

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Zoologie

Studijní obor: Zoologie bezobratlých



Bc. Vojtěch Košťář

Ekologická diferenciace koprofágních brouků (Coleoptera) podél gradientu prostředí
The ecological differentiation of coprophagous beetles (Coleoptera) along environmental
gradient

Diplomová práce

Školitel: RNDr. Ondřej Sedláček, Ph.D.

Konzultant: RNDr. David Král, Ph.D.

Praha, 2024

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 8. srpna 2024

Bc. Vojtěch Košťář



Poděkování

Děkuji především svému konzultantovi RNDr. Davidu Královi Ph.D., který se mnou strávil mnoho hodin nad určováním nasbíraného materiálu, otcovsky po mně vše zkontroloval, pomohl s určením dvou kryptických druhů *Onthophagus joannae* a *O. ovatus*, a vyfotil krásnou fotografii zajímavé formy druhu *Onthophagus medius*, kterou jsem v rámci mého výzkumu našel. Děkuji také Mgr. Tomášovi Jorovi za konzultace a pomoc se statistickými metodami. A také za vstřícný přístup správy CHKO Český kras, která mi bez problémů udělila povolení ke sběru i manipulaci s chráněným druhem.

Abstrakt

Koprofágní brouci hrají klíčovou ekologickou roli při zpracování trusu v pastevních ekosystémech, přesto jsou mnohé druhy ohroženy a jejich populační vývoj je málo známý. V přírodní rezervaci Radotínské údolí, kde se pro údržbu skalních stepí využívá extenzivní pastva, byl proveden výzkum koprofágních brouků z čeledí Scarabaeidae a Geotrupidae na stepních, ekotonových a lesních stanovištích. Cílem této diplomové práce bylo zmapovat diverzitu koprofágních brouků pomocí odchyťových pastí v sezónách 2022 a 2023, určit druhové složení a populační dynamiku nalezených druhů a odhadnout velikost populace druhu *Sisyphus schaefferi*. V Radotínském údolí bylo nalezeno 25 druhů koprofágních brouků, včetně vzácných a ohrožených druhů jako *Onthophagus medius*, *Onthophagus lemur*, *Eoniticellus fulvus* nebo *Sisyphus schaefferi*. Některé z těchto druhů byly znovu objeveny po více než šedesáti letech. Práce rovněž analyzovala biotopové preference jednotlivých druhů, přičemž se ukázalo, že specialisté obývají jak stepní, tak lesní biotopy, zatímco ekoton preferují převážně generalisté. Faunistické nálezy jsou cenné podklady pro ochranu přírody, stejně tak je práce první vlašťovkou výzkumu populační dynamiky koprofágních brouků v českém krasu.

Klíčová slova:

Koprofágní brouci, Geotrupidae, Scarabaeidae, populační dynamika, populace

Abstract

Coprophagous beetles play a crucial ecological role in processing dung in grazing ecosystems, yet many species are endangered, and their population dynamics are poorly understood. In the Radotín Valley Nature Reserve, where extensive grazing is used to maintain rocky steppes, research was conducted on coprophagous beetles from the Scarabaeidae and Geotrupidae families in steppe, ecotone, and forest habitats. The aim of this thesis was to map the diversity of coprophagous beetles using pitfall traps during 2022 and 2023 seasons, determine the species composition and population dynamics of species that were found, and estimate the population size of *Sisyphus schaefferi*. In the Radotín Valley, 25 species of coprophagous beetles were found, including rare and endangered species such as *Onthophagus medius*, *Onthophagus lemur*, *Eoniticellus fulvus*, and *Sisyphus schaefferi*. Some of these species were rediscovered after more than sixty years. The study also analyzed the habitat preferences of individual species, revealing that specialists inhabit both steppe and forest biotopes, while generalists predominantly occupy the ecotone. The faunistic findings provide valuable data for nature conservation, and the work also represents a pioneering effort in studying the population dynamics of coprophagous beetles in the Bohemian Karst.

Key words: Coprophagous beetles, Geotrupidae, Scarabaeidae, population dynamics, population

Obsah

1. Úvod.....	7
1.2 Cíle práce.....	9
2. Literární přehled.....	10
2.1 Život v trusu	10
2.2 Koprofágní vrubounovití brouci.....	11
2.2.1 Charakteristika skupin koprofágních brouků	13
2.3 Sezónní dynamika a kompetice koprofágních druhů	14
2.3.1 Počet generací během roku.....	17
2.4 Biotopová preference	18
2.4.1 Preference trusu.....	19
2.5 Charakteristika studované lokality	19
2.6 Faunistické práce z území ČR.....	21
3. Metodika.....	22
3.1 Sběr na lokalitě.....	22
3.2 Určování brouků.....	26
3.3 Statistická analýza dat	27
4. Výsledky.....	29
4.1 Diverzita a početnost koprofágních brouků na lokalitě	29
4.1.2 Stupeň ohrožení nalezených druhů	31
4.2 Sezónní dynamika druhů na lokalitě	32
4.2.1 Sezónní dynamika „velkých brouků“.....	33
4.2.2. Sezónní dynamika „ostatních“ koprofágů.....	37
4.3 Biotopová preference druhů na lokalitě	43
4.3.1 Biotopová preference „velkých brouků“	46
4.3.2 Biotopová preference „ostatních“ koprofágů.....	47

4.4 Velikost populace druhu <i>Sisyphus schaefferi</i>	49
4.5 Zastoupení ekologických guild na jednotlivých biotopech	50
5. Diskuse	53
5.1 Současné poznání fauny koprofágních brouků Radotínského údolí a okolí	53
5.2 Rozdíly mezi lety 2022 a 2023	55
5.3 Biotopové preference nalezených druhů	55
5.3.1 Biotopová preference v rámci guild	57
5.3.2 Poznámky k biotopovým preferencím vybraných druhů	57
5.4 Sezonní dynamika druhů	59
5.4.1 Poměry samců a samic	61
5.5 Poměry druhů <i>Onthophagus joannae</i> a <i>O. ovatus</i>	62
5.6 Velikost populací	63
5.7 Metodické problémy se značením brouků	64
5.8 Managementová doporučení	64
5.9 Seznam nalezených druhů s komentářem	67
6. Závěr	74
7. Seznam použité literatury	75
8. Příloha	88

1. Úvod

Koprofágní hmyz hraje velmi důležitou roli především v přirozených či umělých pastevních ekosystémech. Ekologicky významnou skupinou v trusu jsou brouci (Coleoptera) (Buckland et Buckland 2019). Kromě toho, že jejich larvy i dospělci patří k významné složce potravy mnoha druhů ptáků (Horgan et Berrow 2004), hrají důležitou roli při odstraňování trusu. Při nedostatku koprofágních brouků může docházet k šíření nemocí pastevních zvířat či expanzím dvoukřídlého hmyzu, který zvířata silně obtěžuje (Nichols et al. 2008, Otronen et Hanski 1983). Navíc, nezpracovaný trus snižuje produkci pastvin tím, že se ho zvířata štítí a nechtějí se v jeho bezprostřední blízkosti pást, dusíkaté živiny také odcházejí při vysychání do atmosféry, namísto toho, aby byly zapraveny do půdy (Galante et al. 1995, Bang et al. 2005, Yamada et al. 2007) a následně zpracovány dalšími organismy jako jsou žížaly nebo houby (Lussenhop et al. 1986). Kromě toho, zpracování trusu koprofágními brouky redukuje množství parazitů, kteří se mohou trusem šířit mezi chovaná zvířata (Nichols et al. 2008). Přes všechny tyto benefity pro ekosystém i člověka, je ve střední Evropě přes 40 % koprofágů ohroženo, většina je i bez legislativní ochrany (Carpaneto et al. 2007, Hejda et al. 2017). Vhodným biotopem pro koprofágní brouky jsou lokality, kde probíhá extenzivní pastva, jednotlivé exkrementy jsou rozmístěny volně po ploše, nikoliv na „hromadě hnoje“, ideálně na mikrostanoviště různorodých místech, kde si brouci mohou dle počasí vybrat nejvhodnější hromádku (Lobo 1996, Juřena et al. 2000).

Koprofágní brouci představují také významnou biondikační skupinu hmyzu. Možná trochu jinou než třeba motýli, jejichž druhové zastoupení, početnost a populační dynamika ukazuje na stav biotopů i celé okolní krajiny, ale každý druh je vázán na jiné rostliny, jiné typy květů, jiná místa, kde se setkávají sexuální partneři apod. Všechny druhy koprofágních brouků mají společné prostředí výskytu; nacházíme je v trusu. Podle toho, kde se trus nachází, zda ve stínu, na slunci, v lese, na louce, na písku, u vody nebo na skále, se v něm budou vyskytovat jiné druhy koprofágních brouků nebo se bude lišit jejich společenstvo druhovým i početním zastoupením jednotlivých druhů. To z nich dělá významnou, ač často opomíjenou, indikační ekologickou skupinou hmyzu, neboť mnozí z nich jsou na místo, kde hromádku zpracovávají, velmi vybíraví.

V přírodě střední Evropy, včetně České republiky, je pozorován pokles druhové rozmanitosti hmyzu, která souvisí se změnami v krajině: intenzifikace a chemizace zemědělství a s ní

související ztráta tradičního hospodaření, fragmentace cenných území a do značné míry i důsledky klimatických výkyvů, které mnoha izolovaně přežívajícím populacím zatlučou pověstný poslední hřebíček do rakve (např. Čížek et al. 2012, Newbolt et al. 2016). Nedávné studie dokonce ukazují, že ubývá nejen diverzita druhů jako takových (Klink et al. 2024), ale dokonce i celková biomasa hmyzu (Hallmann et al. 2017, Seibold et al. 2019). V Evropě se úbytek biodiverzity týká především druhů obývajících bezlesí, tedy louky, pastviny, mokřady a rašeliniště. Mezi nejohroženější koprofágní brouky patří termofilní druhy, žijící na suchých stepních biotopech, tedy na výslunných, teplých, často na krátko pasených místech v krajině (Král et Vitner 1993). Jejich úbytek, ale i úbytek celé řady dalších druhů je spojen s nedostatkem hospodářských zvířat na „neúživných plochách“, kde se již dnes nevyplatí hospodařit (Wesche et al. 2012). Opouštění od hospodaření na takových místech a celkový úbytek dobytka jsou nejvíce patrné od 50. let 20. století. Tento fenomén je spojen s kolektivizací zemědělství a zvýšenou mírou urbanizace. Tato místa následně zarůstají náletovými dřevinami a dochází ke ztrátě jejich mikroklimatické variability, která je důležitá pro vývoj brouků, jako jsou například nejrůznější druhy rodu *Onthophagus* (Roslin et al. 2009).

Mezi hlavní příčiny úbytku koprofágních brouků patří, kromě výše zmíněných, i další méně zjevné příčiny, jako je např. odčervení zvířat přímo na pastvinách. Odčervovací látka ivermectin je běžně užívaným prostředkem na odčervení hospodářských zvířat (Rosales et al. 2012, Verdú et al. 2018). Léčivo zůstává v trusu velmi dlouho, navíc veterináři často doporučují ivermectin používat těsně před vyhnáním zvířat na pastvinu, což znamená přímé ohrožení a v podstatě lokální genocidu koprofágního hmyzu. Velké koncentrace odčervovacích látek vedou k přímým otravám, nicméně i reziduální množství, které zvířata vylučují i mnoho týdnů po aplikaci odčervení, způsobuje broukům neurologické potíže; špatně se orientují, snižuje se u nich touha vyhledávat další trus apod., navíc pro brouky není toxický pouze ivermectin, ale i další běžně používané látky (Verdú et al. 2015). Při častém užívání těchto látek se může stát, že se populace sníží natolik, že brouci již nejsou schopni trus na pastvinách efektivně redukovat a citlivější druhy mohou i lokálně vymřít (Kavanaugh et Manning 2020). Na druhou stranu, helmintózy mohou v chovech hospodářských zvířat páchat velké škody, a využívání léčiv je důležitou součástí zootechniky v produkčních hospodářstvích. Právě proto je třeba se ve výzkumu zabývat chováním i dobou výskytu jednotlivých druhů koprofágních brouků, aby bylo možné mnohdy nutné odčervení zvířat na pastvinách cílit na dobu, kdy nebudou ohroženy celé jejich populace.

Výzkum populací koprofágů je důležitý zvláště v době, kdy je pastva hospodářských zvířat jednou z často zaváděných metod údržby nelesních biotopů a téma antiparazitik zatím není všude řešeno. Navíc většina druhů koprofágních brouků ráda využívá trus hospodářských zvířat přednostně a je jen málo specialistů např. na jelení trus (Dormont et. al 2007). I na pastvinách, které jsou určeny primárně k zemědělské produkci jsou koprofágové cenní: pomáhají trus porcovat, rozkládat a zapravovat do půdy, což má vliv při eliminaci střevních parazitů hospodářských zvířat a much ničením jejich vajíček ve výkalech a změny struktury trusu tak, že se v něm larvám dvoukřídlých zničí vhodné mikroklima a ubude potravy. Larvy některých druhů vodomilů (Hydrophilidae), které se trusu běžně vyskytují, se dokonce larvami much přímo živí (Otronen et Hanski 1983).

Přírodní rezervace Radotínské údolí je unikátním územím s mnoha typy biotopů; od koňské pastvy na mezofilních loukách a sadech, přes kosené louky, světlé lesy, muflony spásané lesní světlíky, až po vápencové skalní stepi, kde byla v roce 2017 obnovena extenzivní pastva ovcí a koz a od roku 2022 i pastva koní. Pastvu v území doposud zajišťuje ochránářská organizace Pražská pastvina, která si zakládá i na tom, že svá zvířata neošetřuje antiparazitiky, případně když už je to třeba, tak takové ošetření probíhá mimo lokalitu na vymezeném prostoru, a navíc v zimním období. Díky tomu zde můžeme pozorovat nezkreslený vývoj populací koprofágních brouků, a z výsledků lze vyvozovat relevantní závěry, které nejsou ovlivněné umělým populačním propadem po použití antiparazitik.

1.2 Cíle práce

Hlavním cílem této práce je přinést lepší poznání druhové diverzity koprofágních brouků z čeledi Scarabaeidae a Geotrupidae, která se vyskytuje na významné pražské přírodní lokalitě v PR Radotínské údolí. Tato práce si klade za cíl zmapovat diverzitu koprofágních společenstev pomocí sběru brouků z odchyťových pastí v rámci sezón (duben až září) 2022 a 2023 a pomocí morfologického určení druhů a následné statistické analýzy dat vyhodnocení získaných dat.

Výsledkem práce bude rozšíření faunistického mapování na skalních stepích v Radotínském údolí a jeho porovnání s dalšími studiemi (Tesař 1957, Sommer et al. 2023). Získaná data mohou sloužit jako podklad pro tvorbu vhodných managementových opatření na lokalitě a zajistit tak vhodnou ochranu tohoto cenného biotopu a jeho společenstev.

Dílčí cíle práce jsou:

- Zjistit druhové složení zástupců koprofágních brouků z čeledí Scarabaeidae a Geotrupidae v Radotínském údolí na lokalitě „nad Maškovým mlýnem“ a zastoupení ohrožených a ubývajících druhů
- Zjistit, jak se liší druhové složení v rámci xerothermního trávníku, křovinatého lemu dubového lesa (ekotonu) a stinné části lesa, tedy jaký je preferovaný biotop nalezených druhů
- Zjistit dynamiku populací koprofágních brouků v rámci sezóny
- Zjistit poměry samců a samic u všech nalezených druhů rodu *Onthophagus* a u druhu *Trypocopris vernalis*
- Na základě capture/recapture metody odhadnout velikost populace u druhu *Sisyphus schaefferi*
- Vyzkoušet a porovnat různé metody značení koprofágních brouků pomocí permanentních fixů

2. Literární přehled

2.1 Život v trusu

Hlavní charakteristikou koprofágních brouků je, že se živí trusem. Mezi brouky běžně označované za koprofágní patří chrobáci (čeleď Geotrupidae, cca 150 popsáných koprofágních druhů), hnojníci (podčeleď Aphodiinae čeledi Scarabaeidae, cca 1 500 popsáných koprofágních druhů) a vrubouni (podčeleď Scarabaeinae čeledi Scarabeidae, cca 5 000 popsáných koprofágních druhů) (Hanski et Cambefort 1991). Doposud nepřekonaný přehled našich listorohých koprofágů, včetně cenných faunistických dat, přináší Tesař (1957). Jeho práce je pro tuto práci důležitá i proto, že jsou zde zaznamenány i faunistické údaje z okolí Radotína.

V rámci této práce se zaměřuji pouze na koprofágní brouky z čeledí Geotrupidae a Scarabaeidae. Život v trusu je ale mnohem pestřejší, než jen výskytem brouků z těchto dvou čeledí; trus jako krátkodobý, ale na dusík i jiné živiny bohatý zdroj, je vyhledáván celou řadou koprofágních a koprofilních specialistů (koprofilní organismy jsou ty, které v trusu žijí, nekonzumují ho, ale využívají jej pro setkávání k reprodukci, ochranu před predátory nebo

zde loví ostatní živočichy). Kromě již zmíněných dvoukřídlých, kteří se na pastvinách vyskytují velice hojně (Papp 1985) a jejichž diverzita by vydala na samostatnou práci, se dají v trusu hojně najít zástupci dvou čeledí brouků; vodomilů (Hydrophilidae) a drabčičků (Staphylinidae) (Koskela et Hanski 1977, Hanski 1980), obě tyto skupiny bychom zařadili spíše do kategorie koprofilních druhů. Z čeledi Hydrophilidae se v trusu nejčastěji vyskytuje podčeď Sphaeridiinae. Zatímco zástupci čeledí Scarabaeidae a Geotrupidae jsou koprofágní jak ve stádiu larev, tak i dospělců, zástupci podčeledi Sphaeridiinae jsou koprofágní pouze jako dospělci, zatímco jejich larvy žijící v trusu jsou predátoři (Archangelsky 1997), což přispívá k ekologické a trofické komplexitě celého společenstva v trusu. Jejich larvy jsou dominantními predátory koprofágních dvoukřídlých a také různých životních stadií parazitických helmintů, kteří by se jinak rychle přenášeli mezi hospodářskými zvířaty (Sands et Wall 2017). Společně s dravými drabčičky (Staphylinidae), chrobákovitými (Geotrupidae) a vrubounovitými (Scarabaeidae) brouky, kteří trus fragmentují a zahrabávají pod zem, dělají i vodomilové (Hydrophilidae) na pastvinách obrovskou ekologickou službu právě díky zmíněné predaci (Kirk et Wallace 1990).

Brouci z čeledi Staphylinidae tvoří nejrozmanitější čeď brouků s více než 50 000 popsány druhy patřícími do 33 podčeledi (Grebennikov et Newton 2009). Vyskytují se téměř ve všech suchozemských biotopech v rámci celého světa, především v rozkládající se živočišné a rostlinné hmotě, jako je trus, mršiny či jiná organická hmota; existují i specialisté žijící v houbách, v jeskyních nebo v hnízdech sociálního hmyzu. Čeď Staphylinidae tedy zahrnuje dravé, saprofágní a koprofágní druhy (Cambefort et Hanski 1991, Thayer et al. 2003). Většina našich dravých druhů využívá trus především k jednoduchému získání potravy, protože trus je plný potenciální kořisti jako jsou larvy menších brouků, larvy a dospělci dvoukřídlých apod.

Mimo výše zmíněných skupin se v některých oblastech na zpracování trusu významně podílejí různé hlístice a žížaly (Ohea et al. 2010), případně i rychle rostoucí houby.

2.2 Koprofágní vrubounovití brouci

Koprofágní vrubounovité brouky (mezi které, jak už bylo výše zmíněno, v této práci řadíme čeledi Scarabaeidae a Geotrupidae) můžeme podle jejich ekologie rozdělit do čtyř ekologických guild; obývači (anglicky „dwellers“), štoláři (anglicky „tunnelers“), váleči (anglicky „rollers“), a kleptoparaziti (anglicky „kleptoparasites“) (Cambefort et Hanski 1991). Pro účely této práce bude využívána anglická terminologie. „Dwellers“ v trusu žijí, krmí se

jím a nikam ho nepřenáší, aniž by tvořili rezervy pro dospělé nebo larvy v norách nebo chodbách mimo místo defekace. Především jde o dospělé a larvy podčeledi Aphodiinae (některé druhy řazené mezi „dwellers“, např. *Aphodius prodromus* mají larvy saprofágní a koprofágové jsou jen dospělci), podobným způsobem žijí také koprofágní vodomilové (Hydrophilidae), s jediným rozdílem, že larvy vodomilů jsou dravé a živí se hlavně drobnými larvami dvoukřídlého hmyzu (Finn et Gittings 2003). Naopak jiní koprofágové, nazývaní „tunnelers“, u nás to jsou především chrobákovití (Geotrupidae) nebo vrubounovití (Scarabaeidae), si vytvářejí pro sebe nebo své larvy zásoby v norách pod nebo v těsné blízkosti trusu (Yamada et al. 2007). Třetí kategorii koprofágních brouků tvoří takzvaní „rollers“, jedná se hlavně o některé druhy z podčeledi Scarabaeinae, kteří balí trus do kuliček, které si odvalují z původního místa. U nás tuto strategii uplatňuje pouze druh *Sisyphus schaefferi*, ale nejznámější je tímto chováním rod *Scarabeus*. Poslední kategorií jsou kleptoparaziti, ti využívají již přemístěný trus od jiných koprofágních brouků, který využijí pro své vlastní larvy. Kleptoparazitické druhy se objevují napříč ekologickými skupinami, existují loupežné druhy jak např. u rodu *Onhophagus* nebo u rodu *Aphodius* (Hammond 1976). U koprofágních brouků z čeledi Scarabaeidae se můžeme setkat i s následující terminologií: endokopridi, parakopridi, nebo telekopridi. Endokoprické druhy kladou vajíčka přímo do exkrementů (odpovídají tedy „dwellers“), zatímco parakoprické druhy hrabou tunely různé délky v zemi pod exkrementy (odpovídají tedy „tunnelers“). Tyto tunely končí v chovných komůrkách, kde brouci ukládají části exkrementů, na nichž se živí jejich larvy. A nakonec telekoprické druhy válejí z trusu kuličku, kterou zahrabou daleko od hromádky a slouží jako zásoba potravy pro larvy či dospělé (odpovídají tedy „rollers“).

Co se týče potravy, preferují brouci trus býložravců (Holter et Scholtz 2007). Ve společenstvech hnojných brouků populace ovlivňují hlavně dva faktory: povaha substrátu (jsou např. druhy vyskytující se pouze na písčných přesypech nebo pískovnách) a rozdíly mezi biotopy (Lumaret 1983, Lumaret et Kirk 1987). Naopak, druh zvířete není příliš významný faktor, který by určoval výskyt většiny druhů. Ačkoli byly prokázány preference pro určité typy trusu (Fincher et al. 1970), většina druhů využívá exkrementy od mnoha druhů zvířat (Kirk et Ridsdill-Smith 1986). Tyto preference byly vždy zkoumány na trusu býložravců (Finn et Giller 2002), protože evropské druhy se v podstatě vyhýbají trusu masožravých zvířat. Výjimkou jsou pak všežravci jako prasata nebo člověk, jejichž trus koprofágy také láká (Martín-Piera et Lobo 1996). Zajímavostí pak je, že trus všežravců

vyhledávají hlavně brouci těsně po přeměně v imago, protože je v něm více dusíku, k samotnému kladení vajíček pak využívají spíše trus býložravců (Dormont et al. 2007).

2.2.1 Charakteristika skupin koprofágních brouků

Většina našich druhů z podčeledi Aphodiinae (česky také hnojníci) je relativně malá, měří méně než 10 mm na délku. Jsou to charakterističtí koprofágní brouci mírného pásma. Mají rychlý vývoj a velké množství vajíček, protože trus na vzduchu rychle vysychá, ztrácí výživové vlastnosti, objevuje se konkurence v podobě larev dvoukřídlého hmyzu apod. Mezidruhovú kompetice mezi hnojníky je zároveň mnohem menší než u ostatních druhů, protože hnojníci trus neporcují a neodnášejí, maximálně žijí na povrchu půdy pod trusem, z kterého i potravu odebírají, patří proto do výše zmíněné ekologické skupiny tzv. dwellers (Holter 1982), přesto některé velké druhy rodu *Colobopterus* vytvářejí primitivní hnízda v půdě těsně pod trusem (Bernon 1981). U jednotlivých druhů se liší doba od defekace, po jaké trus vyhledají. Existují druhy, které nalétávají na trus okamžitě, je ale i hodně druhů (na rozdíl od podčeledi Scarabaeinae), kteří se v trusu objevují i po více než 48 hodinách a larvy pak využívají starý trus, kde už není taková konkurence (Gittings et Giller 1997). Rozdíl mezi rannými a pozdějšími druhy je ten, že ranné druhy kladou vajíčka pod trus, kde nehrozí odnos nebo vyrytí na povrch jinými druhy, naopak pozdější druhy kladou vajíčka přímo do trusu a živí se i trusem, který je již pro ostatní koprofágy nepoživatelný (Gittings et Giller 1998). Jednotlivé druhy Aphodiinae mají často vymezený výskyt v rámci sezóny (krátký život a jen jedna generace v sezóně) a často lze definovat skladbu druhů pro jednotlivé měsíce, přičemž některé druhy mají i více generací za rok (Lee et Wall 2006).

Podčeleď Scarabaeinae zahrnuje hlavně druhy s ekologickou strategií rollers (u nás pouze *Sisyphus schaefferi*) a tunnelers, které se vyznačují pomalejším vývojem larev, pozdní sexuální dospělostí a často se u nich objevuje i péče o potomstvo, a to úpravou a čištěním komůrek napěchovaných trusem a ochranou larev. Mezi naše typické zástupce podčeledi Scarabaeinae patří rod *Onthophagus*. Scarabaeinae se, na rozdíl od Aphodiinae, snaží do trusu dostat co nejrychleji, často v řádu minut (Menendez et Gutierrez 1999). Pouze rod *Oniticellus* (u nás např. *Euoniticellus fulvus*), řazený běžně mezi tunnelers, je funkčně vlastně dweller, protože vytváří svá hnízda v trusu. Co se týče hnízdění, Scarabaeinae vytvářejí pár na kratší nebo delší dobu, podle toho, zda dochází k péči o larvy. Obě pohlaví se obvykle setkávají v trusu nebo v jeho blízkosti. Jedno hnízdění zahrnuje nalezení zdroje potravy, vytvoření páru, konstrukci hnízda, zásobení hnízda trusem a kladení vajíček. Hnízdění může být opakováno

často, třeba každé tři dny, například u rodu *Sisyphus*, u kterého se může vyvinout až pět generací ročně (Rizzotto et al. 2023). U rodu *Sisyphus* se samice páří před každým založením nového hnízda (Paschalidis 1974), ale u velkých tunnelers, jako je *Copris lunaris*, se samice páří pouze jednou za život (Klemperer 1982). Většina našich druhů Scarabaeinae je krátkověká a žádný z nich nežije déle než jednu sezónu.

Mezi „tunnelers“ patří i zástupci čeledi Geotrupidae. Ti u nás po vymření našeho největšího druhu „Scarabaeida“ *Copris lunaris* na většině území České republiky představují největší zástupce koprofágní fauny. Díky svojí velikosti a často i početnosti dokáží trus fragmentovat a tím značně ovlivňovat koprofágní společenstva, a to jak negativně (rychlejší vysychání), tak pozitivně (fragmentace pro menší druhy) (Huerta et al. 2010).

Naprostá většina evropských druhů koprofágů preferuje otevřenější a světlejší stanoviště (Wassmer 1994, 1995, Sowig et Wassmer 1994, Byk 2012, Byk et Pietka 2018). Ovšem v teplejších oblastech, kde může být v létě teplo a sucho, se druhy mohou, pokud se nejedná o striktní specialisty, přesouvat při horkém počasí do polostínu až stínu (Galante et al. 1991). V lesích, kromě lesního zástupce čeledi Geotrupidae *Anoplotrupes stercorosus*, představují celoročně nejpestřejší druhové složení trusu zástupci podčeledi Aphodiinae (Byk 2020). Je to pravděpodobně tím, že podčeleď Aphodiinae je velmi dobře přizpůsobena klimatickým podmínkám střední Evropy a dokáže obsazovat i chladnější prostředí (Hanski 1986). Ve střední Evropě je běžné, že zástupci podčeledi Aphodiinae v trusu početně převažují nad ostatními brouky (Finn et al. 1999), naproti tomu v teplých oblastech, hlavně ve Středomoří početně převažuje rod *Onthophagus* (Hanski et Cambefort 1991).

2.3 Sezónní dynamika a kompetice koprofágních druhů

Přestože sukcese koprofágních společenstev v rámci roku je dobře známý jev, studií, které by se tématu věnovaly ve středoevropském prostoru, je stále poměrně málo. Téma bylo, a stále je, vyzdvihováno hlavně v Austrálii, kde v některých částech roku býval problém s nedostatkem koprofágů, kteří by likvidovali trus na rozsáhlých pastvinách, ten pak zůstával volně ležet a docházelo k přemnožení much v takové míře, že trápily lidi i zvířata téměř k zešílení (Waterhouse 1974). Přistoupilo se proto k cíleným introdukcím některých koprofágů, především středomořských druhů (Feehan et al. 1985, Kirk et Wallace 1990). Detailnější studie o sezónní dynamice koprofágních společenstev vrubounovitých brouků byla provedena v temperátních a mediteránních oblastech Francie v 70. letech 20. století. Hlavním

cílem studie bylo právě vytipovat druhy vhodné pro introdukci do Austrálie (Bornemissza 1970, Waterhouse 1974) (nakonec se přistoupilo ke kombinaci a dovezli se do Austrálie evropské a africké druhy, ale to jen na okraj (Bornemissza 1979)).

U koprofágních druhů lze nalézt mnoho populačních strategií. V celé Evropě je největší abundance brouků popisována na jaře, s občasným vzestupem počtu jedinců v pozdním létě a na podzim (např. Rössner et al. 2010). Řada druhů se vyskytuje pouze v jednom období roku, nejčastěji buď na jaře nebo na podzim, protože v teplejších oblastech je častá letní pauza, pomocí které se druhy vyhnou vysušujícímu letnímu slunci (Zamora et al. 2007, Errouissi et al. 2009). Mezi takové druhy, které žijí krátce a mají pouze jednu populaci během roku, patří hlavně zástupci podčeledi Aphodiinae. Známe také druhy (např. u nás se nevyskytující rod *Scarabeus*), které mají také pouze jednu generaci během roku, ale které žijí dlouho, např. od dubna až do července. Naproti tomu jsou i druhy, které mají více generací za sezónu. Generace mohou být buď oddělené a nepřekrývat se, například s první generací je na jaře a s druhou na podzim. Tato strategie, která byla popsána např. u *Aphodius distinctus* (Christensen et Dobson 1976), umožňuje druhům vyhnout se horkým letním měsícům a populační vrcholy je tak nejvýhodnější směřovat na jaro (případně se může jednat i o přezimující dospělce, kteří se líhnou na podzim a přezimují do jara). Nakonec jsou pak i druhy, které mají v rámci sezóny více překrývajících se generací, v ČR je to např. *Onthophagus lemur*.

Většinou se tedy v Evropě největší množství jedinců objevuje ve dvou až třech populačních vrcholcích: duben–červen/červenec, v srpnu a pak hlavně v září (Wassmer 1994). Především jarní a podzimní populační vrchol bývá nejsilnější (Palestrini et al. 1998), naopak srpnový populační nárůst tak markantní nebývá, často přichází po deštích, což iniciuje líhnutí či aktivitu (Lumaret et Kirk 1991, Zamora et al. 2007). V některých studiích byl i podzimní populační nárůst téměř nezachycený (hlavně v lesních biotopech), zatímco jarní vrchol je zřejmý téměř vždy (Lumaret et Kirk 1991).

Doby výskytu se může u jednotlivých druhů lišit, dochází pak k tomu, že jeden druh má výrazně vyšší abundanci než druhy ostatní, což může značit i to, že dochází k mezidruhové kompetici (Hanski et Camberfort 1991, Sullivan et al. 2017). Přítomnost jednoho druhu však může druhotně i vytvořit podmínky pro další druhy. Větší druhy, které umí trus výrazně narušovat a rozvolňovat, mohou díky této své činnosti lákat některé menší druhy, jak bylo naznačeno u korelace výskytu *Onthophagus fracticornis* s několika druhy rodu *Aphodius* (Palestrini et al. 1998). Je však i možné, že hlavní roli v pozorované dynamice výskytu těchto

druhů mají jejich stejné biotopové a mikroklimatické nároky. Navíc, pokud je trusu dostatek, hledají si v něm druhy pro sebe ty nejpříhodnější niky; tunnelers se nachází více uvnitř trusu, kdežto váleči sbírají hlavně z jeho okraje (Lumaret et Kirk 1987). U druhů podčeledi Aphodiinae bylo zase popsáno, že zaujímají své pozice v různých částech trusu (Holter 1982) a kolonizují trus v různou dobu od defekace (Hanski 1980); většina druhů preferuje čerstvý trus do 48 hodin od defekace, ovšem jsou i druhy (především zástupci Aphodiinae), které nalétávají na trus déle a využívají i starší trus. Navíc, „niky“ jsou rozdělené i potravně, díky různému tvaru a velikosti ústního ústrojí, které je přizpůsobeno na různě velké částice (Holter et Scholtz 2007). K reálné kompetici tedy může docházet ve chvíli, kdy brouci (hlavně Scarabaeinae) odstraní většinu hromádek úplně a pozdně sukcesní druhy pak nemají žádný zdroj, ovšem to se stává spíše zřídka.

Mezidruhovú kompetice tedy pravděpodobně není hlavní mezidruhovú interakcí koprofágních společenstev (Bacal et Munteanu 2012), jak bylo ostatně ukázáno i u jiných hmyzích společenstev (Dunson et Travis 1991). Naopak, kompetice mezi brouky se zdá být až druhořadým faktorem, který by koprofágní společenstvo ovlivňoval a je dokonce možné, že trus kolonizovaný jiným druhem je pro jiné přístupnější tím, že voní a je nafragmentovaný (Palestrini et al. 1998). Často můžeme být svědky toho, že jedinci různých druhů se na určité lokalitě agregují v jednom místě, přestože trusu je v okolí hodně. Pravděpodobně nejde pouze o společnou preferenci mikrohabitatu, ale brouci jsou lákáni množstvím dalších jedinců stejného i jiného druhu, což zvyšuje pravděpodobnost setkání se se sexuálním partnerem (Manning et Ford 2016). Na druhou stranu, velké množství jedinců může trus natolik fragmentovat, že z něj brouci obtížně nabírají množství nutné pro zahrabání a tím je omezena jejich schopnost vytvoření vhodného hnízda pro larvy (Giller et Doube 1989). Mezidruhovú kompetice může mít význam i u brouků se strategií „rollers“, kteří si mohou kuličky trusu navzájem krást. Jelikož se v ČR vyskytuje pouze jeden druh (*Sisyphus schaefferi*) s touto strategií, může v ČR docházet pouze k vnitrodruhovú konkurenci (Rizzotto et al. 2021).

