

**Přírodovědecká fakulta
Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**



Bakalářská diplomová práce

Sukcese společenstev koprofágních brouků

František Sládeček
2010

Školitel: Mgr. Jan Hrček

Sládeček, F (2010): Sukcese společenstev koprofágních brouků [Succession of dung beetle communities. Bc Thesis, in Czech] – 38 p., Faculty of science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Anotace:

Heterotrophic succession of dung beetles as ecological phenomena is reviewed. Two models of succession of dung beetle communities are established according to behavioral traits, morphology and phylogeny of dung beetles.

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. V platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě – v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou – elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích 30. 4. 2008

.....

František Sládeček

Poděkování:

Děkuji především svému školiteli Janu Hřčkovi za podnětné připomínky, trpělivost a pevné nervy. Dále můj obrovský dík patří Alešovi Bezděkovi, který mě nezištně a s trpělivostí pomáhal zvládnout taxonomii koprofágních brouků. Dále Darrenovi J. Mannovi, který mě v rané fázi mé práci předal obrovské množství obtížně dostupně literatury. Děkuji svým milovaným okolo mě, zvláště pak Alence, a v neposlední řadě svým rodičům za podporu a výchovu. Nakonec bych rád poděkoval M. Snížkovi za tři cesty do Afriky, kde jsem mohl vidět v reálu tropické společenstvo koprofágních brouků.

Obrázek na titulní straně (zleva): *Gymnopleurus fulgidus* (váleč, foto U. Schmidt 2008), *Sulcophanaeus imperator imperator* (štolař, foto U. Schmidt 2006), *Aphodius (Adeloparius) septemmaculatus* (obývač, foto U. Schmidt 2010). Poměr velikostí neodpovídá skutečnosti. Fotky jsou převzaty z internetové stránky: <http://www.flickr.com/photos/coleoptera-us/>

OBSAH

1. Úvod.....	1
1.1 Systematické zařazení koprofágních brouků.....	1
1.1.1 Kdo je a kdo není dung beetle.....	1
1.1.2 Fylogenetické vztahy mezi koprofágními brouky.....	1
1.1.3 Vnitřní dělení skupin koprofágních brouků.....	2
1.2 Ekologie koprofágních brouků.....	3
1.2.1 Proč ze všeho hmyzu v exkrementech dávat takovou důležitost koprofágním broukům?.....	3
1.2.2 Přizpůsobení na koprofagii.....	4
1.2.3 Ekologické dělení.....	5
1.2.4 Jiné potravní specializace.....	7
2. Přehled dosavadního výzkumu sukcese koprofágních brouků.....	8
2.1 Teplota.....	8
2.2 Evropský mediterán.....	10
2.3 Tropická společenstva.....	10
2.4 Výzkum kompetičních interakcí.....	12
3. Vliv etologie koprofágních brouků na sukcesi.....	13
3.1 Infragildy.....	13
3.2 Interpretace výsledků sukcese v jednotlivých oblastech.....	15
3.2.1 Palearktická oblast.....	15
3.2.2 Tropická společenstva.....	16
3.3 Typy sukcese.....	17
3.4 Sukcesní model na základě relokačních strategií.....	17
4. Vliv morfologie koprofágních brouků na sukcesi.....	19
4.1 Které morfologické znaky jsou důležité.....	19
4.1.1 Rohy.....	19
4.2 Morfologie ústního ústrojí a příjem potravy u koprofágních brouků.....	20
4.2.1 Ústní ústrojí dospělého a larvy.....	20
4.2.2 Příjem potravy u koprofágních brouků.....	20
4.3 Aplikace příjmu potravy u koprofágních brouků na sukcesní model.....	23
4.4 Druhý model sukcese.....	24

5. Vliv fylogeneze koprofágních brouků na sukcesi.....	25
5.1 Systematická klasifikace koprofágních brouků ze skupiny Scarabaeinae a tělní plány...	25
5.2 Fylogeneze Scarabaeinae založené na morfologii, ekologii a biogeografii.....	25
5.3 Molekulární fylogeneze koprofágních brouků skupiny Scarabaeinae.....	29
5.4 Aplikace fylogeneze na sukcesní model.....	31
6. Literatura.....	35

1. ÚVOD

1.1 Systematické zařazení koprofágních brouků

1.1.1 Kdo je a kdo není dung beetle

Anglickým termínem dung beetles jsou nejčastěji označováni zástupci tří podčeledí skupiny Scarabaeoidea: Scarabaeinae, Aphodinae a Geotrupinae (Halffter & Matthews 1966; Hanski & Cambefort 1991; Finn & Gittings 2003). Zástupci těchto skupin jsou převážně koprofágní. Tyto skupiny dohromady obsahují přibližně 7000 popsanych druhů.

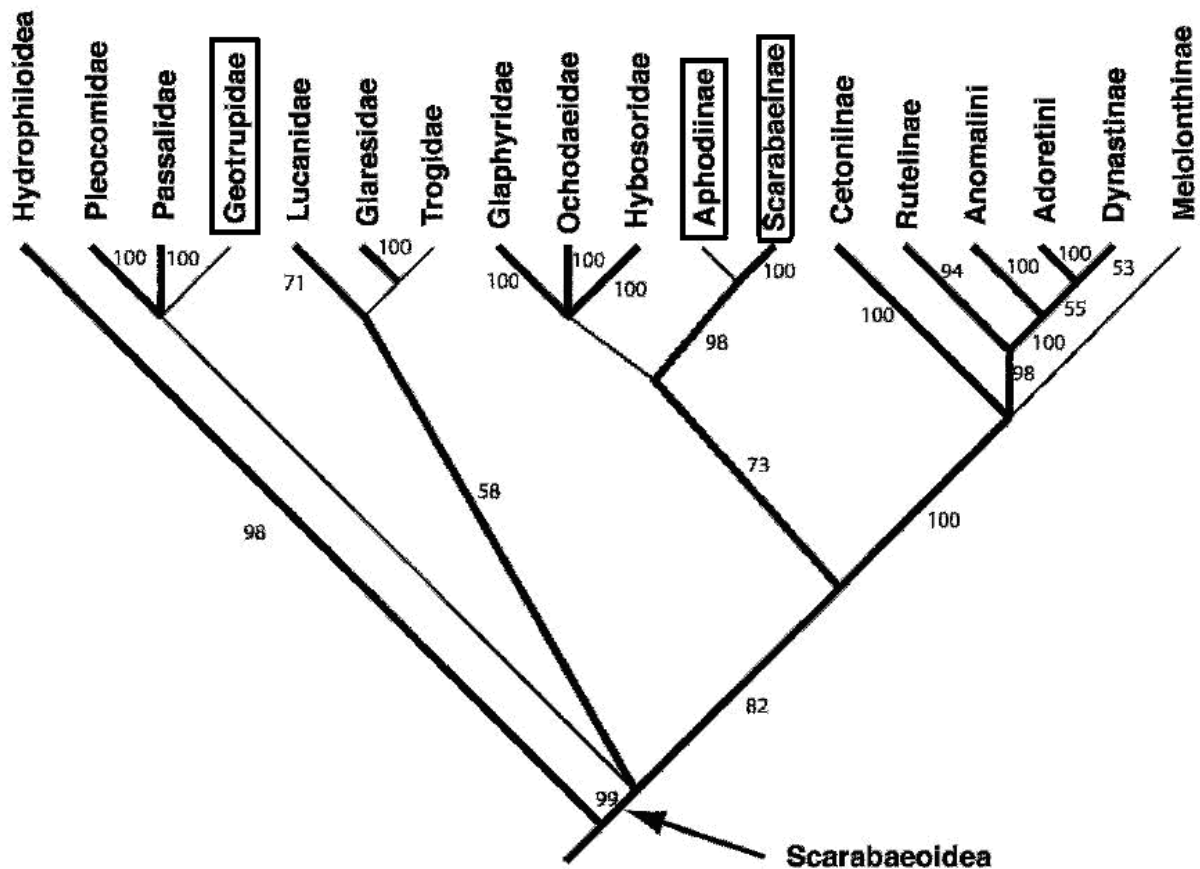
Někteří autoři (Gittings & Giller 1998), pracující zvláště v Evropě, mají tendenci označovat jako dung beetles i suchozemské vodomily patřící do skupiny Sphaeridinae. Jde především o rod *Sphaeridium* a *Cercyon*, protože tyto se v potravních zdrojích, zvláště v Evropě, často vyskytují ve vysokých abundancích dohromady s pravými koprofágními brouky. Ostatní brouky obývající trus, tj. Staphylinidae, Histeridae a Carabidae (Hanski & Koskela 1977), nikdo nepovažuje za dung beetles (Hanski & Cambefort 1991), jelikož plní funkci predátorů a ne koprofágních dekompozitorů.

Autoři pracující převážně v tropech naopak označují za dung beetles pouze příslušníky podčeledi Scarabaeinae (Halffter & Matthews 1966), která je se svými více než 5000 druhy (Monaghan *et al.* 2007) a více než 200 rody (Halffter 1991) nejvíce diversifikovanou skupinou koprofágních brouků. V této práci budu nadále za koprofágní brouky označovat příslušníky podčeledi Scarabaeinae, Aphodinae a Geotrupinae.

1.1.2 Fylogenetické vztahy mezi koprofágními brouky

Dle molekulární fylogeneze z neúplných dat (Villalba *et al.* 2002; Smith 2006) vyplývá, že Scarabaeinae a Aphodinae jsou monofyletická sesterská skupina a Geotrupinae obsaženi v čeledi Geotrupidae jsou vzhledem k tomuto klastru na bázi Scarabaeoidea (Obr. 1). Bazální pozici Geotrupinae je možné dokreslit i dle primitivnějších morfologických znaků spojených s koprofagií u koprofágních brouků, například na ústním ústrojí (Hata & Edmonds 1983), podrobněji ve 4. kapitole této práce.

Aphodinae jsou na základě molekulární fylogeneze umístěni na bázi Scarabaeinae (Villalba *et al.* 2002). Tento vztah potvrzují primitivnější znaky spojené s koprofagií. Jedná se jak o ústní ústrojí (Hata & Edmonds 1983), tak i o etologické znaky (Vitner 1998).



Obr. 1 : Kladogram Scarabaeoidea založený na předběžných molekulárních datech (Smith 2006). Síla větví značí bootstrapovou podporu. Strom je sestaven na základě parsimonie. Rámečky značí skupiny označované jako dung beetles.

1.1.3 Vnitřní dělení skupin koprofágních brouků

Vztahy v rámci vlastních skupin jsou až na skupinu Scarabaeinae (Monaghan *et al.* 2007) neznámé. Fylogenezi Scarabaeinae je podrobně věnována 5. kapitola této práce. Zástupci skupin Geotrupinae a Aphodinae jsou vzhledem i ekologií relativně homogenní a v rámci těchto skupin není zavedena hlubší systematická klasifikace koprofágních zástupců.

Příkladem ze skupiny Geotrupinae jsou rody: *Geotrupes*, *Typhaeus*, *Thorectes* aj. (Hanski & Cambefort 1991; Gittings & Giller 1998; Verdu & Galante 2004). Ze skupiny Aphodinae je koprofágní především rod *Aphodius* (Hanski & Cambefort 1991; Finn & Gittings 2003), když uvažujeme jednotný koncept tohoto rodu (Balthasar 1963).

Zástupci skupiny Scarabaeinae jsou více diversifikovaní vzhledově i ekologicky, proto se tato skupina běžně dělí tribů, které jsou ve většině případů ekologicky homogenní. V této práci budu používat dnes nejvíce používanou klasifikaci (Hanski & Cambefort 1991). Ačkoliv některé triby nejsou na základě nejnovější molekulární fylogeneze monofyletické (Monaghan *et al.* 2007), nebyla dosud navržena klasifikace nová. Původních tribů skupiny Scarabaeinae je celkem 12: Scarabaeini, Gymnopleurini, Sisyphini, Canthonini, Eurysternini, Eucraniini, Dichotomini, Coprini, Onitini, Phanaeini, Oniticellini a Onthophagini.

