jedincův určitých exkrementech jsou environmentální faktory, jako například objem, kvalita a situovanost těchto zdrojů (Hutton & Giller 2004). Agregáčnı tendence jsou nicméně pozorovatelné i ve standardizovaných exkrementech, z čehož vyplívá, že brouci samotní, se na svojı agregaci aktivně podılejí. Existuje vícero návrhů, z nichž některé jsou podpořeny i vědeckou pracı (Palestrini et al. 1998; Kasper & Hirschberger 2005; Manning & Ford 2016). Nejpravděpodobnějším vysvětlením, které podporují i některá pozorování, je agregace díky feromonové komunikaci (Manning & Ford 2016). Existují ale i návrhy komunikace akustické, která se nicméně zdá být účinná pouze na velmi krátké vzdálenosti, a tak nemá na agregáčnı chování brouků výrazný efekt (Kasper & Hirschberger 2005). Jiným typem chemické komunikace může být i zprostředkování agregáčnıch signálů díky plynům, jenž se uvolňují z exkrementů. Prvotní kolonizátoři mohou svou specifickou aktivitou upravovat poměr a míru uvolňování plynů, což může lákat ostatní příslušníky téhož druhu, ale i druhů ostatních (Palestrini et al. 1998; Penttilä et al., 2013). Takovéto chování v kombinaci s feromonovou komunikací by mohlo vést k rozličným typům signálů, jakými by se příslušníci koprofılnıch společenstev mohli dorozumıvat. Pro maximální pochopenı agregací těchto živočichů by bylo vhodné nadále studovat, jakými faktory je agregáčnı chování podmíněno a jakými mechanismy je zprostředkováno.

Larvy

U larev byla prokázána vnitrodruhová agregace a zároveň i její pozitivní vliv na koexistenci ve společenstvech u všech 7 sledovaných druhů. Pro larválnı stádia jednotlivých druhů jsem, na rozdıl od dospělců, nedokázal najıt žádnou práci, která by řešila vnitrodruhovou agregaci jedinců. Jedinou pracı, která řeší agregaci larev je Wall & Lee (2010). V této pracı vyšlo, že se larvy koprofágnıch brouků, včetně těch z podčeledi Aphodiinae, významně agregují, podobně jako v mé pracı. Nicméně, autoři této práce nerozlišovali jednotlivé druhy larev, a

navíc používali i jiný výpočet míry agregace, tudíž z hlediska porovnání s mými výsledky je tato práce poměrně nevhodná.

V kontextu mé práce jsou výsledky pro agregaci larev logické a potvrzují původní domněnky o tom, že kompetice mezi temperátními obyvateli pravděpodobně probíhá zejména mezi larválními stádii (Holter 1979(a); Gittings & Giller 1997; Finn & Gittins 2003). Agregací indexy larev jednotlivých druhů dosahovaly jak jednotlivě (0,56 – 4,07), tak průměrně (2,44) vyšších hodnot než indexy vypočítané pro dospělé. Tyto výsledky jsou logické, nejen z koexistenčního úhlu pohledu, ale i z toho ekologického. Temperátní obyvatel kladou více vajíček do jednoho exkrementu, jelikož jsou exkrementy dostatečně velké, aby užívaly více larev (Landin 1961; Hirschberger 1999). Samice některých druhů, dokonce kladou vajíčka víceméně shlukovitě, čímž přímo vytvářejí agregace svých larev v exkrementech (Gittings & Giller 1997). Nicméně pokud samice rozdílných druhů kladou vejce do různých exkrementů, pak toto chování naplňuje princip agregacího modelu koexistence, a vede tak k soužití druhů ve společenstvu (Ives 1991; Chesson 1994; Chesson 2000(a,b)).

Agregace larev je tedy zcela podmíněná tím, jaký exkrement si samice vybere k hnízdění. Ty si pak přednostně vybírají exkrementy, ve kterých se nevyskytují jiné samice (Manning & Ford 2016). Co ovšem není jasné je to, zda mají samice i jiná kritéria pro výběr habitatu ke kladení. Jak bylo dříve v mé práci demonstrováno, existuje mnoho faktorů ovlivňujících přítomnost larev v exkrementech, nicméně není jasné, zda se těmito faktory řídí i samice při jejich kladení vajec.

Stejně jako v části, která se zabývala osluněním a zastíněním exkrementů, i zde si dovoluji polemizovat o tom, že není zcela jasné, zda samice kladou vejce do všech neobsazených exkrementů náhodně, přičemž larvy v nevhodných podmínkách hynou, popřípadě se jim zkracuje doba vývoje, anebo si cíleně vybírají ty exkrementy, které svým mikrooptimem vyhovují vhodným podmínkám pro vývoj jejich druhu. Vnitrodruhová agregace larev je tedy buďto přímým výsledkem samičí preference pro vhodné hnízdní habitaty, anebo je důsledkem přežívání larev jen ve specifických exkrementech. Tato otázka by mohla být jasně zodpovězena při experimentu, který by mohl vycházet z mých výsledků i pozorování, a rozšířit tak hranice vědění o biologii temperátních koprofágních brouků.

Jaký vzájemný vliv na sebe mají konkrétní druhové dvojice v „interakčních“ mikrokosmech a jak je těmito konkrétními interakcemi ovlivněna vnitrodruhová agregace jednotlivých druhů?