Souvisí tedy populační dynamika s kompeticí mezi koprofágními brouky? Aby populační dynamika napomohla vyhnout se kompetici, musela by být dobře načasovaná, protože koprofágní druhy se často vyskytují ve společenstvech s různým druhovým složením a s různými dobami výskytu, takže by vzájemné vyhýbání se dobou výskytu nemuselo být dobře načasované, navíc, jak již bylo napsáno výše, populační trendy v rámci sezony jsou do značné míry u hodně druhů podobné a nezdá se, že by se vzájemně vyhýbali, ale spíše naopak. Kromě vnitrodruhovú a mezidruhovú kompetice mezi brouky mohou být však

výraznými konkurenty i larvy dvoukřídlého hmyzu (např. Hirschberger et Degro 1996). A právě výskyt dvoukřídlých a jejich larev může významně ovlivňovat sukcesi koprofágního společenstva v rámci roku. Citlivější nebo déle se vyvíjející druhy se mohou např. vyhýbat té části roku, ve které je výskyt much a jiných dvoukřídlých největší. Velké množství jedinců koprofágních brouků v trusu může zároveň negativně ovlivňovat populace dvoukřídlých např. požíváním vývojových stadií dvoukřídlých larvami vodomilů nebo fragmentací trusu, která omezuje výskyt dvoukřídlých, i proto by mohlo být výhodnější se agregovat. Kompetice může být i ze strany kroužkoců; v některých oblastech Evropy může být na podzim trus rychle zpracován žížalami a nemusí tak dojít k vývoji některých druhů z podčeledi Aphodiinae (Gittings et Giller 2000).

Celkově lze shrnout, že populační dynamika má pro brouky hned několik významů a spíše než mezidruhová konkurence mezi brouky hraje roli načasování na příhodné klimatické podmínky (vyhnout se letním vedrům a využít příznivé jarní období), vyhnout se konkurenci dvoukřídlého hmyzu, ale i průběh dané sezony (např. sucho x déšť) .

2.3.1 Počet generací během roku

V případě druhů, jejichž generace se v průběhu sezóny překrývají, máme jen málo informací o tom, kolik generací ve skutečnosti během roku mohou tvořit.

Nejvíce informací máme o podčeledi Aphodiinae, protože většina druhů mírného pásma má jen jednu generaci ročně. Jejich hibernace může probíhat ve stádiu vajíčka, larvy, kukly nebo dospělce, což vytváří sezónní posloupnost jarních, raně letních, pozdně letních a podzimních druhů. Ve Středomoří, kde jsou mírné zimy, je množství i striktně zimních druhů: např. *Aphodius constans* se vyskytuje pouze v zimě, kdy využívá sezónu, kdy jsou brouci z podčeledi Scarabaeinae neaktivní a nemohou tak vytvářet silnou konkurenci (Lumaret 1975).

U podčeledi Scarabaeinae známe druhy, které mají jen jednu generaci ročně (hlavně větší druhy, např. *Copris lunaris*), častější jsou však zástupci, kteří mají více generací, např. u rodu *Sisyphus*, jehož zástupci mohou tvořit až pět generací ročně nebo někteří zástupci rodu *Onthophagus* (Rizzotto et al. 2023). Podobně tomu je u zástupců čeledi Geotrupidae, kteří tvoří jednu až tři generace ročně, což bylo zjištěno pouze na základě populačních výkyvů během sezóny (např. Matuszewski et al. 2010).

2.4 Biotopová preference

Jak bylo již nastíněno v úvodu práce, koprofágní brouci mizí rapidním tempem v celé Evropě. A to přesto, že stavy spárkaté zvěře, jejíž trus by mohl nahradit ten z hospodářských zvířat, narůstají. Nakonec, většina druhů umí využívat celé spektrum trusu (Lumaret et Kirk 1987). Problém tkví v biotopových preferencích ubývajících druhů, což znamená, že pouhá dostupnost trusu pro přežití populací nestačí (Lumaret 1983, Lumaret et Kirk 1987, Doube et Wardhaugh 1991, Wassmer 1995, Barbero et al. 1998, 1999).

Díky pestrému holocennímu vývoji středoevropské krajiny se u nás vyskytují druhy euryekní, striktně lesní i druhy striktně žijící na otevřených biotopech (Remmert 1991). Na otevřených biotopech žije více druhů než v hlubokých lesích, kam nedopadají sluneční paprsky na povrch půdy, druhy otevřených stanovišť jsou však více ohrožené a ubývají (Wassmer 1995). Platí to např. i při zakládání nových lesních porostů; v mladých porostech, ve kterých slunce dopadá mezi stromy až na povrch půdy, najdeme až o 30 % větší diverzitu než v o pár let starším již korunami zapojeném porostu (Byk et Węgrzynowicz 2015)

Rozdíly najdeme i v biotopových preferencích podčeledí čeledi Scarabaeidae; zatímco u Aphodiinae je relativně velké množství druhů lesních nebo využívajících oba biotopy, u Scarabaeinae najdeme naprostou většinu druhů na otevřených stanovištích, několik evropských druhů je euryekní (např. *Onthophagus coenobita* nebo *Onthophagus vacca*) (Cambefort et Hanski 1991, Wassmer 1995). Je jen velmi málo striktně lesních druhů, které by se skutečně vyhýbaly i otevřeným stanovištím (Lumaret et Kirk 1987). Zimní druhy se vyskytují převážně na otevřených habitatech, na kterých využívají dobu, kdy slunce rozehřívá půdu (Wassmer 1995).

Euryekní druhy někdy mění svou preferenci biotopu v závislosti na teplotě a v horkých letních dnech je můžeme nalézt i v zastíněném trusu a naopak, druhy preferující stín nebo polostín v létě, mohou být při nižších teplotách na jaře na otevřených habitatech (Wassmer 1995). Je proto velmi důležité při ochranářském managementu vytvářet mozaiku různorodých stanovišť, na nichž je prováděna extenzivní pastva.

Z evropských studií zabývajících se výskytem koprofágních brouků jsou patrné tyto důležité trendy; počty druhů i jedinců jsou významně vyšší na otevřených stanovištích, počet jedinců i druhů se úměrně snižuje se zapojením vegetace, a stepních specialistů je více než striktně

lesních druhů (Hanski 1980, Lobo 1993, Palestirini et al. 1995, Errouissi et al. 2004, Anlaş et al. 2011).

2.4.1 Preference trusu

Jako biotop bychom mohli nazvat i druh trusu. Jak již bylo nastíněno v úvodu, druhy nemají silné preference pro jeden typ trusu, nicméně rozdíly zde nalézt můžeme. Jsou druhy, které když mají na vybranou, vyberou si jeden typ trusu. Obecně koprofágové nejvíce preferují ovčí trus (Rainio 1966), a zdá se, že se na něm rozmnožuje více druhů (Lumaret et al. 1992). Nicméně velké druhy mohou vyhledávat větší (např. kravský trus), který zůstává déle vlhký (Wassmer 1995). Nálezy brouků v určitém typu trusu také nemusí znamenat, že zde dochází ke kladení vajíček, protože agregace brouků pro rozmnožování může probíhat jinde než ovipozice (Otronen et Hanski 1983).

2.5 Charakteristika studované lokality

Přírodní rezervace Radotínské údolí se nachází na jihozápadním okraji Prahy. Geologicky i územně se nachází na východním okraji českého krasu (údolím prochází východní hranice CHKO Český kras), v nadmořské výšce cca 250 metrů. Rozloha území je 130,24 ha.

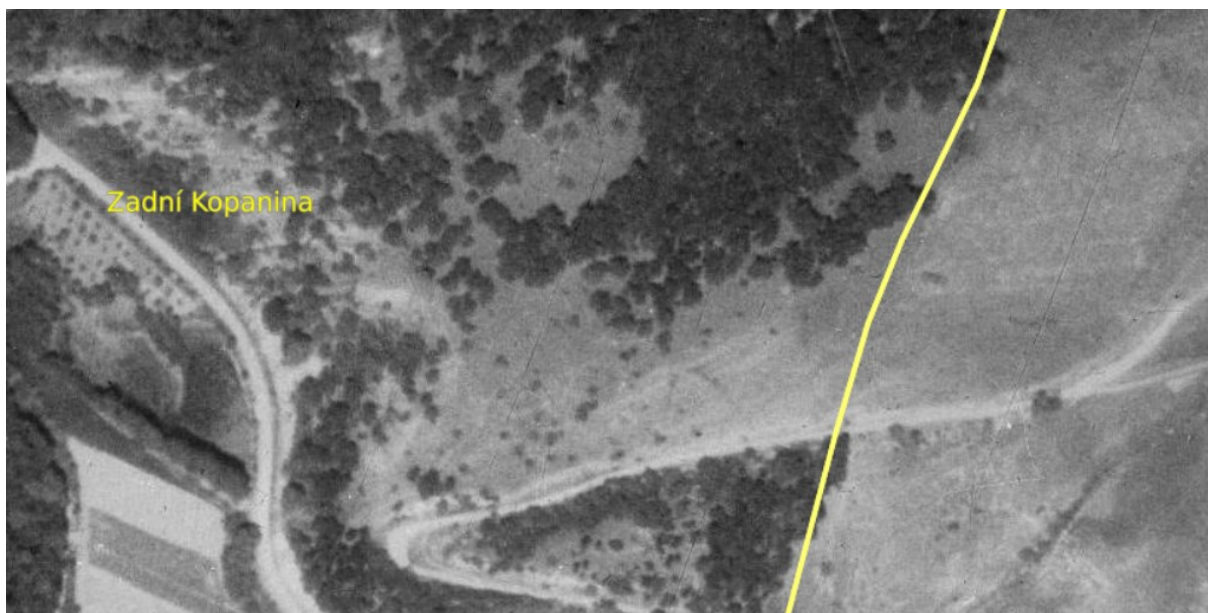


Obrázek 1. Lokalita v roce 2021 se zapojeným lesem.

Rezervace je součástí CHKO Český kras a je spravována touto chráněnou krajinnou oblastí a částečně OŽP při Pražském magistrátu. Hlavním důvodem ochrany je geologická hodnota

území a biota stepí a lesostepí. Geologicky je údolí tvořeno hlavně devonskými vápenci, nicméně geologie je mnohem pestřejší, nacházíme zde břidlice, a dokonce pozůstatky vulkanické činnosti. Co se týče půdy, na většině sušších míst se nacházejí vápenaté rendziny, na vrcholových rovinách nad svahy, v závětrných částech svahů a téměř na celé PP Zmrzlík na západním konci údolí nalezneme hnědozemě sprašového původu. V nivě potoka pak najdeme naplavené gleje.

Lokalita, na které probíhal sběr vzorků (Obr. 1), je jižní svah nad Maškovým mlýnem, přecházející ze zařízlého údolí do rovného, dubového lesa s podrostem dřínu a javoru babyky.



Obrázek 2. Lokalita na začátku padesátých let, pohled na rozvolněné lesostepní porosty.

Stepní část je drnová kostřavová step, typ vegetace by šlo charakterizovat jako *Festuco rupicolae-Caricetum humilis* (Chytrý et al. 2001), tedy úzkolisté suché trávníky s kostřavou žlábkatou (*Festuca rupicola*) a ostřicí nízkou (*Carex humilis*). Podloží této skalní stepi jsou vápenaté rendziny a na lokalitě je množství vápenaté sutě, místy vyběhá na povrch vápencová skála. Přechod lesa a stepi byl donedávna zarostlý převážně ptačím zobem, který byl ale v rámci péče o lokalitu v roce 2018 odstraněn, nyní je zde porost dřínu a přechod do lesa je rozvolněný, pouštějící rozvolněné sluneční paprsky (tzv. toulavý stín). Půdní horizont je stále nízký, jen podléhá menší erozi a půda je místy pokrytá dubovým listím. Dubový les se již nachází na vrcholu údolí, na rovině, půdní horizont hnědozemí je již vyšší a les je místy i velmi tmavý, nicméně dle ortofoto map byl v minulosti mnohem rozvolněnější, což dokládají i pozůstatky pařezaných stromů (Obr. 2). PR Radotínské údolí představuje asi nejcennější přírodní lokalitu v Praze, vyskytuje se zde celá řada cenných druhů hmyzu jako např. okáč metlicový (*Hipparchia semele*), ploskoroh pestrý (*Libelloides macaronius*), ale i rostlin jako

např. koniklec luční český (*Pulsatilla pratensis* subsp. *bohemica*) nebo včelník rakouský (*Dracocephalum austriacum*). Z hlediska zachování populací koprofágních brouků dlouho napomáhaly vyšší stavy zvěře (např. muflonů), chov koní na nedalekém Zmrzlíku a nyní jsou hlavním zdrojem potravy neodčervovaná stáda ovcí a koz a skupina koní, které zdejší cenné stepní lokality spásají. Výhodou je, že zde extenzivní pastva probíhá téměř celoročně.

2.6 Faunistické práce z území ČR

Pro srovnání faunistických údajů z Radotínského údolí, přikládám přehled faunistických prací na území ČR, které reflektují druhové složení na jiných, často mikroklimaticky rozdílných lokalitách. Shrnující práce druhů bývalého Československa, kde lze najít i údaje z okolí Radotína je práce Tesaře (1957). Nověji se se o české fauně *Scarabaeidae* a *Geotrupidae* lze seznámit v atlase Hůrka (2005). Seznam listorohých brouků publikuje také Juřena et Týr (2008). Král et Vitner (1993) shrnují výsledky síťového mapování koprofágních brouků z let 1989-1990, Vitner et Král (1993) pak výsledky mapování rozšiřují o roky 1991-1992.

Nálezy, které se týkají spíše jednotlivých druhů shrnují starší práce, na nichž spolupracoval RNDr. David Král, Ph.D. (např. Král et Souček 1982, Král et Vitner 1996). Dále se pak jedná o faunistické práce např. Týr (1997), nebo Juřena (1996). V dalších pracích se autoři zaměřovali na konkrétní lokality či oblasti: Chomutovsku se věnoval Chobot (1997), západním Čechám Týr (2021), Orlickým horám Poláček (1977) a východním Čechám v širším slova smyslu Mertlík (2020), stejný autor se věnuje i nově se šířícím koprofágním druhům (Mertlík 2019). Na druhy v Pražské zoologické zahradě se ve své diplomové práci zaměřuje Drdová (1998), Juřena et al. (2000) zdůrazňuje zajímavé nálezy koprofágních brouků na našem území. Týr (1999) popisuje rozšíření hnojníka *Coprimorphus scrutator*. Mezi další faunistické práce patří studie, které se zaměřují na konkrétní lokality. Ambrožová et al. (2018) a (2020) se věnovali koprofágním broukům na pastvinách na Šumavě, kromě toho se tím zaměřil i na reakci populací na aplikace antiparazitik.

Práce v okolí Prahy se zaměřují především na CHKO Křivoklátsko, kde je pestrá mozaika biotopů, včetně komerční i řízené ochrannářské pastvy (např. Rébl 2010, Januš 2016, Januš et al. 2018, 2020). Přímo v Praze se faunistická mapování věnovala hojně pražským přírodním památkám. Například fauně brouků v Přírodní rezervaci „Údolí Únětického potoka“ a „Roztocký Háj-Tiché údolí“ se věnoval Hovorka (2018) a Háva (2019). Pro tento výzkum jsou pak zásadní práce Sommer et al. (2023) a Hružová (2019) věnující se koprofágním

broukům v Praze včetně Radotínského údolí a navazující lokality Zmrzlík a v rámci širšího území CHKO Český kras.

3. Metodika

3.1 Sběr na lokalitě

Výzkum probíhal v jádrové oblasti PR Radotínském údolí na pozemcích pč. 192/1 (kú. Zadní Kopanina), 2911/13 a 2911/1 (kú. Radotín), v lokalitě, které se říká „Nad Maškovým mlýnem“. Na lokalitě bylo rozmístěno devět kulatých misek, s hloubkou 5 cm a průměrem 40 cm. Tyto pasti byly rozmístěny po cca 30 až 40 metrech tak, aby tři pasti byly umístěny v centrální části xerothermního trávníku (kostřavová drnová step s jižní orientací), tři na křovinatém ekotonu mezi trávníkem a teplomilnou doubravou (keřové patro v podobě nízkých babyk, ptačího zobu a dřínu) a tři ve stinné části dubového lesa (Obr. 3, Tab. 1). Pasti



Obrázek 3. Umístění jednotlivých pastí na lokalitě.

byly mírně zapraveny pod povrch půdy, aby brouci mohli k pasti „přijít“ a vlézt do ní, aniž by museli překonávat vysokou stěnu misky. Pasti v lese (č.2, č.3, č.9) byly umístěny v doubravě

nad vrcholem údolí, tedy v podstatě již na rovině. Místo pro jejich umístění bylo voleno tak, aby po olistění stromů a keřů byla miska po většinu dne v plném stínu. Pasti na ekotonu (č.1, č.4, č.8) byly umístěny na hraně údolí v křovinatém lemu mezi xerothermním trávníkem a

Tabulka 1. Souřadnice umístění jednotlivých pastí.

Lokalita	biotop	souřadnice
1	Ekoton	50.0000847N, 14.3181489E
2	Les	50.0005700N, 14.3180278E
3	Les	50.0003633N, 14.3170019E
4	Ekoton	50.0000847N, 14.3181489E
5	Step	49.9995633N, 14.3172808E
6	Step	49.9997369N, 14.3183153E
7	Step	49.9998942N, 14.3188528E
8	Ekoton	50.0002500N, 14.3187283E
9	Les	50.0007322N, 14.3188689E

dubovým lesem (Obr. 4A). Místo bylo voleno tak, aby na misku dopadaly sluneční paprsky skrze koruny stromů a keřů, tzv. toulavý stín. Poslední tři odchytové pasti byly umístěny na xerothermním trávníku (č.5, č.6, č.7) (Obr. 4B). Umístění bylo voleno co nejslunnější, na místech, kde byla kostřavová drnová step, a kam dopadají přímé sluneční paprsky po celý den.



Obrázek 4. A) Pomezí xerothermního trávníku a dubového lesa, na kterém byla umístěna ekotonová stanoviště. B) Stepní stanoviště č. 7. na kostřavové drnové stepi.

Do pastí byl mezi 9. a 10. hodinou umístěn čerstvý koňský trus tak, aby byla miska naplněna až po okraj (Obr. 5A, B). Trus byl získáván v nedaleké chovatelské stanici Huculských koní (Hucul club) na Zmrzlíku (MČ Praha Řeporyje). Bylo dbáno na to, aby trus byl co

nejčerstvější, vlhký, a neoschlý. Důvod je ten, že čerstvý trus láká koprofágní brouky nejvíce a čím je trus starší, tím se zájem snižuje. Někteří autoři (např. Dormont et al. 2007), se sice zmiňují o koňském trusu jako o menším atraktantu, nicméně z hlediska praktičnosti bylo nutné využít právě jej.



Obrázek 5. A) Past těsně po naložení návnady. B) Množství brouků dovede vyhrabat trus i přes okraj pasti.

Tabulka 2. Data jednotlivých sběrů v rámci sezón 2022 a 2023.

Sběr	Datum	Počasí
1	22.04.2022	15 °C, polojasno
2	04.05.2022	17 °C, polojasno
3	13.05.2022	22 °C, polojasno
4	26.05.2022	20 °C, polojasno, větrno
5	03.06.2022	25 °C, slunečno až polojasno
6	17.06.2022	30 °C, slunečno, jasno
7	01.07.2022	25 °C, polojasno až zataženo, mírný vítr
8	18.07.2022	25 °C, slunečno, jasno
9	04.08.2022	36 °C, slunečno, jasno
10	01.09.2022	25 °C, polojasno
11	01.05.2023	20 °C, polojasno
12	27.05.2023	20 °C, slunečno až polojasno
13	19.06.2023	28 °C, slunečno, jasno
14	03.07.2023	24 °C, polojasno, mírný vítr
15	14.07.2023	28 °C, slunečno, jasno
16	27.07.2023	21 °C, polojasno
17	24.08.2023	30 °C, slunečno, jasno
18	06.09.2023	27 °C, slunečno, jasno
19	21.09.2023	24 °C, slunečno až polojasno
20	14.10.2023	20 °C, polojasno, mírný vítr

Koňský hnůj byl také vybrán proto, že zajištění čerstvosti trusu (čerstvý koňský trus se vzhledem k velikosti zvířat a způsobu metabolismu, shání mnohem snadněji než např. čerstvý ovčí) je důležitějším faktorem než druh trusu (Nealis 1977). Trus z koňských stájí navíc nebyl koprofágy obsazen, jako by tomu bylo v ovčím trusu nasbíraném na pastvinách.

K mapování byly vybrány slunečné až polojasné dny mezi dubnem a říjnem, s teplotou nad 15 °C (Tab. 2). Pasti byly od č. 1 až do č. 9 postupně naplněny trusem, stejným způsobem pak byli brouci vybíráni. Pasti byly umístěny tak, aby byla zachycena fauna xerothermního trávníku, keřovitého ekotonu a lesa. Pasti byly zhruba po hodině obcházeny a byly z nich vybírány tři druhy určené ke značení: *Trypocopris vernalis*, *Anoplotrupes stercorosus* a *Sisyphus schaefferi*. Jedinci byli značeni pomocí bílého či stříbrného permanentního fixu značky Sharpie nebo Centropen. Každý druh byl značen odlišně. Brouci byli před značením vybráni do kelímku a vypuštěni až po označení (Obr. 6A).



Obrázek 6. A) Označení brouci pomocí opalíkové značky před vypuštěním. B) *Sisyphus schaefferi* s opalíkovou značkou na krovkách.

U chrobáka lesního (*Anoplotrupes stercorosus*) dostal každý jedinec své specifické číslo a bylo zaznamenáno, u jaké misky byl daný jedinec nalezen. Pohlaví u tohoto druhu nebylo určováno. Podobně tomu bylo i u chrobáka jarního (*Trypocopris vernalis*), u kterého bylo ovšem určeno i pohlaví daného jedince.

U druhu *Sisyphus schaefferi* probíhalo značení odlišně z toho důvodu, že jedinci jsou menší a bylo jich často velké množství. Jedinci byli proto značeni pouze číslem měsíce, ve kterém byli odchyceni, to znamená, že pokud byli odchyceni například v dubnu, dostali číslo 4, pokud v květnu, tak číslo 5 apod. Díky tomu bylo možné odlišit jedince v případě, že by žili déle než měsíc. Umístění čísla značilo, na jakém biotopu byl daný jedinec odchycen; značka na pravé krovce značila nález na stepi, na levé krovce nález na ekotonu a značka na štítu nález v lese.

Pokud byl nějaký jedinec znovu odchycen na jiném biotopu, byl označen čárkou na protější krovku, pokud na stejném, byl označen čárkou na stejné krovce, na jaké byla značka. U každých deseti jedinců (pokud na misce bylo nalezeno méně jedinců, byli tak označeni všichni) druhu *Sisyphus schaefferi* byla navíc přilepena na štít pomocí vteřinového lepidla opalitová značka využívaná na značení včelích matek s konkrétním číslem (Obr. 6B).

Na konci sběru (v podvečer mezi 18. až 20. hodinou) byly misky vždy důkladně probrány s cílem vybrat co největší množství ostatních koprofágních brouků z čeledi Scarabaeidae. Spolu s nimi byli sbíráni i vodomilové (Hydrophilidae), jejichž výzkum však nebyl součástí této práce a sebraní jedinci jsou uloženi ve sbírkách PřF UK. Co se týče sběru dalších brouků z čeledi Scarabeidae, kromě druhu *Sisyphus schaefferi*, bylo vynecháno několik sběrů (22.4.2022, 1.7.2022, 3.7.2023, a 14.10.2023) a to z důvodu nevhodných aktuálních podmínek pro sběr (bouřka, špatné počasí apod.). U všech druhů bylo vynecháno datum sběru 1.7.2022, protože během dne přišla velká bouřka. Sběry v těchto datech byly nekompletní a celkové výsledky by tím byly zkresleny, proto do analýzy dat tyto sběry nebyly zahrnuty. Obsah misek byl následně vybrán a vysypán na hnojiště, které využívá místní spolek Pražská pastvina, aby zbytky trusu neovlivňovaly odchvyty při dalším sběru.

K pozdějšímu určení a vytvoření dokladového materiálu byli sbíráni všichni brouci v pastech mimo zástupců čeledí Staphylinidae, Hydrophilidae a následujících třech druhů; *Sisyphus schaefferi*, *Trypocopris vernalis* a *Anoplotrupes stercorosus*. Nasbíraný materiál byl následně usmrcen pomocí chloroformu napuštěného do pilin a zamražen. Usmrcení jedinci byli následně určováni do druhu, u všech zástupců rodu *Onthophagus* a u druhu *Euoniticellus fulvus* bylo určeno i pohlaví. U dvou kryptických druhů *Onthophagus joannae* a *Onthophagus ovatus* byli všichni jedinci nalepeni na štítky pro lepší manipulaci při určení. Veškerý dokladový materiál byl následně uložen do sbírek PřF UK.

3.2 Určování brouků

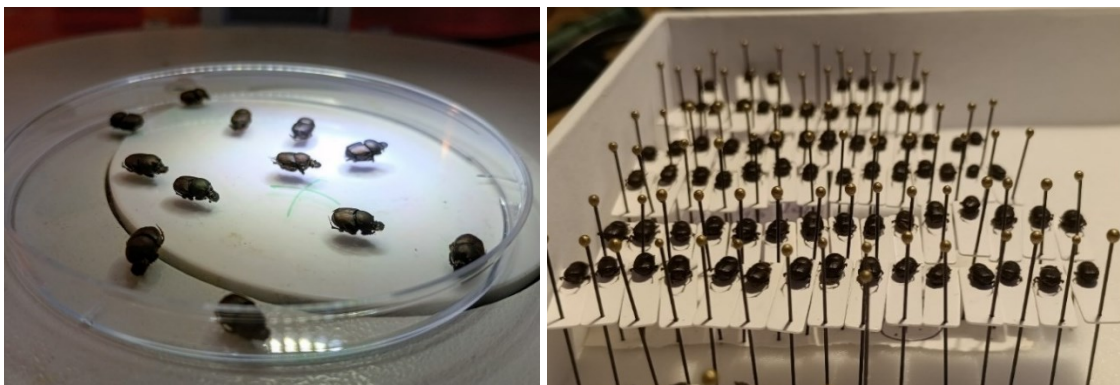
Brouci byli určováni pomocí několika určovacích klíčů (Tesař 1957, Balthasar 1963a, b, 1964, Short 2018). Pro srovnání znaků u některých od sebe špatně odlišitelných druhů byla využita detailní fotodokumentace druhů nalezených na lokalitách v Praze, včetně Radotínského údolí (Sommer et. al. 2023). Brouci byli před určováním rozvlhčeni na vlhkých pilinách, očištění vlhkým hadříkem od nečistot a byla jim pomocí pinzety vytažena hlava, aby

byly vidět určovací znaky na hlavě (Obr. 7A, B). Materiál byl určován pod binokulární lupou (Obr. 8A).



Obrázek 7. A) Třídění brouků. B) Příprava materiálu na určování.

U kryptických druhů *Onthophagus ovatus* a *O. joannae* byli všichni jedinci nalepeni na entomologické štítky velikosti 14x5, které byly napíchnuté na entomologické špendlíky velikosti 3. Důvodem této preparace byla snadnější manipulace s brouky pod binokulární lupou a tím i snadnější určování pomocí charakteristických znaků na boku těla a na hlavě. Vypreparovaní brouci byli následně uloženi do entomologických krabic (Obr. 8B). Veškerý určený materiál byl nezávisle ověřen a určován ve spolupráci s RNDr. Davidem Králem, Ph.D. z Katedry zoologie PřF UK.



Obrázek 8. A) Určování materiálu pod binokulární lupou. B) Příprava kryptických druhů *Onthophagus joannae* a *O. ovatus* k určování.

3.3 Statistická analýza dat

Pro analýzu biotopových preferencí jednotlivých druhů bylo využito mnohorozměrných analýz v programu Canoco 5 (ter Braak et Šmilauer 2012). Jelikož zde byl dlouhý gradient první osy (3,1) v DCA, tak bylo pro samotnou analýzu vztahu využito detrendované

korespondenční analýzy (DCCA). Do modelu vstupovaly četnosti druhů v 9 blocích, které vytvářely jednotlivé pasti v rámci tří environmentálních proměnných (les, ekoton, step). Celý model a průkaznost jeho první kanonické osy byl testován Monte-Carlo permutačním testem s 999 permutacemi.

Pro analýzu velikosti populace druhu *Sisyphus schaefferi* bylo využito klasické metody značení a zpětných odchytů. Z těchto dat byla velikost populací v roce 2022 a 2023 odhadnuta pomocí indexu Schnabelové (Schnabel, 1938). Jedná se rozšíření Lincoln–Petersenova odhadu o možnost vícečetných odběrů v rámci jedné sezóny. Index je ve tvaru

$$N = \frac{\sum_t (C_t \cdot M_t)}{\sum_t R_t}$$

C_t představuje všechny chycené jedince ve vzorku t , M_t je celkový počet označených jedinců t_1 až $t-1$ a R_t je počet již označených jedinců ve vzorku t . Dále byly spočítány příslušné 95% konfidenční intervaly.

4. Výsledky

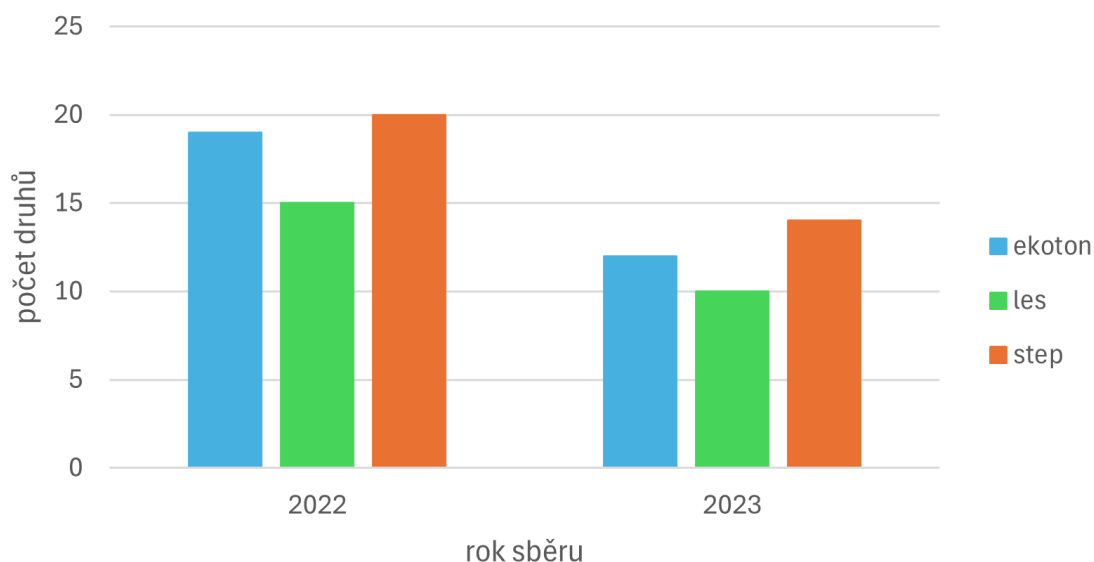
4.1 Diverzita a početnost koprofágních brouků na lokalitě

Celkem bylo v rámci tohoto výzkumu zaznamenáno 25 druhů koprofágních brouků, dva druhy z čeledi Geotrupidae a 23 druhů z čeledi Scarabaeidae (10 z podčeledi Scarabaeinae a 13 z podčeledi Aphodiinae) (Tab. 3). V ČR bylo historicky zaznamenáno 94 druhů koprofágních brouků, přičemž 11 z nich je považováno za vymizelé (Juřena et Týr 2008). Pokud bychom tedy považovali za recentní výskyt oněch zbývajících 83 druhů, tak v Radotínském údolí bylo nalezeno 30,1 % z celkového počtu recentně se vyskytujících koprofágních druhů v ČR.

Tabulka 1. Seznam všech nalezených druhů koprofágních brouků s jejich biotopovými nároky dle Buse et al. (2015) a celkovými počty jedinců.

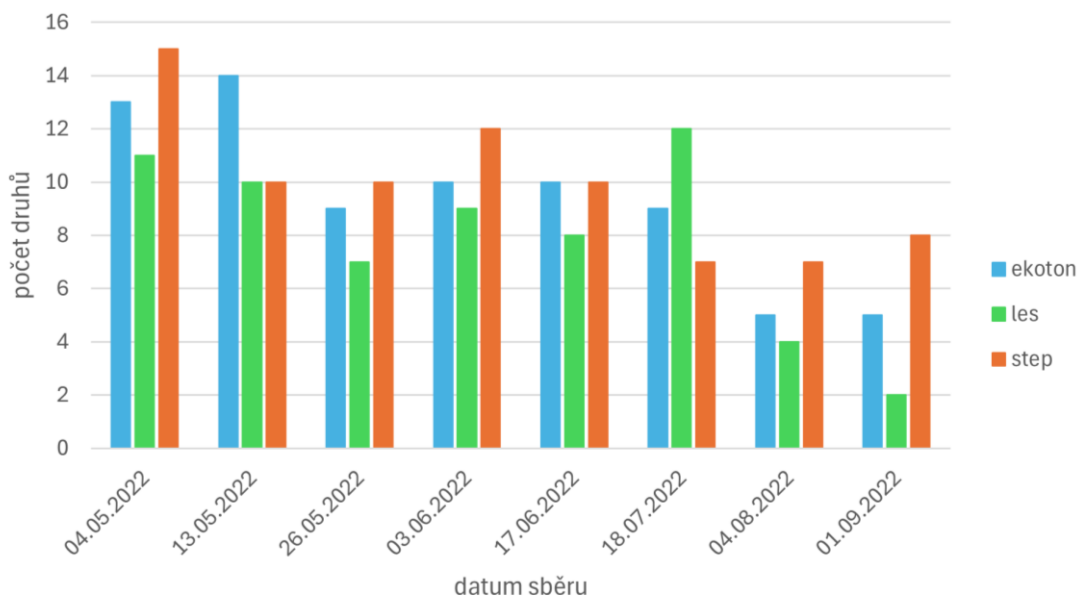
Čeled	Druh	Ekologie	Biotopové nároky	Počet jedinců 2022-2023
Geotrupidae	<i>Anoplotrupes stercorosus</i>	Tunneler	Generalista	765
Geotrupidae	<i>Trypocopris vernalis</i>	Tunneler	Specialista	1595
Scarabaeidae	<i>Acrossus luridus</i>	Dweller	Generalista	10
Scarabaeidae	<i>Aphodius pedellus</i>	Dweller	Specialista	2
Scarabaeidae	<i>Calamosternus granarius</i>	Dweller	Generalista	2
Scarabaeidae	<i>Colobopterus erraticus</i>	Dweller	Specialista	9
Scarabaeidae	<i>Esymus pusillus</i>	Dweller	Specialista	8
Scarabaeidae	<i>Euoniticellis fulvus</i>	Tunneler	Specialista	7
Scarabaeidae	<i>Chilothorax distinctus</i>	Dweller	Generalista	1
Scarabaeidae	<i>Limarus zenkeri</i>	Dweller	Specialista	1
Scarabaeidae	<i>Melinopterus consputus</i>	Dweller	Specialista	1
Scarabaeidae	<i>Melinopterus prodromus</i>	Dweller	Generalista	49
Scarabaeidae	<i>Melinopterus sphaelatus</i>	Dweller	Generalista	1
Scarabaeidae	<i>Onthophagus coenobita</i>	Tunneler	Generalista	232
Scarabaeidae	<i>Onthophagus fracticornis</i>	Tunneler	Generalista	239
Scarabaeidae	<i>Onthophagus illyricus</i>	Tunneler	Specialista	18
Scarabaeidae	<i>Onthophagus joannae</i>	Tunneler	Generalista	1850
Scarabaeidae	<i>Onthophagus lemur</i>	Tunneler	Specialista	601
Scarabaeidae	<i>Onthophagus medius</i>	Tunneler	Specialista	4
Scarabaeidae	<i>Onthophagus ovatus</i>	Tunneler	Generalista	172
Scarabaeidae	<i>Onthophagus verticicornis</i>	Tunneler	Generalista	86
Scarabaeidae	<i>Rhodaphodius foetens</i>	Dweller	Specialista	1
Scarabaeidae	<i>Sisyphus schaefferi</i>	Roller	Specialista	2686
Scarabaeidae	<i>Teuchestes fossor</i>	Dweller	Generalista	5
Scarabaeidae	<i>Volinus sticticus</i>	Dweller	Generalista	328

Za oba roky 2022 a 2023 bylo na lokalitě zaznamenáno celkem 8673 jedinců, 2360 jedinců z čeledi Geotrupidae a 6313 jedinců z čeledi Scarabaeidae, z toho 5895 jedinců podčeledi Scarabaeinae a 418 jedinců z podčeledi Aphodiinae. Rok 2022 byl na celkový počet nalezených druhů i jedinců výrazně bohatší než rok 2023 (Obr. 9). V roce 2022 bylo nalezeno 25 druhů, kdežto v roce 2023 méně než polovina, pouhých 14 druhů. Počet nalezených druhů se lišil i v průběhu jednotlivých sezón a na jednotlivých stanovištích (Obr. 10, 11). Ačkoli z celkového počtu jedinců čeledi Scarabaeidae tvořili zástupci podčeledi Aphodiinae pouze 6,6 %, z hlediska druhové diverzity představovali 56,5 % všech Scarabaeidae s celkovým počtem 13 nalezených druhů. Z těchto 13 druhů podčeledi Aphodiinae počtem nalezených jedinců výrazně dominoval pouze jeden druh, *Volinus sticticus* (328 jedinců). Podčeleď Aphodiinae tak sice byla skupina s nejvyšším počtem nalezených druhů, ale zároveň i s nejmenším počtem nalezených jedinců.