1.2 Ekologie koprofágních brouků

1.2.1 Proč ze všeho hmyzu v exkrementech dávat takovou důležitost koprofágním broukům?

Drtivá většina ekologického výzkumu společenstev hmyzu obývajících trus se týká koprofágních brouků. Koprofágní brouci mají nejpodstatnější podíl na dekompozici trusu tím, že buď přispívají k dekompozici a mizení trusu přímo, nebo nepřímou přípravou substrátu pro další dekompozitory, především kroužkovce (Holter 1979). Či urychlují proces působení počasí na úplné rozložení trusu (Lumaret & Kadiri 1995).

Koprofágní brouci na rozdíl od ostatních členů hmyzího společenstva obývajícího trus tvoří funkční skupinu, pro kterou jsou nejdůležitější vztahy a kompetice mezi vlastními členy (Hanski & Cambefort 1991). Tímto funkčně zatlačují úlohu ostatního koprofágního hmyzu do pozadí (Hanski & Cambefort 1991). Toto platí především v tropech a subtropích, kde koprofágní brouci dominují koprofágnímu společenstvu. Především pak ve vlhkých obdobích, kdy je jejich aktivita nejvyšší. V suchých obdobích jejich roli koprofágních dekompozitorů zastupují termiti (Coe 1977; Gould *et al.* 2001). Rychlou dekompozici jsou schopni koprofágní brouci odstranit potravní zdroj ostatnímu koprofágnímu hmyzu. Což ovlivňuje především koprofágní larvy much, a znemožňuje jim to dokončit jejich larvální vývoj (Edwards & Aschenborn 1987; Doube *et al.* 1988).

Z hlediska predace jsou pro koprofágní brouky, na rozdíl od ostatních členů hmyzího společenstva obývajícího trus (Valiela 1974), mnohem důležitější obratlovci než bezobratlí predátoři (Hanski & Cambefort 1991). Například brouci rodu *Aphodius* v Irsku tvoří v průběhu jara až 30 % jídelníčku vran šedých (Horgan & Berrow 2004). Predace koprofágních brouků bezobratlými predátory je mnohem hůř prozkoumaná. Jako útržkovité pozorování lze zmínit

predaci svižníků *Megacephala affinis* na broucích rodu *Onthophagus* pod kravským trusem na pastvině v Panamě (Young 1980). Na evropské Aphodinae má predace zřejmě větší dopady (Hanski & Cambefort 1991) především pak predace vajíček a larev, ale bližší pozorování chybí. Z našich druhů by mohl na dospělých Aphodinae predovat například drabčík *Emus hirtus*.

1.2.2 Přizpůsobení na koprofagii

Trus savců, který je hlavním zdrojem potravy koprofágních brouků (Halffter & Matthews 1966; Hanski & Cambefort 1991), má povahu jako efemérní habitat (Hanski & Cambefort 1991; Finn 2001). Hlavními znaky jsou bohatost na živiny a omezenost zdroje v prostoru a čase. To vede k silné kompetici o zdroj. Podobně lze charakterizovat rostlinný humus, mršiny a plodnice hub (Hanski & Cambefort 1991). Právě rostlinný humus byl počátečním zdrojem potravy koprofágních brouků, ale vzhledem k jeho omezenému rozšíření se na něj specializovalo velmi málo druhů, především pak některé saprofágní rody skupiny Aphodinae (Hanski & Cambefort 1991). Savčí trus se svými vlastnosti od rostlinného humusu příliš neliší, dokonce má větší obsah proteinů (Hanski & Cambefort 1991). Proto se stal, vzhledem k evoluci a rozšiřování savců, nejdostupnějším zdrojem potravy pro první koprofágní brouky (Hanski & Cambefort 1991; Davis *et al.* 2002). K tomuto evolučnímu spojení mezi koprofágními brouky a savci došlo zřejmě v otevřených habitatech srovnatelných s dnešní africkou savanou (Halffter & Matthews 1966). Africká savana má druhově nejbohatší společenstva koprofágních brouků na světě (Halffter 1991), a rovněž největší producenty trusu v podobě početných savčích herbivorů.

Vzhledem k tvrdé kompetici o trus se u koprofágních brouků vyvinula řada adaptací na život spojený s koprofagií (Hanski & Cambefort 1991). Nejnápadnějším znakem je relokace trusu z potravního zdroje a výstavba podzemních hnízd (Halffter & Edmonds 1982). Toto chování zabraňuje kompetici larev a chrání larvy a vajíčka před predátory, a bývá spojeno i s péčí o potomstvo (Halffter & Matthews 1966; Hanski & Cambefort 1991; Huerta *et al.* 2003; Sanchez 2008). Většina dospělců těchto brouků tvoří pro larvy v podzemních štolách hnízdní útvary, ve kterých je larva po celou dobu umístěna ve vlastní kulovité komůrce (Halffter & Matthews 1966; Halffter & Edmonds 1982; Edwards & Aschenborn 1987; Hanski & Cambefort 1991).. Tyto útvary mají tvar buď jen nahromaděné masy (brood masses) nebo jsou tvarovány do podoby hrušky či ovoиду (brood balls). Larvy jsou pro a pohyb v těchto

útvarech vybaveny pro skupinu Scarabaeinae typickým hrbem (Coprinae hump) (Halffter & Matthews 1966).

Dalším přizpůsobení koprofágních brouků je modifikované ústní ústrojí dospělců uzpůsobené na mikrofagii (Miller 1961; Hata & Edmonds 1983; Holter & Scholtz 2007). Hlavní potravou dospělých brouků jsou malé, na dusík bohaté částice, jako jsou bakterie či epiteliální buňky producenta trusu. Brouci se selektivně vyhýbají velkým celulózním částicím (Holter & Scholtz 2005, 2007). Ústní ústrojí larev je tvrdé, kousací, podobné jako u zbytku Scarabaeoidea (Hanski & Cambefort 1991). V detailu o ústních ústrojích a příjmu potravy u koprofágních brouků pojednává 4. kapitola této práce.

Určitým specifikem u koprofágních brouků je též nutnost dospělců projít krmnou fází (feeding stage, Reifungsfrass), předcházející rozmnožovací fází (breeding stage) (Halffter & Matthews 1966). Jelikož larva má vzhledem k pomíjivosti trusu jako potravy přístup pouze k množství potravy nezbytně nutnému pro dokončení metamorfózy, je tato fáze dospělců nutná k úspěšnému dozrání gonád, svalů a smyslových orgánů.

1.2.3 Ekologické dělení

Tradičně se koprofágní brouci dělí do čtyř gild. Příslušníci gildy využívají zdroj stejným způsobem (Blondel 2003). Tyto gildy se navzájem liší způsobem relokace fekálního materiálu a kompetiční dominancí (Hanski & Cambefort 1991; Krell *et al.* 2003).

Anglické názvy jednotlivých gild nemají zatím v odborné literatuře české ekvivalenty. Uvedené dělení je základním dělením do gild, podskupiny zde uvedené nejsou infragildami, pouze popisují jednotlivé typy relokace potravy uvnitř gildy. Bližší dělení do specifických infragild je uvedené v 3. kapitole této práce.

1. **Váleči** (rollers, telecoprids) – brouci patřící do této gildy oddělí od potravního zdroje kus trusu a horizontálně jej přemístí po povrchu. Následně v určité vzdálenosti vyhrabou noru a utvoří hnízdo pro larvy. Přemístění trusu pro hnízdo probíhá v naprosté většině v podobě více či méně sférického objektu; **praví váleči** (Scarbaeini, Gymnopleurini, Sisyphini, Canthonini). Dalším způsobem je přenos trusu předními holeněmi - Eucranini rod *Eucranium* (Federico & Philips 2005) (**přenašeči**, carriers). Posledním typem této relokace je **postrkování** (butting), které provozují především samice brouků rodu *Phanaeus* (Halffter & Matthews 1966), rod jako takový patří do gildy štolařů, ale v případě silné kompetice samice oddělí z potravního zdroje kus

trusu a strká ho před sebou pomocí clypeu a předních holení, toto chování však někteří autoři považují za vzácné (Horgan & Fuentes 2005)

2. **Štolaři** (tunnelers, paracoprids) – brouci této skupiny vytvoří přímo pod potravním zdrojem štoly a do nich zanášejí trus pro výstavbu hnízda. Důležité pro vymezení štolařů je, že hnízdo není ve finální podobě napojeno na původní zdroj trusu. Ze skupiny Scarabaeinae sem patří Coprini, Onitini, Dichotomini, Onthophagini, Oniticellini (skoro všechny rody) a Phanaeini. Dále sem patří všechny rody skupiny Geotrupinae, a některé druhy rodu *Aphodius* (Vitner 1998).
3. **Obývači** (dwellers, endocoprids) – brouky této gildy lze rozlišit na dvě evolučně oddělené linie. První linie tvoří od původního zdroje neoddělená hnízda, **hnízdni obývači**, rod *Oniticellus* (Lumaret & Moretto 1983; Davis 1989), *Eurysternus* (Huerta *et al.* 2003; Horgan 2005; Huerta *et al.* 2005). Druhá linie tvoří hnízda vůbec (**nehnízdni obývači**) a larva žije volně v potravním zdroji. Dospělci kladou vajíčka přímo do potravního zdroje nebo tvoří od původního zdroje neoddělené plodové masy a larva se během vývoje do potravního zdroje prohrabe. Takto žije většina druhů rodu *Aphodius* (Gittings & Giller 1997; Vitner 1998; Owen *et al.* 2006)
4. **Kleptoparaziti** (cleptoparasites, cleptocoprids) – tito brouci využívají trus jinými brouky přemístěný nebo již připravený pro larvy. Kleptoparazit aktivně vyhledává svého hostitele ať už napadením válené koule u válečů, či prohrabováním se do hnízd štolařů (Martin-Piera & Lobo 1993; Gonzalez-Megias & Sanchez-Pinero 2004). Mezi kleptoparazity patří zástupci rodů, které jinak patří mezi štolaře, např. rod *Onthophagus* (Hammond 1976; Martin-Piera & Lobo 1993), *Cleptocaccobius* (Krell-Westerwalbesloh *et al.* 2004), nebo mezi obývače, rod *Aphodius*, např. *Aphodius porcus* (Hammond 1976).

1.2.4 Jiné potravní specializace

Ačkoliv je dnes drtivá většina dung beetles koprofágních (Davis *et al.* 2002), nacházíme u některých druhů přechod z koprofagie na jinou potravní specializaci. Tento fenomén je zjevný především v tropických pralesech, kde je trus velkých savců nedostatkový, tj. kde vymřela, či úplně chybí megafauna, např. pralesy Jižní Ameriky či pralesy Papuy Nové Guiney (Halffter 1991).

Nejobvyklejší je přechod z koprofagie na nekrofagii, protože pro brouky se mršiny svým obsahem živin od trusu příliš neliší (Halffter & Matthews 1966; Halffter 1991; Hanski & Cambefort 1991). Alternativou nekrofagie je přímá predace na jiných bezobratlých, například predace váleče *Canthon virens* na okřídlených dospělých mravenců *Atta* (Hertel & Colli 1998), nebo válečů rodu *Sceliages* na mnohonožkách (Forgie *et al.* 2002).

S mravenčím tribem Attini jsou asociováni i brouci, kteří žijí převážně v odpadu mravenčích hnízd a jsou saprofágní, např. rod *Attavicinus* (Philips & Bell 2008). Jinou potravní specializací je fungivorie, např. u rodu *Coptorhina* (Frolov *et al.* 2008). Za zajímavou životní strategii můžeme považovat forezní způsob života brouků rodu *Zonocopris* na velkých plžích, kde se pravděpodobně živí slizem nebo trusem těchto plžů (Vaz-de-Mello 2007).

2. PŘEHLED DOSAVADNÍHO VÝZKUMU SUKCESE KOPROFÁGNÍCH BROUKŮ

2.1 Temperát

Výzkum sukcese koprofágních brouků probíhal doposavad především v severním temperátu, kde koprofágnímu společenstvu dominují obyvači rodu *Aphodius* a méně druhové početní štolari rodu *Geotrupes* (Hanski & Cambefort 1991).