Počet larev na exkrement mezi „sólo“ a „interakčními“ mikrokosmy se v mé práci nelišil, z čehož lze obecně usoudit, že objem exkrementu byl pravděpodobně limitním faktorem omezujícím abundanci odchovaných larev. Vztah mezi objemem exkrementu a počtem nakladených vajec byl již dříve prokázán v experimentech, které řešily negativní vztah denzity dříve nakladených vajec na ovipoziční chování samic (Holter 1979(a); Hirschberger 1998). Existují i pokusy, které se věnovaly vztahu mezi minimálním objemem exkrementu a mírou přežívání larev, kdy bylo odhaleno, že prostor, který larvy obývající exkrementy vyžadují, je větší než objem zkonzumované potravy, tudíž si vzájemně konkurují především o obyvatelnou část zdrojů. Tyto pokusy nicméně nereflektovaly reálné podmínky, neboť objem trusu pro larvy byl nerealisticky minimální (Landin 1961).

Vliv interakcí druhových dvojic na larvy koprofágních obývačů z podčeledi Aphodiinae kromě mě do jisté míry testoval i výše zmiňovaný Landin (1961). Jeho pokusy byly nicméně rozdílné v tom, že nechával interagovat pouze larvy, které si dopředu odchoval v „sólo“ mikrokosmech a následně je v určitých počtech umisťoval v několika kombinacích, do různých objemných exkrementů. Dalším podstatným rozdílem bylo to, že testoval zejména vliv minimálního objemu exkrementu na vnitrodruhové a mezidruhové interakce. Tyto interakce byly dosti extrémní, jelikož byly vynuceny minimálním prostorem, ve kterém se larvy nacházely. Oproti tomu se můj pokus pokoušel odhalit samotnou přítomnost negativních, popřípadě pozitivních mezidruhových interakcí v mikrokosmech, kde byly simulovány přirozené podmínky. Navíc, v mém pokusu interagovaly dospělci, jejichž samice, svou aktivitou přímo definují možnou denzitu a segregaci larev mezi exkrementy (Holter 1979(a); Hirschberger 1998), a tím pádem i míru potenciálních larválních interakcí, což také odráží přirozenější dynamiku, která by na pastvině mohla panovat. Z tohoto důvodu jsou v tomto ohledu tyto dvě práce obtížně srovnatelné. Nicméně i bez možného srovnání s výsledky jiných prací, je poměrně jasné, že interakce mezi různými druhovými dvojicemi nejsou ekvivalentní. Některé druhy mají signifikantně negativní vliv na množství larev jiných druhů. V jiných případech je vliv interakce nedetekovatelný. Vzhledem k výsledku, že negativní vliv na ostatní měly zejména dva druhy, jmenovitě *A. rufipes* a *T. fossor*, lze usoudit, že jsou tyto druhy

v určitém ohledu „agresivnější“ oproti ostatním. Přesné příčiny negativních vlivů těchto druhů jsou nicméně nejasné.

Vzhledem k chybějící literatuře se opět pokusím navrhnout několik spekulativních možností, které by tuto otázku mohly, na teoretické úrovni, objasnit. Oba tyto druhy se společně s *C. scrutator* řadí k největším ze všech sledovaných, což je může z hlediska mezidruhových interakcí favorizovat (Landin 1961; Gittings & Giller 1997; Buse & Benisch 2018). Nicméně *C. scrutator*, na rozdíl od ostatních dvou zmíněných druhů, by měl být méně plodný, čímž by mohla být ovlivněna míra jeho konkurenceschopnosti (Palestrini & Barbero 1994). V mých výsledcích ale *C. scrutator* dosahoval relativně podobných abundancí, jako zbylé dva diskutované druhy, ba dokonce měl v „sólo“ mikrokosmech více larev, než *T. fossor*. Z toho důvodu bych předpokládal, že důležitější, než počet nakladených vajec, budou pravděpodobně interakce během období, které ovipozici předchází, anebo naopak, které následuje po líhnutí larev (viz dále). *C. scrutator* by se měl také lišit způsobem hnízdění (Palestrini & Barbero 1994), na který mohou mít teoretický negativní vliv jak dospělci, tak i larvy ostatních druhů. Jelikož by si tento druh měl vytvářet primitivní plodová hnízda pod exkrementy, aktivita ostatních kompetitorů by tyto hnízda mohla ničit, popřípadě by mohla rušit samice *C. scrutator* při vytváření těchto hnízd.

T. fossor měl zdánlivě negativnější vliv na ostatní, než *A. rufipes*, což mohlo být způsobeno rozdílným způsobem hnízdění. *T. fossor* klade vajíčka zejména do krusty, popřípadě volně do exkrementu, zatímco *A. rufipes* klade do půdy pod exkrementem. Je tady pravděpodobnější, že zejména larvy, ale i dospělci *T. fossor* budou mít větší šanci interagovat s larvami, popřípadě dospělci ostatních druhů, jelikož všechny ostatní druhy, které můj pokus mapoval, také kladou do krusty, anebo volně do exkrementu (Gittings & Giller 1997). Nicméně existují práce, které popisují, že i *T. fossor* klade vejce do půdy pod exkrementy (Vítner 1998). Pokud by tomu tak bylo, mé vysvětlení silnějších negativních interakcí na základě způsobu hnízdění by ztrácelo na relevantnosti. Na odchov *T. fossor* neměl negativní vliv žádný z ostatních interakčních druhů, což svědčí o určité jeho dominanci. V „interakčních“ mikrokosmech bylo dokonce o trochu více larev *T. fossor* než v „sólo“ mikrokosmech s tímto druhem. Na základě tohoto pozorování bych předpokládal, že by *T. fossor* mohl mít kanibalistické sklony a přítomnost larev ostatních potenciálních kompetitorů, by mohla mít pozitivní vliv na jeho vývoj.