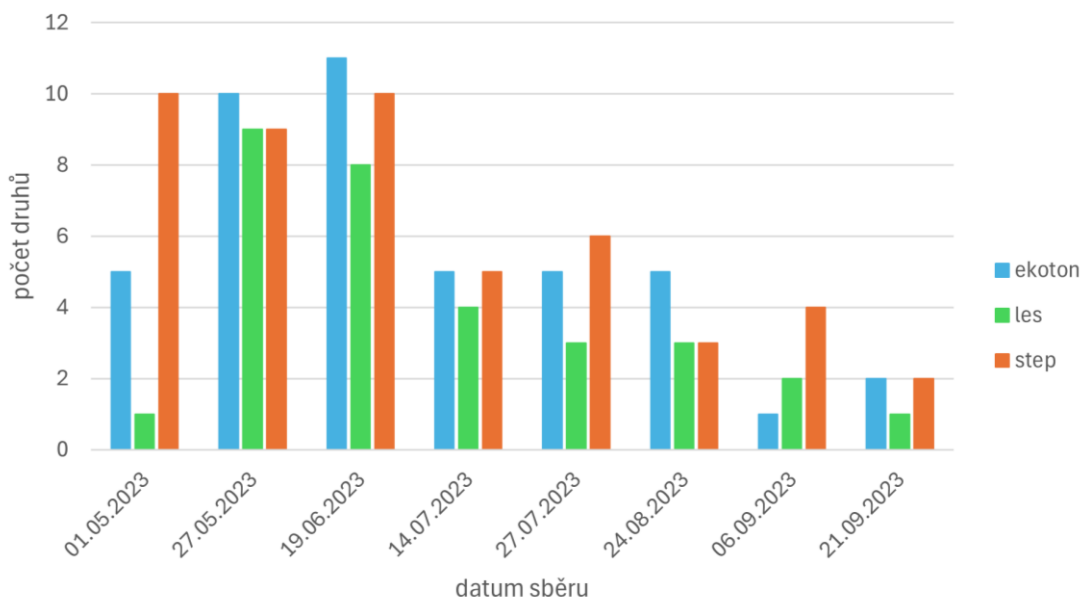


Obrázek 9. Celkový počet nalezených druhů koprofágních brouků v letech 2022 a 2023 v jednotlivých typech biotopů.

Nejhojnějším nalezeným druhem byl *Sisyphus schaefferi* (2686 jedinců), následován dalšími hojnými druhy, jako např. *Onthophagus joannae* (1850 jedinců), *Trypocopris vernalis* (1595 jedinců), *Anoplotrupes stercorosus* (765 jedinců), a *Onthophagus lemur* (601 jedinců). Početnost ostatních druhů byla výrazně nižší (viz dále).



Obrázek 10. Sezónní průběh počtu nalezených druhů koprofágních brouků v jednotlivých typech biotopů v roce 2022.



Obrázek 11. Sezónní průběh počtu nalezených druhů koprofágních brouků v jednotlivých typech biotopů v roce 2023.

4.1.2 Stupeň ohrožení nalezených druhů

Stupeň ohrožení druhů byl hodnocen na základě Červeného seznamu ohrožených druhů České republiky (Hejda et al. 2017). Celkem bylo nalezeno 8 druhů uvedených v Červeném seznamu ohrožených druhů České republiky, z toho pět nalezených druhů patří do kategorie „ohrožený“ a tři druhy do kategorie „téměř ohrožený“ (Tab. 4). Mezi zvláště chráněné druhy

(dle vyhlášky 395/1992 Sb. zákonu 114/92 o ochraně přírody a krajiny) nalezené na lokalitě patří druh *Sisyphus schaefferi*.

Tabulka 4. Stupeň ohrožení nalezených druhů koprofágních brouků dle Hejdy et al. (2017).

Druh	Kategorie ohrožení
<i>Euoniticellus fulvus</i>	VU – Ohrožený
<i>Melinopterus consputus</i>	VU – Ohrožený
<i>Onthophagus illyricus</i>	VU – Ohrožený
<i>Onthophagus lemur</i>	NT – Téměř ohrožený
<i>Onthophagus medius</i>	VU – Ohrožený
<i>Onthophagus verticicornis</i>	NT – Téměř ohrožený
<i>Rhodaphodius foetens</i>	NT – Téměř ohrožený
<i>Sisyphus schaefferi</i>	VU - Ohrožený

4.2 Sezónní dynamika druhů na lokalitě

Během sběrů v letech 2022 a 2023 došlo k výraznému kolísání početnosti jednotlivých druhů v rámci sezóny. V obou letech bylo u většiny nalezených druhů zaznamenáno jedno až dvě, u některých druhů až čtyři populační maxima. První nejvýraznější maximum bylo v květnu až červnu. U části druhů byl v Radotínském údolí během letních měsíců zaznamenán u části druhů během července propad početnosti nalezených jedinců (bližší v kapitolách 4.2.1 a 4.2.2). Populační dynamiku bylo možné prokázat pouze u následujících druhů; *Onthophagus coenobita*, *O. fracticornis*, *O. lemur*, *O. verticicornis*, *Sisyphus schaefferi*, *Volinus sticticus*, *Trypocopris vernalis*, a *Anoplotrupes stercorosus*. U ostatních druhů byl nalezeno malé množství jedinců (do 10 ks na druh) pro zhodnocení sezónní dynamiky.

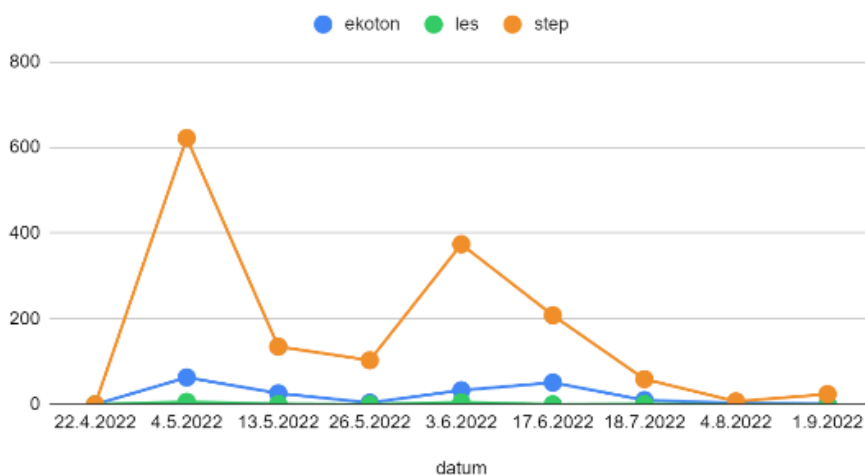
Pro přehlednější dělení výsledků se kapitoly níže věnují zvláště tzv. „velkým broukům“ a „ostatním“ koprofágům. Rozdělení do těchto dvou umělých kategorií bylo dáno jinou metodikou sběru dat u těchto skupin.

Do kategorie „velcí brouci“ patří tři druhy; *Anoplotrupes stercorosus*, *Trypocopris vernalis*, a *Sisyphus schaefferi*. Tyto druhy byly počítány přímo v terénu a byly značeny fixem či opalitovými značkami. Do kategorie „ostatní“ koprofágové jsou zařazeny všechny ostatní nalezené druhy z čeledi *Scarabaeidae*, kromě výše zmíněného druhu *Sisyphus schaefferi*. Tyto druhy byly při každém sběru sesbírány a usmrceny. Byl tak zachycen přesný počet jedinců a bylo možné je následně detailně morfologicky určit pod binokulární lupou.

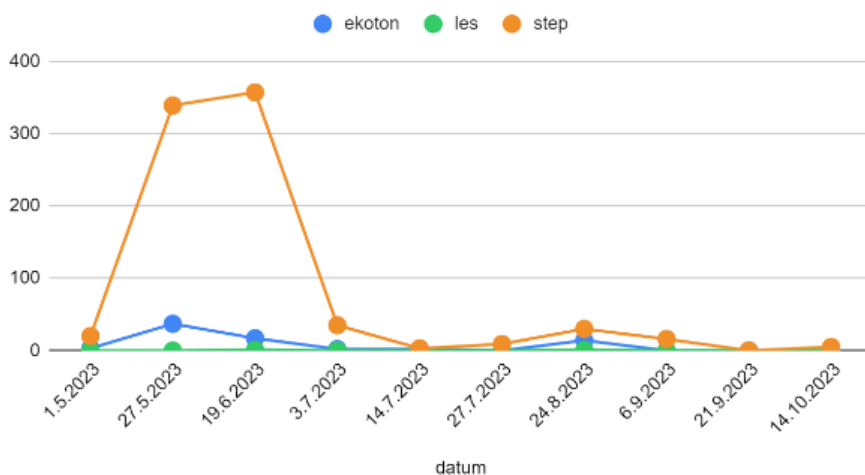
4.2.1 Sezónní dynamika „velkých brouků“

U druhu *Sisyphus schaefferi* byl největší počet jedinců zaznamenán na jaře s převážnou většinou jedinců nalezených na stepních stanovištích (Obr. 12, 13). Druh se na studované lokalitě objevuje náhle během jara, jeho největší výskyt končí zhruba v červnu a poté počty nalezených jedinců strmě klesají. Největší propad je zaznamenán na přelomu července a srpna, poté dochází k mírnému nárůstu ke konci srpna a v září, ovšem již velmi nevýraznému. Jarní líhnutí musí probíhat velmi rychle a synchronně; v roce 2022 nebyl 22.4.2022 nalezen ani jeden jedinec, již dva týdny poté 22.4.2022 jich však bylo odchyceno 685.

Zajímavé zjištění také je, že největší koncentrace jedinců byla nacházena v dopoledních hodinách. Při odpolední obchůzce bylo odchyceno vždy již jen několik jedinců, zpravidla těch, kteří zůstali zahrabaní na dně misky ve vlhkém trusu.

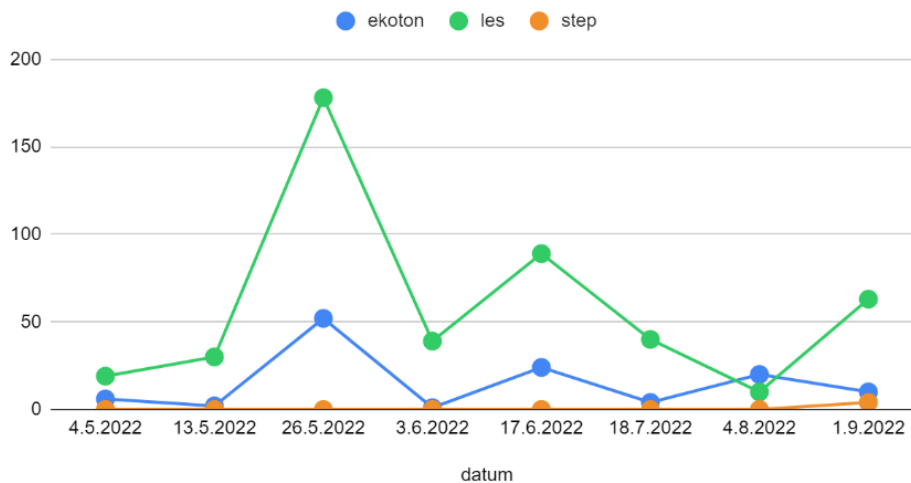


Obrázek 12. Sezónní dynamika odchycených jedinců *Sisyphus schaefferi* v jednotlivých typech biotopů v roce 2022.

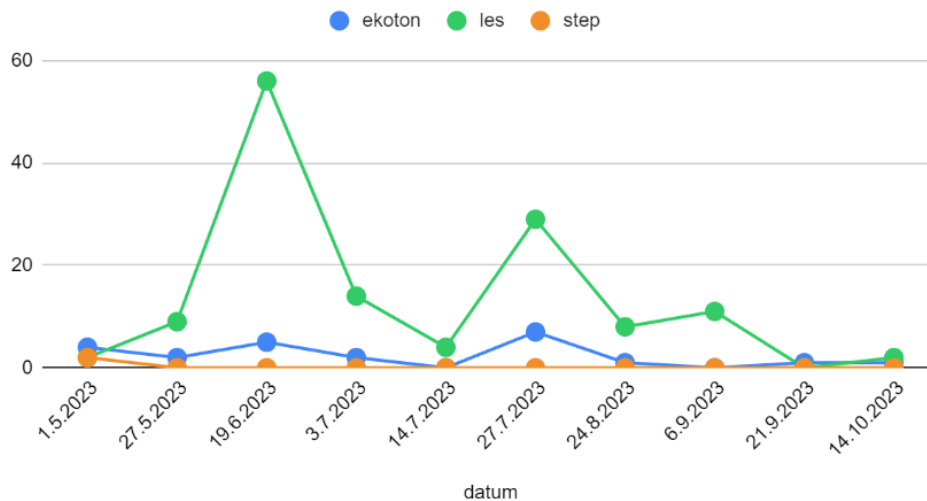


Obrázek 13. Sezónní dynamika odchycených jedinců *Sisyphus schaefferi* v jednotlivých typech biotopů v roce 2023.

U druhu *Anoplotrupes stercorosus* takto zřetelný výskyt v jednom období roku nebyl patrný. Výraznější početní výkyv byl zaznamenán v roce 2022 na konci května (26.5.2022 – 230 jedinců) a v červnu (17.6.2022 – 113 jedinců) (Obr. 14) a v roce 2023 v červnu (19.6.2023 – 61 jedinců) a červenci (27.7.2023 – 36 jedinců) (Obr. 15). Během roku se pak počet jedinců neměnil příliš výrazně a početnost jen mírně kolísala, pouze později v září se pak počet jedinců snížil. Druh byl nejpočetnější v lesním biotopu, naopak téměř chyběl na stepi.



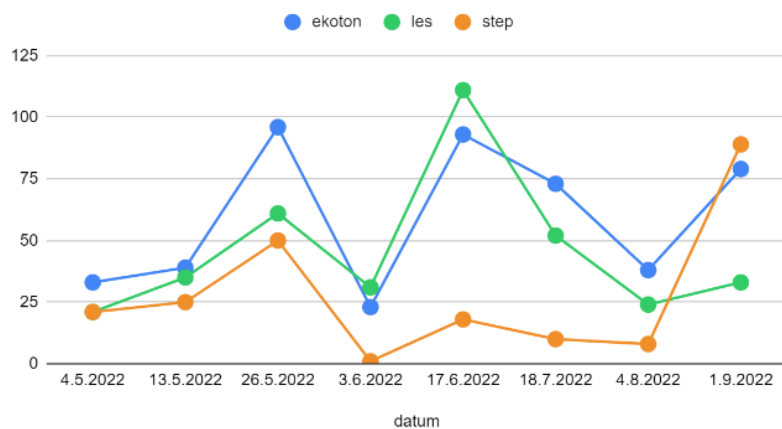
Obrázek 14. Sezónní dynamika odchycených jedinců *Anoplotrupes stercorosus* v jednotlivých typech biotopů v roce 2022.



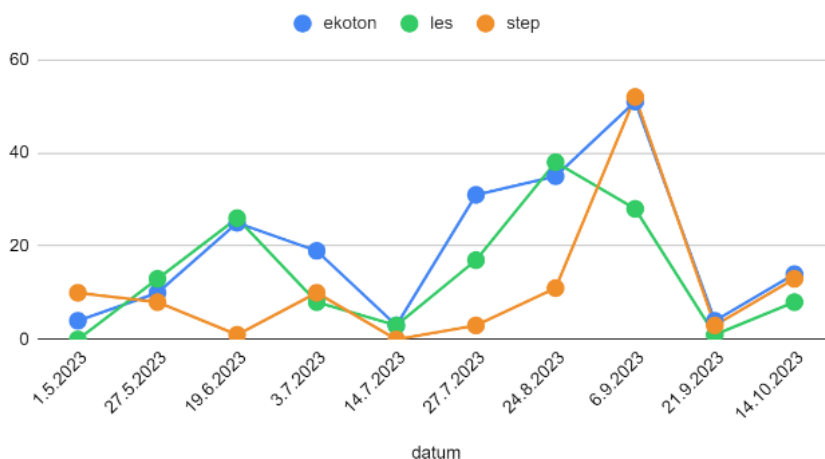
Obrázek 15. Sezónní dynamika odchycených jedinců *Anoplotrupes stercorosus* v jednotlivých typech biotopů v roce 2023.

U druhu *Trypocoprís vernalis* bylo potvrzeno, že se jedná o euryekní druh s širokou ekologickou valencí. Ačkoli se jedná o typického generalistu, mírnou preferenci měl v rámci studované lokality k ekotonovým stanovištím mezi zapojeným lesem a xerothermním

trávníkem, a to v obou letech 2022 i 2023 (Obr. 16, 17). Nejméně jedinců bylo nalezeno na stepi.



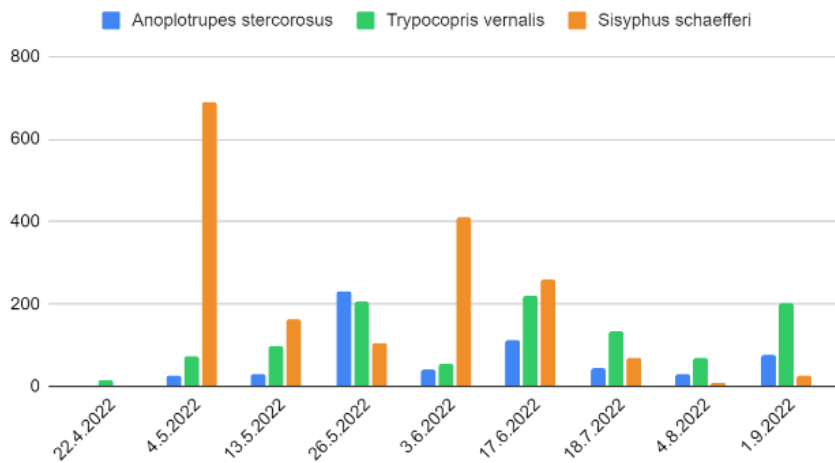
Obrázek 16. Sezónní dynamika odchycených jedinců *Trypocropris vernalis* v jednotlivých typech biotopů v roce 2022.



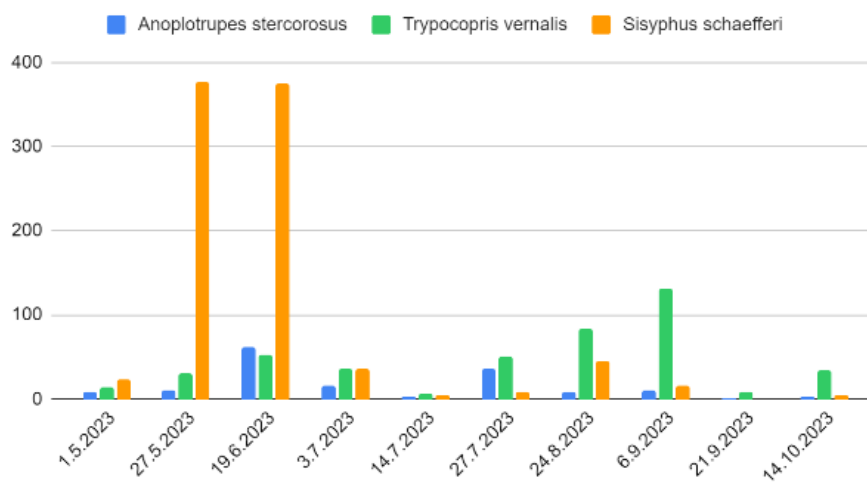
Obrázek 17. Sezónní dynamika odchycených jedinců *Trypocropris vernalis* v jednotlivých typech biotopů v roce 2023.

Z grafu sezónní dynamiky všech tří výše zmíněných druhů je zřejmé, že oba druhy chrobáků (*A. stercorosus* i *T. vernalis*) se na lokalitě vyskytují po celou sezónu, pravděpodobně minimálně ve dvou na sebe navazujících generacích (Obr. 18, 19).

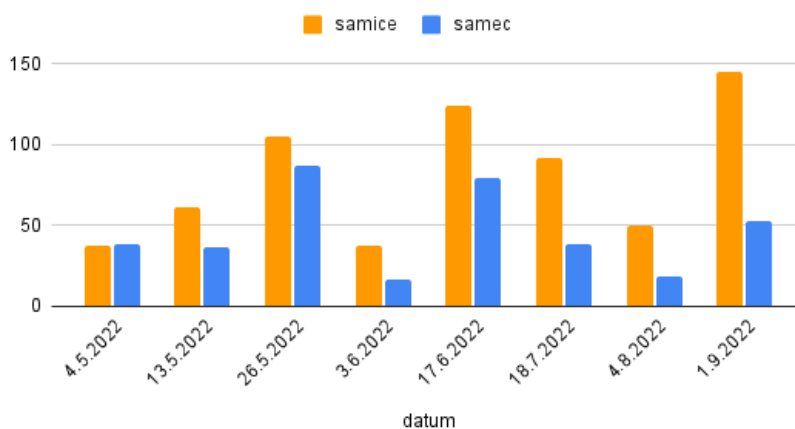
Analýza početnosti samců a samic u chrobáka *Trypocropris vernalis* ukázala, že samic je, minimálně v trusu, více než samců (Obr. 20, 21). Bylo tomu tak u všech měření kromě 4.5.2022 (37 samic a 38 samců), 14.7.2023 (2 samice a 4 samci) a 27.5.2023 (13 samic a 18 samců). V průměru bylo v roce 2022 odchyceno o 42,3 % samců méně než samic a v roce 2023 o 26,6 % méně samců než samic. Reálné rozdíly však budou pravděpodobně ještě mnohem větší kvůli malému počtu jedinců v době, kdy převažovali samci.



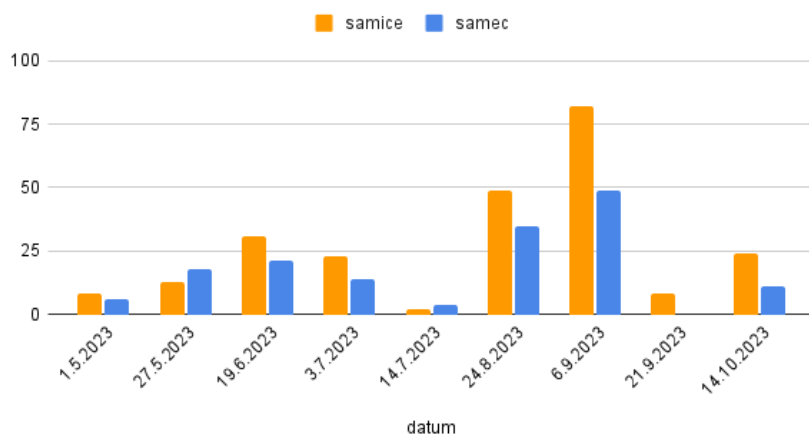
Obrázek 18. Průběh sezónní dynamiky výskytu *A. stercorosus*, *T. vernalis* a *S. schaefferi* v Radotínském údolí v roce 2022.



Obrázek 19. Průběh sezónní dynamiky výskytu *A. stercorosus*, *T. vernalis* a *S. schaefferi* v Radotínském údolí v roce 2023.



Obrázek 20. Poměr pohlaví u druhu *Trypocopris vernalis* během sezóny 2022.



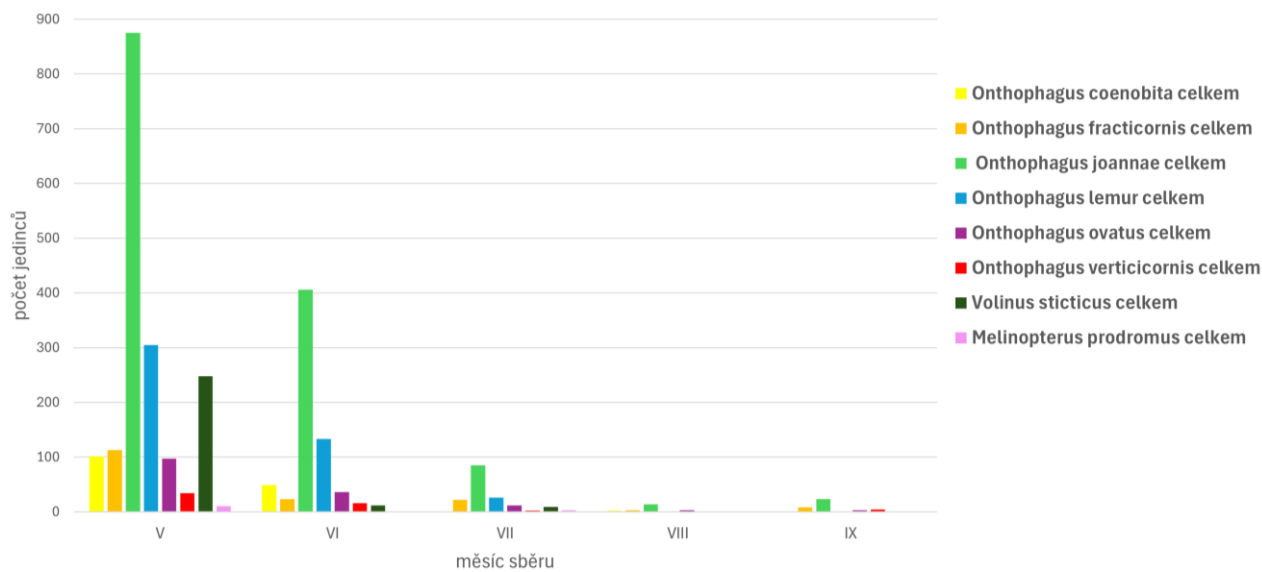
Obrázek 21. Poměr pohlaví u druhu *Trypocopris vernalis* během sezóny 2023.

Poměry samců a samic byly také zjišťovány u zástupců rodu *Onthophagus*, kde ovšem nebyly zaznamenány významnější disproporce mezi samci a samicemi (viz kapitola 4.2.2 níže).

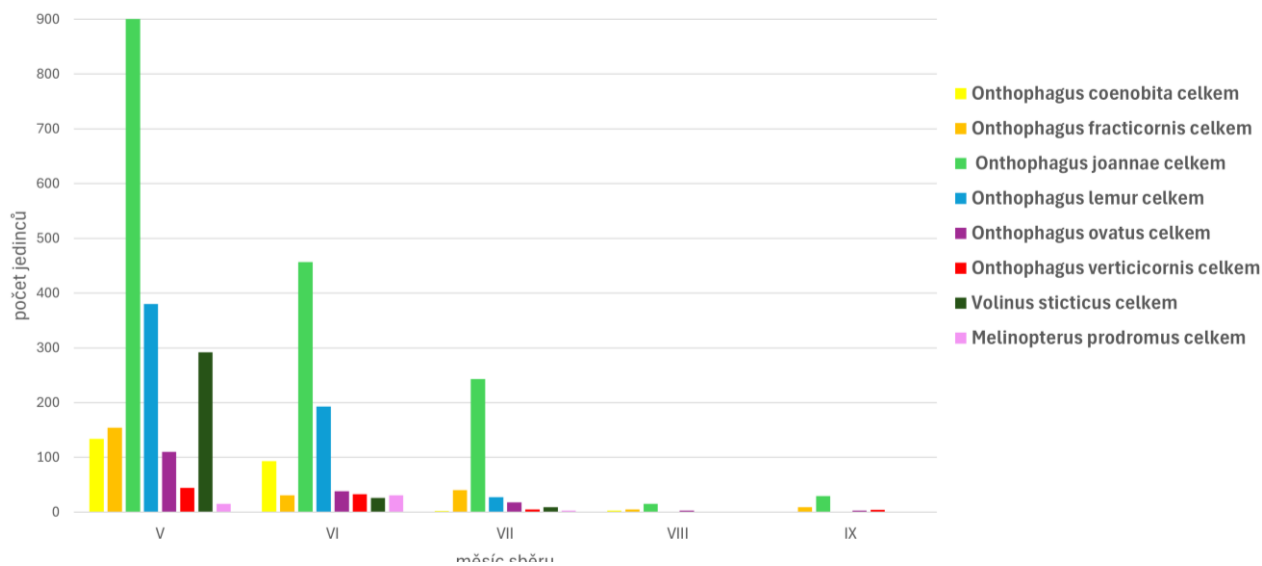
4.2.2. Sezónní dynamika „ostatních“ koprofágů

Pro přehlednost a odfiltrování nevhodných podmínek počasí v rámci sběru, byly v rámci grafu za rok 2022 (Obr. 22) a za rok 2023 (Obr. 23) sběry sloučeny do jednotlivých měsíců, v nichž proběhly. Pro zkoumání populačních trendů byly vybrány pouze tyto druhy: *Onthophagus coenobita*, *O. fracticornis*, *O. joannae*, *O. lemur*, *O. ovatus*, *O. verticicornis*, *Volinus sticticus* a *Melinopterus prodromus*. Tyto druhy byly vybrány proto, že počet nalezených jedinců byl v rámci jedné sezóny vyšší než 20 jedinců. U všech vybraných druhů byl v roce 2022 nejvyšší počet jedinců během května (Obr. 22). Poté již počty odchycených jedinců až do září více či méně výrazně klesaly s nepatrným nárůstem počtu jedinců *Onthophagus joannae* v září. Jako veskrze jarní až brzce letní druh se projevil druh *Onthophagus coenobita*, který byl nalezen především v květnu a červnu. Co se týče populační dynamiky (nikoliv počtu jedinců), byl rok 2023 u těchto vybraných druhů, které byly nalezeny v obou sezónách, veskrze podobný. Jediným rozdílem byl červnový nárůst nalezených jedinců *Melinopterus prodromus* v roce 2023 (Obr. 23).

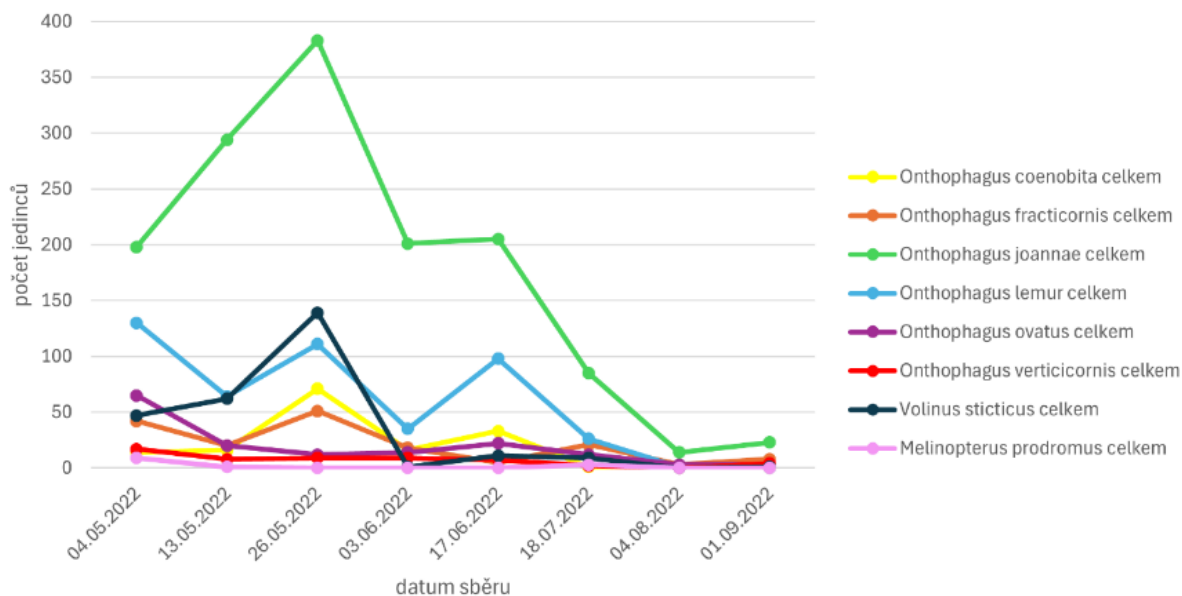
Srovnány byly i počty jedinců v rámci jednotlivých sběrů (Obr. 24, 25). V roce 2022 byl populační vrchol většiny druhů 26.5.2022. Pouze druhy *Onthophagus ovatus* a *O. lemur* byly v roce 2022 na svém vrcholu již 4.5.2022. U *O. ovatus* pak byl počet jedinců již relativně konstantní s poklesem 4.8. 2022. U *O. lemur* byly zřetelné populační výkyvy po zhruba třech až čtyřech týdnech.



Obrázek 22. Sezonní dynamika vybraných druhů koprofágních broukův roce 2022.

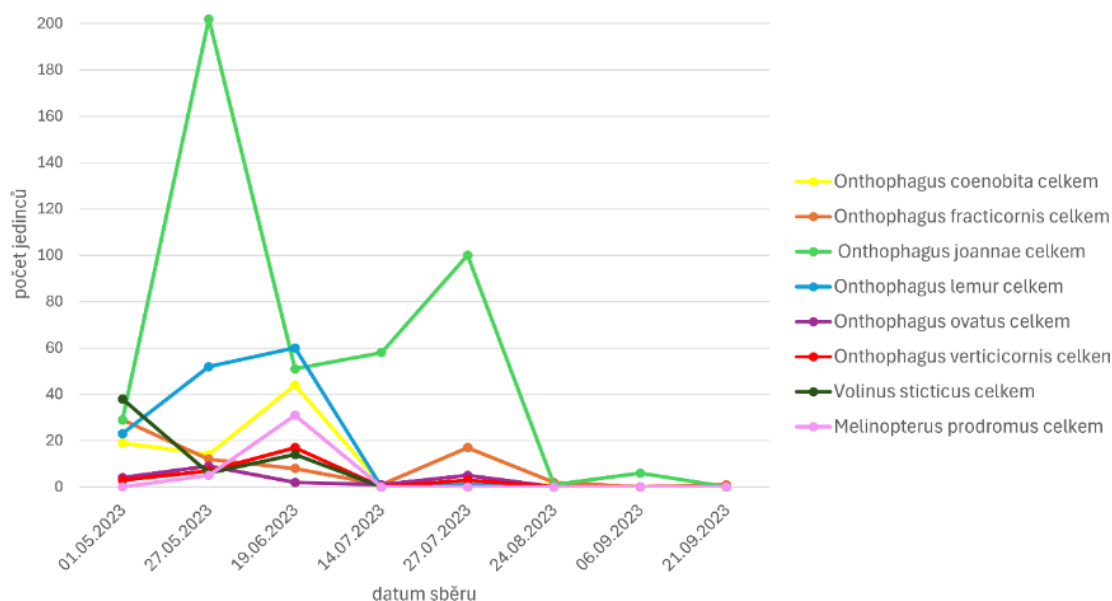


Obrázek 23. Sezonní dynamika vybraných druhů koprofágních broukův v roce 2023.