Brouci rodu *Aphodius* se vyznačují jasně vymezenou sezonalitou a tvorbou druhových skupin v průběhu roku, tj. že existují skupiny druhů pro specifické jednotlivé měsíce (Holter 1982; Lee & Wall 2006). Některé druhy mají více než jednu generaci a vyskytují se dvakrát v průběhu roku (Holter 1982; Vitner 1998). Většina druhů rodu *Aphodius* jsou obyvači (Hanski & Cambefort 1991; Vitner 1998).

Sukcese se studuje sběrem brouků z uměle položených koláčů kravského trusu, většinou na otevřených pastvinách. Pozice v sukcesi se ve většině případů určuje dle indexu průměrného výskytu v sukcesi (Successional mean occurrence, SMO) který je „průměrem“ křivky kolonizace, což je počet jedinců druhu přítomných v trusu rozdílného stáří (Hanski 1980). Vzorec pro výpočet SMO je

$$SMO = \frac{\sum_{i=1}^n p_i (t_i - t_{i-1}) t_i}{\sum_{i=1}^n p_i (t_i - t_{i-1})}$$

kde p_i je počet jedinců druhu získaných z trusu o stáří t_i (ve dnech) a n je počet sběrů během sukcese. Výsledkem výpočtu tohoto indexu je den, kdy druh v sukcesi dosáhne maxima počtu jedinců. Výzkum sukcese obyvačů rodu *Aphodius* odhalil existenci 3 skupin v rámci sukcese, které jsou ve výsledcích povětšinou homogenní. Příslušnost brouků do skupin jsem shrnul do tabulky (Tab. 1).

Tab. 1: Výskyt temperátních brouků rodu *Aphodius* a *Geotrupes* v sukcesi dle dosavadního výzkumu. M: - metoda určení pozice v sukcesi. Hanski a Koskela (1977) použili ve své práci jiný výpočet průměrného výskytu v rámci sukcese než SMO, příslušnost k 3 sukcesním skupinám jsem určil podle jejich indexu dne klíčem: 1 – 3 raná sukcese, 4 – 6 střední sukcese, 6+ pozdní sukcese. Druhy vyskytující se v jejich práci převážně v lese jsou označeny hvězdičkou *.

Detaily prací	Raná fáze sukcese	Střední fáze sukcese	Pozdní fáze sukcese
<i>Hanski and Koskela (1977)</i> Finsko Pastvina, březový les a smrkový les M: pro totu práci specifický index dne	<i>G. stercorosus</i> * <i>A. ater</i> <i>A. depressus</i> * <i>A. haemorrhoidalis</i> <i>A. ictericus</i> <i>A. merdarius</i> <i>A. prodromus</i> <i>A. pusillus</i> <i>A. rufipes</i> * <i>A. sordidus</i>	<i>A. conspurcatus</i> <i>A. borealis</i> * <i>A. foetens</i> * <i>A. lapponun</i> * <i>A. rufus</i>	<i>A. fasciatus</i> <i>A. fimetarius</i> <i>A. fossor</i> <i>A. piceus</i> *
<i>Holter (1982)</i> Dánsko Pastvina M: SMO	<i>A. erraticus</i> ? <i>A. contaminatus</i> <i>A. distinctus</i> <i>A. prodromus</i> <i>A. pusillus</i>	<i>A. ater</i> <i>A. haemorrhoidalis</i>	<i>A. fimetarius</i> <i>A. foetens</i> <i>A. fossor</i>
<i>Gittings and Giller (1998)</i> Irsko Pastvina M: Přímá ordinace CCA	<i>A. erraticus</i> <i>A. depressus</i> <i>A. prodromus</i> <i>A. rufipes</i> <i>A. sphacelatus</i>	<i>A. ater</i> <i>A. granarius</i> <i>A. rufus</i>	<i>G. spiniger</i> <i>A. fimetarius</i> <i>A. fossor</i>
<i>Lee and Wall (2006)</i> UK – Anglie Pastvina M: SMO	<i>A. equestris</i> <i>A. luridus</i> <i>A. prodromus</i> <i>A. rufus</i> <i>A. sphacelatus</i>	<i>A. ater</i> <i>A. erraticus</i> <i>A. haemorrhoidalis</i>	<i>A. fimetarius</i> <i>A. fossor</i>

2.2 Evropský mediterán

Přechodem mezi společenstvy temperátu a tropů jsou společenstva mediteránních oblastí (Hanski & Cambefort 1991; Davis *et al.* 2002). V evropském mediteránu byl prozatím proveden pouze jeden výzkum (Menendez & Gutierrez 1999), a to na společenstvu, kde se nevyskytují váleči jako kompetičně nejsilnější gilda (Hanski & Cambefort 1991; Krell *et al.* 2003).

Autoři zmiňují výskyt brouků skupiny Scarabaeinae (jmenují *Onthophagus similis*), před brouky skupiny Aphodiinae. Autorům vychází nápadná změna pozice v sukcesi druhů rodu *Aphodius* mezi květnem a červencem, což by znamenalo změnu v příslušnosti k sukcesnímu stadiu během roku. Tento výsledek je ale možná pouze artefakt malého počtu jedinců získaných v této studii.

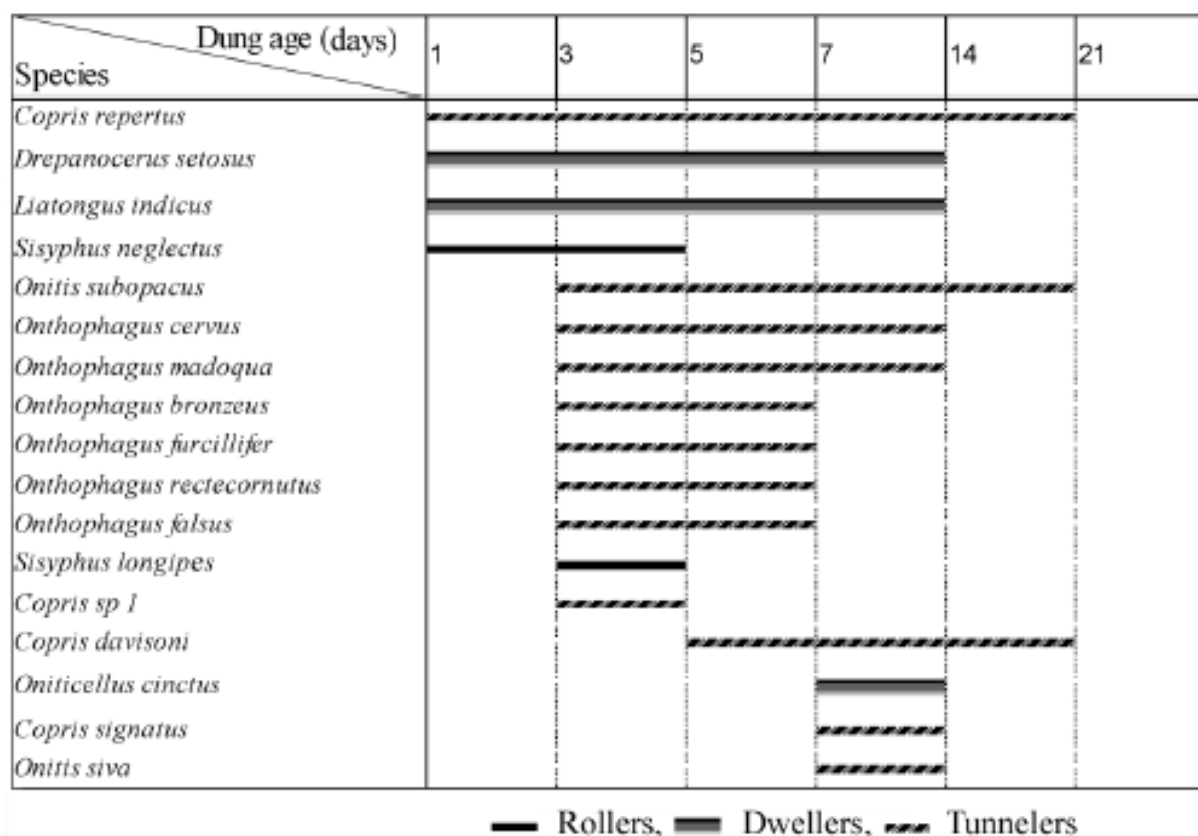
2.3 Tropická společenstva

Práci zabývající se sukcesí společenstev, kde jsou zastoupeny všechny gildy, není mnoho. K dispozici máme 2 práce z Jižní Ameriky (Horgan 2002; Marchiori *et al.* 2003) a jednu z Indie (Sabu *et al.* 2006). V Africe doposud neproběhl žádný klasický výzkum sukcese koprofágních brouků, ale jsou k dispozici interakční studie a terénní pozorování.

Výzkum sukcese brouků Jižní Ameriky proběhl v El Salvátoru a Brazílii. Práce, která proběhla v El Salvátoru (Horgan 2002), ukázala rozdíl mezi sukcesí začínající během dne a sukcesí začínající v noci. Sukcesní řada se liší, pokud potravní zdroj vznikl ráno nebo během dne a pokud vznikl večer či v noci. Problém této a dalších prací je sběr brouků v denních intervalech, přičemž výsledky naznačují, že existuje sukcesní stratifikace v řádu hodin. Většina brouků dle výsledků kolonizovala zdroj během prvních 2 dnů. Prezentované výsledky jsou založené na průběhu kolonizačních křivek jednotlivých druhů a pozice v sukcesi je určena dle výskytu maximálního počtu jedinců v rámci sukcese. V rámci denní raně sukcesní skupiny, čili druhy které během prvního dne dosáhli maxima počtu jedinců, se vyskytovali *Canthon indigaceus* (váleč), *Phanaeus demon* (štolař-postrkovač) a *Onthophagus marginicollis* (štolař). V noční raně sukcesní skupině se vyskytovali *Dichotomius carolinus*, *Dichotomius centralis* a *Onthophagus batesi*, všechno štolaři. Během druhé noci, což zde lze podle počtu jedinců pokládat za střední stadium sukcese, dosáhl maximální abundance štolař *Copris lugubris*. Pozdější dny dosáhly maximální abundance druhu rodu *Aphodius* (obývači).

Práce provedená v Brazílii (Marchiori *et al.* 2003) nerozlišovala denní a noční sukcesi, což ji omezilo na konstatování, že v rámci sukcese klesá počet brouků s postupujícím časem a neumožnilo studium dělení zdroje mezi nočními a denními brouky. Dle autorů většina koprofágních brouků preferuje trus o stáří jednoho dne. Výjimkou jsou *Aphodius nigrita* a *Aphodius aequalis*, kteří mají své optimum ve čtyři a osm dní starém trusu. *Canthon lituratus* a *Dichotomius bos* (váleč a štolář) jsou raně sukcesní.

Poslední výzkum sukcese tropického společenstva koprofágních brouků byl proveden v Indii (Sabu *et al.* 2006; Obr. 2). Jedině v tomto výzkumu byl použit sloní trus. Do raně sukcesní skupiny s maximálním počtem jedinců v prvním dni sukcese zde spadají *Drepanocerus setosus* (pravděpodobně obývač) a *Sisyphus neglectus* (váleč). Do středně sukcesní skupiny, zde 3. až 5. den, spadají *Sisyphus longipes* (váleč) a malí štoláři rodu *Onthophagus*. V pozdní fázi sukcese, od 7. dne, se vyskytují *Oniticellus cinctus* (obývač), velcí rychle zahrabávající štoláři rodu *Copris* a velcí pomalu zahrabávající štoláři rodu *Onitis*.



Obr. 2: Sukcesní vzor koprofágních brouků kolonizujících sloní trus v Indii, Thirunelly, JZ Ghát (Sabu *et al.* 2006).

2.4 Výzkum kompetičních interakcí

Výzkum sukcese koprofágních brouků v tropických společenstvech je zatím velice omezený. Mnoho informací je však možno vyčíst z prací zabývajících se kompetičními interakcemi a hnízdním chováním u koprofágních brouků. Tyto práce se zabývají africkými, středo a jihoamerickými koprofágními brouky.

Váleči dle těchto prací preferují čerstvý trus (Krell-Westerwalbesloh *et al.* 2004), a co do počtu jsou během dne dominantní skupinou (Krell *et al.* 2003).