Pro konkrétní druhové dvojice jarních druhů *A. ater* a *A. fimetarius* nebyl bohužel vytvořen dostatek „interakčních“ mikrokosmů na to, aby z dat z nich získaných, bylo možné cokoliv rozumně počítat.

Dochází k vnitrodruhové agregaci larev v mikrokosmech? Pokud ano, liší se mezi sebou „sólo“ a „interakční“ mikrokosmy? Je rozdíl mezi vnitrodruhovou agregovaností v mikrokosmech a v přirozených podmínkách?

Stejně tak, jako v terénu, i v mikrokosmech vykazovaly larvy všech druhů signifikantní vnitrodruhovou agregovanost. Ta měla i zde teoretický pozitivní efekt na koexistenci jednotlivých druhů ve společenstvu, které bylo v tomto případě tvořeno druhovými dvojicemi napříč všemi interakčními mikrokosmy. Rozdíl v agregačních indexech mezi přirozenými exkrementy na pastvině a těmi standardizovanými v mikrokosmech, byl jasně patrný. Agregací indexy pro larvy vypočítané z dat získaných z polo-laboratorní části práce byly obecně výrazně nižší, což naplnilo očekávání, které bylo založeno na předchozích studiích vnitrodruhové agregace (Palestrini et al. 1998; Hutton & Giller 2004).

V „sólo“ mikrokosmech byla míra agregace v exkrementech zároveň podstatně nižší, než v mikrokosmech „interakčních“. Tento výsledek podporuje teoretický předpoklad, že vnitrodruhová agregace pomáhá snižovat mezidruhovou kompetici a umožňuje koexistenci druhů ve společenstvech (Ives 1991; Chesson 2000(a,b)). Za zmínku stojí především relativně vysoké agregací indexy u larev druhů *A. ater* a *A. fimetarius* v „sólo“ mikrokosmech. Tato zvýšená agregovanost je zjevně přítomna i bez vnějších podnětů v podobě enviromentálních faktorů, nebo dalších kompetitorů. Na základě této informace by se dalo předpokládat, že agregace má pro tyto dva druhy zásadnější význam než pro ostatní sledované druhy. Z předchozích výsledků také vyplývá, že se tyto dva druhy v prostoru ani v čase jinak nevyhýbají, což také podporuje možný význam vnitrodruhové agregace pro koexistenci této druhové dvojice. Bohužel, jak již bylo zmíněno, tyto druhy patřily k těm, pro které bylo možné vytvořit pouze málo (2 a 5) „interakčních“ mikrokosmů, a tak jsou jejich „interakční“ agregací indexy méně validní, což platí zejména u *A. ater*.

Dalšími zajímavými výsledky jsou výrazné nárůsty agregací indexů mezi „sólo“ a „interakčními“ mikrokosmy u druhů *C. scrutator* a *O. haemorrhoidalis*. Pro oba tyto druhy byly

interakce s dalšími kompetitory často negativní a vedly u nich k poklesu abundancí odchovaných larev. Proto lze předpokládat, že i tato podmíněná vnitrodruhová agregovanost může hrát výraznou roli ve vyrovnání kompetičních tlaků mezi druhy ve společenstvu (Hanski 1981; Ives 1991; Chesson 2000(a,b)).

Výsledek vlivu konkrétních interakčních druhů na agregace larev sledovaných druhů opět potvrdil logické předpoklady, že jedinci, pro které je vztah v druhové dvojici negativní, budou dosahovat vyšší míry vnitrodruhové agregace (Ives 1991; Chesson 2000(a,b)). Naopak ty druhy, které spíše škodily, než aby jim bylo škozeno, měly agregační indexy nižší. Konkrétně, *A. rufipes* měl druhý nejnižší agregační index, který se oproti míře jeho agregace v „sólo“ mikrokosmech zvýšil jen málo. *T. fossor* vykazoval zdaleka nejnižší vnitrodruhovou agregaci, která se oproti té v „sólo“ mikrokosmech dokonce snížila. Spíše, než o agregaci se jednalo o náhodnou distribuci, neboť agregační index pro tento druh byl menší než 0,1. *T. fossor* měl na počty larev interakčních druhů tak negativní vliv, že agregační indexy interakčních druhů při interakci s *T. fossor* nebyly signifikantní, anebo nešly vůbec vypočítat.

Mají žížaly vliv na temperátníobývače z podčeledi Aphodiinae?

Má práce je jedna z mála (Xie et al. 2021), která popisuje kompetiční interakce mezi koprofágními brouky a žížalami. Tyto interakce byly doposud studovány převážně ve formě jejich spolupráce na odklizení trusu (Holter 1979(b); O'Hea et al. 2010). Jen jedna studie zatím zdokumentovala kompetici, a to asymetrickou, mezi žížalami a koprofágními brouky, kde žížaly kradou larvám trus z jejich hnízd (Xie et al. 2021).