Obrázek 24. Sezónní dynamika vybraných druhů koprofágních brouků v roce 2022.

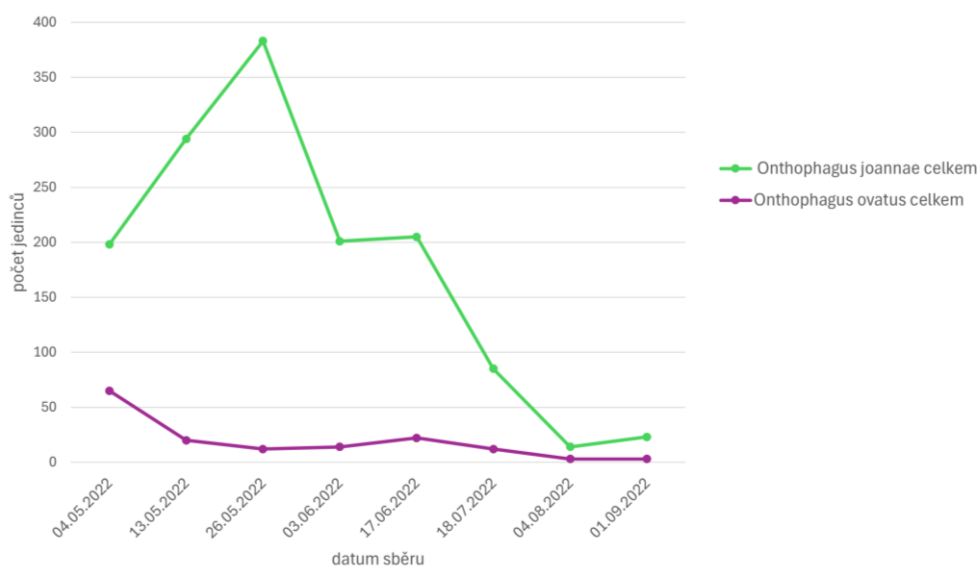
V roce 2023 (Obr. 25) byl vývoj podobný jako v roce 2022 tím, že *O. coenobita* se vyskytoval opět hlavně v první polovině sezóny. Největší populační vrchol druhu *O. coenobita* byl zaznamenán 19.6.2023, později v létě již u druhu jsou jen ojedinělé nálezy. Podobně se v roce 2023 choval i *O. lemur*. Největší početnost druhu *Volinus sticticus* byla zaznamenána hned při prvním sběru sezóny 1.5.2023, poté následoval jen menší vzrůst 19.6.2023. Zajímavý je početní propad druhu *O. joannae* 19.6.2023 oproti nárůstu počtu jedinců u *M. prodromus*, *O.coenobita*, *O. lemur* a *O. verticicornis*.



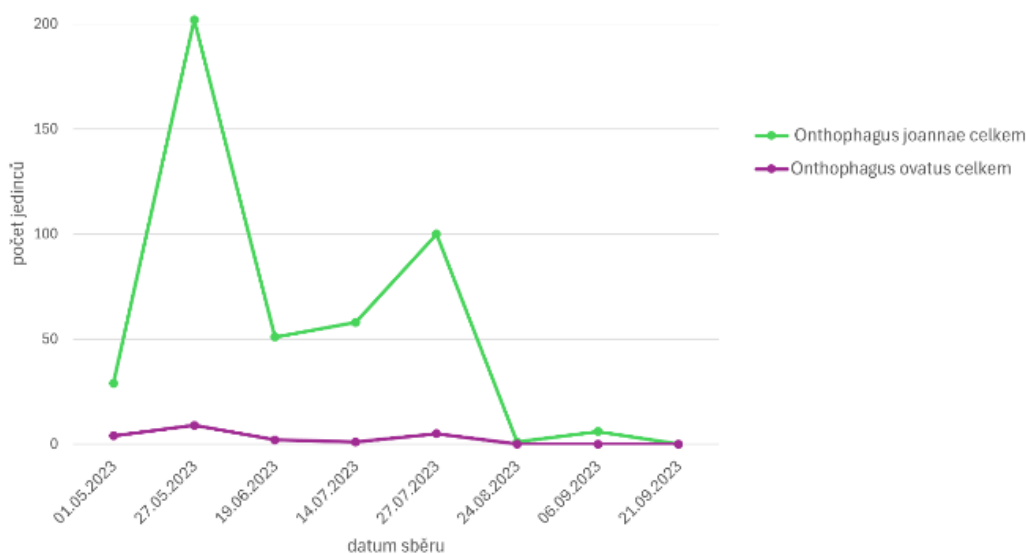
Obrázek 25. Sezónní dynamika vybraných druhů koprofágních brouků v roce 2023.

Sezónní dynamika populací kryptických druhů *Onthophagus joannae* a *O. ovatus*

Onthophagus ovatus a *O. joannae* jsou dva kryptické druhy, které byly až do padesátých let minulého století považovány na stejný druh. Z toho důvodu je zajímavé se podívat na jejich populační dynamiku blíže. Početnost druhu *O. joannae* byla během obou sezón 2022 i 2023 výrazně vyšší než u *O. ovatus* (Obr. 26, 27). Početnosti jedinců u *O. joannae* ukazují dva populační vrcholy během sezóny. První je, podobně jako u ostatních druhů rodu *Onthophagus*, v druhé polovině května. Druhý, výrazně slabší vrchol, byl pak v roce 2022 17.6. (Obr. 26) a v roce 2023 27.7. (Obr. 27).



Obrázek 26. Sezónní dynamika druhu *Onthophagus joannae* a *O. ovatus* v roce 2022.

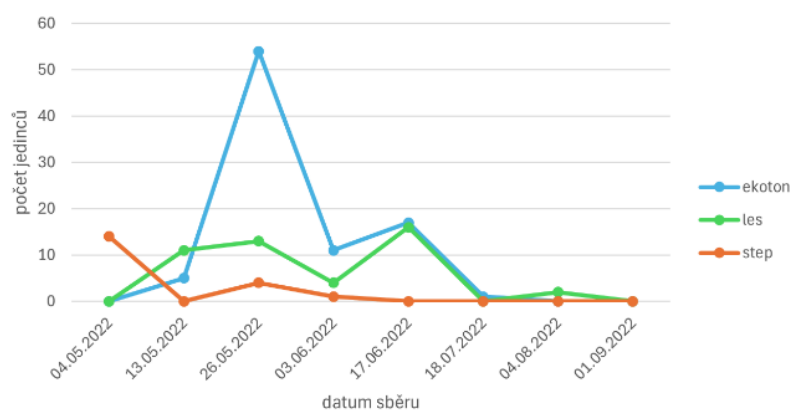


Obrázek 27. Sezónní dynamika druhu *Onthophagus joannae* a *O. ovatus* v roce 2023.

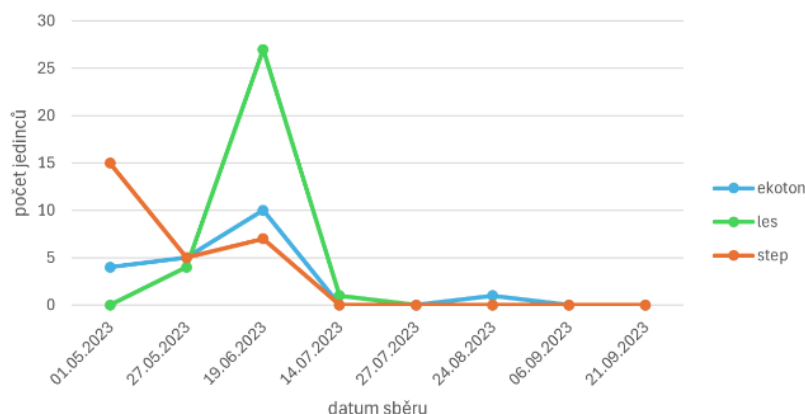
Sezónní dynamika vybraných druhů rodu *Onthophagus* s ohledem na biotopové preference

Pro detailnější dokumentaci sezónní dynamiky byly vybrány čtyři hojné druhy rodu *Onthophagus*; *O. coenobita* (Obr. 28, 29), *O. fracticornis* (Obr. 30, 31), *O. verticicornis* (Obr. 32, 33), a *O. lemur* (Obr. 34, 35).

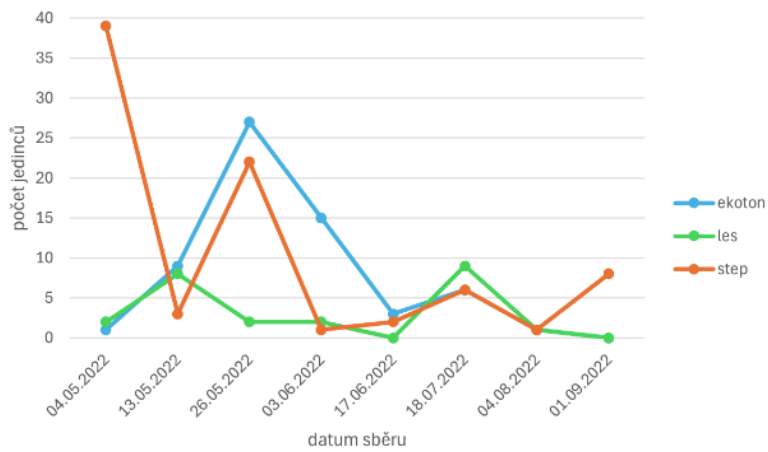
Všechny druhy měly na začátku května nejvyšší počet jedinců na otevřeném stepním stanovišti. Následně během května a června populace vrcholily; u *O. coenobita* se během tohoto vrcholu objevuje nejvíce jedinců na ekotonu (rok 2022) a v lese (rok 2023). *O. fracticornis*, *O. verticicornis* i *O. lemur* mají populační vrchol v roce 2022 na otevřeném stepním stanovišti již při prvním sběru 4.5.2022. U *O. fracticornis* se tento populační vrchol objevuje i v roce 2023, v obou letech se pak u tohoto druhu projevuje menší nárůst počtu jedinců během července na všech stanovištích následovaný srpnovým propadem. *O. verticicornis* se objevuje po celou sezónu po jarním vrcholu v relativně stabilní početnosti, kdy se střídají agregace jedinců na jednotlivých biotopech. Druh preferující stepní stanoviště byl *O. lemur*.



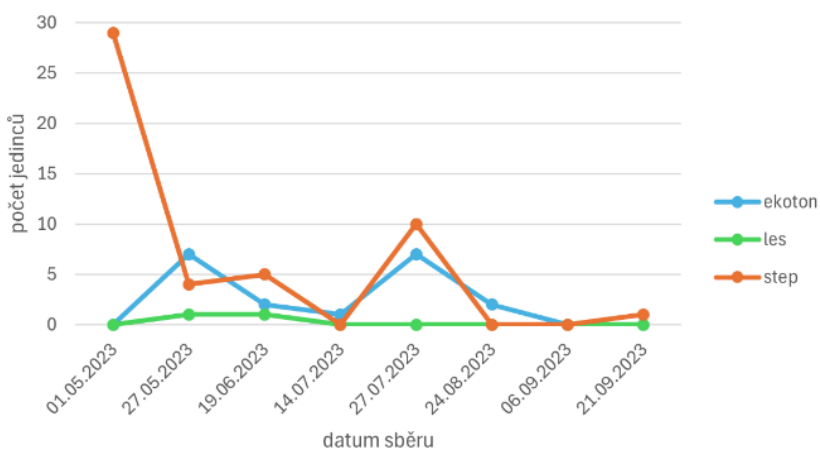
Obrázek 28. Sezónní dynamika druhu *Onthophagus coenobita* v roce 2022.



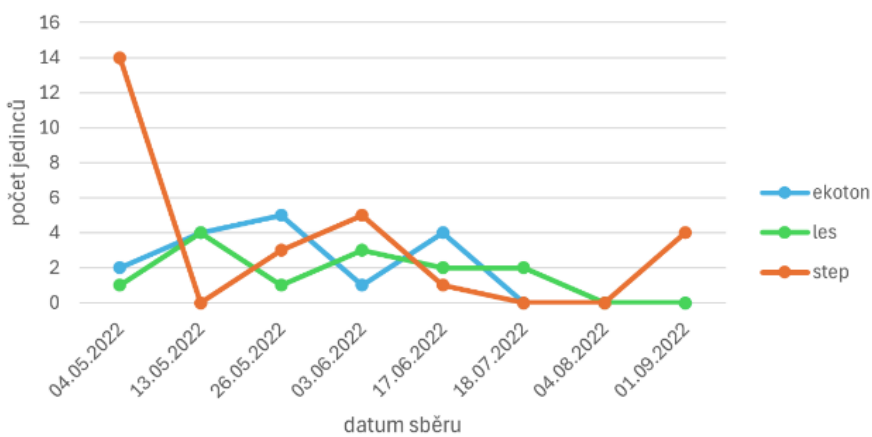
Obrázek 29. Sezónní dynamika druhu *Onthophagus coenobita* v roce 2023.



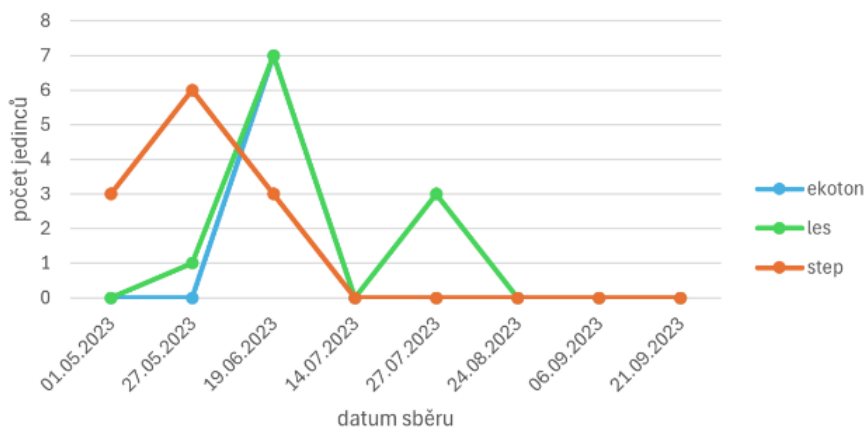
Obrázek 30. Sezónní dynamika druhu *Onthophagus fracticornis* v roce 2022.



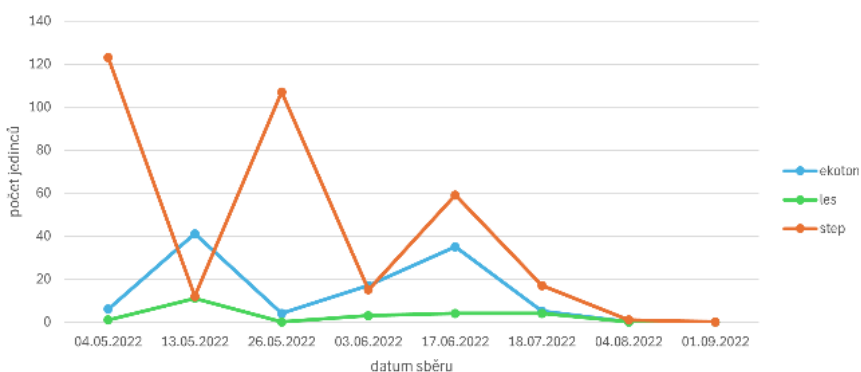
Obrázek 31. Sezónní dynamika druhu *Onthophagus fracticornis* v roce 2023.



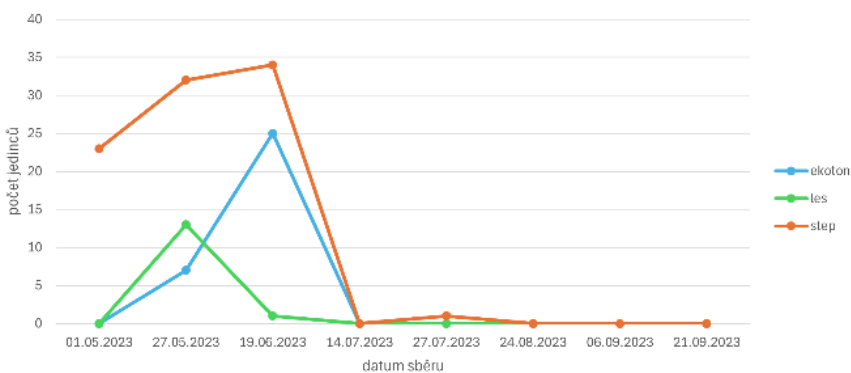
Obrázek 32. Sezónní dynamika druhu *Onthophagus verticicornis* v roce 2022.



Obrázek 33. Sezónní dynamika druhu *Onthophagus verticicornis* v roce 2023.



Obrázek 34. Sezónní dynamika druhu *Onthophagus lemur* v roce 2022.



Obrázek 35. Sezónní dynamika druhu *Onthophagus lemur* v roce 2023.

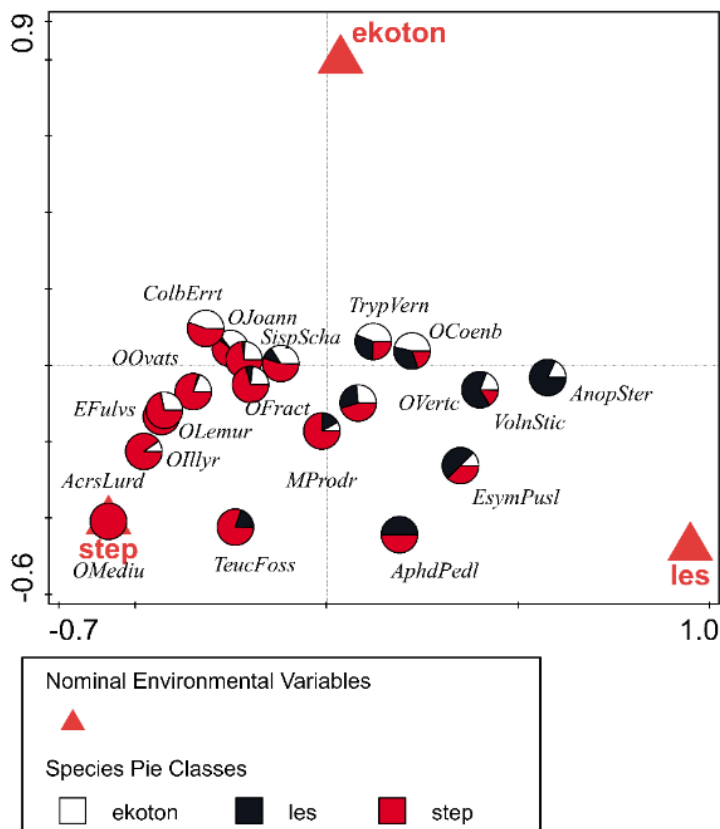
4.3 Biotopová preference druhů na lokalitě

Mnohorozměrná analýza DCA ukázala, že většina nalezených druhů si preferenčně vybírala jeden z biotopů step/ekoton/les (Obr. 36, Tabulka 5). Téměř všechny nalezené druhy byly ve větším počtu nalezeny na stepi, u nich se lišila pouze míra preference (chápaná jako poměr počtu jedinců na jednotlivých biotopech). Výjimku tvořily následující druhy; *Anoplotrupes stercorosus* a *Volinus sticticus*, kteří výrazně preferovali lesní prostředí a dále typičtí

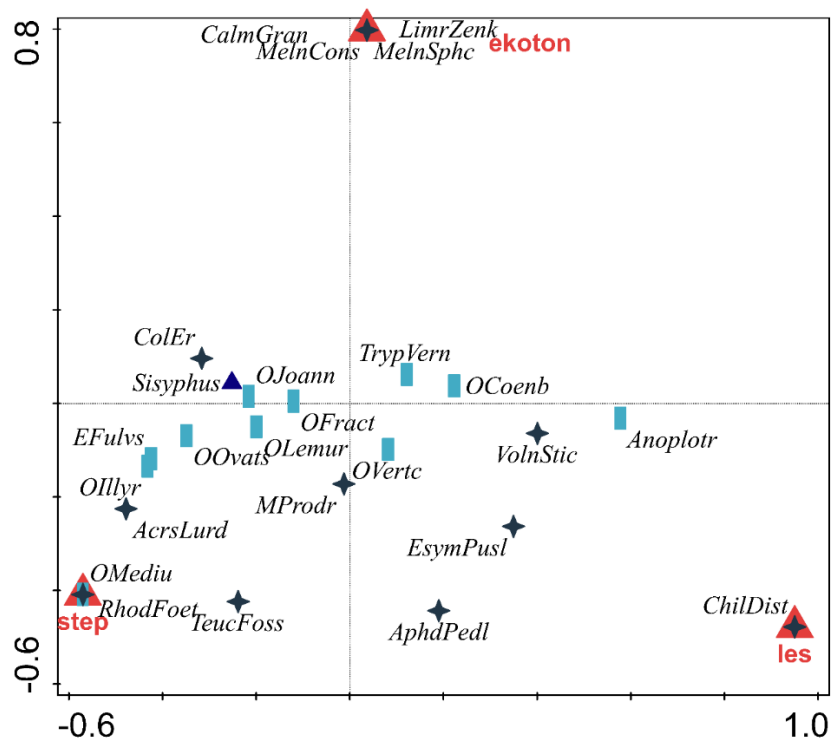
generalisté, *Trypocoprís vernalis* a *Onthophagus coenobita*, kteří byli nalezeni na všech typech biotopů s mírně vyššími počty na ekotonu. Dále bylo na jiných biotopech než na stepi nalezeno několik zástupců podčeledi Aphodiinae; nalezených jedinců bylo však tak málo, že nelze hodnotit jejich skutečnou biotopovou preferenci. Patří mezi ně *Teuchestes fossor* a *Chilothorax distinctus*, u kterých byl nalezen pouze jeden jedinec v lese, a také *Calamosternus granarius*, *Melinopterus consputus*, *M. sphacelatus*, a *Limarus zenkeri*, u nichž byl nalezen pouze jeden nebo dva jedinci na ekotonu. Tyto málo početné druhy nebyly zahrnuty v analýze na Obr. 36. Do analýzy biotopových preferencí zohledňující i ekologické guildy na Obr. 37 byly již zahrnuty všechny druhy.

Analýza DCA (Obr. 36) ukazuje, že většina druhů byla nalezena na všech, nebo minimálně na dvou typech biotopu. Nejvíce lesními druhy tak byly druhy *Anoplotrupes stercorosus* a *Volinus sticticus*, následované *Aphodius pedellus* a *Esymus pusillus*. Mnohem více druhů vykazuje afinitu ke stepním biotopům, nejvíce stepními druhy byly např. druhy *Onthophagus medius*, *Acrossus luridus*, *O. illyricus*, *O. lemur*, *O. ovatus*, a *Euoniticellus fulvus*. Vzhledem k malému počtu *O. medius*, *O. illyricus*, a *Euoniticellus fulvus*, lze s velkou mírou jistoty označit nejprokazatelněji za druhy preferující step druhy *O. lemur* a *O. ovatus*. Řada druhů se vyskytovala na ekotonu, jednalo se nejčastěji o druhy s afinitou ke stepním biotopům (např. *Colobopterus erraticus* nebo *Euoniticellus fulvus*), následované druhy euryekními (např. *T. vernalis*, *O. coenobita*). Jediným druhem vyskytujícím se prakticky pouze v lese a částečně na ekotonu byl *Anoplotrupes Stercorosus*.

Obr. 37 ukazuje mnohorozměrnou analýzu (DCA) biotopových preferencí koprofágních druhů brouků dle ekologických guild („rollers“, „tunnelers“, „dwellers“) Jediným zástupcem guildy rollers byl *S. schaefferi*, který vykazoval afinitu ke stepním biotopům a částečně ekotonu. Zajímavé je, že mezi „dwellers“ najdeme řadu biotopových specialistů vázaných na les (např. *Chilothorax distinctus*), ekoton (např. *Melinopterus consputus*, *M. sphacelatus*) i step (např. *Rhodaphodius foetens*), to je ale do značné míry dáno malou početností těchto druhů a nálezy singletonů pouze v jednom typu biotopu.



Obrázek 36. Mnohorozměrná analýza (DCA) biotopových preferencí jednotlivých druhů koprofágních brouků bez singletonových nálezů 2022-2023.



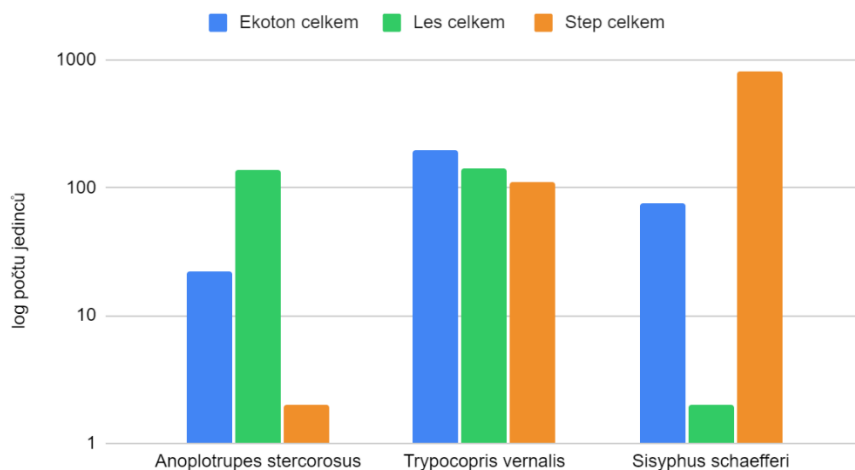
Obrázek 37. Mnohorozměrná analýza (DCA) biotopových preferencí všech druhů 2022-2023. Druhy v tomto diagramu jsou označeny dle ekologických guild, trojúhelník značí guildu „roller“, obdélník guildu „tunneller“, a hvězda guildu „dweller“.

Tabulka 5. Souhrn statistických parametrů DCA analýzy biotopových preferencí jednotlivých druhů koprofágních brouků v Radotínském údolí.

	Osa 1	Osa 2	Osa 3	Osa 4
Eigenvalues	0,22	0,009	0,15	0,13
Vysvětlená variabilita	17,7	18,5	30,7	41,3
Test první osy	F = 22,6			
	P = 0,002			
Test modelu	F = 11,9			
	P = 0,002			

4.3.1 Biotopová preference „velkých brouků“

Druh *Sisyphus schaefferi* je v podstatě stepním druhem, termofilní specialista, který se objevoval i na ekotonu (Obr. 36, 38). Výskyt druhu na ekotonu byl v obou sezónách okolo 10 %. Na ekotonových a lesních stanovištích byl *S. schaefferi* nacházen pouze v jednotkách kusů, a to většinou při horkých, suchých letních dnech. Nikdy u něj na ekotonu nebo v lese nebyla pozorována agregace vyšších desítek (až nižších stovek) jedinců, jako tomu bylo v pastech na slunných stepních stanovištích.



Obrázek 38. Specializovanost *A. stercorosus*, *T. vernalis* a *S. schaefferi* na jednotlivá biotopová stanoviště v obou sezónách 2022 i 2023. Počty jedinců jsou logaritmovány.

Přesně opačným typem biotopového specialisty byl chrobák *Anoplotrupes stercorosus*. Jak už jeho český název chrobák lesní napovídá, jedná se o striktně lesního specialistu, který vyhledával tmavší, mikroklimatem vlhčí místa ve stínu stromů (Obr. 38). Během sběru brouků byly pozorovány agregace desítek jedinců směřujících k pasti s nastraženým trusem. K návnadě tento druh tedy hlavně přicházel, jedinci velmi málo lítali.

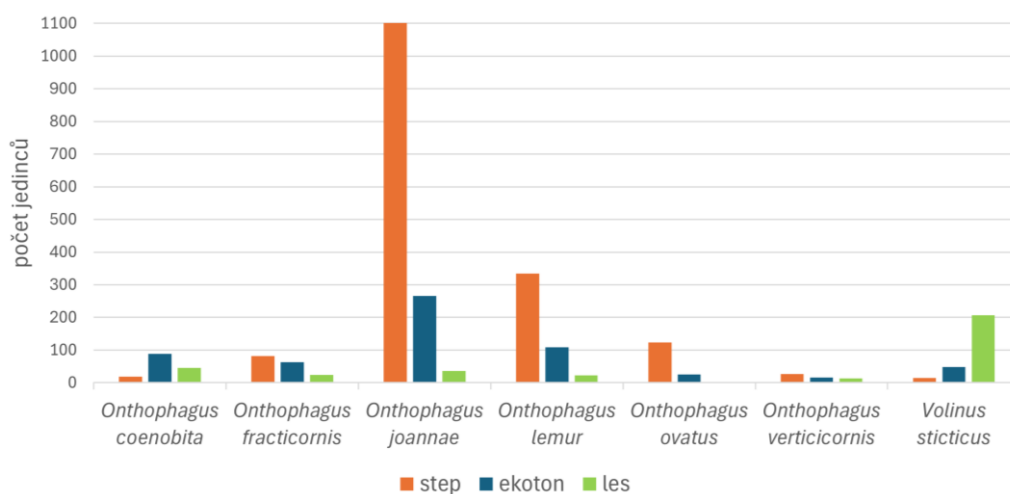
Třetím druhem byl euryektní druh chrobák jarní (*Trypocoprís vernalis*). Biotopové preference tohoto druhu byly výrazně závislé na aktuálních podmínkách klimatu a počasí. Během jara, kdy byla ještě chladná rána, se druh objevoval nejvíce na stepi. Později v létě byl pak výrazný nárůst výskytu tohoto druhu na ekotonu nebo v lese. Celkově byl však v obou letech 2022 i 2023 nejvíce nacházen na ekotonu (Obr. 38).

4.3.2 Biotopová preference „ostatních“ koprofágů

Pracovat s daty tak, aby bylo možné vyvozovat relevantní závěry, bylo možné pouze u těchto druhů; *Onthophagus lemur*, *O. verticicornis*, *O. fracticornis*, *O. coenobita*, *O. illyricus*, *O. joannae*, *O. ovatus*, *Volinus sticticus*, *Melinodromus prodromus*.

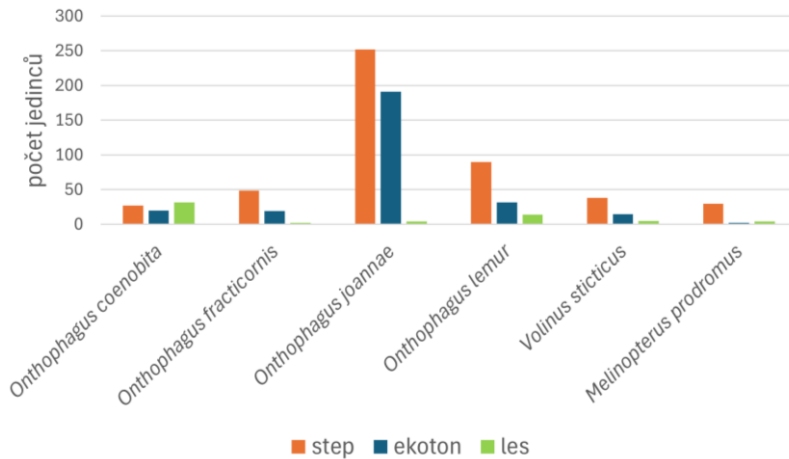
Z výsledků (Obr. 39, 40) vyplývá, že většina nalezených druhů rodu *Onthophagus* preferuje otevřené stepní biotopy, pouze *O. coenobita* se vyskytoval nejvíce na ekotonu, ovšem ne nijak výrazně, a je vidět, že se jedná o druh s širokou ekologickou valencí. Kromě *O. medius* (nalezen pouze na stepi) a *O. illyricus* (nalezen na stepi a ekotonu) byly všechny ostatní druhy rodu *Onthophagus* nalezeny na všech typech habitatů. Druh vyloženě preferující lesní prostředí byl pouze jeden, *Volinus sticticus*, ovšem jen v roce 2022, v roce 2023 převažoval na stepních stanovištích.

Nejhojnějším druhem byl *Onthophagus joannae*. Na stepních biotopech patřil ke zcela dominujícím druhům v obou letech. Mezi další početně nejhojnější druhy v roce 2022 patřily druhy *Onthophagus lemur*, *Volinus sticticus*, *O. fracticornis*, *O. coenobita*, *O. ovatus*, a *O. verticicornis*.



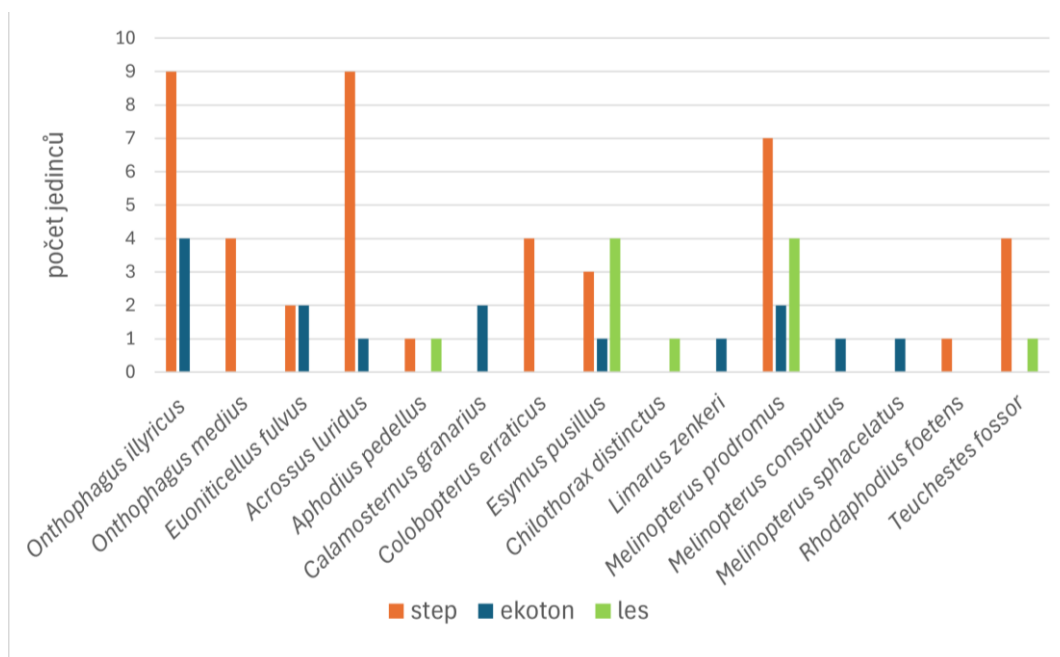
Obrázek 39. Celkový počet jedinců nejčastějších druhů koprofágních brouků v jednotlivých typech biotopů v roce 2022.

V roce 2023 byla situace mírně odlišná. Mezi nejčastější druhy patřil sice opět *Onthophagus joannae*, následovaný *O. lemur*, ovšem dále bylo nejvíce nalezených jedinců *O. fracticornis*, *Volinus sticticus* a *Melinodromus prodromus*.



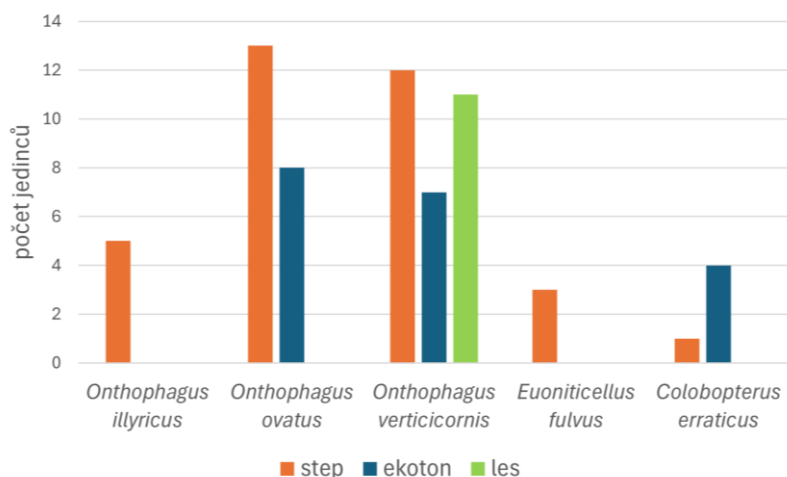
Obrázek 40. Celkový počet jedinců nejčastějších druhů koprofágních brouků v jednotlivých typech biotopů v roce 2023.