Štolaři jsou v těchto pracích převážně noční (Krell *et al.* 2003) a tvoří 3 infragildy: velcí rychle zahrabávající štolaři, velcí pomalu zahrabávající štolaři a malí štolaři, podrobněji o těchto infragildách pojednává 3. kapitola této práce.

Na základě výzkumu v laboratorních podmínkách bylo zjištěno, že velcí rychle zahrabávající štolaři jsou vůči ostatním dvěma infragildám kompetičně dominantní (Giller & Doube 1989; Horgan & Fuentes 2005). Svou aktivitou snižují množství fekálního materiálu, který zástupci ostatních dvou infragild zahrabají pro své larvy. Kompetičně méně dominantní velcí pomalu zahrabávající štolaři z toho důvodu začínají s tvorbou podzemních hnízd až s odstupem několika dnů od začátku sukcese (Edwards & Aschenborn 1987).

Obývači neprovádí žádnou relokaci a jsou tím pádem kompetičně nejslabší gildou. Jejich hnízdní aktivita začíná několik dnů až týden od počátku sukcese (Davis 1989a) nebo využívají suchý trus, který už ostatní brouci nemohou využít (Huerta *et al.* 2003).

3. VLIV ETOLOGIE KOPROFÁGNÍCH BROUKŮ NA SUKCESI

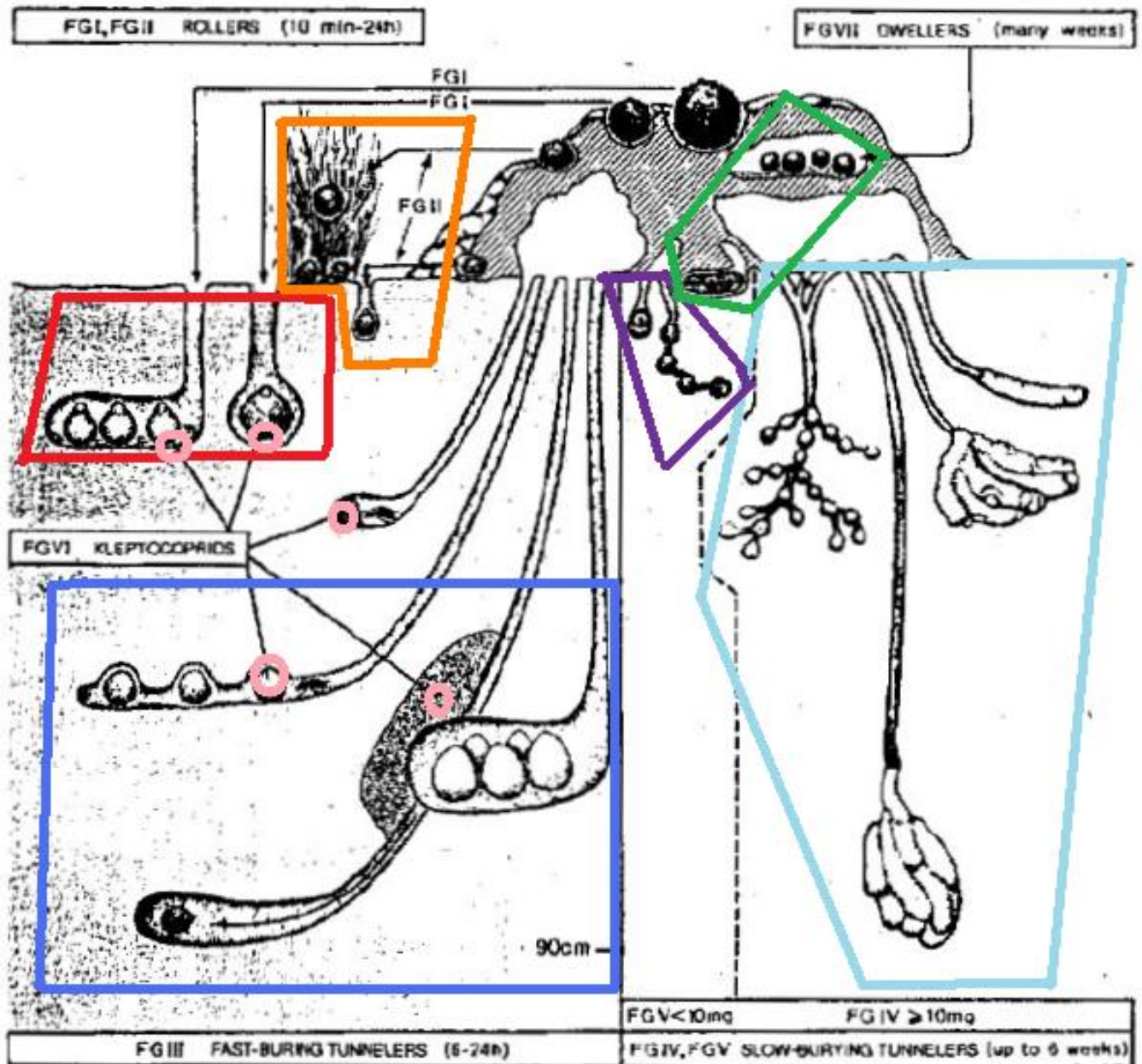
3.1 Infragildy

Doube (1991) rozdělil čtyři základní gildy koprofágních brouků na sedm infragild, které přesněji vystihují relokační strategie (Obr. 3). Jeho dělení se vztahovalo původně jen na africké brouky, proto jsem doplnil zástupce ostatních kontinentů a aktualizoval toto rozdělení na základě dalších prací (citace jsou uvedené u jednotlivých případů):

- 1) Velcí váleči – nad 400 mg suché váhy, většinou denní; Scarabaeini, Canthonini (*Anachalcos*).
- 2) Malí váleči – pod 400 mg suché váhy, většinou denní; Gymnopleurini, Sisyphini, Canthonini (*Canthon*).
- 3) Velcí rychle zahrabávající štoláři – soumrační, noční, Phanaeini denní, před tvorbou hnízda zahrabou veškerý potřebný trus a až potom začnou tvořit pro larvy plodové koule; Coprini (*Copris*, *Catharsius*, *Heliocopris*), Dichotomini (*Dichotomius*) (Horgan & Fuentes 2005), Phanaeini (*Phanaeus*, *Gromphas*) (Horgan 2001; Sanchez 2008), Onitini (*Onitis deceptor*, *Onitis uncinatus*) (Edwards & Aschenborn 1987).
- 4) Velcí pomalu zahrabávající štoláři – nad 10 mg suché váhy, denní, soumrační, noční, postupné zahrabávání trusu spojené s postupnou tvorbou plodových mas; Onitini (většina), Onthophagini, Dichotomini, Geotrupinae.
- 5) Malí pomalu zahrabávající štoláři – pod 10 mg suché váhy, denní, soumrační, noční, postupné zahrabávání trusu spojené s postupnou tvorbou plodových mas; Onthophagini, Oniticellini, Dichotomini, *Aphodius erraticus* (Vitner 1998).
- 6) Kleptoparaziti – dle denní aktivity hostitele: váleč (den) / štolář (noc); *Cleptocaccobius*, *Pedaria* (Krell-Westerwalbesloh *et al.* 2004), *Onthophagus*, *Aphodius* (Hammond 1976).
- 7) Obývači – denní, tropičtí Aphodinae většinou noční; *Oniticellus* (Lumaret & Moretto 1983; Davis 1989), *Drepanocerus* (Janssens 1953; Cambefort 1982), *Eurysternus* (Huerta *et al.* 2003), Aphodinae.

U malých a velkých válečů není rozdíl mezi relokací trusu. Podstatné je však rozdělení štolářů na dvě různě kompetičně silné infragildy: rychle a pomalu zahrabávající. Celá tato klasifikace

tvoří v rámci koprofágních brouků dvě skupiny lišící se kompetičními schopnostmi: váleče + rychle zahrabávající štoláře a pomalu zahrabávající štoláře + obyvače (Hanski & Cambefort 1991).



Obr. 3: Schematický obrázek hnízd koprofágních brouků z jednotlivých infragild (Doubé 1991). Na obrázku jsem zvýraznil příslušnost k infragiladám. Červená – velcí váleči, oranžová – malí váleči, tmavě modrá – velcí rychle zahrabávající štoláři, světle modrá – velcí pomalu zahrabávající štoláři, fialová – malí pomalu zahrabávající štoláři, růžová – kleptoparaziti, zelená - obyvači

3.2 Interpretace výsledků sukcese v jednotlivých oblastech

3.2.1 Palearktická oblast

Brouci rodu *Aphodius* jsou obecně považováni za obývače (Hanski & Cambefort 1991), především v rámci tropických společenstev (Krell *et al.* 2003). Ekologie tepeprátních druhů je však mnohem lépe prozkoumaná (Gittings & Giller 1997; Finn & Gittings 2003). Obývači rodu *Aphodius* tvoří v tepeprátních společenstvech své vlastní gildy na základě ovipozice či změny potravy mezi dospělcem a larvou (Finn & Gittings 2003).

Raně sukcesní druhy kladou vajíčka pod původní potravní zdroj (*A. depressus*, pravděpodobně *A. luridus*, *A. rufipes*) (Gittings & Giller 1997, 1998; Menendez & Gutierrez 1999). Stejně chování pozoroval Vitner (1998) u druhu *Aphodius scrutator*. *A. erraticus* je štolář (Gittings & Giller 1997; Vitner 1998). Jiný případ jsou druhy, které mají saprofágní larvu a koprofágní je pouze dospělec (*A. prodromus*, *A. sphacelatus*) (Gittings & Giller 1997). Tyto druhy jsou raně sukcesní, z důvodu omezené velikosti částec potravy, které dospělec může pozřít, na základě specifického ústního ústrojí u koprofágních brouků (Holter 2000), podrobněji ve 4. kapitole této práce. Druhy vyskytující se později v sukcesi (*A. ater*, *A. haemorrhoidalis*), kladou vajíčka přímo do potravního zdroje (Gittings & Giller 1997; Vitner 1998).

Společenstvo tepeprátních brouků rodu *Aphodius* je dle koncepce infragild tvořeno pouze obývači. Výjimkou je raně sukcesní *Aphodius erraticus*, který je dle definice gild štolář. Zbytek obývačů tvoří několik samostatných gild, které se v sukcesi vyskytují dle ovipozičního chování svých zástupců (Gittings & Giller 1998), kdy raně sukcesní druhy kladou vajíčka pod potravní zdroj a pozděně sukcesní druhy přímo do potravního zdroje. Dle výzkumu sukcese v evropské mediteránní oblasti (Menendez & Gutierrez 1999) se štoláři rodu *Onthophagus* vyskytují v sukcesi před obývači rodu *Aphodius*.

3.2.2 Tropická společenstva

Výzkum sukcese i interakční studiez tropů naznačují, že existují dvě sukcesní řady v závislosti na době vzniku potravního zdroje: denní a noční.

Když potravní zdroj vznikne v průběhu dne, jsou ranně sukcesní váleči a velcí rychle zahrabávající štolari-postrkovači rodu *Phanaeus*. Váleči jsou převážně denní kvůli energetické náročnosti jejich relokační strategie; potřebují totiž získat určitou tělesnou teplotu, než začnou s relokací fekálního materiálu (Krell-Westerwalbesloh *et al.* 2004). Velcí rychle zahrabávající štolari-postrkovači rodu *Phanaeus* přemísťují v případě silné kompetice kus trusu a k tomuto úkonu možná rovněž vyžadují patřičnou teplotu. Tato změna z noční aktivity na denní, vznikla zřejmě jako ústup z kompetice s dominantnějšími štolari rodu *Dichotomius* (Horgan & Fuentes 2005). Navíc v amerických společenstvech, na rozdíl od afrických, chybí početná infragilda koprofágních velkých válečů se kterými by museli brouci rodu *Phanaeus* kompetitovat (Davis *et al.* 2002).

Když potravní zdroj vznikne večer nebo během noci jsou raně sukcesní skupinou velcí rychle zahrabávající štolari. Velcí a malí pomalu zahrabávající štolari nastupují v sukcesi po těchto kompetičně silnějších infragildách. Hlavní výjimkou je pozice druhu *Copris lugubris*, který je rovněž rychle zahrabávající velký štolari, a který je v sukcesi pozdější než do stejné infragildy patříci brouci rodu *Dichotomius* (Horgan 2002; Horgan & Fuentes 2005).