V dodatkovém experimentu, který jsem provedl na konci sezóny, byl negativní vliv žížal na abundanci larev signifikantní u obou druhů mnou sledovaných brouků, jednalo se o *A. rufipes* a *B. rufa*. Zejména pak u druhu *A. rufipes* byl vliv žížal výraznější. Rozdílný vliv žížal na tyto dva druhy bych si vysvětloval především kvůli rozdílnému způsobu jejich hnízdění. *B. rufa* klade vejce do kůry, nebo volně do exkrementu, zatímco *A. rufipes* klade vejce do půdy pod exkrement (Gittings & Giller 1997). Vzhledem k tomu, že se žížaly vyskytují v půdě a shlukují se pod exkrementy, předpokládal bych, že mohou predovat anebo ničit vejce druhu *A. rufipes* (Holter 1979 (b); Gittings & Giller 1997). Předpoklad o predaci na vejcích stavím na tom, že vylíhlé larvy mají již tvrdé kousací ústní ústrojí, a tak by se žížalám měly umět ubránit

(Holter 2004). Kromě přímých negativních interakcí, je zde i faktor spotřebovávání potravního zdroje. Vzhledem k tomu, že dospělí obývači z podčeledi Aphodiinae spotřebovávají jen malou část z exkrementů a vyskytují se v jejich ranném sukcesním stadiu, s žížalami si nekonkurují (Bang et al. 2009). Naproti tomu larvy těchto brouků spotřebovávají z exkrementů mnohem více a vyskytují se v jejich středně až pozdně sukcesních stádiích, stejně jako žížaly. Tato skutečnost vede k přímé kompetici o potravní zdroje mezi larvami a žížalami (Gittings & Giller 1997; Xie et al. 2021).

Žížaly se vyskytují na pastvinách zejména v chladnějších částech koprofilní sezóny, a proto se předpokládá, že kompetice mezi brouky a žížalami vrcholí právě v těchto obdobích (Gittings & Giller 1997). Tento předpoklad podporuje skutečnost, že některé druhy, jmenovitě *M. prodromus* a *M. sphacelatus*, které hnízdí během vrcholu výskytu žížal, se vyvíjejí mimo exkrementy. Konkrétně se jejich larvy vyvíjejí v rozkládající-se rostlinné hmotě, která od exkrementů nemá příliš daleko. Předpokládá se, že vysoká aktivita žížal v kombinaci s nízkou teplotou, která prodlužuje délku vývoje, a častým deštěm, který rozvodňuje exkrementy, by vedla k tomu, že by byl potravní zdroj degradován dříve, než by larvy brouků dokázaly dokončit svůj vývoj (Gittings & Giller 1997).

Můj doplňkový pokus byl nicméně značně minimalistický a představuje spíše předběžnou studii než tvrdá data, tudíž by bylo vhodné tento experimentu zopakovat ve větším měřítku s více druhy a více mikrokosmy.

Závěr

Tato práce zmapovala velkou část vzájemných vztahů a koexistenčních mechanismů mezi sledovanými druhy koprofágních brouků z podčeledi Aphodiinae v temperátu. Zvláštní důraz byl směřován k larválním stádiím těchto brouků, pro které byl proveden polo-laboratorní experiment zaměřený na prozkoumání vnitrodruhové agregace a mezidruhové kompetice. Z výsledků vyplívá, že sezonalita, preference pro různý objem exkrementu, i vnitrodruhová agregace mají silný potenciál eliminovat možnou kompetici a umožňovat koexistenci sledovaných druhů brouků v koprofilním společenstvu.

6. Seznam citované literatury

- Allee, W. (1926): Studies in animal aggregations: causes and effects of bunching in land isopods. *Journal of Experimental Zoology*, 45: 255–277.
- Atkinson, W.D. & Shorrocks, B. (1984): Aggregation of larval Diptera over discrete and ephemeral breeding sites: the implications for coexistence. *The American Naturalist*, 124: 336-351.
- 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.
- Bang, H.-S., Na, Y.-E., Jung, M.-P., Kim, M.-H., Han, M.-S., Kang, K.-K. & Lee, D.-B. (2009): Interaction between Earthworm and Dung Beetles on Cattle Dung Decomposition. *Korean Journal of Environmental Agriculture*, 28: 238–42.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S. (2015): “Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4.” *Journal of Statistical Software*, 67(1): 1–48.
- Beaver, R. A. (1977): Non-equilibrium 'Island' Communities: Diptera Breeding in Dead Snails. *Journal of Animal Ecology*, 46: 783-798.
- Begon, M., Harper, J. & Townsend, C. (1996): Intraspecific competition. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, Abingdon, UK: Blackwell Science, 265–313.
- Bell, G. (2000): The Distribution of Abundance in Neutral Communities. *The American Naturalist* 155, 5: 606-617.
- Bertram, B. (1978): Living in groups: predators and prey. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Blanckenhorn, W.U., Pemberton, A.J., Bussiere, L.F., Roembke, J. & Floate, K.D. (2010): A review of the natural history and laboratory culture methods for the yellow dung fly, *Scathophaga stercoraria*. *Journal of Insect Science*, 10.
- Bonacci, T., Brandmayr, P., Dalpozzo, R., De Nino, A., Massolo, A., Tagarelli, A., Brandmayr, T. (2008): Odour and Colour Similarity in Two Species of Gregarious Carabid Beetles (Coleoptera) from the Crati Valley, Southern Italy: A Case of Müllerian Mimicry?. *Entomological News*, 119: 325-337.