Většina ostatních druhů byla nalezena v malých početnostech do deseti jedinců, a navíc jenom v sezóně 2022 (Obr. 41). Malé početnosti do deseti jedinců byly nalezeny především u podčeledi Aphodiinae. U podčeledi Scarabaeniae se v roce 2022 jednalo pouze o druhy *Euoniticellus fulvus* a *Onthophagus medius*. V roce 2023 k těmto dvěma druhům přibyl ještě *Onthophagus illyricus*.



Obrázek 41. Celkový počet jedinců méně častých druhů koprofágních brouků v jednotlivých typech biotopů v roce 2022.

Rok 2023 byl druhově i početně výrazně slabší (Obr. 42). Hojnější byly v sezóně 2023 pouze 2 druhy; *Colobopterus erraticus* (v roce 2022 4 jedinci a v roce 2023 5 jedinců) a *Melinopterus prodromus* (v roce 2022 13 jedinců a v roce 2023 36 jedinců).



Obrázek 42. Celkový počet jedinců méně častých druhů koprofágních brouků v jednotlivých typech biotopů v roce 2023.

4.4 Velikost populace druhu *Sisyphus schaefferi*

Vzhledem k výše uvedeným metodickým problémům se značením druhů *Anoplotrupes stercorosus* a *Trypocopris vernalis*, byla přibližná velikost populace spočítána na základě zpětných odchytů pouze u druhu *Sisyphus schaefferi*. Celkově bylo odchyceno 1795 jedinců v roce 2022 a 891 jedinců v roce 2023, počty zpětných odchytů shrnuje Tabulka 6. Na základě statistického modelování vyšel index Schnabellové pro opakované odchty následovně. V roce 2022 bylo na lokalitě 9322 \pm 3264 jedinců a v roce 2023 10574 \pm 4482 jedinců.

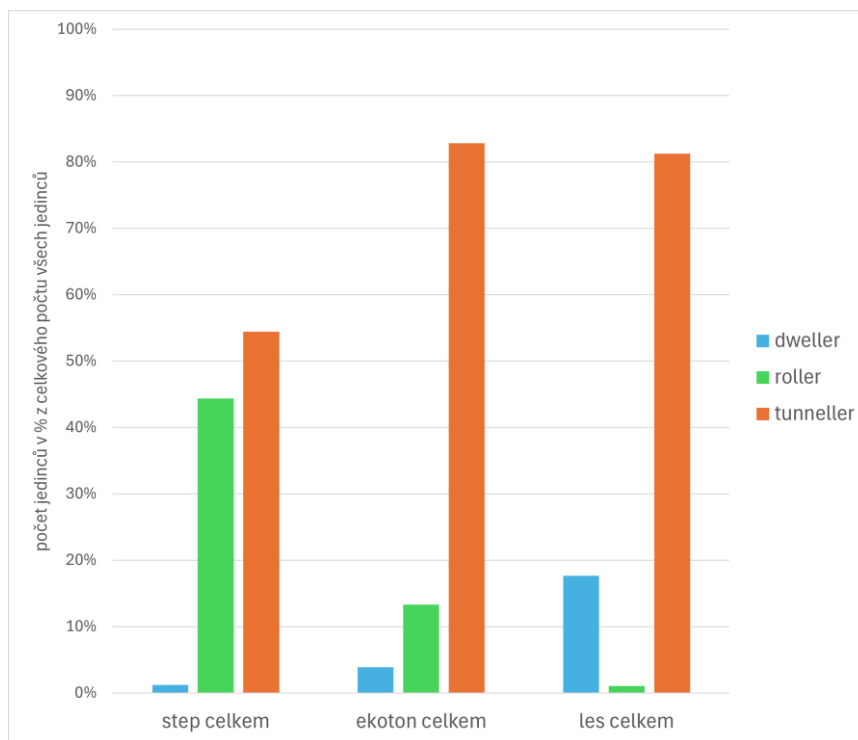
Tabulka 6. Počet zpětných odchytů druhu *Sisyphus schaefferi* v rámci sezón 2022 a 2023.

Datum	recap ekoton-ekoton	recap ekoton-step	recap step-step	recap step-ekoton	Datum	recap ekoton-ekoton	recap ekoton-step	recap step-step
22.4.2022	0	0	0	0	1.5.2023	0	0	7
4.5.2022	0	0	21	1	27.5.2023	2	1	0
13.5.2022	1	2	30	3	19.6.2023	0	2	12
26.5.2022	0	0	16	0	3.7.2023	0	0	0
3.6.2022	2	2	16	3	14.7.2023	0	0	0
17.6.2022	2	10	13	1	27.7.2023	0	0	0
1.7.2022	0	0	4	2	24.8.2023	0	0	0
18.7.2022	1	0	12	3	6.9.2023	0	0	0
4.8.2022	2	0	7	0	21.9.2023	0	0	0
1.9.2022	0	0	0	0	14.10.2023	0	0	0

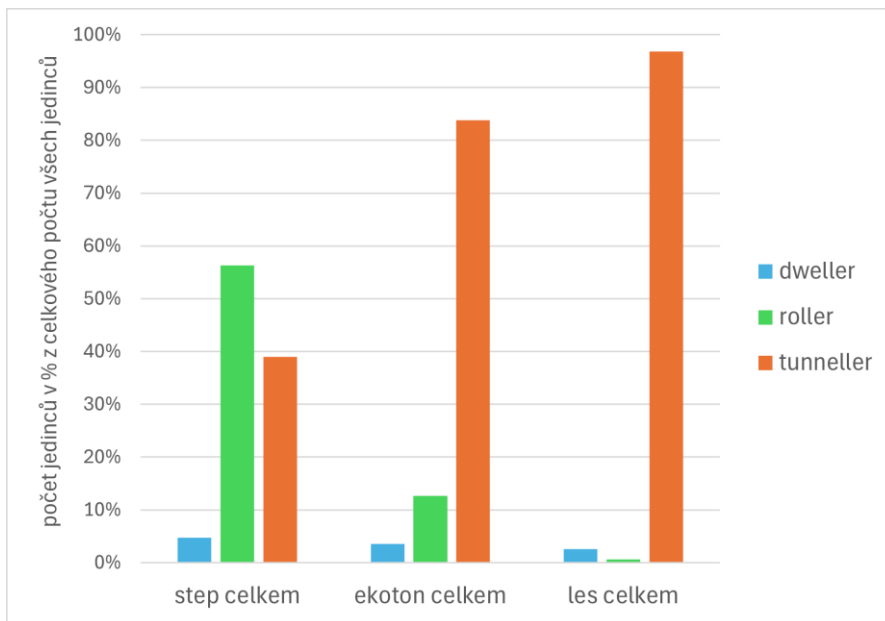
4.5 Zastoupení ekologických guild na jednotlivých biotopech

Nalezené druhy byly dle jejich strategie chování se v trusu rozděleny do tří ekologických guild (Tab. 3). Vzhledem k velkému počtu nalezených jedinců druhů z čeledi Geotrupidae (*Trypocopris vernalis* a *Anoplotrupes stercorosus*) byla populační data zanalyzována jak se zástupci čeledi Geotrupidae (Obr. 43, 44) tak i bez nich (Obr. 45, 46), aby došlo k odfiltrování vlivu těchto velmi početných druhů.

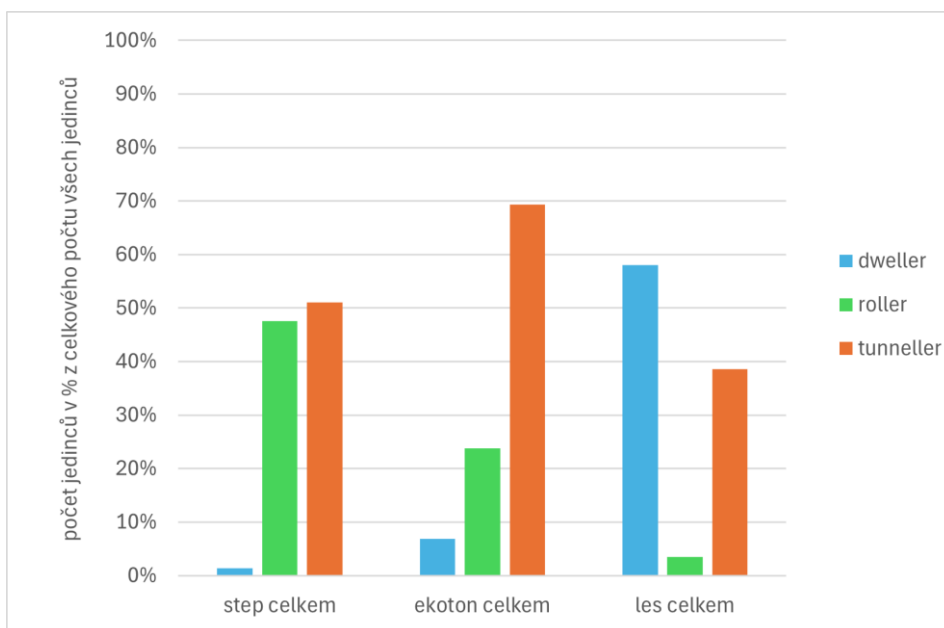
Při zahrnutí čeledi Geotrupidae v lese dominovala strategie „tunneller“. Po odebrání čeledi Geotrupidae v lesním prostředí dominovala strategie „dweller“, reprezentovaná hlavně lesním druhem *Volinus sticticus*. Strategie „roller“ výrazně převažovala na stepních otevřených stanovištích, na kterých dominoval náš jediný zástupce spadající do této kategorie, *Sisyphus schaefferi*.



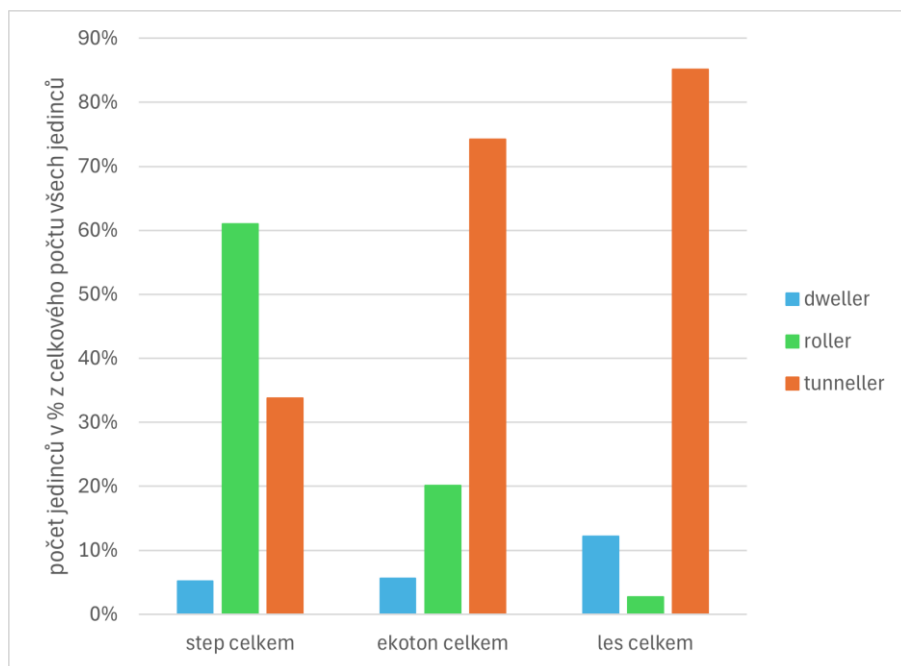
Obrázek 43. Procentuální zastoupení ekologických guild na jednotlivých habitatech při zahrnutí čeledi Geotrupidae v roce 2022.



Obrázek 44. Procentuální zastoupení ekologických guild na jednotlivých habitatech při zahrnutí čeledi Geotrupidae v roce 2023.



Obrázek 45. Procentuální zastoupení ekologických guild na jednotlivých habitatech bez zahrnutí čeledi Geotrupidae v roce 2022.



Obrázek 46. Procentuální zastoupení ekologických guild na jednotlivých habitatech bez zahrnutí čeledi Geotrupidae v roce 2023.

5. Diskuse

5.1 Současné poznání fauny koprofágních brouků Radotínského údolí a okolí

Společenstvo koprofágních brouků CHKO Český kras v terénu zkoumala Hrůzová (2019). Na území CHKO našla 38 druhů, přičemž v rámci této diplomové práce jich bylo nalezeno 25. Nicméně byly objeveny druhy, které Hrůzová (2019) považuje v Českém krasu za vymizelé; *Melinopterus sphaelatus*, *Limarus zenkerii* a *Euoniticiellus fulvus*. Z toho vyplývá, že na území CHKO Český kras, kam spadá i studovaná lokalita, je nyní 41 druhů koprofágních brouků, což vypovídá o velké hodnotě CHKO i o důležitosti údržby skalních stepí pomocí pastvy.

Recentně se společenstvu koprofágních brouků přímo v Radotínském údolí věnoval Sommer et al. (2023) v letech 2018–2019. Autoři provedli terénní průzkum brouků v trusu ovcí, jejichž pastvina přímo navazovala na studované území a sběry probíhaly i přímo na místech, kde probíhal i výzkum v rámci této diplomové práce, ve které byl však použit dovezený koňský trus nastražený v pastech. Autoři sbírali pouze na stepních otevřených biotopech a v Radotínském údolí našli celkem 16 druhů. Pastva ovcí a koz na lokalitě byla obnovena teprve v roce 2017, je proto možné, že během jejich výzkumu zde ještě některé druhy chyběly nebo byly málo početné. Pro výskyt stabilních populací koprofágních brouků jsou totiž důležité lokality, v jejichž okolí je trus k dispozici celoročně, a kde má pastva kontinuitu. Na takových místech je výrazně vyšší nejen početnost druhů, ale především množství jedinců (Piera et Lobo 1996).

Hlavní rozdíly mezi výzkumem Sommer et al. (2023) a výzkumem v rámci této práce jsou především v biotopových preferencích (ne)nalezených druhů. Ve výzkumu Sommer et al. (2023) byli brouci vybíráni z trusu ovcí pouze na otevřeném xerothermním trávníku. Logicky tak nebyl zaznamenán lesní druh *Anoplotrupes stercorosus*. Nebyl také zaznamenán *Onthophagus coenobita*, který se, jak vyplývá z výsledků této diplomové práce, v Radotínském údolí vyskytuje nejvíce na ekotonu a otevřeným plochám se v horkých letních dnech spíše vyhýbá. Díky jeho nízkým populačním hustotám nebyl v práci Sommer et al. (2023) zachycen stepní druh *Euoniticellus fulvus*. Pravděpodobně z podobných důvodů nebylo zachyceno i několik druhů z podčeledi Aphodiinae: nebyly nalezeny druhy

Chilothorax distinctus, *Limarus zenkeri*, *Melinopterus consputus*, *M. sphacelatus*, *Teuchestes fossor*, či *Rhodaphodius foetens*. Druh *Limarus zenkeri* je navíc považován spíše za lesní (Wassmer 1995), proto při sběru na suché pastvině nemusel být zachycen. Naopak v rámci této diplomové práce nebyl nalezen *Otophorus haemorrhoidalis*. Důvodem nenalezení tohoto druhu bude pravděpodobně jeho ekologie. Patří mezi sukcesně pozdnější druhy a nalétává tak na starší trus, který v mé diplomové práci nebyl používán (Gittings et Giller 1997).

Sommer et al. (2023) studovali i nedalekou lokalitu Zmrzlík. Jedná se o koňskou pastvinu, která má spíše mezofilní charakter. Výrazně zde převyšují zástupci podčeledi Aphodiinae včetně několika druhů, které se na studované lokalitě v Radotínském údolí nepodařilo najít, naopak zcela chybí druh *Sisypus schaefferi*.

Ze srovnání fauny nedalekého Zmrzlíku a xerothermního trávníku zkoumaného v rámci této práce je jasně vidět, jak moc u koprofágů záleží na mikroklimatických podmínkách lokality. Příkladem je chrobák *Geotrupes spiniger*, ten se v rámci Radotínského údolí vyskytuje jak na Zmrzlíku, ale i na vlhkých loukách podél potoka, a dokonce na zarůstajících polích a skladech stavební hlušiny dále v okolí Radotína a Lahovic (Král, ústí sdělení). Na mnou studované lokalitě ovšem za celé dvě sezóny nebyl nalezen ani v jednom ze studovaných biotopů, přestože nejbližší louka s jeho výskytem se nachází pár set metrů od lokality. Nakonec i lokalita Zmrzlík se nachází v doletové vzdálenosti.

Je známo, že každý druh je adaptován na určité mikroklimatické podmínky, především co se týče teploty a vlhkosti, takže i změna ve struktuře a výšce bylinné vegetace může společenstvo ovlivnit (Key 1982, Menéndez et Gutiérrez 1996). Mnoho koprofágních brouků je převážně spojeno s otevřenými biotopy, takže s nárůstem vegetačního pokryvu v podobě keřů a stromů se snižuje druhová bohatost a celkový počet jedinců. Vazba na otevřená stepní stanoviště bývá silnější než vazba lesních druhů na les, takže některé druhy, které potkáme v lese, lze na některých lokalitách potkat běžně i na otevřených stanovištích (Hanski 1980, Lumaret a Kirk 1991). Některé horské druhy spojené s lesními biotopy v nížinách, byly často nacházeny ve vysokohorských oblastech na otevřených stanovištích (Menéndez et Gutiérrez, 1996). Při ochraně biologicky hodnotných lokalit je třeba pamatovat na to, že je třeba vytvářet mozaiku, kde si každý druh najde svoje místo.

5.2 Rozdíly mezi lety 2022 a 2023

V roce 2023 bylo nalezeno méně jedinců, ale i méně druhů. Jedním z možných vysvětlení může být to, že na lokalitě přibyli v roce 2023 kromě ovcí a koz také koně. To mohlo způsobit, že koňský trus v pastech přestal být tak lákavým atraktantem a koprofágní druhy byly odlákány jinam. Rok 2023 byl také (dle dat z ČHMÚ) v letních měsících výrazně sušší (v červnu 2023 například napršela méně než polovina úhrnu z června 2022) (Tab. 7, Obr. 47). Zvláště v letních měsících je pro koprofágní brouky dešť iniciací pro výskyt (Lumaret et Kirk 1991, Zamora et al. 2007).

Tabulka 7. Měsíční úhrny srážek v Praze v letech 2022 a 2023.

	Led.	Ún.	Bř.	Db.	Kv.	Čr.	Črv.	Srp.	Z.	Ř.	L.	P.	Celkem ml
2022	31	20	15	38	38	133	57	99	69	23	45	47	618
2023	27	23	52	57	22	52	59	103	11	45	73	83	607

Rok 2023 byl poněkud anomální i z hlediska biotopových preferencí jednotlivých druhů; 1.5.2023 byla nalezena agregace jinak lesního druhu *Volinus sticticus* na stepi, nebo větší množství druhu *Onthophagus lemur* v lese. Populační vrcholy byly v 2023, v porovnání se sezónou 2022, také posunuty o dva až tři týdny později v sezóně. Vliv tak mohl mít rozdílný průběh teplot a srážek v zimě a na jaře v obou sezónách.



Obrázek 47. A) Stepní lokalita v červenci 2022. B) Stepní lokalita v červenci 2023.

5.3 Biotopové preference nalezených druhů

Většina druhů evropských vrubounovitých brouků (*Scarabaeidae*) je vázaná na otevřené stepní biotopy. Jak již bylo zmíněno výše, některé druhy preferují pouze jeden typ biotopu,

jiné mění svou preferenci biotopu v závislosti na teplotě. V horkých letních dnech je můžeme nalézt i v zastíněném trusu a naopak, druhy preferující stín nebo polostín v létě, mohou být při nižších teplotách na jaře nacházeny na otevřených stepních habitatech. V rámci této práce byly nalezeny druhy se silnou vazbou na jeden typ prostředí (např. *Sisyphus schaefferi* vázaný na step či *Anoplotrupes stercorosus*, objevující se naopak především v lese), ale i generalisté vyskytující se v lese, na ekotonu i na stepi (např. *Onthophagus coenobita*). Biotopové preference, které byly popsány v rámci této práce vesměs odpovídají preferencím, které daným druhům přisuzuje literatura. Wassmer (1995) popsal přechod z heliofilního společenstva do lesního společenstva jako jakousi škálu podle převahy heliofilních druhů. Jako dominantní druhy osluněných stanovišť popsal mimo jiné i druhy *Melinopterus prodromus*, *Onthophagus joannae* a *O. fracticornis*, tedy i druhy, které byly nalezeny v rámci této práce také výhradně na osluněných stepních stanovištích. Dalším charakteristickým rysem heliofilních společenstev koprofágních brouků čeledi Scarabaeidae je přítomnost specifických druhů, které nebyly zaznamenány ani ve fázi houštiny, natož ve starších fázích vývoje lesa. V teplém Radotínském údolí by hlavním takovým druhem mohl být *Sisyphus schaefferi*, který sice byl výjimečně nacházen i na ekotonu a v lese, nicméně velké agregace byly vždy jen na stepi.

Lokalita Radotínského údolí je specifická svým teplým klimatem; rozpálené vápencové stepi a obecně teplejší klima v západní části Prahy vytváří v českém krasu odlišné podmínky než ve zbytku běžné středoevropské krajiny. To se mohlo projevit i tím, že mezi nalezenými jedinci nejvíce dominovali zástupci rodu *Onthophagus*. Ve střední Evropě totiž na lokalitách často početně dominuje podčeleď Aphodiinae (Hanski et Caberfort 1991, Wassmer 1995.). V Radotínském údolí byl jediný hojný druh z této podčeledi *Volinus sticticus*. U zbytku druhů podčeledi Aphodiinae byla početnost nízká, často byl nalezen pouze jeden jedinec. Tato struktura společenstva s výrazně převažujícím počtem zástupců podčeledi Scarabaeinae je typická pro teplé lokality. Brouci rodu *Onthophagus* ve společenstvech běžně dominují ve Středomoří (Lumaret et Kirk 1991), naopak podčeleď Aphodiinae je přizpůsobená spíše středoevropským a severoevropským podmínkám (Hanski et Caberfort 1991).

Důvodů proč zástupci podčeledi Scarabaeinae převažovali, může být několik, ať už jde o zmíněné teplejší klima na lokalitě, nebo zvolenou metodiku, která mohla mít vliv na míru odchytu jedinců podčeledi Aphodiinae. Zástupci podčeledi Aphodiinae se do krátkodobých trusových pastí obecně chytají poměrně málo (Sommer, ústní sdělení), a to pravděpodobně proto, že jejich aktivita často začíná později během dne, případně je soumravná nebo dokonce

noční (Krell et al. 2003). Na pasti umístěné na lokalitě jen část dne mohly druhy začít nalétávat až těsně před vybíráním pastí, protože metodika výzkumu spočívala v umístění čerstvého trusu do pastí pouze na několik hodin přes den. Je tedy možné, že se na lokalitě budou vyskytovat i druhy, které nebyly v rámci této studie nalezeny. Některé druhy mají malé populační denzity (Soderstrom et al. 2001) a mohlo také dojít k jejich nezachycení. Odhady skutečných populačních hustot tedy mohou být částečně zkreslené. V metodice bylo pracováno s teorií, že čerstvý trus preferuje valná většina druhů a brouci se v trusu objevují nejvíce do 24 h (Wassmer, 1994). Studie z jihozápadních Čech (Šlachta et al. 2009) však ukazuje, že ponechání pastí na místě po 7 dní, výrazně ovlivnilo nalezenou diverzitu koprofágů a odhalilo primárně přítomnost zástupců podčeledi Aphodiinae, a to v obrovských početnostech. V rámci tohoto výzkumu také nebylo možné zachytit zimní druhy z podčeledi Aphodiinae (Lumaret 1975), protože výzkum probíhal pouze od dubna do října. Všechny tyto důvody mohly ovlivnit poměry počtu jedinců a nelze se proto plně spoléhat na to, že výskyt v pastech odráží skutečné rozložení společenstva.

5.3.1 Biotopová preference v rámci guild

Z výsledků vyplývá (Obr. 37), že, ekologická guilda „dwellers“ se objevuje hojně na ekotonu a přestože je tato interpretace podpořena často jen jednotlivými nálezy, lze je srovnat s literaturou. V rámci tohoto výzkumu zastupuje tuto ekologickou guildu podčeleď Apodiinae. Ta je na středoevropské podmínky dobře adaptovaná a lesní a vlhčí prostředí dovede lépe využívat (Šlachta et al. 2009, Ambrožová et al. 2021). Typickým lesním druhem z této guildy je *Volinus sticticus*. U guildy „tunnelers“, která je do značné míry zjednodušující, protože velcí Geotrupidae hrají v ekosystému jinou roli než například malé druhy rodu *Onthophagus*. Druhy Geotrupidae tak inklinovaly k ekotonu (*Trypocopris vernalis*) a k lesu (*Anoplotrupes stercorosus*), kdežto ostatní druhy „tunnelers“ mimo *Onthophagus coenobita* a *O. verticicornis* měli silnější preferenci k otevřenému stepnímu prostředí.

5.3.2 Poznámky k biotopovým preferencím vybraných druhů

Cílem této kapitoly je rozřadit druhy v Radotínském údolí na biotopové specialisty a generalisty a srovnat je s rozřazením dle Buse et al. 2015 (Tab. 3). Níže jsou komentáře ke druhům, které se v Radotínském údolí chovaly jinak.

Onthophagus ovatus

Tento druh byl nalézán i v jiných biotopech, ale naprostá většina nálezů byla na xerothermním trávníku. V Radotínském údolí bychom jej proto mohli považovat za stepního specialistu.

Onthophagus joannae

Opět byl nalézán na všech biotopech, nicméně preferoval hlavně stepní stanoviště, i když o něco méně, než *O. ovatus*. Překryv biotopových preferencí i rozložení abundancí v sezóně je mezi *O. ovatus* a *O. joannae* značný a mechanismy jejich koexistence tak zůstávají nerozřešeny.

Onthophagus lemur

Tento druh byl nalézán opět na všech biotopech. Výrazně více preferoval stepní biotopy. Rozdíl mezi počtem nalezených jedinců v lese i na ekotonu byl nejvyšší.

Aphodius pedellus

Byli nalezeni pouze dva jedinci, proto biotopovou preferenci nelze relevantně hodnotit, ovšem vzhledem k tomu, že byli jedinci nalezeni na stepi i v lese, lze tento druh považovat za generalistu.

Acrossus luridus

Ačkoli bylo nalezeno příliš málo jedinců pro relevantní zhodnocení biotopových preferencí tohoto druhu, ovšem většina nálezů byla na stepi, jeden na ekotonu, zařadit bychom jej mohli mezi speciality.

Volinus sticticus

V rámci tohoto výzkumu se druh choval jako specialista na lesní prostředí až na nečekanou agregaci na stepi začátkem května 2022.

Trypocopris vernalis

Tento druh se choval jako typický generalista, nejvíce jedinců bylo nalezeno na ekotonu, ovšem byl ve velkém množství nalézán i na dalších stanovištích.

Anoplotrupes stercorosus

V Radotínském údolí se druh chová jako druh se specializací na lesní prostředí.

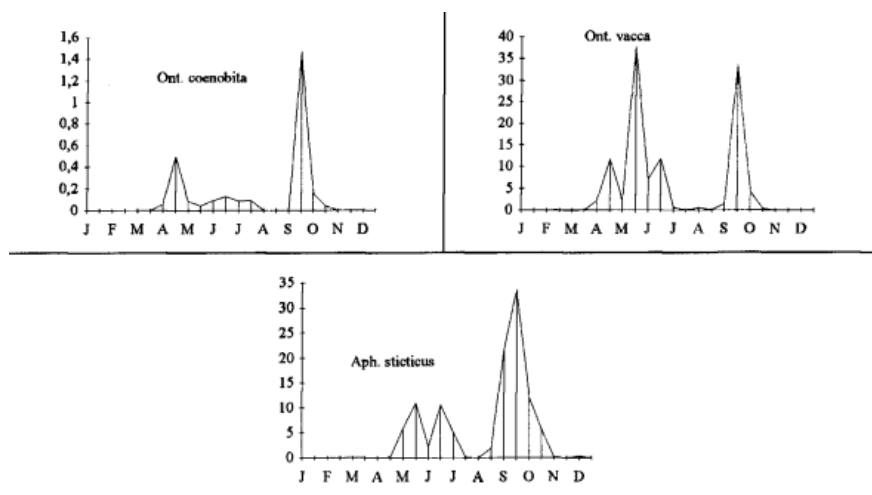
5.4 Sezonní dynamika druhů

Sezonní dynamiku druhů bylo možné relevantně zanalyzovat pouze u obou druhů čeledi Geotrupidae, některých druhů rodu *Onthophagus*, druhu *Sisyphus schaefferi* a druhu *Volinus sticticus*. U ostatních druhů byly nálezy sporadické, což neumožňuje vytvořit si relevantní obrázek o vývoji jejich populací během roku a bylo by zapotřebí nasbírat rozsáhlejší datový soubor.

U druhů rodu *Onthophagus* byly v Radotínském údolí v obou letech zaznamenány vysoké početnosti především na jaře a zkraje léta. S podobnou dynamikou se lze setkat i na jiných místech v Evropě. Například Palestrini et al. (1995) studovali společenstvo koprofágních brouků obývajících trus v italském „předalpi“ (dolina Pesio). Podobně jako v Radotínském údolí brouci projevovali nejnižší hodnoty druhové bohatosti a početnosti během srpna. Druhy rodu *Onthophagus* také převládaly zejména v květnu a červnu, zatímco Aphodiinae měly rozmanitější výskyt během sezóny, přičemž některé převládaly v květnu a červnu, některé v září a jiné v červenci (Palestrini et al. 1995). Přesto, že v Radotínském údolí máme u většiny nalezených druhů z podčeledi Aphoniidae pouze jednotlivé nálezy, celková druhová bohatost v rámci této práce vychází nejsilněji na jaro.

Mnoho druhů v teplejších částech Evropy vykazuje pokles aktivity během letního sucha, zejména v nízkých nadmořských výškách (Lumaret et Kirk 1987, 1991). Kromě jarního vrcholu, který bývá popisován téměř vždy (v teplejších oblastech často už v dubnu), tak mnohdy přichází ještě podzimní vrchol během září, popřípadě října (Lumaret et Kirk 1987, Errousi et al. 2004, Jay-Robert et al. 2008, Mroczyński et Marczak 2018, Cuesta et al. 2021). Názorně to lze vidět na grafu (Obr. 48) z práce Wassmer (1994), kde například *Onthophagus coenobita* má bezkonkurenčně největší populační vrchol během podzimu. Naproti tomu v Radotínském údolí žádný takový podzimní populační nárůst během září zaznamenán nebyl. A to u žádného druhu rodu *Onthophagus*, ani u druhu *Volinus sticticus*. Na mnoha evropských lokalitách podzimní populační vrchol chybí také: například ve francouzském Camargue zaznamenal Lumaret et Kirk (1987) populační vrchol od května do července s následným pomalým poklesem až do listopadu. Často se podzimní nárůst projeví jen u části nalezených druhů (Agoglitta et al. 2012), jako ve zmíněné studii Palestrini et al. (1995), ve které autoři popisují jeden populační vrchol během jara u *Onthophagus ovatus* a *O. illyricus*.

Společenstvo koprofágních brouků v Radotínském údolí svou převahou brouků rodu *Onthophagus* a populačním propadem během léta, připomíná teplomilná společenstva jinde v Evropě. Český kras je velmi teplé území, a navíc skalnatá jižní stráž dokáže teplo dlouho akumulovat.



Obrázek 48. Sezónní dynamika koprofágních druhů *Onthophagus coenobita*, *O. vacca*, a *Volinus sticticus* (dříve *Aphodius sticticus*) (Wassmer 1994).

Rozmanitější výsledky v populační dynamice byly u obou druhů čeledi Geotrupidae a u druhu *Sisyphus schaefferi*. U druhu *T. vernalis* je dynamika populací v rámci Evropy velice pestrá. V rámci tohoto výzkumu byly v roce 2022 nalezeny populační vrcholy v květnu, v červnu, v červenci a v září. V roce 2023 byl jarní vrchol slabší a nejvíc nalezených jedinců bylo začátkem září. Na jiných evropských lokalitách nastal vrchol početnosti tohoto druhu v srpnu (Marczak 2013), ale i v červnu (Byk 2011), případně měl druh v rámci roku výkyvy početnosti s vícero populačními vrcholy v sezoně (Mroczyński et Marczak, 2018, Jarmusz et Bajerlein 2015). *A. stercorosus* měl v Radotínském údolí v roce 2022 tři populační vrcholy, nejvyšší v květnu, červnu a pak začátkem září. V roce 2023 tyto populační vrcholy byly v červnu, červenci a začátkem září. *A. stercorosus* se běžně objevuje jako imago na jaře (od dubna do června) a na podzim (od července do října). V Radotínském údolí jej lze potkat po celou sezonu. Podobné výsledky, jaké byly získány v rámci této práce můžeme najít i jinde: dva vrcholy pozorované početnosti, tj. menší v červenci a větší v září (Byk 2004, 2011). U *Sisyphus schaefferi* byl v roce 2022 zaznamenán populační vrchol začátkem května a pak začátkem června. V roce 2023 byl zaznamenán přetrvávající vrchol mezi květnem a červnem. Chování tohoto druhu relativně odpovídá skrovným datům z literatury, kdy je popisován jeden hlavní populační vrchol během června (Anlas et al. 2011).

Co se týče podčeledi Aphodiinae, tam se již můžeme o populační dynamice většiny nalezených druhů spíše jen dohadovat. Pokud je důvodem tak malých nálezů špatná metodika a populace jsou jinak silné, mohl by výskyt druhů vypadat následujícím způsobem (dle Šlachta et al. 2009); *Melinopterus prodromus*, *M. sphacelatus*, *Acrossus luridus* s vrcholem výskytu v dubnu, *Esymus pusillus*, *Teuchestes fossor* s vrcholem výskytu v květnu, *Colobopterus erraticus* s vrcholem výskytu v červnu, a *Chilothorax distinctus* s největší abundancí v říjnu. Druh *Volinus sticticus* je popisován jako druh s největší početností na jaře a na podzim (Wassmer 1994, Palestrini et al. 1995), případně pouze na jaře (Kamiński et al. 2015). V případě Radotínského údolí byl *Volinus sticticus* nejhojnější během jara, podzimní nárůst zaznamenán nebyl.

Některé druhy Scarabaeidae jsou popisovány jako vícegenerační s přezimujícími dospělci (*Onthophagus coenobita*, *O. ovatus*, *O. fracticornis*, *Melinopterus prodromus*) (Wassmer 1994). Je možné, že přezimují také jako larvy v posledním instaru nebo jako kukly (Kamiński et al. 2015, Gittings et Giller 1997). To je důvod, proč se objevují s oteplením v příhodných podmínkách na jaře.

Je možné, že sběr během září byl příliš brzy a populační nárůst by byl pozorován až později. Je to jistě téma pro další výzkum, vhodné by bylo líčit pasti i během zimního období pro zachycení zimních druhů Aphodiinae (Lumaret et Kirk 1987). Každopádně společenstvo všech koprofágních brouků v Radotínském údolí se chová jako kombinace chování typického temperátního společenstva, kdy aktivita některých koprofágních brouků vrcholí během léta (Hanski & Cambefort, 1991), jako je tomu třeba u *Trypocopris vernalis* a teplomilného společenstva, kdy se druhy na otevřených biotopech vyhýbají letnímu suchu (rod *Onthophagus*).