Velcí pomalu zahrabávající štolari rodu *Onitis* začínají zahrabávat trus až několik dní od začátku sukcese (Edwards & Aschenborn 1987), pravděpodobně proto aby se vyhnuli kompetici s dominantními gildami.

Obývači rodu *Aphodius* jsou noční a dosahují maxima počtu jedinců několik dní po poklesu abundance předchozích gild (Horgan 2002). Obývači rodu *Oniticellus* a *Eurysternus* jsou denní a začínají svou hnízdní aktivitu až týden po začátku sukcese nebo na trusu, který ostatní brouci už nevyužívají (Davis 1989a; Huerta *et al.* 2003).

Výsledky výzkumu sukcese v Indii (Sabu *et al.* 2006) jsou diametrálně odlišné od všech ostatních výsledků výzkumu sukcese a nesouhlasí s výsledky kompetičních interakcí, především v rámci infragild štolariů. Váleči jsou v této práci raně a středně sukcesní. Co do počtu je v rané sukcesi dominantní druh *Drepanocerus setosus*. Ekologie mnoha druhů rodu *Drepanocerus*, rod *sensu* Janssens (1953), je neznámá. Pravděpodobně jde buď o obývače nebo malé pomalu zahrabávající štolare (Cambefort 1982). Janssens (1953) uvádí své pozorování, že brouci rodu *Drepanocerus* z Konga žijí jako brouci rodu *Aphodius*, tj. jako obývači. Středně sukcesní jsou malí pomalu zahrabávající štolari rodu *Onthophagus*. Pozdně

sukcesní jsou velcí rychle zahrabávající štolari rodu *Copris* a velcí pomalu zahrabávající štolari rodu *Onitis*. Rovněž pozdně sukcesní je obývač *Oniticellus cinctus*. Interpretace výsledků tohoto výzkumu jsou uvedeny ve 4. kapitole této práce a pro tuto kapitolu je nadále neuvažují.

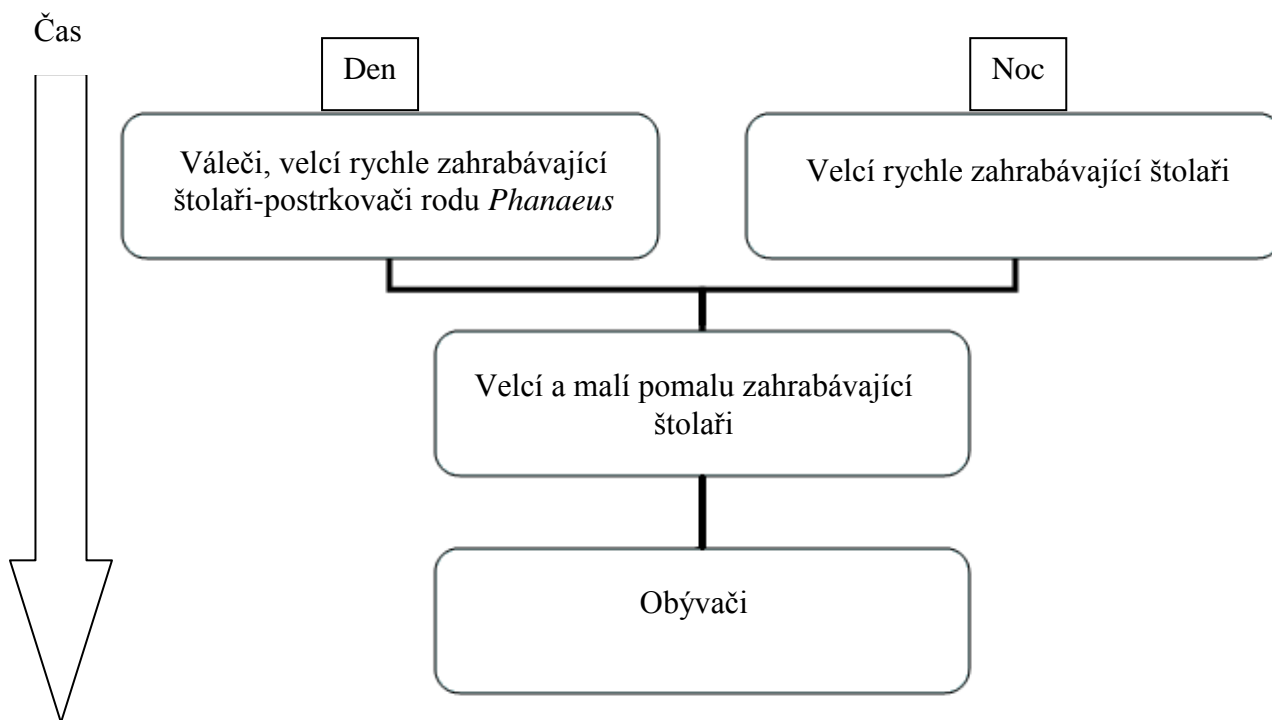
3.3 Typy sukcese

Connell a Slatyer (1977) definovali tři typy sukcese. Dle jejich práce by sukcese koprofágních brouků měla být sukcesí facilitační, kdy raně sukcesní druhy připravují potravní zdroj pro pozdně sukcesní druhy. Toto však platí pouze pro temperátní společenstva, kdy raně sukcesní koprofágní brouci a brouci ostatních skupin vyskytujících se v trusu díky své aktivitě umožňují lepší přístup k potravnímu zdroji pro pozdně sukcesní žížaly (Lumaret & Kadiri 1995). Pro společenstva kde se vyskytují kompetičně dominantní infragildy, váleči a velcí rychle zahrabávající štolari, však platí schéma sukcese toleranční. V této sukcesi jsou pozdně sukcesní druhy přizpůsobené na menší množství méně kvalitního zdroje potravy. Což platí jak pro pomalu zahrabávající štolare, kteří zakládají hnízda postupně a počet plodových mas je variabilní dle množství dostupné potravy (Halffter & Edmonds 1982), tak pro obývače, kteří využívají pro stavbu hnízd trus pro jiné brouky už nepoužitelný (Huerta *et al.* 2003).

3.4 Sukcesní model na základě relokačních strategií

Na základě dosavadního výzkumu sukcese koprofágních brouků a na základě výzkumu kompetičních interakcí mezi infragildami ustanovují následný model sukcese koprofágních brouků. Platí pro koprofágní brouky, kteří jsou v hnízdní fázi a je založený na relokačních strategiích fekálního materiálu, čili na gildové příslušnosti (Obr. 4). Model předvídá optima druhů v rámci sukcese. Druhy mohou kolonizovat potravní zdroj v jakékoliv fázi sukcese, ale maxima počtu jedinců dosahují jen v určitém sukcesním stádiu (Hanski & Koskela 1977). Model předpokládá sukcesí na dostatečně velkém potravním zdroji, jako je trus slonů nebo velkých turů, kdy raně sukcesní druhy neodstraní zdroj úplně, ale sukcese může doběhnout až do konce. Raná fáze sukcese se liší podle denní doby vzniku potravního zdroje. Pokud potravní zdroj vznikl v průběhu dne, jsou raně sukcesní skupinou váleči a štolari-postrkovači rodu *Phanaeus*. Pokud potravní zdroj vznikl večer nebo v noci jsou raně sukcesní skupinou velcí rychle zahrabávající štolari. Velcí a malí pomalu zahrabávající

štoláři, často se soumračnou aktivitou, jsou středně sukcesní skupinou. Obývači jsou pozdně sukcesní a dosahují maximální abundance několik dnů až týden od začátku sukcese.



Obr. 4: Schéma sukcese koprofágních brouků založené na relokačních strategiích. *Popisy den, noc* zobrazují dobu vzniku potravního zdroje.

4. VLIV MORFOLOGIE KOPROFÁGNÍCH BROUKŮ NA SUKCESI

4.1 Které morfologické znaky jsou důležité

V předchozí kapitole jsem na základě dat o etologii, zvláště relokačních strategiích, stanovil model sukcese koprofágních brouků. Gildy tvořící v tomto modelu základní jednotky jsou vzhledově homogenní. Pomineme – li znaky spojené na první pohled s relokačním chováním, tj. délka holení, tvar těla, atd., zůstává nám malý okruh znaků, které by mohly být klíčové, co se týče zákonitostí ekologie koprofágních brouků a tím i výskytu v sukcesi: rohy a specifické ústní ústrojí.

4.1.1 Rohy

Samčí rohy jsou jeden z nejnápadnějších znaků některých koprofágních brouků. Lze tedy položit otázku, zda v kontextu morfologie by rohy nemohly mít nějakou souvislost s výskytem v sukcesi. Ze všech gild rohy ale vznikly pouze u štolářů (Emlen & Philips 2006) a to jako prostředek pro obranu hnízd, kdy se samec zapře do hlavní štoly a tím může efektivně bránit přístupu jiných samců (Emlen *et al.* 2005). U většiny štolářů vznikly během evoluce dva typy samců. Jeden s velkými vyvinutými rohy a druhý s nevyvinutými rohy (Emlen 1997). Jedná se o klasický model kompetice mezi samci sneaks and guards (Simmons *et al.* 2007). Velký samec si samici hlídá a pomáhá jí s vytvářením hnízda (Cook 1990; Palestini & Rolando 2001), brání jí před ostatními brouky (Hanski & Cambefort 1991) a samicemi které by se chtěly přiživit na vytvořených plodových masách a vajíčkách (Moczek & Cochrane 2006), a rovněž provádí před samotnou kopulací různé svatební „tance“ (Cook 1990). Zatímco malý samec se prohrabe bokem do hnízda, kde se spáří se samicí bez jakýchkoliv tanečků a většinou také bez jakékoliv pomoci se stavbou hnízda (Cook 1990).

4.2 Morfologie ústního ústrojí a příjem potravy u koprofágních brouků

4.2.1 Ústní ústrojí dospělého a larvy

Specifickým přizpůsobením na koprofagii je u koprofágních brouků modifikované ústní ústrojí (Halffter & Matthews 1966; Hanski & Cambefort 1991). Na rozdíl od ostatních povětšinou herbivorních vrubounovitých brouků skupiny Scarabaeoidea mají koprofágní brouci měkké ústní ústrojí přizpůsobené na mikrofagii (Miller 1961; Hata & Edmonds 1983).

Na první pohled je nejnápadnější pokrytí mandibul, maxill a obou pysků velkým množstvím štětin a chloupků (Miller 1961) a rovněž tvar mandibul, které nemají typický kousací tvar (Obr. 5). Co je však pro tyto brouky specifické jsou útvary na molárním laloku mandibul složené z mnoha malých podčástí, které tvoří proti sobě strukturu, která by se dala svým vzhledem vzdáleně přirovnat k sítu (Miller 1961). Dospělci rodu *Aphodius* a zástupci skupiny Geotrupinae mají obdobné struktury (Hata & Edmonds 1983).