- Bowatte, G., Perera, P., Senevirathne, G., Meegaskumbura, S., Meegaskumbura, M. (2013): Tadpoles as dengue mosquito (*Aedes aegypti*) egg predators. *Biological Control*, 67: 469-474.
- Branch, G. (1975): Intraspecific competition in *Patella-cochlear* born. *Journal of Animal Ecology*, 44: 263-282.
- Broly, P., Devigne, L., Deneubourg, J., Devigne, C. (2014): Effects of group size on aggregation against desiccation in woodlice (Isopoda: Oniscidea). *Physiological Entomology*, 39: 165–171.
- Buse, J. & Benisch, C. (2018): Wer mag wilde Weiden? Zum aktuellen Stand der Verbreitung des Dungkäfers *Coprimorphus scrutator* Herbst (Coleoptera, Aphodiidae) in Deutschland. *Ökologisches Monitoring, Forschung und Artenschutz*, (53): 67-70.
- Cambefort, Y. 1984: Etude ecologique des Coleoptères Scarabaeidae de Côte d'Ivoire. *Travaux des Chercheurs de la Station de Lamto* 3.
- Clark, B. & Faeth, S. (1998): The evolution of egg clustering in butterflies: A test of the egg desiccation hypothesis. *Evolutionary Ecology*, 12: 543–552.
- Cott, H. (1940): *Adaptive Coloration in Animals*. Methuen, London.
- Davis A. (1989): Nesting of Afrotropical *Oniticellus* (Coleoptera, Scarabaeidae) and its evolutionary trend from soil to dung. *Ecological Entomology*, 14: 11-21.
- Davis, A. (1996): Community organization of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Differences in body size and functional group structure between habitats. *African Journal of Ecology*, 34: 258-275.
- Denno, R. & Benrey, B. (1997): Aggregation facilitates larval growth in the neotropical nymphalid butterfly *Chlosyne janais*. *Ecological Entomology*, 22: 133–141.
- Dickson, L., Evershed, R.P. & Wall, R. (2012): Measurement of predatory behaviour in cow dung-colonising insect larvae, using compound-specific (13) C-tracing of dietary fatty acids. *Journal of chemical biology*, 5: 19-25.
- Doube, B.M. (1990): A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. *Ecological Entomology*, 15: 371-383.

- Droge, E., Creel, S., Becker, M., M'soka, J. (2017): Spatial and temporal avoidance of risk within a large carnivore guild. *Ecology and evolution*, 7: 189-199.
- Elton, C. (1946): Competition and the Structure of Ecological Communities. *The Journal of Animal Ecology*, 15: 54.
- Escobar, S. F. (1997): Estudio de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al norte del Tolima, Colombia. *Caldasia*, 19: 419-430.
- Fader, J. E. & Juliano, S. A. (2013): An empirical test of the aggregation model of coexistence and consequences for competing container-dwelling mosquitoes. *Ecology*, 94(2): 478–488.
- Finn J. & Gittings T. (2003): A review of competition in north temperate dung beetle communities. *Ecological Entomology*, 28: 1-13.
- Finn J. (2001): Ephemeral resource patches as model systems for diversity-function experiments. *Oikos*, 92: 363-366.
- Finn, J.A. & Giller, P.S. (2000): Patch size and colonisation patterns: an experimental analysis using north temperate coprophagous dung beetles. *Ecography*, 23: 315-327.
- Finn, J.A. & Giller, P.S. (2002): Experimental investigations of colonisation by north temperate dung beetles of different types of domestic herbivore dung. *Applied Soil Ecology*, 20: 1-13.
- Fox, J. & Weisberg S. (2019): An R Companion to Applied Regression, Third edition. Sage, Thousand Oaks CA.
- Gause, G. (1934): The struggle for existence. Williams and Wilkins, Baltimore, Maryland.
- Gilbert, C., McCafferty, D., Le Maho, Y., Martrette, J., Giroud, S., Blanc, S. & Ancel, A. (2010): One for all and all for one: The energetic benefits of huddling in endotherms. *Biological Reviews*, 85: 545–569.
- Gittings, T. & Giller, P. (1997): Life history traits and resource utilisation in an assemblage of north temperate *Aphodius* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography*, 20: 55-66.
- Gittings, T. & Giller, P. (1998): Resource quality and the colonisation and succession of coprophagous dung beetles. *Ecography*, 21: 581-592.

- Gittings, T. (1994): The Community Ecology of Aphodius Dung Beetles. In: Department of Zoology. National University of Ireland Cork.
- Gittings, T., Giller, P. S. & Stakelum, G. (1994): Dung Decomposition In Contrasting Temperate Pastures In Relation To Dung Beetle And Earthworm Activity. *Pedobiologia*, 38: 455-474.
- Graves, B. & Duvall, D. (1987): An Experimental Study of Aggregation and Thermoregulation in Prairie Rattlesnakes (*Crotalus viridis viridis*). *Herpetologica*, 43: 259-264.
- Hallmann, C. A., Ssymank, A., Sorg, M., de Kroon, H. & Jongejans, E. (2021): Insect biomass decline scaled to species diversity: General patterns derived from a hoverfly community. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(2): e2002554117.
- Halsch, C. A., Shapiro, A. M., Fordyce, J. A., Nice, C. C., Thorne, J. H., Waetjen, D. P. & Forister, M. L. (2021): Insects and recent climate change. *Proceedings of the national academy of sciences*, 118(2): e2002543117.
- Hamilton, W. (1971): Geometry for the Selfish Herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31: 295–311.
- Hammond P.M. (1976): Kleptoparasitic Behaviour of *Onthophagus suturalis* Peringuey (Coleoptera: Scarabaeidae) and Other Dung-Beetles. *The Coleopterists Bulletin*, 30: 245-249.
- Hanski I. & Cambefort Y. (1991): *Dung beetle ecology*. Princeton university press, Princeton, New Jersey.
- Hanski I. & Koskela H. (1977): Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia*, 28: 203-231.
- Hanski, I. (1981): Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos*, 37: 306-312.
- Hanski, I. (1987): Colonisation of ephemeral habitats. In: Gray, A.J., Crawley, M.J., Edwards, P.J. (eds) *Colonisation, succession and stability*. Blackwell, Oxford, 155-185.
- Hartig, F. (2022): DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.6.
- Hartley, S. & Shorrocks, B. (2002): A General Framework for the Aggregation Model of Coexistence. *Journal of Animal Ecology*, 71(4): 651–662.