5.4.1 Poměry samců a samic

V rámci výzkumu byly porovnávány i počty samců a samic u *Trypocopris vernalis* a u všech druhů rodu *Onthophagus*. Zatímco u rodu *Onthophagus* nebyla zaznamenána žádná výrazná převaha jednoho nebo druhého pohlaví (Obr. P1 v Příloze), u *T. vernalis* vyšla celkem jasně převaha samic (Obr. 20, 21). U hmyzu i konkrétně u brouků je převaha samic popisována u různých druhů (Albuquerque et al. 2016). Je to však první doklad o převaze samic u *Trypocopris vernalis*. Je možné, že samců je v populaci skutečně méně, nebo, že samice vyhledávají trus častěji, například kvůli kladení vajec.

U rodu *Copris*, ale i u jiných koprofágů, bývá běžné, že se v populaci vyskytuje určité množství samců s malým nebo téměř žádným rohem (Kerman et al. 2018). Vzhledem k tomu, že samci *Trypocopris vernalis* byli určováni pouze na základě morfologických znaků, je určitá pravděpodobnost, že se v populaci objevili kryptičtí samci. Na druhou stranu, vzhledem k tomu, že se jedná o drobné znaky na předních holeních, které nejsou tak energeticky náročnou strukturou, jakou je roh, je možné spíše uvažovat o chybě při určování starších jedinců s již „ošoupanými“ znaky než o zastoupení samců bez těchto znaků.

5.5 Poměry druhů *Onthophagus joannae* a *O. ovatus*

Na téma početních poměrů mezi těmito dvěma poměrně obtížně odlišitelnými druhy je zatím k dispozici jen málo prací. Je ovšem pravidlem, že *O. joannae* bývá na lokalitách hojnější. Rössner (1992) na německé lokalitě našel jedinců *O. joannae* až třikrát více než *O. ovatus*. K podobnému výsledku dospěl i Ljunberg (2002) ve Švédsku, kde dokonce *O. ovatus* na některých lokalitách chybí. Stejný autor revizí muzejního materiálu z Norska dospěl k názoru, že v Norsku se *O. ovatus* vůbec nevyskytuje a je zde hojný pouze *O. joannae*. Obecně *O. joannae* je druh s širokou ekologickou valencí, je nalézán i v průmyslových oblastech a v lidmi velmi narušených místech (Tych 1981a, b). Oba druhy preferují otevřená stanoviště, ovšem *O. ovatus* se zdá být větším specialistou, kdežto *O. joannae* je nalézán i v zapojenějších lokalitách (Frank et al. 2017). V rámci této diplomové práce bylo možné výše zmíněné trendy jen potvrdit. *Onthophagus joannae* vždy početně významně převyšoval *O. ovatus* a to při všech datech sběru a na všech pastech (až na jednu past 4.5 2022 na ekotonu, kde byl jeden *O. ovatus* a žádný *O. joannae*). *O. joannae* převyšoval *O. ovatus* často desetinásobně, někdy dokonce až třicetinásobně, někdy se *O. ovatus* nevyskytoval vůbec. *O. ovatus* více vázán na xerothermní trávník, než *O. joannae*.

Jak se liší strategie obou druhů, jaký preferují trus, jak žijí larvy, nebo kolik mají samice vajíček; to všechno jsou otázky, které by mohly vést k odpovědi, proč bývá *O. ovatus* početně mnohem méně častý. Práce, které by se tím zabývaly, však zatím neexistují. Víme jen útržkovité informace o tom, že *O. ovatus* bývá nalézán v hlodavčích norách (Zunino et Halffter 2007), nebo že *O. joannae* volí typ biotopu dle nadmořské výšky a sezóny (Menéndez et Gutiérrez 2004). Zajímavým námětem pro další výzkum by mohlo být porovnání a preurčení muzejních nálezů *O. ovatus* a zjistit historické poměry těchto druhů pro

území ČR. Podobně by bylo vhodné podobnou studii provést na mikroklimaticky odlišném habitatu, než je výslunná skalní step na vápenci.

5.6 Velikost populací

Vzhledem k tomu, že se značky u *Trypocopris vernalis* a *Anoplotrupes stercorosus* smývaly, bylo možné vypočítat odhad velikosti populace pouze u *Sisyphus schaefferi*.

Odhad velikosti populace měl dva problémy. Prvním je samotná lokalita; Radotínské údolí je mozaika stepních a lesostepních lokalit. Brouci se pravděpodobně mezi těmito lokalitami přesouvají podle toho, kde zrovna probíhá pastva a do pastí se mohl chytit jen zlomek populace, nebo označení jedinci mohli odletět na jinou pastvinu a již se znovu nechytit.

Největší problém byl ovšem v tom, že není jisté kolik generací za sezonu, druh může mít více generací. Z výsledků by se dalo polemizovat o tom, že druh měl v Radotínském údolí 1-3 generace.

V roce 2022 tak byla na lokalitě odhadnuta velikost populace 9322(+/- 3264) jedinců a v roce 2023 na 10574 (+/- 4482) jedinců. Vzhledem k tomu, že model pracuje s poměry nově odchycených a zpětně odchycených jedinců, je odhad velikosti populace pro rok 2023 vyšší, než pro rok 2022. Rok 2023 byl ovšem pro všechny nalezené druhy populačně slabší; bylo odchyceno výrazně méně jedinců, než v roce 2022. Je proto spíše pravděpodobné, že reálná velikost populace u *S. schaefferi* byla v roce 2023 menší než v roce 2022.

Zajímavým poznatkem byl, že silné agregace druhu *Sisyphus schaefferi* se objevovaly pouze v dopoledních hodinách. Proč tomu tak bylo, je spíše námětem pro další výzkum. Je možné, že všichni jedinci tohoto prokazatelně denního druhu (Rizzotto et al. 2021) jednoduše „odvozí“ svoje kuličky a odpoledne je zpracovávají. Pravděpodobně to není tím, že by brouci preferovali čerstvý trus a nalétávali hlavně na něj. 20. a 21. června 2022 jsem v rámci natáčení filmu o obnově přírody pro rakouskou produkci, nezamýšleně provedl pokus s denní dobou a preferencí čerstvosti. Úkolem bylo natočit druh *Sisyphus schaefferi*, jak si roluje svou kuličku. Záběrů bylo třeba hodně a trus postupně zasychal, a tak jsem musel několikrát pro čerstvý trus. Přílety se skutečně omezily pouze na dopolední hodiny, odpoledne se objevovaly již pouze jednotlivé kusy.

5.7 Metodické problémy se značením brouků

Přestože bylo vyzkoušeno několik způsobů značení pomocí permanentních fixů (viz např. Larsen et Forsyth 2005, Arellano et al. 2008, Noriega et Acosta 2011), značení na chrobáky *Trypocopris vernalis* a *Anoplotrupes stercorosus* s hladkými krovkami příliš nefungovalo a často byli nacházeni jedinci již s nečitelnými značkami (Obr. 49A).



Obrázek 49. A) Značení brouků se u druhů s hladkými krovkami časem smývá. B) Fixem označený jedinec druhu *Sisyphus schaefferi*.

Podobně dopadlo i lepení opalitových čísel na včelí matky pomocí rychletuhnoucího lepidla (Chemopren), na perfektně lesklém povrchu brouků, kteří se několikrát denně zahrabávají do trusu a tvrdé půdy však ani tyto značky dlouho nevydržely. To je i důvod, proč v analýzách velikosti populace jsou výpočty pouze pro druh *Sisyphus schaefferi*. Na jeho hrubém povrchu naopak fix držel dobře (Obr. 49B).

Jednou z možností by bylo vyrytí či vymačkání značek do krovek (Wuergez et Hernández 2020) např. pomocí špendlíku. K této metodě nebylo přistoupeno, protože na lokalitě bylo často takové množství jedinců, že by tento náročnější způsob značení nebyl z časových důvodů možný.

5.8 Managementová doporučení

Zprvu je třeba konstatovat, že lokalita Radotínského údolí je v kontextu většiny české krajiny specifická. Český kras, se svými teplomilnými společenstvy, se velmi liší od okolní krajiny, a tak výsledky tohoto výzkumu rozhodně nelze jednoduše generalizovat.

Na základě Ambrožová et al. (2022) lze doporučit vytvoření světlejšího lesa, kam se budou moci některé světlomilné druhy uchýlit z vypražené stepi. Ohrožené druhy koprofágních druhů zřetelně preferovaly otevřená stanoviště, nebo pro ně nemáme dostatek dat (nalezeno do deseti jedinců), nicméně byly nacházeny i na ekotonu. Vytvořit pozvolnější přechod ze světlejšího lesa do tmavého (např. vyřezáním přebytečných babyk), by mohlo pomoci nejen koprofágům, ale celé řadě dalších druhů (např. motýlům jako je okáč metlicový). Při pastvě by bylo velmi vhodné pouštět zvířata i do lesa, jak bylo zjištěno, v Radotínském údolí se vyskytují minimálně dva druhy, které jsou lesní. Pastva v lese tyto druhy podpoří, navíc se mohou zvětšit i populace Aphodiinae. Kromě toho, pastva v lese přinese obecně přínos pro místní lesostepní faunu a floru.

Vzhledem k tomu, že brouci se vyskytovali téměř po celou sezonu, bezpečné užití antiparazitik je pouze mimo aktivitu koprofágních brouků, tedy v zimě, za delších mrazů a mimo pastvinu. V případě nutnosti, lze využít v létě (druhá polovina července až srpen, případně konec září) „okno“, kdy jedinců není tolik. Ovšem u velké části nalezených druhů nebylo nalezeno dostatek jedinců na to, aby se dalo konstatovat, kdy mají populační vrcholy a lze předpokládat, že jejich populace jsou malé a zranitelné, a proto by se chovatelé měli odčervení celého stáda na lokalitě vyvarovat a u dlouhodobě účinkujících přípravků jako je Ivermectin, dodržovat alespoň měsíční karanténu zvířat mimo pastvinu.

Dalším krokem k ochraně koprofágů je poznání jejich života, které je stále malé. Data o ekologii larev by také byla velmi užitečná, ale bohužel jsou z velké části nikdy neprozkoumané. Schopnost dospělých koprofágních brouků vybírat si výkaly býložravců podle jejich dostupnosti a vybírat biotopy podle jejich mikroklimatických požadavků může být také jistě u tak ekologicky významných živočichů, studováno detailněji.

Co však víme je, že nejvyšší úroveň druhové rozmanitosti koprofágních brouků je v mozaikovitých ekosystémech charakterizovaných otevřenými a zalesněnými biotopy a obývané několika druhy kopytníků.

V případě ochrany stepních lokalit, kde neprobíhá extenzivní pastva je nutné nezabraňovat přístupu volně žijících kopytníků (to může být v rozporu např. s ochranou některých orchidejí). Také kombinace pasených druhů zvířat může přispět, přesto, že se nejedná o nejdůležitější proměnnou. Nepasené oblasti, pokud nejsou příliš vzdálené od pasených (např. několik desítek kilometrů), mohou být obývány ekologicky podobnými společenstvy (Jameson, 1989). Z hlediska ekologie hmyzu v krajině (Samways, 1993) jsou nejlepšími

podmínkami pro zachování rozmanitosti hmyzu tam, kde jsou pasené ostrůvky a koridory a dostupnost trusu je tak celoročně. Pokud je matrice zemědělskou monokulturou, měly by být zachovány zbytky lesíků, luk a pastvin. Stejně tak, pokud je matrice les, měly by být udržovány ostrůvky otevřených biotopů. Čím větší a členitější je pastvina, nebo mozaika pastvin, tím stoupá počet druhů, a hlavně druhů specialistů (Buse et al. 2015).

Agroekologická opatření a regenerativní zemědělství, která zahrnují plochy s posouvající se pastvou, by mohla být správným přístupem, jak pomoci koprofágním broukům se šířit. Důležité mohou být i pasené úhory, kde je hodně ploch s vyšší vegetací, i plošky s obnaženou půdou. Tento typ managementu je málo využíván, nicméně by mohl v návaznosti na druhově bohaté lokality přinést znatelný efekt pro populace koprofágních brouků (Frenzel et Fischer 2022). Naproti tomu, v zalesněných oblastech by měly být zachovány populace divokých či polodivokých kopytníků a měla by být udržována určitá forma lidského zásahu, zejména mýtiny používané pro pastvu.

Na co je dále třeba pamatovat z pohledu orgánů ochrany přírody? Pro koprofágní brouky je důležitá kontinuita pastvy. Z mnoha výzkumů víme, že jakmile hustota zvířat v krajině klesne pod určitou úroveň a pastviny přestanou být propojené, metapopulace koprofágů se mohou začít bortit. Příkladem může být například kolapsy místních populací některých druhů Aphodiinae nebo ubývání dříve běžných druhů rodu *Onthophagus* (Biström et al. 1991). Při soutěžích na ochranářskou pastvu by měla být pozitivně hodnocena lokálnost pastevců, kteří budou mít svá zvířata nedaleko lokality i v době, kdy nebudou zajišťovat ochranářskou zakázku. Rozvážet stáda kamionem po celých Čechách může dávat smysl z hlediska ekonomických, nicméně podpora a vzdělávání lokálních pastevců bude znamenat lepší ochranářské úspěchy. Díky lokálním pastevcům bude také možné lépe organizovat pastvu i na malých lokalitách a zvyšovat tak pomocí těchto nášlapných kamenů možnost přežití a šíření nejen koprofágních brouků, především těch, kteří se specializují na otevřené habitaty (například viz nález drabčíka *Emus hirtus*, Obr. 50). Přesto, že největší hodnotu mají lokality, na kterých se pase kontinuálně alespoň několik desítek let (Paschetta et al. 2013), vytváření nášlapných kamenů dává naději, že se i ohrožené druhy budou moci zpětně rozšířit do krajiny.

Doufejme také, že se budou rozšiřovat místa s volnou pastvou divokých a polodivokých zubrů, polodivokých koní a skotu. Kontinuální, ale extenzivní pastva po celý rok vytváří ideální podmínky pro pastevní druhy (Čížek et Konvička 2006, Jirků et al. 2013).



Obrázek 50. Přestože se výzkum drabčičky (Staphylinidae) nezabýval, jako ochranářskou zajímavost přikládám nález z pasti č.5, ve které byl 3.6.2022 nalezen drabčičk *Emus hirtus*. Jedná se o druh, který byl na lokalitě znovunalezen po více než šedesáti letech.

5.9 Seznam nalezených druhů s komentářem

Čeleď Scarabaeidae: Scarabaeinae (kategorie ohrožení dle červeného seznamu; Král et Bezděk 2017)

Sisyphus schaefferi (Linnaeus, 1758)

Kategorie ohrožení: VU (ohrožený)

Tento druh je jediným našim druhem „hovnivála“, který si válí kuličku. Druh má velmi zajímavé projevy epigamního chování. Brouky na trusu můžeme pozorovat od brzkého jara, do konce léta, reprodukční páry se objevují o něco později (Rizzotto et al. 2021). *Sisyphus schaefferi* je typickým obyvatelem nejteplejších míst naší stredoevropské krajiny. Jedná se o druh suchých výslunných pastvin, především v teplých oblastech, jako je jižní Morava, České středohoří, nebo Český kras. V Česku má *S. schaefferi* hranici svého severního rozšíření. Druh může mít během jedné sezony až několik generací (NDOP 2024).

Významný je tento druh tím, že se jedná o jediného našeho skutečného hovnivála („roller“), který je typický svým valením kuliček. Ty mohou být jak potravní, tak sloužit k vytvoření hnízda pro larvy, přičemž kuličky na tvorbu hnízda jsou zpravidla větší. Jedinci o vytvoření kuličky často bojují, respektive si je kradou (Rizzotto et al. 2021).

Jedná se o zranitelný druh, protože se upustilo od pastvy na suchých, teplých místech, které *S. schaefferi* vyhledává. Velikost populací a zkoumání dynamiky výskytu tohoto druhu během roku u nás zatím nikdo nezkoumal, přitom se zde, na okraji areálu, může vyskytovat nezvyklá variabilita chování druhu.

Onthophagus coenobita (Herbst, 1783)

Tento krásný brouk s fialovým leskem na krovkách i štítu obývá louky, mýtiny i okraje lesů. Vyskytuje se po celé Evropě a na pastvinách západní Asie (Balthasar 1963a, b). U nás je zatím poměrně hojný, ovšem kvůli odčervování hospodářských zvířat z některých lokalit mizí. Na rozdíl od některých jemu blízce příbuzných druhů (např. *O. medius*) je schopen obsazovat i silně zastíněná místa uvnitř lesa (Cuesta et Lobo 2021). Během roku vytváří až několik populačních cyklů, při nichž se může stát naprosto dominantním druhem v trusu, což je dáno i jeho širokou ekologickou valencí. Ta se projevuje i tím, že je nalézán běžně v mršinách a lidských exkrementech, lze jej tak běžně potkat i v centru Prahy (Král, ústní sdělení). Jedná se o typický druh světlých dubových lesů (Lumaret et Kirk 1987), ovšem v rámci tohoto výzkumu se projevil jako typický generalista (podobně jako v dalších studiích např. Wassmer 1995).

Onthophagus fracticornis (Preyssler, 1790)

Přesto, že se jedná o primárně koprofágní druh, můžeme ho, podobně jako ostatní druhy našich větších onthophagů, nalézt i na mršinách (Král et Vítner 1996). Je to jeden z našich nejhojnějších druhů otevřených, případně polostinných stanovišť, v Radotínském údolí byl jeho výskyt potvrzen během celé sezóny. Je to druh s velkou variabilitou velikosti samčích rohů, což je dáno environmentálními podmínkami a množstvím živin dostupných v potravě během vývoje (Macagno et al. 2009). Běžně lze tak nacházet samce i zcela bez rohů (Macango et al. 2009).

Onthophagus medius (Kugelann, 1792)

Kategorie ohrožení: VU (ohrožený)

Jedná se o jeden z našich největších druhů rodu *Onthophagus* a rozhodně největší nalezený druh lejnožrouta (r. *Onthophagus*) v Radotínském údolí. Jedná se o nepočteného brouka, který se vyskytuje velmi roztroušeně a dle IUCN se jedná o zranitelný taxon. Kryptickým druhem je *O. vacca*, za nějž byl *O. medius* považován až do roku 2010, nicméně muzejní sbírky potvrdily historický výskyt *O. medius* i na území ČR, shodou okolností právě z okolí Radotína. Vrchol výskytu tohoto druhu je během května (Roessner et al. 2010), existují však i další nové nálezy z Prahy (Sommer et al. 2023). 26.5.2022 byla nalezena velice barevně zajímavá forma *O. medius*. Většina jedinců má na krovkách černé zrnění, tato nalezená samička měla na krovkách pravidelné pruhy (Obr. 51).



Obrázek 51. Zajímavá morfologická forma druhu *Onthophagus medius*.

Onthophagus illyricus (Scopoli, 1763)

Kategorie ohrožení: VU (ohrožený)

Jedná se o poměrně vzácný druh, který se u nás vyskytuje pouze na nejteplejších místech, lokálně je již vymřelý (Vitner et Král 1993). V minulosti je popisovaný právě například z okolí Radotína (Tesař 1957). Často se také objevuje v Českém krasu, kde vyhledává pastviny s probíhající ochrannářskou pastvou (Hrůzová 2019), stejně jako je tomu v Praze (Sommer et al. 2023).

Onthophagus lemur (Fabricius, 1781)

Kategorie ohrožení: NT (téměř ohrožený)

U nás méně rozšířený, téměř ohrožený (NT), a dokonce chráněný druh. V Českém krasu je však relativně hojný (Hrůzová 2019), stejně tak i na odlesněných kopcích na Lounsku (Juřena et al. 2008). Historicky je popsán z Chuchelského háje (Tesař 1957). V Radotínském údolí se jedná o nejpočetnějšího zástupce „větších druhů“ rodu *Onthophagus*. Jižně od České republiky bývá na některých místech velmi hojný (Lumaret et Kirk 1991). Během roku má až několik generací, které se mohou i vzájemně překrývat (Lumaret et Kirk 1987).

Onthophagus joannae (Goljan, 1953)

Jedná se o menší druh, který je kryptický s druhem *Onthophagus ovatus*. Za toho byl až do roku 1953 pokládán (Tesař 1957), přesto, že je poměrně široce rozšířen. O jeho ekologii toho zatím víme velmi málo, v teplých oblastech dokáže žít i ve světlých lesích (Somay et al. 2020), preferuje ovšem otevřená stanoviště, na kterých si dle aktuální podmínky volí nižší či

zapojenější porost (Menéndez et Gutiérrez 2004). Celkově se tedy jedná o celkem široce rozšířený druh s velkou ekologickou valencí. Vyskytuje se po celou sezónu, od března/dubna až do října, stejně jako jeho kryptický druh, *O. ovatus*.

Onthophagus ovatus (Linnaeus, 1767)

Dlouho byl uváděn jako zcela nejhojnější druh rodu *Onthophagus*. Po rozdělení druhů *O. ovatus* a *O. joannae* se však ukazuje, že zdaleka není tak rozšířen, jak se původně myslelo (Král et Vitner 1993). Na území ČR se vyskytuje často společně s druhem *O. joannae*, ovšem mnohdy v menším počtu (např. Drdová 1998). I v Radotínském údolí tomu tak bylo, výrazně dominoval *O. joannae* a *O. ovatus* se vyskytoval v podstatě řádově nižších počtech. *O. joannae* je častější i jinde v Evropě, a to i severně od ČR, např. ve Švédsku. Pravděpodobně se jedná o ustupující druh (Týr 2021).

Onthophagus verticicornis (Laicharting, 1781)

Kategorie ohrožení: NT (téměř ohrožený)

Na území Prahy byl popsán v roce 1957 (Tesař 1957) a znovu nalezen až po více než šedesáti letech (Sommer et al. 2023). Bohaté nálezy v Radotínském údolí i v rámci této práce naznačuje, že v Radotínském údolí je populace stabilní. V Radotínském údolí preferoval step, ale byl hojně nacházen i na ekotonu a na stepi.

Euoniticellus fulvus (Goeze, 1777)

Kategorie ohrožení: VU (ohrožený)

Teplomilný druh, který byl donedávna považovaný za vymřelý v celých Čechách (Juřena et al. 2008). Z okolí Radotína je uváděn už v padesátých letech (Tesař 1957). Pravděpodobně byl dlouho přehlížen, ale v Čechách se opět začal šířit (Peřinková et Fischer 2010). Při této studii bylo nalezeno jen několik jedinců tohoto druhu, Lokálně se však jedná o velmi hojný druh např. v Podýjí (Ambrožová et al. 2020). Obecně v České republice a na Slovensku se vyskytuje jen vzácně a nebývá hojný, stejně jako tomu bylo v Radotínském údolí.

Čeleď Scarabaeidae: Aphodiinae

Melinopterus consputus (Creutzer, 1799)

Kategorie ohrožení: VU (ohrožený)

Málo běžný druh, který se ovšem v posledních letech začíná šířit. Je to druh vyskytující se na jaře a pak později v létě/na podzim (Mertlík 2020). V tomto výzkumu byl nalezen pouhý jeden jedinec na ekotonu, takže máme jen velmi malou představu o tom, jak se zdejší populace chová.

Acrossus luridus (Fabricius, 1775)

Jedná se o široce rozšířený druh s relativně širokou ekologickou valencí. Stejně jako jiné druhy hnojníků, dokáže, kromě trusu, využívat i zahnívajících organickou hmotu. Lze jej nalézt například v hniající posečené trávě, takže se často rychle objeví i na nově založených pastvinách. V Radotínském údolí bylo během května 2022 nalezeno 10 jedinců, 9 na stepi, 1 na ekotonu, v roce 2023 již nebyl zachycen žádný.

Aphodius pedellus (De Geer, 1774)

Jedná se především jarní druh, ovšem lze jej nalézt v menších počtech i v létě. V rámci této studie byli nalezeni pouze dva jedinci, jeden na stepi, druhý v lese. Pod určením *Aphodius pedellus* se může skrývat i druh *Aphodius fimetarius*, patří totiž k druhovému komplexu, který není možné morfologickými metodami určit (Miraldo et al. 2014). Nalezeni byli dva jedinci, jeden na stepi, druhý v lese.

Colobopterus erraticus (Linnaeus, 1758).

Široce rozšířený druh, který preferuje otevřené až polostinné biotopy, vyskytuje se v rámci celé sezóny. Nalezen na stepi a na ekotonu.

Esymus pusillus (Herbst, 1789)

Široce rozšířený druh preferující otevřené biotopy. Vyskytuje se od května do července. Nalezen na všech biotopech.

Limarus zenkeri (Germar, 1813)

Lokálně hojný druh vyskytující se na otevřených pastvinách a hojně v řídkých lesích. Nalezen v jednom jedinci na ekotonu.

Melinopterus prodromus (Brahm, 1790)

Hojný druh vyskytující se po celou sezónu na všech biotopech (Hanski 1980), preferuje však otevřenější biotopy (Wassmer 1995) to se potvrdilo i Radotínském údolí. Druhý nejhojnější druh z podčeledi Aphodiinae. Nalezen na všech biotopech, nejvíce na stepi.

Melinopterus sphaelatus (Panzer, 1798)

Dle dostupných údajů se vyskytuje na velmi málo lokalitách, ale je pravděpodobné, že bude mnohem rozšířenější, než je uváděno. Vyskytuje se roztroušeně a je nacházen v podstatě po celé ČR (Ambrožová et al. 2018, Mertlík 2020). Z okolí Radotína je uváděn už v polovině padesátých let (Tesař 1957). Jedná se o potvrzení druhu po více než 60 letech, nalezen byl jeden jedinec na ekotonu.

Teuchestes fossor (Linnaeus, 1758)

Hojný druh, který se vyskytuje po celou sezónu. Byl nalezen v počtu pěti jedinců, z čehož 4 jedinci byli na stepi a jeden byl v lese.

Volinus sticticus (Panzer, 1798)

Nejhojněji nalézáný hnojník v této studii, nalezlo se celkem 327 jedinců (ostatních Aphodiinae bylo nalezeno nejvíce 49 jedinců u *M. prodromus*). Tento lesní druh se vyskytuje v průběhu celé sezóny a dokáže vytvořit mohutné populační hustoty (Diedus et al. 2022). V Radotínském údolí byl nalézán na stepi pouze výjimečně, vyskytoval se především na ekotonu a především v lese.

Rhodaphodius foetens (Fabricius, 1787)

Kategorie ohrožení: NT (téměř ohrožený)

Druh, který se dnes více šíří (Juřena et al. 2008), nicméně ještě v devadesátých letech byl považován za relativně vzácného (Juřena et al. 2000). V Radotínském údolí byl v rámci tohoto výzkumu nalezen pouze jeden jedinec. Pro danou lokalitu se jedná o první nález vůbec a je proto možné, že se sem rozšířil až recentně.

Čeď Geotrupidae: *Trypocopris vernalis* (Linnaeus, 1758) a *Anoplotrupes stercorosus* (Hartmann, 1791)

Chrobák jarní (*Trypocopris vernalis*) je typickým obyvatelem našich lesů a luk. Jedná se o nejhojnější druh velkých chrobáků u nás. Studie zabývající se ekologií tohoto druhu se shodují na tom, že *T. vernalis* preferuje především mladší lesní porosty, holiny a světlé lesy. Ve starších, pralesovitých, případně hodně zapojených tmavých lesích, ho početně vždy převládá chrobák lesní (*Anoplotrupes stercorosus*), který tento typ habitatu preferuje (např. Marczak 2013). Na rozdíl od *A. stercorosus*, lze druh *T. vernalis* potkat i na otevřených stepních biotopech. Tyto dva druhy se také liší vývojem populace v rámci roku. U *T. vernalis*

je období hlavního výskytu začátkem léta, kdežto *A. stercorosus* má v rámci roku výraznější populační vrcholy. Podle Burakowski et al. (1983) se *A. stercorosus* objevuje jako imago na jaře (od dubna do června) a na podzim (od července do října). Tuto skutečnost potvrzují i nálezy dalších autorů (např. Kočárek 2003). *A. stercorosus* zároveň nevykazuje tak širokou ekologickou valenci, jako chrobák jarní a preferuje pouze lesní porosty, protože se částečně může živit i tlejícím dřevem (Byk et Semkiw 2010) a pro rozmnožování se setkává často i na mršinách (Weithmann et al. 2020). *A. stercorosus* se dokonce nevyskytuje ani v mladých porostech do 20 let nebo na holinách obklopených lesem, případně pouze, pokud by se jednalo o hustý, tmavý houštinový porost. Byk (2004) rovněž zaznamenal vyšší počty chycených chrobáků lesních s rostoucím věkem lesa – zkoumal habitaty ve škále od vykáčených ploch přes houští až po zralé stromové porosty, v nichž bylo *A. stercorosus* zdaleka nejvíce. Podobné výsledky byly také získány při výzkumu těchto druhů na zalesněných bývalých zemědělských plochách. *T. vernalis* je naopak druh spojený s mladšími fázemi vývoje lesa, tedy se spíše světlejšími porosty. V houštinách, světlých mladých porostech, ale i lesích s nízkým zakmeněním bývá nalézáno více jedinců tohoto druhu než ve tmavém lese. To naznačuje preferenci chrobáka jarního k ekotonovým zónám, jako například světlým přechodům mezi lesem a bezlesím. Stejné preference byly potvrzeny i v rámci tohoto výzkumu; *T. vernalis* je větší generalista, nicméně nejvíce jedinců bylo nalezeno na světlém ekotonu. *A. stercorosus* byl naopak striktně lesní druh, který se zcela výjimečně objevil na ekotonu, a na xerothermním biotopu nebyl nalezen vůbec. Jednalo se tak o největšího habitatového specialistu, který byl v rámci této studie v Radotínském údolí nalezen.

6. Závěr

Výsledky výzkumu rozšiřují faunistické poznání koprofágních brouků z čeledi Scarabaeidae a Geotrupidae v Radotínském údolí. Lokalita je pro zdejší populace významná, ukazuje to jak vysoká druhová bohatost, tak i výskyt vzácných a ohrožených druhů, které z naší krajiny jinde mizí. Populace zákonem chráněného chrobáka vrubounovitého (*Sisyphus schaefferi*) je na lokalitě obrovská, pravděpodobně čítá okolo 10 tis. jedinců. Přesto, že brzce jarní, zimní a pozdně podzimní druhy nemohly být zachyceny, ukazuje se lokalita s celoročním pobytem neodčervovaných zvířat jako velmi vhodné místo pro vývoj populací koprofágních brouků. Managementové zásahy jsou nastaveny dobře a pokud bude pokračovat i částečné prosvětlování dubového lesa, mohou se brzy začít objevit i druhy, jejichž populace se nyní skrývají pod hranicí pozorovatelnosti, třeba na zvěři spásaných světlinách.

Z množství druhů koprofágů profitují samotní pastevcí, brouci trus rychle odstraňují a zabraňují šíření vnitřních parazitů a je i v zájmu ochrany přírody pastvu na zdejších skalních stepích podporovat, protože byly nalezeny i druhy ohrožené (*Onthophagus medius*, *O. lemur*, *Eoniticellus fulvus*, *Sisyphus schaefferi*).

Jeden z potenciálních nedostatků výzkumu mohla být krátká expozice pastí, do kterých se mohly chytat pouze zlomky zdejších populací zástupců z podčeledi Aphodiinae. Námětem pro další výzkum by tedy mohlo být ověřit, zda se při expozici pastí po alespoň 48 h nenachytá více jedinců z podčeledi Aphodiinae, protože jsou v literatuře důkazy o tom, že některé druhy jsou noční a večerní, případně preferují starší trus (Lobo et Cuesta 2021). Zajímavým doplněním této práce by mohlo být porovnání poměrů *Onthophagus joannae* a *O. ovatus* z muzejního materiálu. Vzhledem k tomu, že *O. joannae* byl popsán až v 50. letech 20. století a od *O. ovatus* je determinovatelný poměrně obtížně, bylo by zajímavé staré muzejní sbírky revidovat a zjistit populační trendy těchto dvou druhů v minulosti. V Radotínském údolí byl výrazně méně často nalézán *O. ovatus*, zajímavé by bylo zjistit, zda se jedná o trvalý trend, nebo se jedná až o novodobý výkyv. Velmi zajímavé by bylo také porovnat lokality před a po reintrodukcí sysla obecného, protože je možné, že trus a nory hlodavců mohou být pro některé druhy vhodným útočištěm.

Dalším metodickým problémem bylo smývání značek na obou druzích chrobáků *Anoplotrupes stercorosus* a *Trypocopris vernalis*. Jako další možnost značení by bylo pravděpodobně nutné použít diskutované skarifikační metody.

Cíle práce se, kromě problémů se značením chrobáků, podařilo splnit. Bylo zachyceno komplexní společenstvo koprofágních brouků na lokalitě a některé druhy byly znovuobjeveny po více než šedesáti letech. Byly zdokumentovány poměrové rozdíly mezi početnostmi jednotlivých druhů a popsána populační dynamika nalezených zástupců z čeledí Scarabaeidae a Geotrupidae. Jedná se o první práci, která se věnuje populační dynamice druhů na území českého krasu.

Radotínské údolí je na koprofágní brouky poměrně bohaté území, které bylo z hlediska ochrany přírody dlouho opomíjeno a ochránářská pastva byla zavedena až v roce 2017. Je dobře, že faunistická data jsou zachycena takto na začátku a pokud kontinuita pastvy bude zachována, bude zajímavé sledovat, jak se dynamika populací i množství druhů budou v dalších letech vyvíjet.

7. Seznam použité literatury

- Agoglitta, R., Moreno, C. E., Zunino, M., Bonsignori, G., & Dellacasa, M. (2012). Cumulative annual dung beetle diversity in Mediterranean seasonal environments. *Ecological Research*, 27, 387-395.
- Albuquerque, L. S. C. D., Grossi, P. C., & Iannuzzi, L. (2016). Flight patterns and sex ratio of beetles of the subfamily Dynastinae (Coleoptera, Melolonthidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 60, 248-254.
- Ambrožová L., Sládeček F. X. J. & Čížek L. (2019). Koprofágní vrubounovití (Scarabaeidae) a chrobákovití (Geotrupidae) brouci na vybraných lokalitách Šumavy a jejich odpověď na aplikaci antiparazitik u hospodářských zvířat. *Silva Gabreta*, 25, 15–24.
- Ambrožová L., Sládeček F. X. J., Roučková R., Dvořák V. & Čížek L. (2020). Koprofágní vrubounovití (Scarabaeidae) a chrobákovití (Geotrupidae) brouci na vybraných lokalitách Šumavy a jejich odpověď na aplikaci antiparazitik u hospodářských zvířat II. *Silva Gabreta* 26, 1–14.
- Ambrožová, L., Finnberg, S., Feldmann, B., Buse, J., Preuss, H., Ewald, J., & Thorn, S. (2022). Coppicing and topsoil removal promote diversity of dung-inhabiting beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae, Staphylinidae) in forests. *Agricultural and Forest Entomology*, 24(1), 104–113.
- Anlaş, S., Keith, D., & Tezcan, S. (2011). Notes on the seasonal dynamics of some coprophagous Scarabaeoidea (Coleoptera) species in Manisa province, western Anatolia. *Turkish Journal of Entomology*, 35(3), 447–460.
- Arellano, L., León-Cortés, J. L., & Ovaskainen, O. (2008). Patterns of abundance and movement in relation to landscape structure: a study of a common scarab (*Canthon cyanellus cyanellus*) in Southern Mexico. *Landscape Ecology*, 23, 69–78.
- Archangelsky, M. (2004). Higher-level phylogeny of Hydrophilinae (Coleoptera: Hydrophilidae) based on larval, pupal and adult characters. *Systematic Entomology*, 29(2), 188–214.