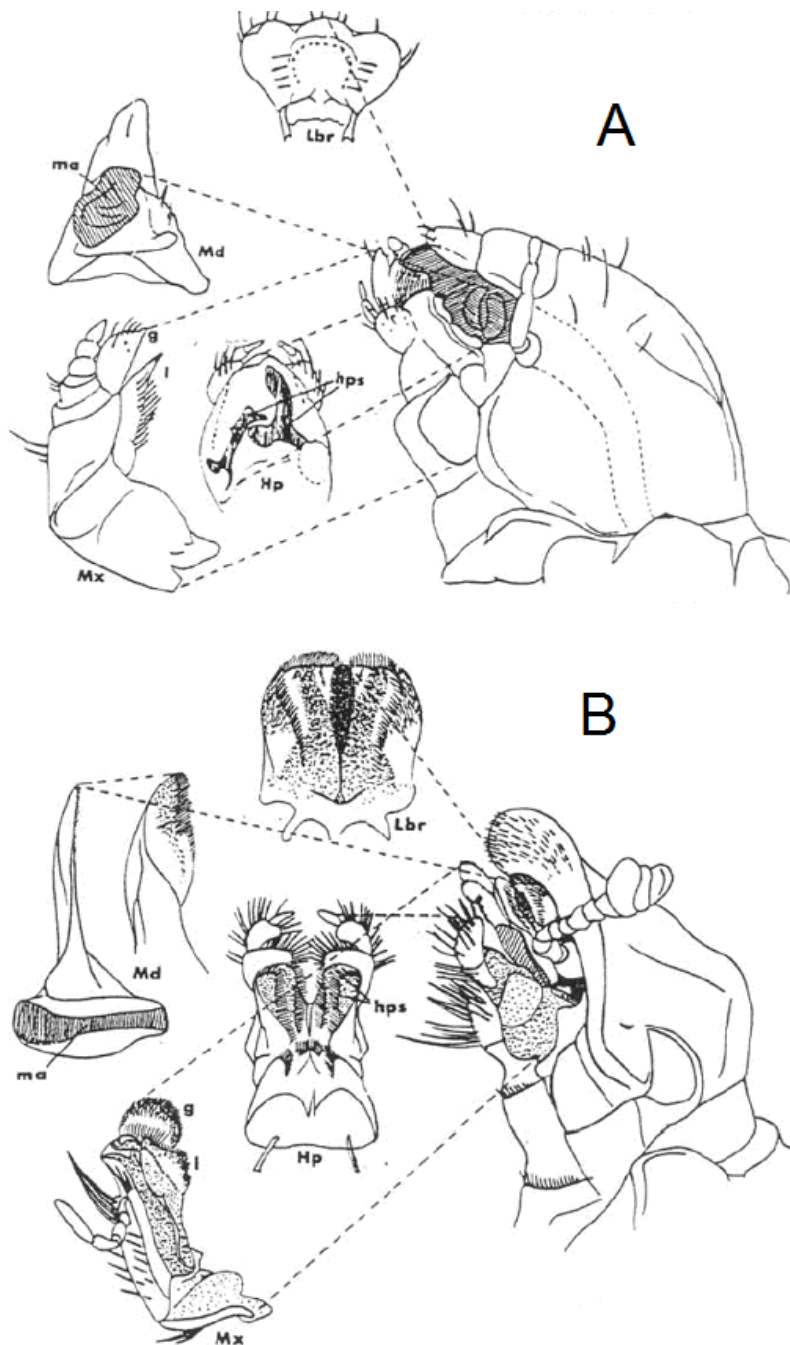
Tyto struktury jsou specifické pouze pro pravé koprofágní brouky, ostatní brouci vyskytující se v trusu (Trogidae, Histeridae, Sthaphylinidae) mají normální kousací tvrdé ústní ústrojí (Miller 1961). Výjimkou v tomto trendu jsou koprofágní brouci žijící v aridních habitatech, především na peletovém trusu, kteří mají vzhledem k rychlému vysychání potravních zdrojů ústní ústrojí modifikované pro příjem tvrdší potravy. Jako příklady můžeme uvést brouky žijící v evropské mediteránní oblasti (Verdu & Galante 2004), a pravděpodobně i v pouštních oblastech žijící zástupce tribu Eucraniini (Federico & Philips 2005).

Larvy všech koprofágních brouků mají na rozdíl od dospělců tvrdé kousací ústní ústrojí s ozubenými mandibulami (Miller 1961; Halffter & Matthews 1966; Hata & Edmonds 1983; Obr. 5).

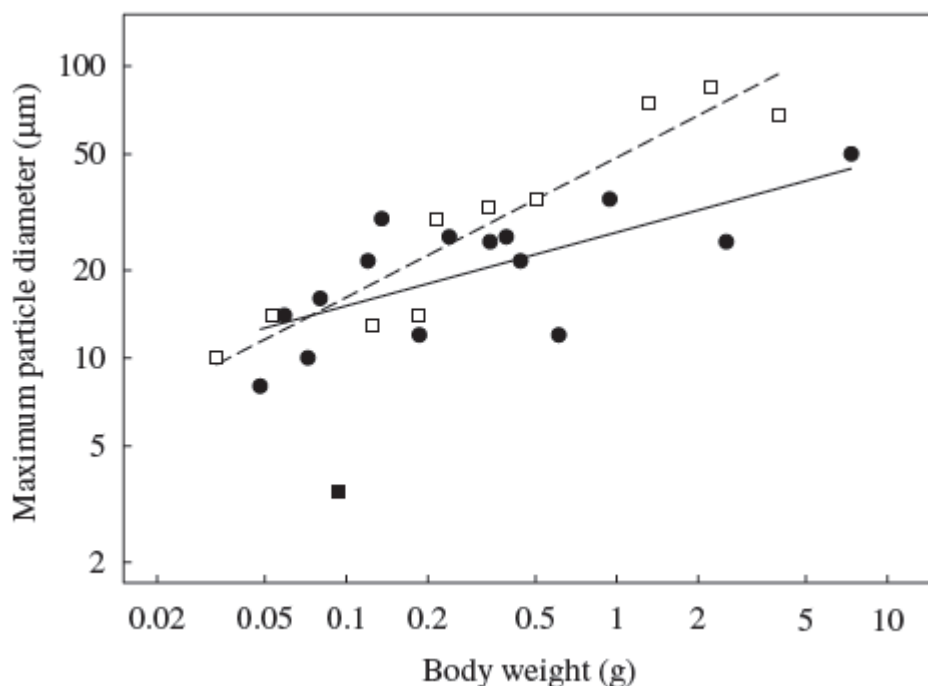
4.2.2 Příjem potravy u koprofágních brouků

Přesný způsob příjmu potravy u koprofágních brouků byl po dlouhou dobu neznámý, především v ohledu mechanického zpracování. Jelikož koprofágní brouci nemají kousací mandibuly, všechny teorie se vztahovaly k specificky utvářenému útvaru na molárním laloku mandibul. Této struktuře byla přisuzována úloha drtivého aparátu pro zpracování větších částic (Miller 1961; Hata & Edmonds 1983). Výzkum příjmu potravy u několika druhů

obývačů rodu *Aphodius* (Holter 2000), štolářů (Holter *et al.* 2002) a válečů (Holter & Scholtz 2005) skupiny Scarabaeinae však prokázal, že nedochází k drcení větších částic potravy.



Obr. 5: Laterální pohled na hlavu larvy (A), pravděpodobně *Phanaeus quadridens*, a dospělé (B) *Phanaeus quadridens* s vypreparovaným ústním ústrojím (Halffter & Matthews 1966). *g* - galea, *Hp* - hypopharynx, *hps* - hypopharyngeální sklerity, *l* - lacinia, *lbr* - labrum-epipharynx, *ma* - molární oblast mandibuly, *Md* - mandibula, *Mx* - maxilla



Obr. 6: Vztah mezi hmotnostmi těla a maximální velikostí pozřených částic u koprofágních brouků skupiny Scarabaeinae (Holter & Scholtz 2005). Váleči – přerušovaná čára a prázdné čtverečky (Holter & Scholtz 2005). Štolaři a obyvači – plně kolečka a nepřerušovaná čára (Holter et al. 2002). Plný čtvereček značí druh *Neosisyphus rubrus*, který není zahrnut do regrese, ale je pouze vyneseno do grafu.

Tyto práce rovněž ukázaly, že dospělí koprofágní brouci jsou schopni pozřít jen velice malé částice. Největší pozřené částice byly zjištěny pro váleče *Kheper nigroaeneus* a to v rozmezí 75-95 µm (Holter & Scholtz 2005).

Maximální velikost pozřených částic roste lineárně s hmotností brouka v rámci Scarabaeinae (Holter et al. 2002; Holter & Scholtz 2005; Obr. 6). Vztah mezi hmotností a maximální velikostí pozřených částic nebyl průkazný u brouků rodu *Aphodius*, ale to bylo dáno především malým počtem druhů (Holter 2000). Taxonomická příslušnost druhů nemá na maximální velikost pozřených částic vliv, ale ekologická příslušnost ke gildě ano (Holter et al. 2002; Holter & Scholtz 2005). Vztah mezi velikostí těla a maximální velikostí pozřených částic je strmější u válečů než u štolařů (Obr. 6).

Váleči mají v porovnání se štolaři možnost zaopatřit si mnohem omezenější množství fekálního materiálu, protože jsou limitováni velikostí koule, kterou tvoří (Holter & Scholtz

2005). Kvůli vysychání zdroje musí tedy být schopni přijímat i větší, méně kvalitnější částice potravy.

Samotný příjem potravy u dospělých koprofágních brouků probíhá pravděpodobně filtrací malých částíček z masy potravního zdroje skrze specifické útvary na molárním laloku mandibul (Holter & Scholtz 2007). Dospělí koprofágní brouci přijímají z trusu jen malé, na dusík bohaté, lehce stravitelné částice, jakými jsou například bakterie nebo epiteliální buňky producenta trusu, přičemž se vyhýbají velkým celulózním částicím (Holter & Scholtz 2007).

Larvy mající tvrdé kousací ústní ústrojí (Miller 1961; Hata & Edmonds 1983) a požírají suchý a relativně tvrdý trus, přičemž se nevyhýbají ani celulózním částicím. Pro zpracovávání celulózy mají fermentační komoru se symbionty, kteří jim pomáhají celulózu natrávit. Když larva vyžere obsah své plodové koule, začne opakovaně požírat vlastní výkaly, obsahující proteiny vytvořené vlastními symbionty. S každou takovou recyklací původního trusu roste v potravě larvy obsah proteinů a klesá obsah celulózy (Hanski & Cambefort 1991).

4.3 Aplikace příjmu potravy u koprofágních brouků na sukcesní model

Výzkum sukcese společenstva koprofágních brouků v Indii (Sabu *et al.* 2006) ukázal opačný průběh sukcese, než který demonstrují v sukcesním modelu ve 3. kapitole této práce. Obývači byli raně sukcesní, po nich následovali povětšinou malí a pomalu zahrabávající štolari. Rychle zahrabávající štolari rodu *Copris* byli středně až pozdně sukcesní.. Autoři zachytili jednoho jedince tohoto druhu, což mohla být samice, která již připravovala hnízdo. Váleči byli jeden raně a jeden středně sukcesní.

Jelikož autoři provedli pouze jediný sběr dat a to čerstvě po deštích, kdy by tyto brouci měli začít svou aktivitu, dá se předpokládat, že všechny druhy byly teprve v krmné fázi před započítím stavění hnízd pro larvy. Dospělci jsou omezeni při své vlastní výživě na malé částičky, musí proto pro vlastní výkrm volit trus čerstvý, nevyschlý. Výskyt obývače *Oniticellus cinctus* v pozdní sukcesi pasuje na předchozí model sukcese. Je totiž možné, že tento obývač je již ve své hnízdní fázi, protože například afričtí obývači rodu *Oniticellus* se vyskytují po celý rok (Davis 1989a)

Protože u koprofágních brouků je maximální velikost pozřených částic korelována s velikostí, kolonizace pravděpodobně probíhá podle velikosti, protože malí brouci jsou schopni pozřít jen malé částice, které se vyskytují jen v nejčerstvějším trusu. Tímto se do raně

sukcesních stádií dostávají malí brouci, často malí štolaři a obývači. Podobné chování bylo pozorováno u afrických obývačů rodu *Oniticellus* (Davis 1989).

Změna pozice v sukcesi spojená s krmnou fází je známá i u brouků rodu *Aphodius* a to u *Aphodius ater*, kde mladé samice jsou v sukcesi dřív než staré samice, které kladou vajíčka (Hirschberger 1998). Velcí brouci jsou tolerantnější k velikosti potravních částic a mohou se tedy ve své krmné fázi vyskytovat později v rámci sukcese.

4.4 Druhý model sukcese

Předkládám tedy na základě výše zmíněných faktů druhý model sukcese. Pozice v sukcesi je tedy určena maximální velikostí pozřených částic, což je hodnota korelovaná s velikostí (hmotností) brouka. Tento model by měl platit především během období dešťů či pár týdnů po něm, kdy brouci houfně aktivují. Tímto se sukcese jako ekologický fenomén u koprofágních brouků rozpadá na dvě fáze. Na fázi na krmnou, kdy je pozice brouků v sukcesi určena velikostí částic, které jsou brouci schopni pozřít. A na fázi chovnou, kdy je pozice brouků v sukcesi určena relokační strategií fekálního materiálu.