- HilleRisLambers, J., Adler, P., Harpole, W., Levine, J., Mayfield, M. (2012): Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43: 227–48.
- Hirschberger, P. & Degro, H.N. (1996): Oviposition of the dung beetle *Aphodius ater* in relation to the abundance of yellow dungfly larvae (*Scatophaga stercoraria*). *Ecological Entomology*, 21: 352-357.
- Hirschberger, P. (1998): Spatial distribution, resource utilisation and intraspecific competition in the dung beetle *Aphodius ater*. *Oecologia*, 116: 136-142.
- Hirschberger, P. (1999): Larval population density affects female weight and fecundity in the dung beetle *Aphodius ater*. *Ecological Entomology*.
- Hokit, D. & Blaustein, A. (1997): The effects of kinship on interactions between tadpoles of *Rana cascadae*. *Ecology* 78: 1722-1735.
- Holter, P. & Scholtz, C. (2007): What do dung beetles eat? *Ecological Entomology*, 32: 690–697.
- Holter, P. (1979(a)): Abundance and reproductive strategy of the dung beetle *Aphodius rufipes* (L.) (Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 4: 317-326.
- Holter, P. (1979(b)): Effect Of Dung-Beetles (*Aphodius Spp.*) And Earthworms On The Disappearance Of Cattle Dung. *Oikos*, 32: 393.
- Holter, P. (1982): Resource utilisation and local coexistence in a guild of scarabaeid dung beetles (*Aphodius spp.*). *Oikos*, 39: 213–227.
- Holter, P. (2000): Particle feeding in *Aphodius* dung beetles (Scarabaeidae): old hypotheses and new experimental evidence. *Functional Ecology*, 14: 631-637.
- Holter, P. (2004): Dung feeding in hydrophilid, geotrupid and scarabaeid beetles: Examples of parallel evolution. *European Journal of Entomology*, 101: 365-372.
- Horgan, F. & Fuentes, R. (2005): Asymmetrical competition between Neotropical dung beetles and its consequences for assemblage structure. *Ecological Entomology*, 30: 182-193.
- Horgan, F. (2002): Shady field boundaries and the colonization of dung by coprophagous beetles in Central American pastures. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 91: 25-36.

- Horgan, F. (2006): Aggregation and Coexistence of Dung Beetles in Montane Rain Forest and Deforested Sites in Central Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 22: 359-370.
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008): “Simultaneous Inference in General Parametric Models.” *Biometrical Journal*, 50(3): 346–363.
- Hotová Svádová, K., Exnerová, A. & Štys, P. (2014): Gregariousness as a defence strategy of moderately defended prey: Experiments with *Pyrrhocoris apterus* and avian predators. *Behaviour*, 151: 1617–1640.
- Hubbell, S. (2001): A Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Hutchinson, G. (1957): Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22: 415–427.
- Hutton S. & Giller S. (2004): Intra and interspecific aggregation of north temperate dung beetles on standardised and natural dung pads: the influence of spatial scale. *Ecological Entomology*, 29: 594–605.
- Chesson, P. (1994): Multispecies Competition in Variable Environments. *Theoretical Population Biology*, 45: 227–276.
- Chesson, P. (2000(a)): Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 343–66.
- Chesson, P. (2000(b)): General Theory of Competitive Coexistence in Spatially - Varying Environments. *Theoretical Population Biology*, 58: 211–37.
- Chesson, P. (2008): Unity in Diversity: Reflections on Ecology after the Legacy of Ramon Margalef. Quantifying and testing species coexistence mechanisms. 119-164.
- Ives, A. (1988): Aggregation and the coexistence of competitors. *Annales Zoologici Fennici*, 25: 75-88.
- Ives, R. (1991): Aggregation and Coexistence in a Carrion Fly Community. *Ecological Monographs*, 61: 75-94.
- Jutsum, A. & Gordon, R. (1989): Pheromones: importance to insects and role in pest management. In: Insect pheromones in plant protection. Ed. Jutsum, A., Gordon, R., Wilen, J., & Sons Ltd. 1-13.