- Bacal, S., & Munteanu, N. (2012). Contribution to the knowledge of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeinae) from meadows and pastures in the Republic of Moldova. *Marisia. Studii și Materiale. Științele Naturii*, (32), 109–116.
- Balthasar, V. (1963a). *Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palaearktischen und orientalischen Region. Band 1*. Verlag der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften. Praha.
- Balthasar, V. (1963b). *Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palaearktischen und orientalischen Region. Band 2*. Verlag der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften. Praha.
- Balthasar, V. (1964). *Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palaearktischen und orientalischen Region. Band 3*. Verlag der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften. Praha.
- Bang, H. S., Lee, J. H., Kwon, O. S., Na, Y. E., Jang, Y. S., & Kim, W. H. (2005). Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil. *Applied Soil Ecology*, 29(2), 165–171.
- Barbero, E., Palestrini, C., & Rolando, A. (1999). Dung beetle conservation: effects of habitat and resource selection (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Insect Conservation*, 3, 75–84.
- Bernon, G. (1981). Species abundance and diversity of the Coleoptera component of a South African cow dung community, and associated insect predators (Doctoral dissertation). Bowling Green State University, USA.
- Biström, O., Silfverberg, H., & Rutanen, I. (1991). Abundance and distribution of coprophilous Histerini (Histeridae) and *Onthophagus* and *Aphodius* (Scarabaeidae) in Finland (Coleoptera). *Entomologica Fennica*, 2(2), 53–66.
- Bornemissza, G. F. (1970). Insectary studies on the control of dung breeding flies by the activity of the dung beetle, *Onthophagus gazella* F. (Coleoptera: Scarabaeinae). *Australian Journal of Entomology*, 9(1), 31–41.
- Bornemissza, G. F. (1979). The Australian dung beetle research unit in Pretoria. *South African Journal of Science*, 75(6), 257.
- Buckland, P. I., & Buckland, P. C. (2019). When a ‘waterhole’ is full of dung: An illustration of the importance of environmental evidence for refining archaeological interpretation of excavated features. *Archaeometry*, 61(4), 977–990.
- Buse, J., Šlachta, M., Sladeczek, F. X., Pung, M., Wagner, T., & Entling, M. H. (2015). Relative importance of pasture size and grazing continuity for the long-term conservation of European dung beetles. *Biological Conservation*, 187, 112–119.
- Byk, A. (2004). The effect of afforestations on population dynamics of *Anoplotrupes stercorosus* (Hartm.). *Sylvan*, 148(3), 28–34.
- Byk, A. (2011). Abundance and composition of Geotrupidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) in the developmental cycle of pine stands in Człuchów Forest (NW Poland). *Baltic Journal of Coleopterology*, 11(2), 171–186.

- Byk, A. (2012). Abundance and composition of coprophagous Scarabaeidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) in the developmental cycle of pine stands in Człuchów Forest (NW Poland). *Baltic Journal of Coleopterology*, 12(2), 127–144.
- Byk, A., & Piętka, J. (2018). Dung beetles and their role in the nature. *Edukacja Biologiczna i Środowiskowa*, 1, 17–26.
- Byk, A., & Rutkiewicz, A. (2020). Struktura zgrupowań koprofagicznych poświętników (Coleoptera: Scarabaeoidea) i ich dynamika sezonowa w uprawach i młodnikach sosnowych w Lasach Człuchowskich (północno-zachodnia Polska). *Sylvan*, 164(06), 482–496.
- Byk, A., & Semkiw, P. (2010). Habitat preferences of the forest dung beetle *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba, 1791) (Coleoptera: Geotrupidae) in the Białowieża Forest. *Acta Scientiarum Polonorum Silvarum Colendarum Ratio et Industria Lignaria*, 9(3–4), 17–28.
- Byk, A., & Węgrzynowicz, P. (2015). The structure and seasonal dynamics of coprophagous Scarabaeoidea (Coleoptera) communities in later developmental stages of pine stands in NW Poland. *Journal of the Entomological Research Society*, 17(3), 39–57.
- Cambefort, Y., & Hanski, I. (1991). Dung beetle population biology. *Dung Beetle Ecology*, 1, 36–50.
- Carpaneto, G. M., Mazziotta, A., & Valerio, L. (2007). Inferring species decline from collection records: roller dung beetles in Italy (Coleoptera, Scarabaeidae). *Diversity and Distributions*, 13(6), 903–919.
- Cruz-Rosales, M., Martínez M, I., López-Collado, J., Vargas-Mendoza, M., González-Hernández, H., & Fajersson, P. (2012). Effect of ivermectin on the survival and fecundity of *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revista de Biología Tropical*, 60(1), 333–345.
- Cuesta, E., & Lobo, J. M. (2021). Can the spectrophotometric response of the elytra explain environmental preferences? A study in seven *Onthophagus* species (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 225, 112348.
- Cuesta, E., Mingarro, M., & Lobo, J. M. (2021). Between locality variations in the seasonal patterns of dung beetles: the role of phenology in mitigating global warming effects. *Ecological Entomology*, 46(3), 592–600.
- Čížek L., Konvička M. (2006): Pastva a biodiverzita. In Mládek J., Pavlů V., Hejzman M., Gaisler J. (eds.). *Pastva jako prostředek údržby trvalých travních porostů v chráněných územích* 6. VÚRV. Praha.
- Čížek, O., Zámečník, J., Tropek, R., Kočárek, P., & Konvička, M. (2012). Diversification of mowing regime increases arthropods diversity in species-poor cultural hay meadows. *Journal of Insect Conservation*, 16, 215–226.
- Diedus, V., Chumak, M., Chumak, V., Glotov, S., Hleb, R., Khrapov, D., & Motruk, Y. (2022). Beetle communities (Insecta: Coleoptera) of beech forests at the foothills of the Volcanic Carpathians, Ukraine. *Baltic Journal of Coleopterology*, 22(2), 443–471.
- Dormont, L., Rapior, S., McKey, D. B., & Lumaret, J. P. (2007). Influence of dung volatiles on the process of resource selection by coprophagous beetles. *Chemoecology*, 17(1), 23–30.

- Doube, B. M., & Wardhaugh, K. G. (1991). Habitat associations and niche partitioning in an island dung beetle community. *Acta Ecologica*, 12(4), 451–459.
- Drdová M. 1998. Koprofágní brouci (Coleoptera: Scarabaeidae, Hydrophilidae) pražské zoologické zahrady a okolí. Diplomová práce. Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova, Praha.
- Dunson, W. A., & Travis, J. (1991). The role of abiotic factors in community organization. *The American Naturalist*, 138(5), 1067–1091.
- Errouissi, F., Jay-Robert, P., Lumaret, J. P., & Piau, O. (2004). Composition and structure of dung beetle (Coleoptera: Aphodiidae, Geotrupidae, Scarabaeidae) assemblages in mountain grasslands of the Southern Alps. *Annals of the Entomological Society of America*, 97(4), 701–709.
- Errouissi, F., Labidi, I., & Nouira, S. (2009). Seasonal occurrence and local coexistence within scarabaeid dung beetle guilds (Coleoptera: Scarabaeoidea) in Tunisian pasture. *European Journal of Entomology*, 106(1), 85.
- Feehan, J., Hughes, R. D., Bryce, M. A., & Runko, S. (1985). Bush fly abundance and population events in relation to dung beetle catches on the south coast of New South Wales. *Australian Journal of Entomology*, 24(1), 37–43.
- Fincher, G. T., Stewart, T. B., & Davis, R. (1970). Attraction of coprophagous beetles to feces of various animals. *The Journal of Parasitology*, 378–383.
- Finn, J. A., & Giller, P. S. (2000). Patch size and colonisation patterns: an experimental analysis using north temperate coprophagous dung beetles. *Ecography*, 23(3), 315–327.
- Finn, J. A., & Giller, P. S. (2002). Experimental investigations of colonisation by north temperate dung beetles of different types of domestic herbivore dung. *Applied Soil Ecology*, 20(1), 1–13.
- Finn, J. A., & Gittings, T. (2003). A review of competition in north temperate dung beetle communities. *Ecological Entomology*, 28(1), 1–13.
- Finn, J. A., Gittings, T., & Giller, P. S. (1999). Spatial and temporal variation in species composition of dung beetle assemblages in southern Ireland. *Ecological Entomology*, 24(1), 24–36.
- Frank, K., Hülsmann, M., Assmann, T., Schmitt, T., & Blüthgen, N. (2017). Land use affects dung beetle communities and their ecosystem service in forests and grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 243, 114–122.
- Frenzel, T., & Fischer, K. (2022). Fallows benefit beetle conservation in a traditionally managed grassland landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 327, 107829.
- Galante, E., Garcia-Roman, M., Barrera, I., & Galindo, P. (1991). Comparison of spatial distribution patterns of dung-feeding scarabs (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae) in wooded and open pastureland in the Mediterranean “Dehesa” area of the Iberian Peninsula. *Environmental Entomology*, 20(1), 90–97.
- Galante, E., Mena, J., & Lumbreras, C. (1995). Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae) attracted to fresh cattle dung in wooded and open pasture. *Environmental Entomology*, 24(5), 1063–1068.

- Giller, P. S., & Doube, B. M. (1989). Experimental analysis of inter-and intraspecific competition in dung beetle communities. *The Journal of Animal Ecology*, 129–142.
- Gittings, T., & Giller, P. S. (1997). Life history traits and resource utilisation in an assemblage of north temperate *Aphodius* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography*, 20(1), 55–66.
- Gittings, T., & Giller, P. S. (1998). Resource quality and the colonisation and succession of coprophagous dung beetles. *Ecography*, 21(6), 581–592.
- Grebennikov, V. V., & Newton, A. F. (2009). Good-bye Scydmaenidae, or why the ant-like stone beetles should become megadiverse Staphylinidae sensu latissimo (Coleoptera). *European Journal of Entomology*, 106(2), 275.
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., ... & De Kroon, H. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PloS One*, 12(10), e0185809.
- Hammond, P. M. (1976). Kleptoparasitic behaviour of *Onthophagus suturalis* Peringuey (Coleoptera: Scarabaeidae) and other dung-beetles. *The Coleopterists Bulletin*, 30(3), 245–249.
- Hanski, I. (1980). Movement patterns in dung beetles and in the dung fly. *Animal Behaviour*, 28(3), 953–964.
- Hanski, I. (1991). North temperate dung beetles. *Dung Beetle Ecology*, 75–96.
- Hanski, I., & Cambefort, Y. (1991). Species richness. *Dung Beetle Ecology*, 350–365.
- Hanski, I., & Koskela, H. (1977). Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia*, 28, 203–231.
- Háva, J. (2019). Výsledky faunistického průzkumu čeledí brouků (Coleoptera) „Přírodní Rezervace Údolí Únětického potoka“ a „Přírodní rezervace Roztocký Háj-Tiché údolí“. *Elateridarium*, 13, 1–30.
- Hejda, R., Farkač, J., & Chobot, K. (2017). Červený seznam ohrožených druhů České republiky: Bezobratlí. *Příroda*, 1–611.
- Hirschberger, P., & Degro, H. N. (1996). Oviposition of the dung beetle *Aphodius ater* in relation to the abundance of yellow dungfly larvae (*Scatophaga stercoraria*). *Ecological Entomology*, 21(4), 352–357.
- Holter, P. (1982). Resource utilization and local coexistence in a guild of scarabaeid dung beetles (*Aphodius* spp.). *Oikos*, 213–227.
- Holter, P., & Scholtz, C. H. (2007). What do dung beetles eat?. *Ecological Entomology*, 32(6), 690–697.
- Horgan, F. G., & Berrow, S. D. (2004). Hooded crow foraging from dung pats: implications for the structure of dung beetle assemblages. In *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, 104(2), 119–124. Royal Irish Academy.
- Hovorka, O. (2018). Předběžný seznam brouků (Coleoptera) známých z území přírodních rezervací Roztocký háj-Tiché údolí a Údolí Únětického potoka. *Muzeum a Současnost, Roztoky, Series Naturalis*, 29, 95–166.
- Huerta, C., Anduaga, S., López-Portillo, J., & Halffter, G. (2010). Use of food and space by tunneler dung beetles (Coleoptera; Scarabaeinae) during reproduction. *Environmental Entomology*, 39(4), 1165–1169.

- Hrůzová, L. (2019). Koprofágní listoroží brouci na území CHKO Český kras. *Český Kras*, 45, 39–48.
- Hůrka, K. (2005). Brouci České a Slovenské republiky. Nakladatelství Kabourek: 1–390. Zlín.
- Chobot, K. (1997): Scarabaeoidea (Coleoptera) Chomutovska a Kadaňska (Česká republika). *Klapalekiana*, 33(3–4), 173–184.
- Christensen, C. M., & Dobson, R. C. (1976). Biological and ecological studies on *Aphodius distinctus* (Müller) (Coleoptera: Scarabaeidae). *The American Midland Naturalist*, 95(1), 242–249.
- Chytrý, M., Kučera, T., & Kočí, M. (2001). Katalog biotopů České republiky. *Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha*.
- Jameson, M. L. (1989). Diversity of coprophagous Scarabaeidae (Coleoptera) in grazed versus ungrazed sandhills prairie in western Nebraska. *Papers in Entomology*, 61.
- Januš, J. (2016). Brouci (Coleoptera) chráněné krajinné oblasti a biosférické rezervace Křivoklátsko. *Západočeské entomologické listy Supplementum*, 1, 1–449.
- Januš, J., Moravec, P., Rébl, K. & Zýka, M. (2018). Brouci (Coleoptera) Chráněné krajinné oblasti a biosférické rezervace Křivoklátsko – výsledky faunistického průzkumu a inventarizace v letech 2016–2017. *Elateridarium*, 12, 115–202.
- Januš, J., Moravec, P., Rébl, K. & Zýka, M. (2020). Brouci (Coleoptera) Chráněné krajinné oblasti a biosférické rezervace Křivoklátsko (3) – výsledky faunistického průzkumu a inventarizace v letech 2018–2019. *Elateridarium*, 14, 214–314.
- Jarmusz, M., & Bajerlein, D. (2015). *Anoplotrupes stercorosus* (Scr.) and *Trypocopris vernalis* (L.) (Coleoptera: Geotrupidae) visiting exposed pig carrion in forests of Central Europe: Seasonality, habitat preferences and influence of smell of decay on their abundances. *Entomologia Generalis*, 35, 213–228.
- Jay-Robert, P., Errouissi, F., & Lumaret, J. P. (2008). Temporal coexistence of dung-dweller and soil-digger dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in contrasting Mediterranean habitats. *Bulletin of Entomological Research*, 98(3), 303–316.
- Jirků, M., Konvička, M., Čížek, L., Šálek, M., Robovský, J., Dostál, D. (2013). Návrat zubra do České republiky. *Akademický bulletin AV ČR*, 28–31. Praha.
- Juřena, D. (1996). Příspěvek k faunistice listorohých brouků (Coleoptera: Scarabaeoidea) Čech, Moravy a Slovenska. *Klapalekiana*, 32, 27–32.
- Juřena, D., Bezděk, A. & Týr, V. (2000). Zajímavé nálezy listorohých brouků (Coleoptera: Scarabaeoidea) na území Čech, Moravy a Slovenska. *Klapalekiana*, 36, 233–257.
- Juřena, D., Týr, V. & Bezděk, A. (2008). Příspěvek k faunistickému výzkumu listorohých brouků (Coleoptera: Scarabaeoidea) na území České republiky a Slovenska. *Klapalekiana Supplementum*, 44, 17–176.

- Juřena, D., Týr, V. (2008): Seznam listorohých brouků (Coleoptera: Scarabaeoidea) České republiky a Slovenska. *Klapalekiana*, 44, 3–15.
- Kavanaugh, B., & Manning, P. (2020). Ivermectin residues in cattle dung impair insect-mediated dung removal but not organic matter decomposition. *Ecological Entomology*, 45(3), 671–678.
- Kerman, K., Roggero, A., Rolando, A., & Palestini, C. (2018). Evidence for male horn dimorphism and related pronotal shape variation in *Copris lunaris* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera: Scarabaeidae, Coprini). *Insects*, 9(3), 108.
- Key, R. S. (1982). Cluster analysis of dung inhabiting beetle communities from different altitudes in Jostedal, south-west Norway. *Fauna Norvegica Serie B*, 29, 24–33.
- Kirk, A. A., & Ridsdill-Smith, T. J. (1986). Dung beetle distribution patterns in the Iberian Peninsula. *Entomophaga*, 31, 183–190.
- Kirk, A. A., & Wallace, M. M. H. (1990). Seasonal variations in numbers, biomass and breeding patterns of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in Southern France. *Entomophaga*, 35, 569–581.
- Kirk, S. A., & Feehan, J. E. (1984). Method for increased production of eggs of *Copris Isp Anus* L. and *Copris lunaris* L. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Australian Journal of Entomology*, 23(4), 293–294.
- Klemperer, H. G. (1982). Parental behaviour in *Copris lunaris* (Coleoptera, Scarabaeidae): care and defence of brood balls and nest. *Ecological Entomology*, 7(2), 155–167.
- Kočárek, P. (2003). Decomposition and Coleoptera succession on exposed carrion of small mammal in Opava, the Czech Republic. *European Journal of Soil Biology*, 39(1), 31–45.
- Koskela, H., & Hanski, I. (1977). Structure and succession in a beetle community inhabiting cow dung. In *Annales Zoologici Fennici*, 204–223. Societas Biologica Fennica Vanamo.
- Král, D. & Souček, M. (1982). K faunistice čeledi Aphodiinae (Coleoptera) Československa. *Zprávy Československé společnosti entomologické při ČSAV*, 18, 105–107.
- Král, D. & Vítner, J. (1993). Faunistické síťové mapování listorohých brouků (Coleoptera: Scarabaeoidea) Československa – výběr výsledků získaných v letech 1989-1990. *Klapalekiana*, 29, 25–36.
- Král, D. & Vítner, J. (1996). Coleoptera: Scarabaeoidea. 419–434. *Terrestrial Invertebrates of the Pálava Biosphere Reserve of UNESCO III. Folia Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Masarykianae Brunensis, Biologica*, 94, 415–630.
- Král, D., & Bezděk, A. (2017). Scarabaeoidea (vrubounovití). *Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí*, 36, 409–413.
- Krell, F. T., & Simon, U. (2003). Dung beetles attracted by a commercial insect repellent (Col., Scarabaeidae, Aphidiinae). *Entomologists Monthly Magazine*, 139, 91–96.
- Larsen, T. H., & Forsyth, A. (2005). Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 37(2), 322–325.

- Latifa, H., Atmowidi, T. R. I., & Noerdjito, W. (2019). Biodiversitas Kumbang Koprofagus di Lahan Pertanian Organik dan Non-organik. *Jurnal Sumberdaya Hayati*, 5(2), 52-57.
- Ljungberg, H. (2002). Notes on North European *Onthophagus* Latr. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Entomologisk Tidskrift*, 123, 35–49.
- Lobo, J. M. (1996). Diversity, biogeographical considerations and spatial structure of a recently invaded dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) community in the Chihuahuan Desert. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 342–352.
- Lobo, J. M., & Cuesta, E. (2021). Seasonal variation in the diel activity of a dung beetle assemblage. *PeerJ*, 9, e11786.
- Lumaret, J. P. (1975). Étude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius (Agrilinus) constans* Duft. (Coléoptère Scarabaeidae) dans la nature et au laboratoire. *Vie et Milieu*, 267–282.
- Lumaret, J. P. (1983). Structure des peuplements de coprophages Scarabaeidae en région méditerranéenne française: relations entre les conditions écologiques et quelques paramètres biologiques des espèces (Col.). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 88(7), 481–495.
- Lumaret, J. P., & Kirk, A. A. (1991). South temperate dung beetles. *Dung Beetle Ecology*, 97–115.
- Lumaret, J. P., & Kirk, A.A. (1987). Ecology of dung beetles in the French mediterranean region (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Zoologica Mexicana*, 24, 1–55.
- Lumaret, J. P., Kadiri, N., & Bertrand, M. (1992). Changes in resources: consequences for the dynamics of dung beetle communities. *Journal of Applied Ecology*, 349–356.
- Lussenhop, J., Kumar, R., & Lloyd, J. E. (1986). Nutrient regeneration by fly larvae in cattle dung. *Oikos*, 233–238.
- Macagno, A. L. M., Pizzo, A., Roggero, A., Rolando, A., & Palestini, C. (2009). Horn polyphenism and related head shape variation in a single-horned dung beetle: *Onthophagus (Palaeonthophagus) fracticornis* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 47(1), 96–102.
- 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(4).
- Marczak, D. (2013). Habitat selection by two species of dung beetle, *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba) and *Trypocopris vernalis* (L.) (Coleoptera: Geotrupidae), changes with stand age in a fresh pine forest. *Lesne Prace Badawcze*, 74(3), 227.
- Martín-Piera, F. (1981). Corología de *Onthophagus joannae* Goljan, 1953 y *Onthophagus ovatus* (Linnaeus, 1767) (Col., Scarabaeoidea) en la Península Ibérica. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 4, 205–213.
- Martín-Piera, F., & Lobo, J. M. (1996). A comparative discussion of trophic preferences in dung beetle communities. *Miscel·lània Zoològica*, 13–31.
- Matuszewski, S., Bajerlein, D., Konwerski, S., & Szpila, K. (2010). Insect succession and carrion decomposition in selected forests of Central Europe. Part 2: Composition and residency patterns of carrion fauna. *Forensic Science International*, 195(1–3), 42–51.

- Menéndez, R., & Gutiérrez, D. (1996). Altitudinal effects on habitat selection of dung beetles (Scarabaeoidea: Aphodiidae) in the northern Iberian peninsula. *Ecography*, *19*(3), 313–317.
- Menéndez, R., & Gutiérrez, D. (1999). Heterotrophic succession within dung-inhabiting beetle communities in northern Spain. *Acta Oecologica*, *20*(5), 527–535.
- Menéndez, R., & Gutiérrez, D. (2004). Shifts in habitat associations of dung beetles in northern Spain: Climate change implications. *Ecoscience*, *11*(3), 329–337.
- Mertlík, J. (2019). Expanzivní druhy čeledí Geotrupidae a Scarabaeidae (Coleoptera) na území východních Čech. *Elateridarium*, *13*, 35–48.
- Mertlík, J. (2020). Výsledky faunistického mapování druhů čeledí Geotrupidae, Scarabaeidae a Trogidae (Coleoptera) ve východních Čechách. *Elateridarium*, *14*, 15–147.
- Miraldo, A., Krell, F. T., Smalen, M., Angus, R. B., & Roslin, T. (2014). Making the cryptic visible—resolving the species complex of *Aphodius fimetarius* (Linnaeus) and *Aphodius pedellus* (de Geer) (Coleoptera: Scarabaeidae) by three complementary methods. *Systematic Entomology*, *39*(3), 531–547.
- Mroczyński, R., & Marczak, D. (2018). Seasonality of Coprophagous Beetles (Coleoptera: Hydrophilidae, Geotrupidae, Scarabaeidae) Inhabiting Moose (*Alces Alces* Linnaeus) Dung in Kampinoski Park Narodowy, Poland. *The Coleopterists Bulletin*, *72*(4), 816–824.
- NDOP 2024: Nálezová databáze ochrany přírody (portal.nature.cz), navštíveno 15.07.2024
- Nealis, V. G. (1977). Habitat associations and community analysis of south Texas dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *Canadian Journal of Zoology*, *55*(1), 138–147.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Arnell, A. P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S., ... & Purvis, A. (2016). Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science*, *353*(6296), 288–291.
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezquita, S., Favila, M. E., & Network, T. S. R. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological conservation*, *141*(6), 1461–1474.
- Noriega, J. A., & Acosta, A. (2011). Population size and dispersal of *Sulcophanaeus leander* (Coleoptera: Scarabaeidae) on riverine beaches in the Amazonian region. *Journal of Tropical Ecology*, *27*(1), 111–114.
- 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.
- Otronen, M., & Hanski, I. (1983). Movement patterns in *Sphaeridium*: differences between species, sexes, and feeding and breeding individuals. *The Journal of Animal Ecology*, 663–680.
- Palestrini, C., Barbero, E., & Ronaldo, A. (1998). Intra-and interspecific aggregation among dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in an Alpine pasture. *Journal of Zoology*, *245*(1), 101–109.

- Palestrini, C., Rolando, A., & Barbero, E. (1995). Analysis of temporal segregation in a dung-inhabiting beetle community at a low-altitude area of the Italian Alps. *Italian Journal of Zoology*, 62(3), 257–265.
- Papp, L. (1985). Flies (Diptera) developing in sheep droppings in Hungary. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 31(4), 367–379.
- Papp, L. (1993). Flies (Diptera) on and in pasture dung in Hungary: a further contribution. *Folia Entomologica Hungarica*, 54, 107–114.
- Paschetta, M., La Morgia, V., Masante, D., Negro, M., Rolando, A., & Isaia, M. (2013). Grazing history influences biodiversity: a case study on ground-dwelling arachnids (Arachnida: Araneae, Opiliones) in the Natural Park of Alpi Marittime (NW Italy). *Journal of Insect Conservation*, 17, 339–356.
- Peřínková, P., & Fischer, O. A. (2010). *Euoniticellus fulvus* (Goeze, 1777) (Coleoptera: Scarabaeidae) in south-western Moravia (Czech Republic). *Acta Musei Moraviae, Scientiae biologicae (Brno)*, 95(2), 25–28.
- Plexida, S. G., Sfougaris, A. I., & Papadopoulos, N. T. (2011). Variation in beetle (Coleoptera:Carabidae, Scarabaeidae) assemblages of mountain grasslands at local scale in central Greece. In: Pötsch, E.M., Krautzer B. & Hopkins A. (eds), Grassland Farming and Land Management Systems in Mountainous Regions, *Proceedings of the 16th Symposium of the European Grassland Federation*.
- Poláček, K. (1977). Krascovití brouci. In Roček, Z. (ed.): *Příroda Orlických hor a Podorlicka*. SZN, Praha, 497–504.
- Rainio, M. (1966). Abundance and phenology of some coprophagous beetles in different kinds of dung. In *Annales Zoologici Fennici*, 3(2), 88–98. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.
- Rébl, K. (2010). Výsledky faunistického průzkumu brouků (Coleoptera) na území Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko (Česká republika). *Elateridarium Supplementum*, 4, 1–253.
- Rizzotto, M., Negro, M., & Barbero, E. (2021). Some traits of the biology and epigeal behavior of *Sisyphus schaefferi* (Linnaeus) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Sisyphini). *The Coleopterists Bulletin*, 75(1), 75–85.
- Roslin, T., Avomaa, T., Leonard, M., Luoto, M., & Ovaskainen, O. (2009). Some like it hot: microclimatic variation affects the abundance and movements of a critically endangered dung beetle. *Insect Conservation and Diversity*, 2(3), 232–241.
- Rössner, E. (1992). On the morphology and distribution of *Onthophagus ovatus* (Linné) and *O. joannae* Goljan (Col., Scarabaeidae). *Entomologische Nachrichten und Berichte*, 36(2), 122–125.
- Rössner, E., Schoenfeld, J., & Ahrens, D. (2010). *Onthophagus (Palaeonthophagus) medius* (Kugelann, 1792) –a good western palaeartic species in the *Onthophagus vacca* complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Onthophagini). *Zootaxa*, 2629(1), 1–28.
- Samways, M. J. (1993). *Insect Conservation Biology*. Springer Science & Business Media.
- Sands, B., & Wall, R. (2017). Dung beetles reduce livestock gastrointestinal parasite availability on pasture. *Journal of Applied Ecology*, 54(4), 1180–1189.

- Seibold, S., Gossner, M. M., Simons, N. K., Blüthgen, N., Müller, J., Ambarli, D., ... & Weisser, W. W. (2019). Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, 574(7780), 671–674.
- Short, L. A. (2018). A DUMP Guide to Dung beetles-Key to the species 'Aphodius'. Dung beetle UK Mapping Project. <https://dungbeetlemap.wordpress.com/>.
- Schnabel, Z. E. (1938). The estimation of the total fish population of a lake. *The American Mathematical Monthly*, 45(6), 348-352.
- Somay, L., Szigeti, V., Boros, G., Ádám, R., & Báldi, A. (2020). Wood pastures: A transitional habitat between forests and pastures for dung beetle assemblages. *Forests*, 12(1), 25.
- Sommer, D., Ambrožová, L., Hružová, L., Sládeček, F. X. J., & Král, D. (2023). Koprofágní brouci čeledi Geotrupidae a Scarabaeidae (Coleoptera) vybraných pasených lokalit na území hlavního města Prahy s historickým přehledem. *Gazella*, 49, 94–125.
- Sowig, P. (1995). Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: the influence of soil type and soil moisture. *Ecography*, 18(2), 147–154.
- Sowig, P., & Wassmer, T. (1994). Resource partitioning in coprophagous beetles from sheep dung: phenology and microhabitat preferences. *Zoologische Jahrbücher Systematik*, 121(2), 171–192.
- Stiftung, W. R., & Homburg, B. (1991). *The mosaic-cycle concept of ecosystems*, 85. H. Remmert (ed.). Springer-Verlag. Berlin.
- Sullivan, G. T., Ozman-Sullivan, S. K., Bourne, A., Lumaret, J. P., Zeybekoglu, U., Zalucki, M. P., & Baxter, G. (2017). Temporal resource partitioning and interspecific correlations in a warm, temperate climate assemblage of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Insect Science*, 17(1), 27.
- Šlachta, M., & Frelich, J. (2007). The seasonal distribution of coprophagous beetles and their potential for dung decomposition in the sub-mountain cattle pasture. *Ekológia Trávneho Porastu*, 7, 373–375.
- Šlachta, M., Frelich, J., & Tonka, T. (2009). Application of dung-baited pitfall trapping in monitoring study on diversity of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae, Hydrophilidae) in cattle pastures. *Journal of Agrobiological Science*, 26(2), 83–99.
- ter Braak, C. J., & Šmilauer, P. (2012). Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0. *Microcomputer Power*.
- Tesař, Z. (1957). Brouci listoroží – Lamellicornia. Díl II. Scarabaeidae – vrubounovití. Lapparosticti. *Fauna ČSR 11*. Nakladatelství ČSAV. Praha.
- Thayer, M. K., des Tierreiches, E. N. D. S., Kristensen, N. P., & Beutel, R. G. (2003). Staphylinidae Latreille, 1802. In *Handbuch der Zoologie, Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreiches, Volume IV: Arthropoda: Insecta*. Walter de Gruyter GmbH & Co. KG. Berlin.

- Tych, A. (1981a). Scarabaeids (Coleoptera, Scarabaeidae) of Warsaw and Mazovia. *Memorabilia Zoologica*; 34, 145–164.
- Tych, A. (1981b). Žukowate (Scarabaeidae, Coleoptera). *Fragmenta Faunistica*, 26(13), 217–227.
- Týr, V. (1997). Příspěvek k faunistice brouků nadčeledi Scarabaeoidea (Coleoptera) Čech, Moravy a Slovenska. *Klapalekiana*, 33, 239–247.
- Týr, V. (1999). Rozšíření druhu *Aphodius (Copriformus) scrutator* (Coleoptera: Scarabaeidae) v Čechách, na Moravě a na Slovensku. *Klapalekiana*, 35, 145–156.
- Týr, V. (2021). Soupis nálezů vrubounovitých brouků (Coleoptera: Scarabaeoidea) ze západních Čech. *Západočeské entomologické listy Supplementum*, 2, 1–85.
- van Klink, R., Bowler, D. E., Gongalsky, K. B., Shen, M., Swengel, S. R., & Chase, J. M. (2024). Disproportionate declines of formerly abundant species underlie insect loss. *Nature*, 628(8007), 359–364.
- Verdú, J. R., Cortez, V., Martínez-Pinna, J., Ortiz, A. J., Lumaret, J. P., Lobo, J. M., ... & Numa, C. (2018). First assessment of the comparative toxicity of ivermectin and moxidectin in adult dung beetles: Sub-lethal symptoms and pre-lethal consequences. *Scientific Reports*, 8(1), 14885.
- Verdú, J. R., Cortez, V., Ortiz, A. J., González-Rodríguez, E., Martínez-Pinna, J., Lumaret, J. P., ... & Sánchez-Piñero, F. (2015). Low doses of ivermectin cause sensory and locomotor disorders in dung beetles. *Scientific Reports*, 5(1), 13912.
- Vitner, J., & Král, D. (1993). Faunistické síťové mapování listorohých brouků (Coleoptera: Scarabaeoidea) Čech, Moravy a Slovenska – výběr výsledků získaných v letech 1991-1993. *Klapalekiana*, 29, 153–162.
- Wassmer, T. (1994). Seasonality of coprophagous beetles in the Kaiserstuhl area near Freiburg (SW-Germany) including the winter months. *Acta Oecologica*, 15(5), 607–631.
- Wassmer, T. (1995). Selection of the spatial habitat of coprophagous beetles in the Kaiserstuhl area near Freiburg (SW-Germany). *Acta Ecologica*, 16(4), 461–478.
- Waterhouse, D. F. (1974). The biological control of dung. *Scientific American*, 230(4), 100–109.
- Weithmann, S., von Hoermann, C., Schmitt, T., Steiger, S., & Ayasse, M. (2020). The attraction of the dung beetle *Anoplotrupes stercorosus* (Coleoptera: Geotrupidae) to volatiles from vertebrate cadavers. *Insects*, 11(8), 476.
- Wesche, K., Krause, B., Culmsee, H., & Leuschner, C. (2012). Fifty years of change in Central European grassland vegetation: Large losses in species richness and animal-pollinated plants. *Biological Conservation*, 150(1), 76–85.
- Wuerges, M., & Hernández, M. I. (2020). Marking dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): retrospective and a reliable “scarification” method. *The Coleopterists Bulletin*, 74(1), 168–171.
- Yamada, D., Imura, O., Shi, K., & Shibuya, T. (2007). Effect of tunneler dung beetles on cattle dung decomposition, soil nutrients and herbage growth. *Grassland Science*, 53(2), 121–129.

Zamora, J., Verdú, J. R., & Galante, E. (2007). Species richness in Mediterranean agroecosystems: spatial and temporal analysis for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 134(1), 113–121.

Zunino, M., & Halffter, G. (2007). The association of *Onthophagus* Latreille, 1802 beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) with vertebrate burrows and caves. *Elytron*, 21, 17-55.