5. VLIV FYLOGENEZE KOPROFÁGNÍCH BROUKŮ NA SUKCESI

5.1 Systematická klasifikace koprofágních brouků ze skupiny Scarabaeinae a tělní plány

Klasifikace koprofágních brouků ze skupiny Scarabaeinae je dodnes silně ovlivněna morfologií. Balthasar (1963) ve své monografii rozdělil Scarabaeidae na dvě podskupiny Scarabaeinae a Coprinae. Scarabaeinae obsahují všechny váleče a Coprinae štoláře a obývače.

Tato klasifikace na dvě skupiny, každou s vlastním tělním plánem, přežívá dodnes, protože z morfologického hlediska ji nelze nic vytknout. V rámci Scarabaeinae opravdu existují dva tělní plány: válečský, který se vyznačuje dlouhými nohama a užšími holeněmi, a štolářský, který má krátké nohy a silné holeně. Obývači nemají vlastní tělní plán; Eurysternini patří do válečského tělního plánu (Huerta *et al.* 2003) a *Oniticellus* do štolářského (Davis 1989).

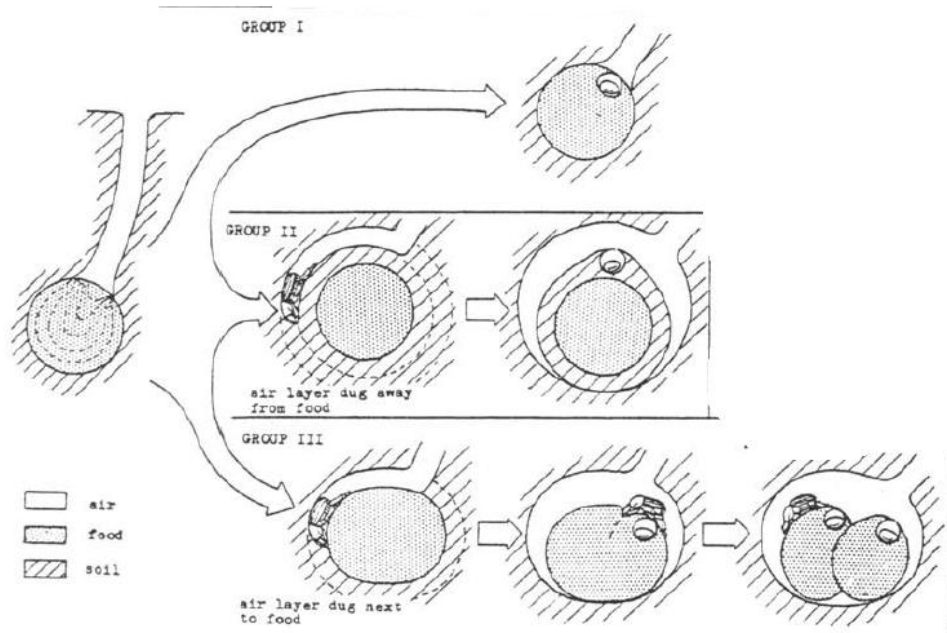
Otázkou zůstává, zda jsou tyto 2 tělní plány v rámci Scarabaeinae monofyletické, popřípadě kolikrát proběhla změna v gildové příslušnosti a tím také v tělním plánu, a v sukcesním výskytu.

5.2 Fylogeneze Scarabaeinae založené na morfologii, ekologii a biogeografii

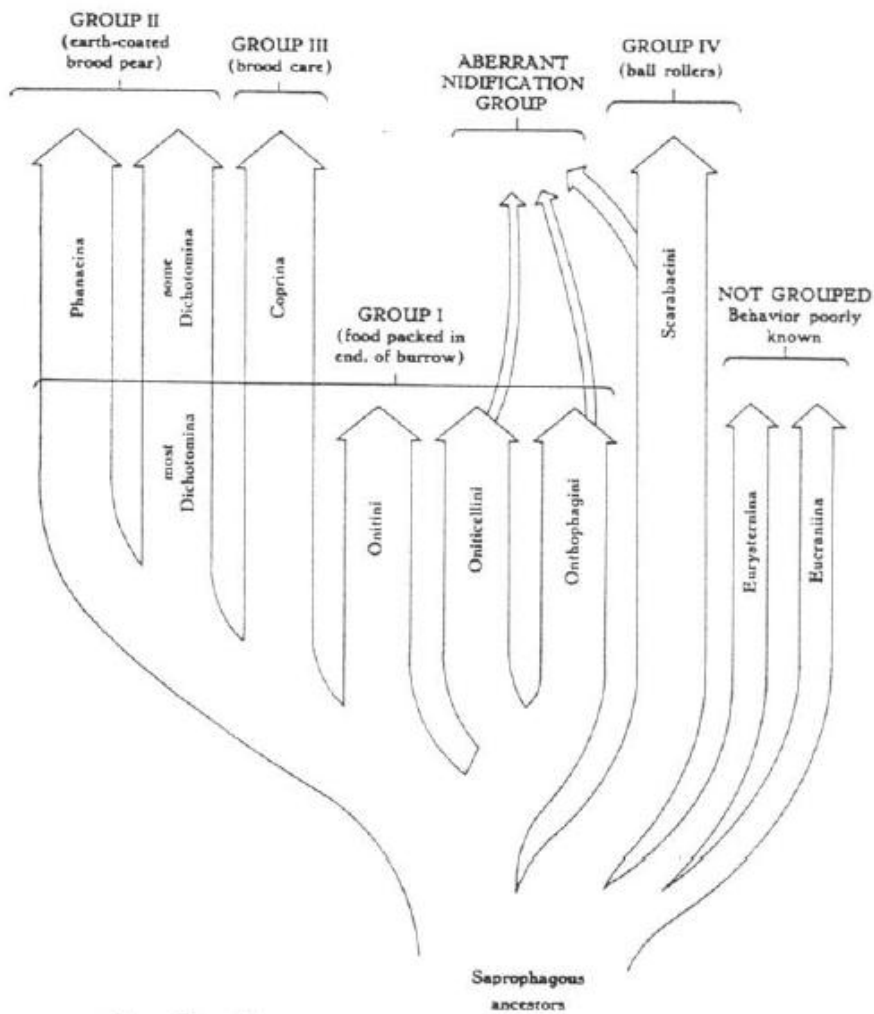
Prvním pokusem o formulaci hypotézy o evoluci koprofágních brouků skupiny Scarabaeinae byla evoluční hypotéza na základě hnízdního chování (Halfpter & Matthews 1966), přičemž se dle autorů dají rozeznat čtyři skupiny. Štoláři byli v této hypotéze rozděleni na tři skupiny podle přípravy plodové masy nebo plodové koule pro larvy: Obr. 7:

- a) Group I, trus je pouze nácpan do slepého konce štoly, jedno nebo několik více vajíček volně v plodové mase; Onthophagini, Oniticellini, Onitini, někteří Dichotomini.
- b) Group II, plodová hruška obalená půdou, každá obsahuje jedno vajíčko; Phanaeini, zbývající Dichotomini, autoři předpokládali rod *Heliocopris*.
- c) Group III, péče o hnízdo; *Copris*, *Synapsis*, autoři předpokládali i rod *Catharsius*.

Váleči (Group IV) byli umístěni na bázi celé skupiny, hlavně kvůli chování spojeném s relokací potravy. Pohled na celou evoluční hypotézu podává Obr. 8.



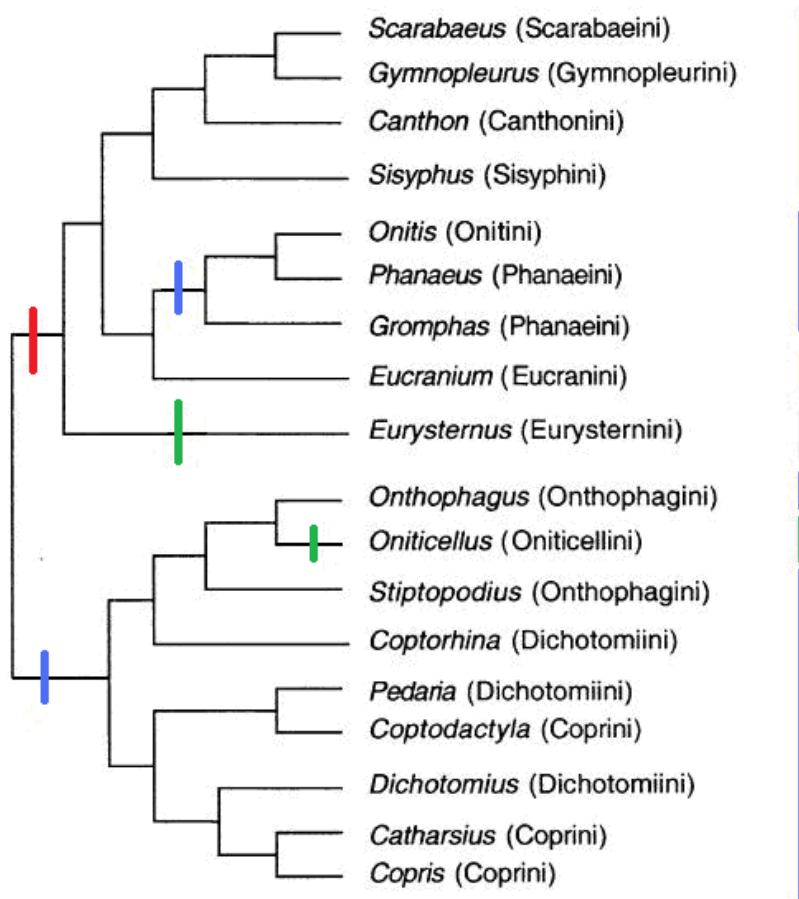
Obr. 7: Skupiny štolářů dle hnízdního chování (Halffter & Matthews 1966)



Obr. 8: Evoluční trendy v hnízdním chování u Scarabaeinae (Halffter & Matthews 1966)

Tato první evoluční teorie považuje váleče a štoláře za dvě monofyletické skupiny, přičemž hnízdní a relokační chování válečů vzniklo dle autorů na začátku evoluce Scarabaeinae.

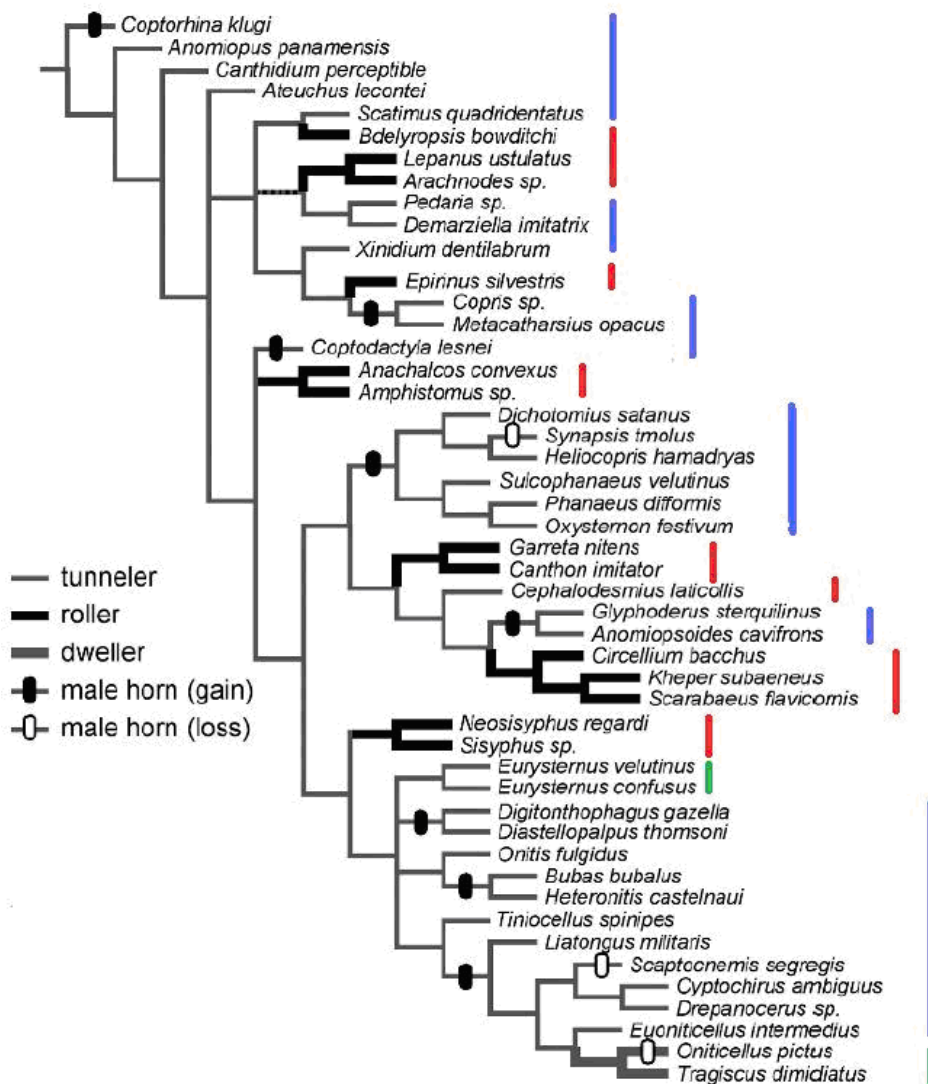
První skutečná fylogeneze zaměřená na vnitřní strukturu Scarabaeinae byla založena na morfologii na samčího a samičího rozmnožovacího ústrojí (Zunino 1983; Obr. 9). Na tento a ostatní kladogramy jsem pro lepší ilustraci vztahů vynesl gildové příslušnosti a označil přechody mezi relokačními strategiemi. Tato fylogeneze rozdělila Scarabaeinae na dvě skupiny přičemž v jedné jsou zastoupeni převážně váleči a v druhé převážně štoláři. Tato fylogeneze ukazuje válečský původ obývačů tribu Eurysternini a štolářský původ obývačů tribu Oniticellini. Z této práce lze při aplikaci na teorii sukcesního modelu vyčíst, že gildy vyskytující se v pozdějších sukcesních stadiích vznikaly z kompetičně silnějších, ranně sukcesních gild.