- Kasper, J. & Hirschberger, P. (2005): Stridulation in Aphodius dung beetles: Songs and morphology of stridulatory organs in North American Aphodius species (Scarabaeidae). *Journal of Natural History*, 39: 91–99.
- Keddy, P. (1992): Assembly and Response Rules - 2 Goals for Predictive Community Ecology. *Journal of vegetation science*, 3: 157-164.
- Klausnitzer, B. (1997): Die Larven Der Kafer Mitteleuropas – Bd 4: Polyphaga, Teil 3. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Deutschland.
- Kouki, J. & Hanski, I. (1995): Population aggregation facilitates coexistence of many competing carrion fly species. *Oikos*, 72: 223-227.
- 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.
- Krause, J. & Ruxton, G. (2002): Living in Groups. Oxford University Press, Oxford.
- Krell, F., Krell-Westerwalbesloh, S., Weiss, I., Eggleton, P. & Linsenmair, K. (2003): Spatial separation of Afrotropical dung beetle guilds: a trade-off between competitive superiority and energetic constraints (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography*, 26: 210-222.
- Krell, F.T. (2007): Dung Beetle Sampling Protocols. Denver Museum of Nature and Science, USA.
- Laland, K., Atton, N., & Webster, M. (2011): From fish to fashion: experimental and theoretical insights into the evolution of culture. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 366: 958–968.
- Landin, B. (1961): Ecological studies on dung beetles. *Opuscula Entomologica Supplementum*, 19: 1-227.
- Landolt, J. (1997): Sex attractant and aggregation pheromones of male phytophagous insects. *American Entomologist*, 43-1.
- Lazarus, J. (1972): Natural selection and the functions of flocking in birds: a reply to Murton. *Ibis*, 114: 556–558.
- Lee, C. & Wall, R. (2006): Cow-dung colonization and decomposition following insect exclusion. *Bulletin of Entomological Research*, 96(3): 315-322.

- Leps, J. & Smilauer, P. (2003): Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. *Cambridge university press*, Cambridge, UK.
- Lumaret, J. P. (1975): ÉTUDE DES CONDITIONS DE PONTE ET DE DÉVELOPPEMENT LARVAIRE X) APHODIUS (AGRILMUS) CONSTANS DUFT. (COLÉOPTÈRE SCARABAEIDAE) DANS LA NATURE ET AU LABORATOIRE. *Vie et Milieu*, 267-282.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967): The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *American naturalist*, 101: 377-385.
- MacArthur, R. (1958): Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests. *ECOLOGY*, 39: 599-619.
- Manning, P., & Ford, J. (2016): Evidence that sex-specific signals may support mate finding and limit aggregation in the dung beetle *Aphodius fossor*, *Ecological Entomology*, 41: 500–504.
- Martin-Piera F. & Lobo J. (1993): New data and observations on kleptoparasitic behaviour in dung beetles from temperate regions (Coleoptera:Scarabaeoidea). *Acta Zoologica Mexicana*, 57: 15–18.
- Matthews, R. & Matthews. J. (1979): Insect behavior. New York: Wiley C.
- Miller, R. (1922): The Significance of the Gregarious Habit. *Ecology*, 3: 122–126.
- Mroczunski, R. & Komosinski, K. (2014): Differences between beetle communities colonizing cattle and horse dung. *European Journal of Entomology*, 111: 349-355.
- Murakami, Y., Hasegawa, E., & Watanabe, S. (2019): Effects of color morph on aggregation formation for hibernation in an extremely color polymorphic ladybug, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). *Entomology, Ornithology and Herpetology*, 8(1): 219.
- O'Hea, N.M., Kirwan, L. & Finn, J.A. (2010): Experimental mixtures of dung fauna affect dung decomposition through complex effects of species interactions. *Oikos*, 119: 1081-1088.
- Palestrini, C. & Barbero, E. (1994): The reproductive biology of *Aphodius* (*Coprimorphus*) *scrutator* (Herbst, 1789) (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae): some experimental data.
- Palestrini, C., Barbero, E. & Rolando, A. (1998): Intra – and interspecific aggregation among dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in an Alpine pasture. *Journal of Zoology*, 245: 101–109.

- Peck, S.B. & Howden, H.F. (1984): Response of a Dung Beetle Guild to Different Sizes of Dung Bait in Panamanian Rainforest. *Biotropica*, (16): 235-238.
- Penttilä, A., Slade, E., Simojoki, A., Riutta, T., Minkkinen, K., Roslin, T. (2013): Quantifying beetle-mediated effects on gas fluxes from dung pats. *PloS one*, 8, e71454.
- Prach, K., & Hobbs, R. (2008): Spontaneous succession versus technical reclamation in the restoration of disturbed sites. *Restoration Ecology*, 16: 363–366.
- 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.
- Richardson, M.J. (1972): Coprophilous Ascomycetes on different dung types. *The British Mycological Society*, 58: 37-48.
- Rosewell, J., Shorrocks, B., Edwards, K. (1990): Competition on a divided and ephemeral resource: testing the assumptions. I. Aggregation. *Journal of Animal Ecology*, 59: 977-1001.
- Sanchez M. (2008): Nest and brood chamber structure of two South American dung beetles: *Gromphas lacordairei* Brulle and *Ontherus sulcator* (Fabricius) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Coleopterists Bulletin*, 62: 49-61.
- Sevenster, J. & van Alphen, J. (1996): Aggregation and coexistence. II. A neotropical *Drosophila* community. *Journal of Animal Ecology*, 65: 308-324.
- Sevenster, J. (1996): Aggregation and coexistence I. Theory and analysis. *Journal of Animal Ecology*, 65: 297–303.
- Shorrocks, B. & Rosewell, J. (1988): Aggregation does prevent competitive exclusion: a response to Green. *The American Naturalist*, 131: 765-771.
- Schoener, T. (1974): Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science*, 185: 27-39.
- Scholtz, C.H., Davis, A.J. & Kryger, U. (2009): Evolutionary biology and conservation of dung beetles.