8. Příloha

Tabulka P1. Seznam všech nalezených druhů s počty jedinců na jednotlivých lokalitách v roce 2022.

druh	step	ekoton	les	ekologie	Celkem 2022
<i>Acrossus luridus</i>	9	1	0	dweller	10
<i>Aphodius pedellus</i>	1	0	1	dweller	2
<i>Calamosternus granarius</i>	0	2	0	dweller	2
<i>Coloboapterus erraticus</i>	4	0	0	dweller	4
<i>Esymus pusillus</i>	3	1	4	dweller	8
<i>Euoniticellus fulvus</i>	2	2	0	tunneller	4
<i>Chilothorax distinctus</i>	0	0	1	dweller	1
<i>Limarus zenkeri</i>	0	1	0	dweller	1
<i>Melinopterus consputus</i>	0	1	0	dweller	1
<i>Melinopterus prodromus</i>	7	2	4	dweller	13
<i>Melinopterus sphaelatus</i>	0	1	0	dweller	1
<i>Onthophagus coenobita</i>	19	88	46	tunneller	153
<i>Onthophagus fracticornis</i>	82	63	24	tunneller	169
<i>Onthophagus illyricus</i>	9	4	0	tunneller	13
<i>Onthophagus joannae</i>	1101	266	36	tunneller	1403
<i>Onthophagus lemur</i>	334	108	23	tunneller	465
<i>Onthophagus medius</i>	4	0	0	tunneller	4
<i>Onthophagus ovatus</i>	123	25	3	tunneller	151
<i>Onthophagus verticicornis</i>	27	16	13	tunneller	56
<i>Rhodaphodius foetens</i>	1	0	0	dweller	1
<i>Teuchestes fossor</i>	4	0	1	dweller	5
<i>Volinus sticticus</i>	15	48	207	dweller	270

Tabulka P2. Seznam všech nalezených druhů s počty jedinců na jednotlivých lokalitách v roce 2023.

druh	step	ekoton	les	ekologie	celkem 2023
<i>Coloboapterus erraticus</i>	1	4	0	dweller	5
<i>Euoniticellus fulvus</i>	3	0	0	tunneller	3
<i>Melinopterus prodromus</i>	30	2	4	dweller	36
<i>Onthophagus coenobita</i>	27	20	32	tunneller	79
<i>Onthophagus fracticornis</i>	49	19	2	tunneller	70
<i>Onthophagus illyricus</i>	5	0	0	tunneller	5
<i>Onthophagus joannae</i>	252	191	4	tunneller	447
<i>Onthophagus lemur</i>	90	32	14	tunneller	136
<i>Onthophagus ovatus</i>	13	8	0	tunneller	21
<i>Onthophagus verticicornis</i>	12	7	11	tunneller	30
<i>Volinus sticticus</i>	38	15	5	dweller	58

Tabulka P3. Počty jedinců druhu *Onthophagus joannae* a *O. ovatus* během sezón 2022 a 2023.

datum sběru	typ lokality	<i>Onthophagus joannae</i>	<i>Onthophagus ovatus</i>
04.05.2022	step	135	57
04.05.2022	ekoton	52	8
04.05.2022	les	11	0
13.05.2022	step	240	19
13.05.2022	ekoton	44	0
13.05.2022	les	10	1
26.05.2022	step	373	12
26.05.2022	ekoton	6	0
26.05.2022	les	4	0
03.06.2022	step	141	11
03.06.2022	ekoton	55	3
03.06.2022	les	5	0
17.06.2022	step	116	13
17.06.2022	ekoton	85	7
17.06.2022	les	4	2
01.07.2022	step	0	0
01.07.2022	ekoton	0	0
01.07.2022	les	0	0
18.07.2022	step	60	6
18.07.2022	ekoton	23	6
18.07.2022	les	2	0
04.08.2022	step	14	2
04.08.2022	ekoton	0	1
04.08.2022	les	0	0
01.09.2022	step	22	3
01.09.2022	ekoton	1	0
01.09.2022	les	0	0
01.05.2023	step	21	4
01.05.2023	ekoton	8	0
01.05.2023	les	0	0
27.05.2023	step	114	4
27.05.2023	ekoton	86	5
27.05.2023	les	2	0
19.06.2023	step	4	0
19.06.2023	ekoton	46	2
19.06.2023	les	1	0
14.07.2023	step	33	1
14.07.2023	ekoton	24	0
14.07.2023	les	1	0
27.07.2023	step	73	4
27.07.2023	ekoton	27	1
27.07.2023	les	0	0
24.08.2023	step	1	0
24.08.2023	ekoton	0	0

24.08.2023	les	0	0
06.09.2023	step	6	0
06.09.2023	ekoton	0	0
06.09.2023	les	0	0
21.09.2023	step	0	0
21.09.2023	ekoton	0	0
21.09.2023	les	0	0

Tabulka P4. Celkový počet jedinců druhů *S. schaefferi*, *T. vernalis*, a *A. stercorosus* na jednotlivých lokalitách v rámci sezón 2022 a 2023.

2023	<i>Sisyphus</i>	<i>Trypocopris</i>	<i>Anoplotrupes</i>
Step celkem	814 ks	111 ks	2 ks
Ekoton celkem	75	196 ks	22 ks
Les celkem	2	142 ks	136 ks
2022	<i>Sisyphus</i>	<i>Trypocopris</i>	<i>Anoplotrupes</i>
Step celkem	1409 ks	227 ks	4 ks
Les celkem	13 ks	315 ks	561 ks
Ekoton celkem	179 ks	471 ks	114 ks

Tabulka P5. Celkový počet jedinců druhů *S. schaefferi* na jednotlivých lokalitách v rámci sezón 2022 a 2023.

Datum sběru	ekoton	les	step
22.4.2022	0	0	0
4.5.2022	63	6	622
13.5.2022	26	1	135
26.5.2022	4	0	103
3.6.2022	33	5	374
17.6.2022	51	0	208
1.7.2022	5	0	54
18.7.2022	10	1	59
4.8.2022	3	0	7
1.9.2022	1	0	24
Datum sběru	ekoton	les	step
1.5.2023	3	0	20
27.5.2023	37	0	339
19.6.2023	17	1	357
3.7.2023	2	0	35
14.7.2023	2	0	3
27.7.2023	0	0	9
24.8.2023	14	1	30
6.9.2023	0	0	16
21.9.2023	0	0	0
14.10.2023	0	0	5

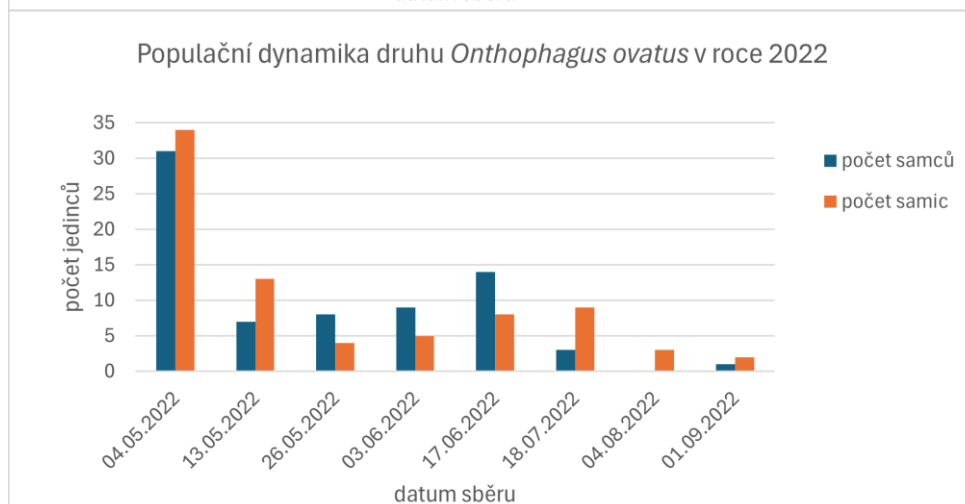
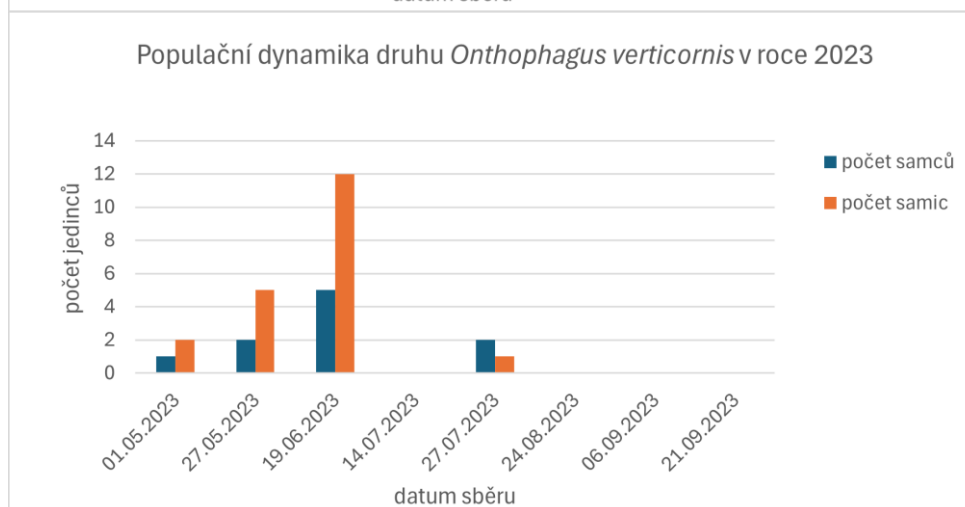
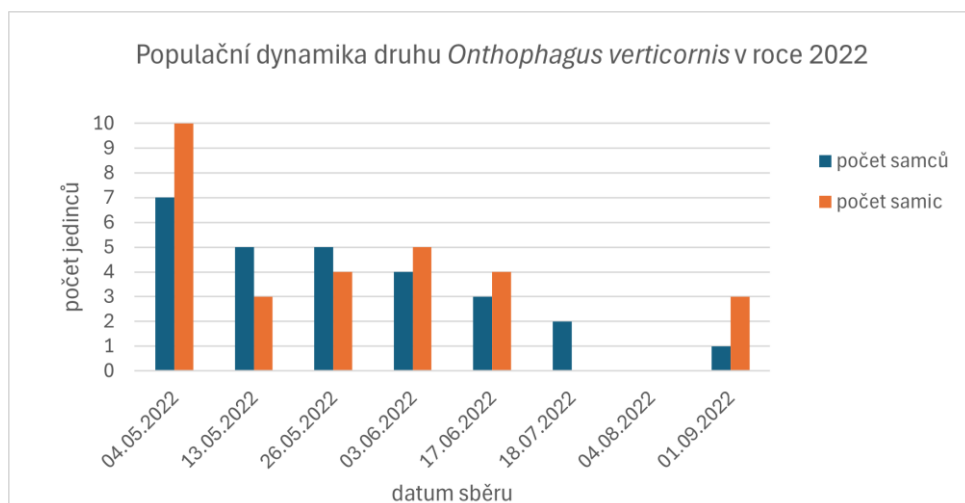
Tabulka P6. Celkový počet jedinců druhů *Anoplotrupes stercorosus* na jednotlivých lokalitách v rámci sezón 2022 a 2023.

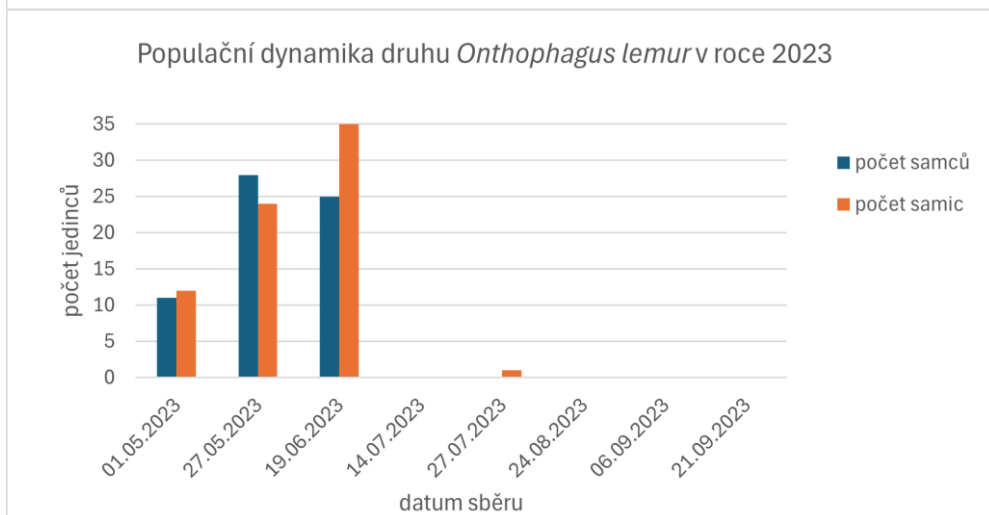
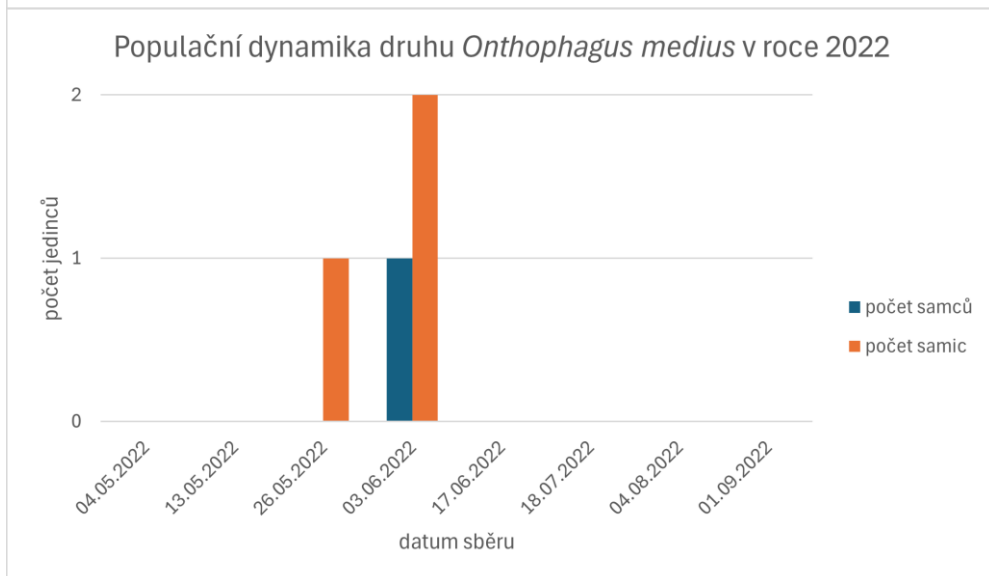
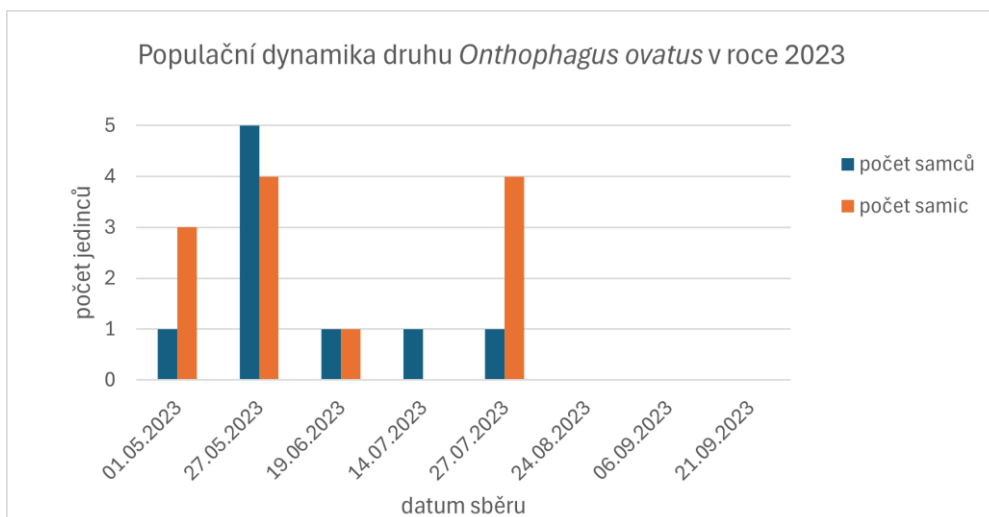
Datum sběru	ekoton	les	step
4.5.2022	6	19	0
13.5.2022	2	30	0
26.5.2022	52	178	0
3.6.2022	1	39	0
17.6.2022	24	89	0
1.7.2022	4	10	0
18.7.2022	4	40	0
4.8.2022	20	10	0
1.9.2022	10	63	4
Datum sběru	ekoton	les	step
1.5.2023	4	2	2
27.5.2023	2	9	0
19.6.2023	5	56	0
3.7.2023	2	14	0
14.7.2023	0	4	0
27.7.2023	7	29	0
24.8.2023	1	8	0
6.9.2023	0	11	0
21.9.2023	1	0	0
14.10.2023	1	2	0

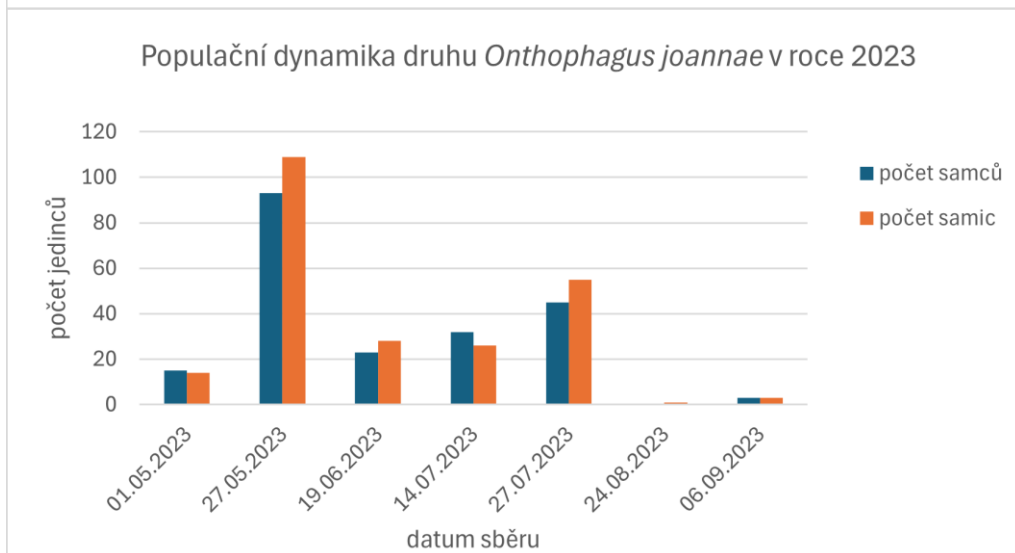
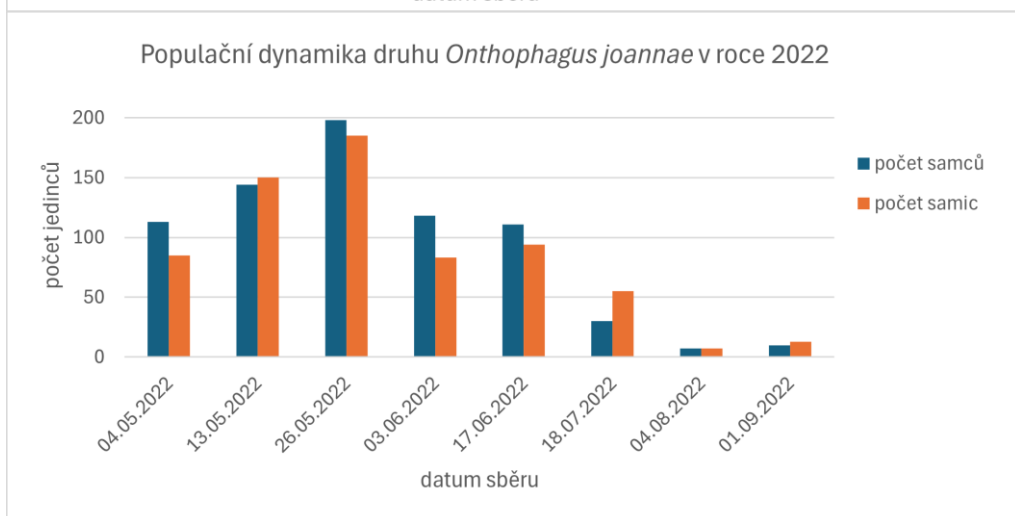
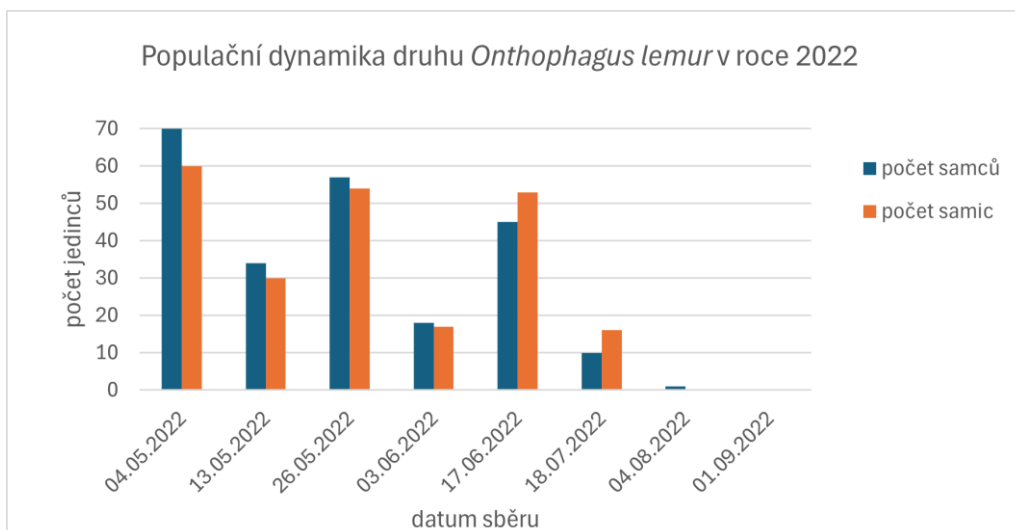
Tabulka P6. Celkový počet jedinců druhů *Trypocopris vernalis* na jednotlivých lokalitách v rámci sezón 2022 a 2023.

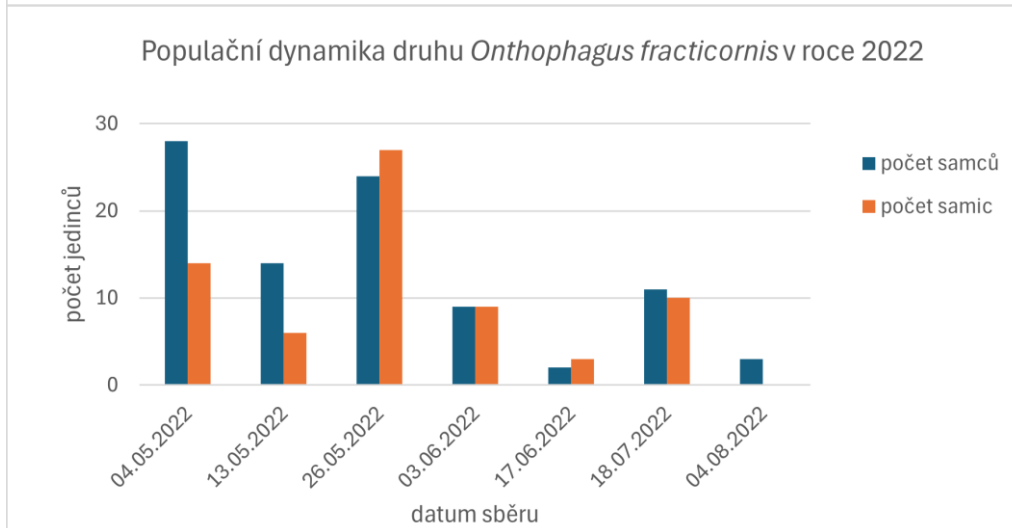
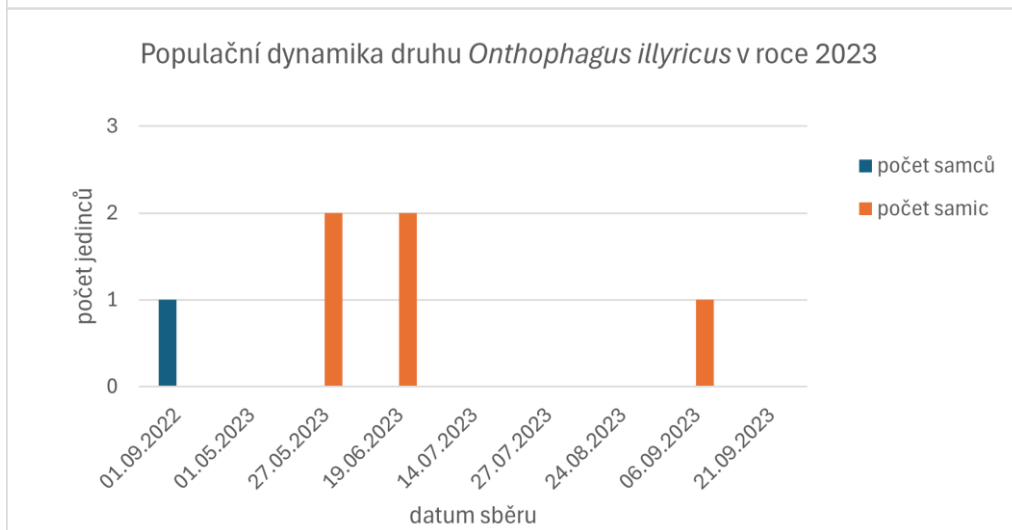
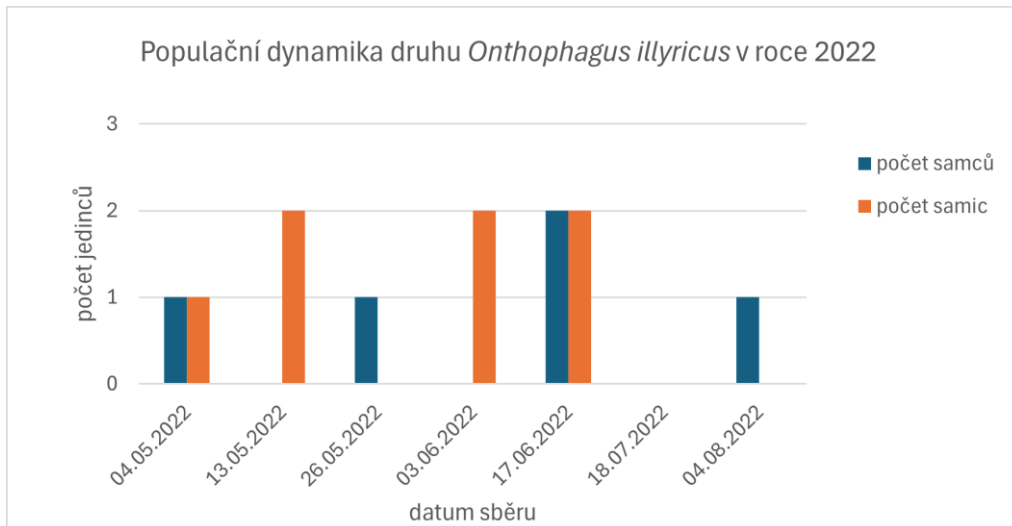
Datum sběru	ekoton	les	step
4.5.2022	33	21	21
13.5.2022	39	35	25
26.5.2022	96	61	50
3.6.2022	23	31	1
17.6.2022	93	111	18
1.7.2022	52	11	19
18.7.2022	73	52	10
4.8.2022	38	24	8
1.9.2022	79	33	89
Datum sběru	ekoton	les	step
1.5.2023	4	0	10
27.5.2023	10	13	8
19.6.2023	25	26	1
3.7.2023	19	8	10

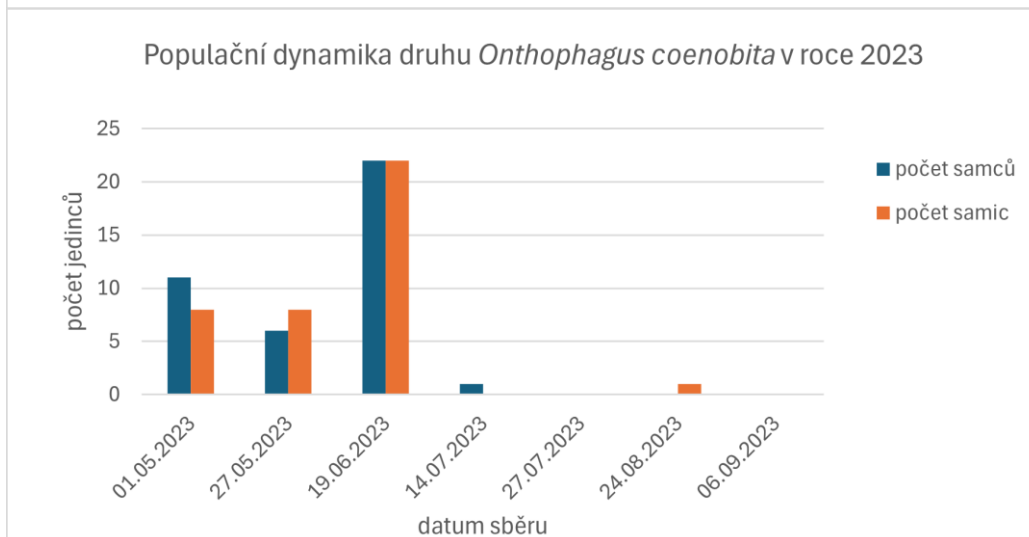
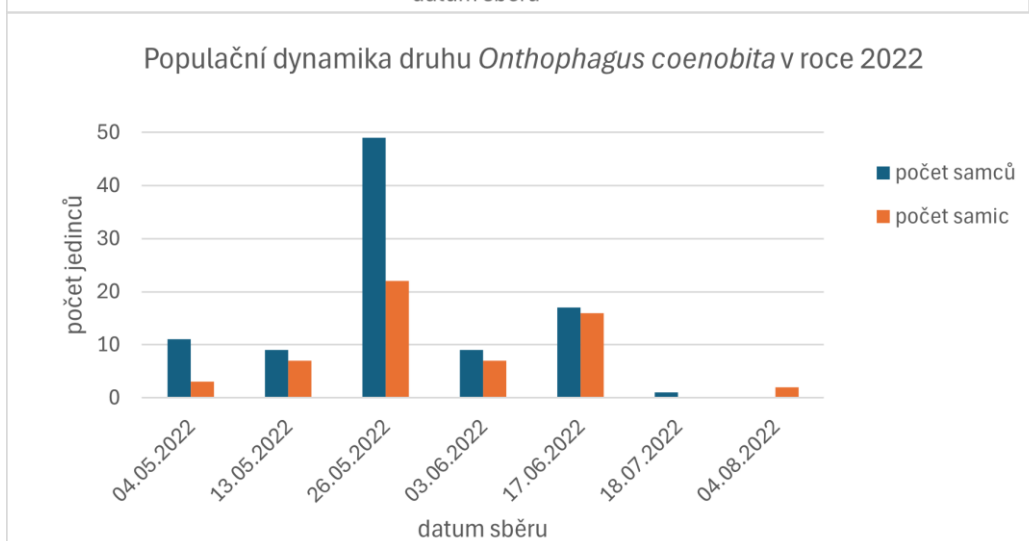
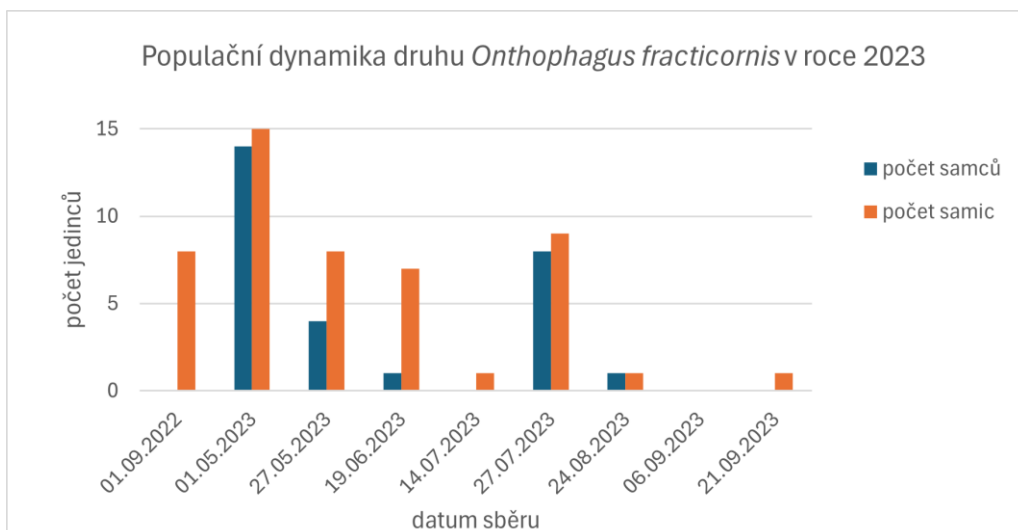
14.7.2023	3	3	0
27.7.2023	31	17	3
24.8.2023	35	38	11
6.9.2023	51	28	52
21.9.2023	4	1	3
14.10.2023	14	8	13

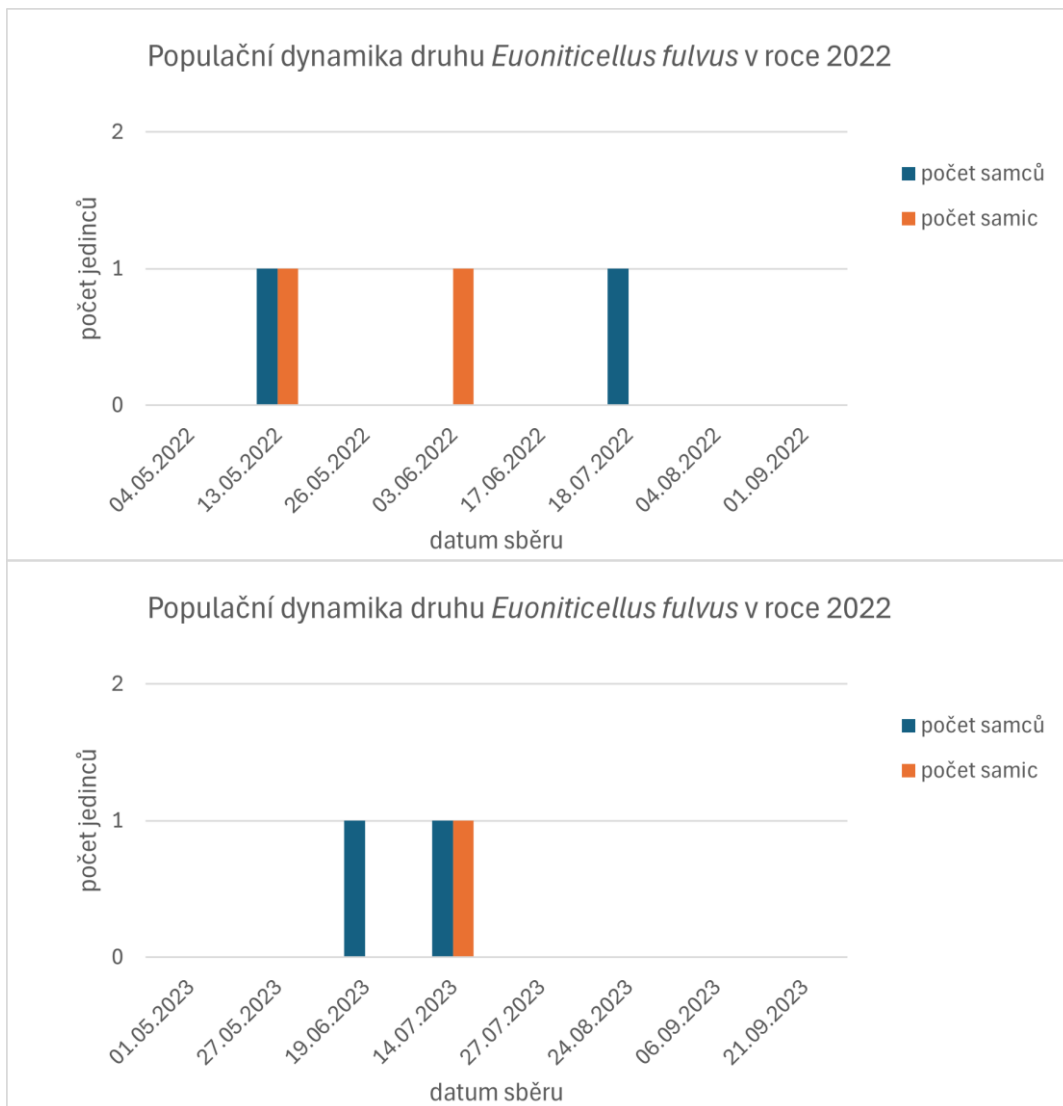












Obrázek P1. Populační dynamika samic a samců u zástupců rodu *Onthophagus*.