- Schon, N. L., Mackay, A. D., Gray, R. A., Van Koten, C. & Dodd, M. B. (2017): Influence Of Earthworm Abundance And Diversity On Soil Structure And The Implications For Soil Services Throughout The Season. *Pedobiologia*, 62: 41-47.
- Sladecek, F. X. J., Dötterl, S., Schäffler, I., Segar, S. T. & Konvicka, M. (2021): Succession of dung-inhabiting beetles and flies reflects the succession of dung-emitted volatile compounds. *Journal of Chemical Ecology*, 47: 433-443.
- Sladecek, F. X. J., Segar, S. T., Lee, C., Wall, R. & Konvicka, M. (2017): Temporal segregation between dung-inhabiting beetle and fly species. *PLoS One*, 12(1): e0170426.
- Sladecek, F.X.J., Hrcsek, J., Klimes, P. & Konvicka, M. (2013): Interplay of succession and seasonality reflects resource utilization in an ephemeral habitat. *Acta Oecologica*, 46: 17-24.
- Stamp, N. (1980): Egg deposition patterns in butterflies: why do some species cluster their eggs rather than deposit them singly? *The American Naturalist*, 115: 367–380.
- Stevens, M., Searle, W., Seymour, J., Marshall, K., Ruxton, G. (2011): Motion dazzle and camouflage as distinct anti-predator defenses. *BMC Biology*, 9: 81.
- ter Braak, C.J.F. & Smilauer, P (2012): Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0. *Ithaca: Microcomputer Power*; 2012. 492 p.
- Tilman, D. (1980): Resources: A Graphical-Mechanistic Approach to Competition and Predation. *The American Naturalist*, 116: 362–393.
- Tixier, T., Lumaret, J. & Sullivan, G. (2015): Contribution of the timing of the successive waves of insect colonisation to dung removal in a grazed agro-ecosystem. *European journal of soil biology*, 69: 88-93.
- Treherne, J. & Foster, W. (1981): Group transmission of predator avoidance behaviour in a marine insect: the Trafalgar Effect. *Animal Behaviour*, 29: 911-917.
- Tyr, V. (1999): Distribution of *Aphodius* (*Coprimorphus*) *scrutator* (Coleoptera: Scarabaeidae) in Bohemia, Moravia and Slovakia. *Klapalekiana* 35: 145-156

- Vácha, O. (2020): Vyskytuje se vnitrodruhová agregace jedinců ve společenstvech afrického koprolitního hmyzu? Faculty of science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.
- Verdú, J. R., Lobo, J. M., Sánchez-Piñero, F., Gallego, B., Numa, C., Lumaret, J. P., Cortez, V., Ortiz, A. J., Tonelli, M., García-Teba, J. P., Rey, A., Rodríguez, A., & Durán, J. (2018): Ivermectin residues disrupt dung beetle diversity, soil properties and ecosystem functioning: An interdisciplinary field study. *The Science of the total environment*, 618: 219–228.
- Verdu, J., Arellano, L., Numa, C., Mico, E. (2007): Roles of endothermy in niche differentiation for ball-rolling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) along an altitudinal gradient. *Ecological entomology*, 32: 544-551.
- Verheggen, F.J., Fagel, Q., Heuskin, S. et al. (2007): Electrophysiological and Behavioral Responses of the Multicolored Asian Lady Beetle, *Harmonia axyridis* Pallas, to Sesquiterpene Semiochemicals. *Journal of Chemical Ecology*, 33: 2148–2155.
- Vessby, K. & Wiktelius, S. (2003): The influence of slope aspect and soil type on immigration and emergence of some northern temperate dung beetles. *Pedobiologia*, 47(1): 39-51.
- Vessby, K. (2001): Habitat and weather affect reproduction and size of the dung beetle *Aphodius fossor*. *Ecological Entomology*, 26: 430-435.
- 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., Hreck, J., Julkunen-Tiitto, R., Novotny, V. (2015): To each its own: differential response of specialist and generalist herbivores to plant defence in willows. *Journal of animal ecology*, 84: 1123-1132.
- Volterra, V. (1926): Fluctuations in the Abundance of a Species considered Mathematically. *Nature*, 118: 558–560.
- Wall, R. & Lee, C. (2010): Aggregation in insect communities colonizing cattle-dung. *Bulletin of Entomological Research*, 100: 481–487.
- Weiher, E. & Keddy, P. (1999): Relative Abundance and Evenness Patterns along Diversity and

Biomass Gradients. *Oikos*, 87: 355–361.

Whipple, S., Cavallaro, M. & Hoback, W. (2013): Immersion Tolerance in Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) Differs among Species but Not Behavioral Groups. *Coleopterists bulletin*, 67: 257-263.

Wu, X. W. & Sun, S. C. (2012): Artificial warming advances egg-laying and decreases larval size in the dung beetle *Aphodius erraticus* (Coleoptera: Scarabaeidae) in a Tibetan alpine meadow. *Annales Zoologici Fennici*, 49, (3): 174-180.

Xie, M., Wu, X. & Sun, S. (2021): Interspecific Interactions Between Burrowing Dung Beetles And Earthworms On Yak Dung Removal And Herbage Growth In An Alpine Meadow. *Soil Ecology Letters*, 3: 94-102.

Yang, A.S. (2001): Modularity, evolvability, and adaptive radiations: a comparison of the hemi – and holometabolous insects. *Evolution and Development*, 3: 59-72.

Zitek, T. (2016): Jak velikost habitatu ovlivňuje společenstvo koprofilního hmyzu? České Budějovice.