Obr. 9: Kladogram skupiny Scarabaeinae na základě morfologických znaků (Zunino 1983 in Villalba *et al.* 2002). Na kladogram jsem vynesl gildové příslušnosti. Červená – váleči, modrá – štoláři, zelená – obývači.

Další klasifikací uvnitř Scarabaeinae byla klasifikace dle biogeografie (Hanski & Cambefort 1991). V této klasifikaci jsou triby Canthonini a Dichotomini označeny jako staré, původní, především kvůli rozšíření omezenému na jižní část bývalé Gondwany. Za moderní, nejodvozenější triby jsou označeny Coprini, Oniticellini, Onthophagini a Sisyphini, jejichž zástupci se vyskytují i v Holarktické oblasti. Triby endemické pro starý nebo nový svět (Scarabaeini, Gymnopleterini, Onitini, Phanaeini, Ecraniini, Eurysternini) jsou označeny jako prostřední v evoluci mezi starými a moderními triby. Dle této klasifikace by byli váleči, zahrnující obývače Eurysternini, a rovněž štoláři, zahrnující obývače Oniticellini, dvě monofyletické skupiny.

Autoři poslední fylogeneze Scarabaeinae založené na morfologických datech (Philips *et al.* 2004) použili 47 zástupců a 200 interních a externích morfologických znaků dospělců (Obr. 10). Tato práce ukazuje, že gildy nejsou monofyletické. Autoři staví na bázi Scarabaeinae štolářský rod *Coptorhina*. Rovněž nejsou monofyletické některé triby, např. některé rody tribu Canthonini jsou mnohem odvozenější než jiné (rod *Canthon*).

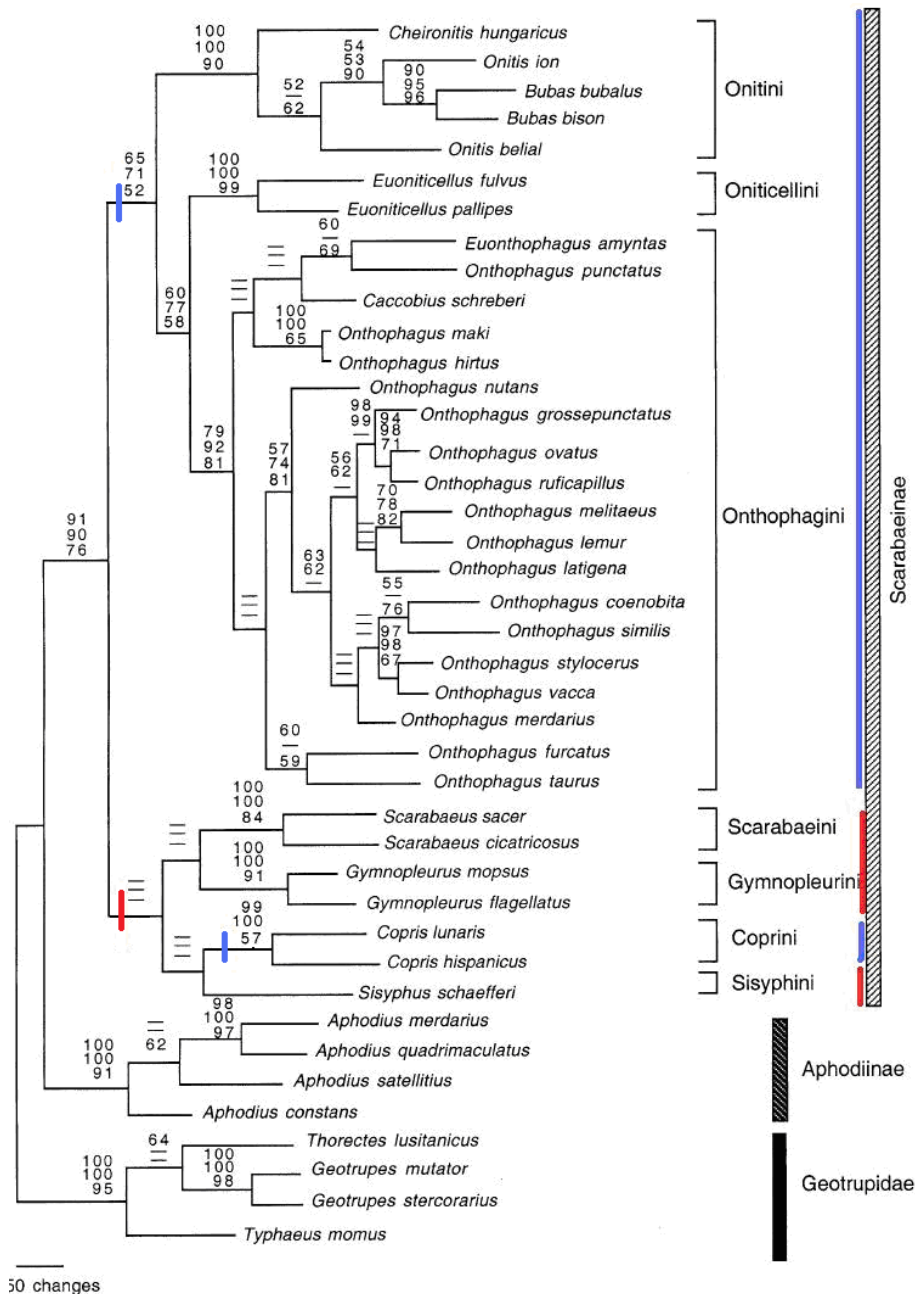


Obr. 10: Kladogram vztahů mezi 46 koprofágními brouky založený na 200 morfologických znacích (Philips, Pretorius et al. 2004 in Emlen & Philips 2006). Na kladogram autoři vynesli relokační strategie a přítomnost rohů. Dodatečně jsem označil barevně gildové příslušnosti. Červená – váleči, modrá – štolari, zelená – obývači.

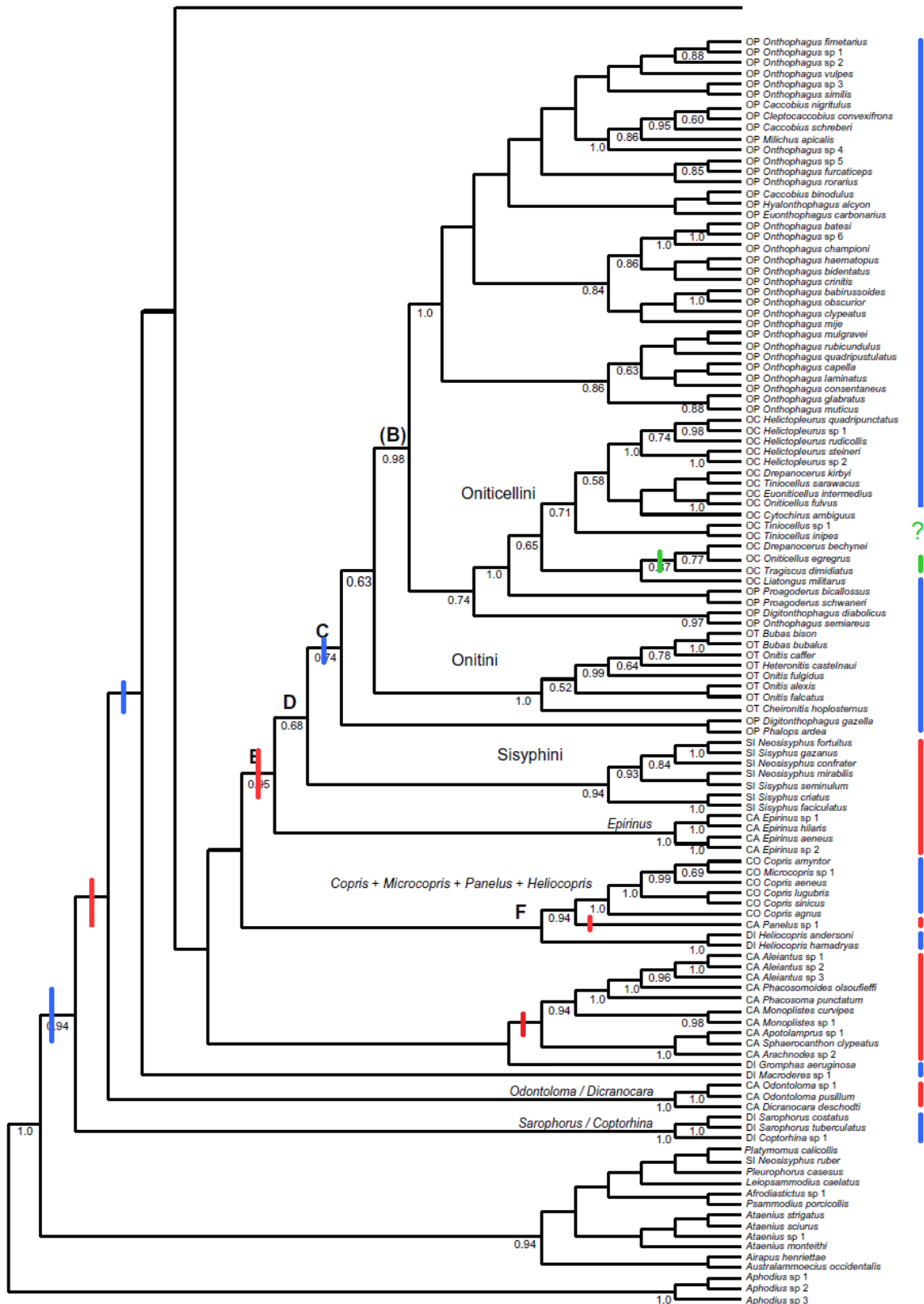
5.3 Molekulární fylogeneze koprofágních brouků skupiny Scarabaeinae

První molekulární fylogenezí koprofágních brouků byla práce zaměřená na vztahy mezi španělskými koprofágními brouky (Villalba *et al.* 2002; Obr. 11). Tato práce potvrdila několik hypotéz vznesených již pracemi založenými na morfologii. Hlavním výsledkem bylo vytvoření dvou klastrů, jednoho primárně válečského a druhého primárně štolářského. Štolari zde tvoří skupinu bez vnořených válečů. Váleči tvoří dva klastry: *Scarabaeus* +

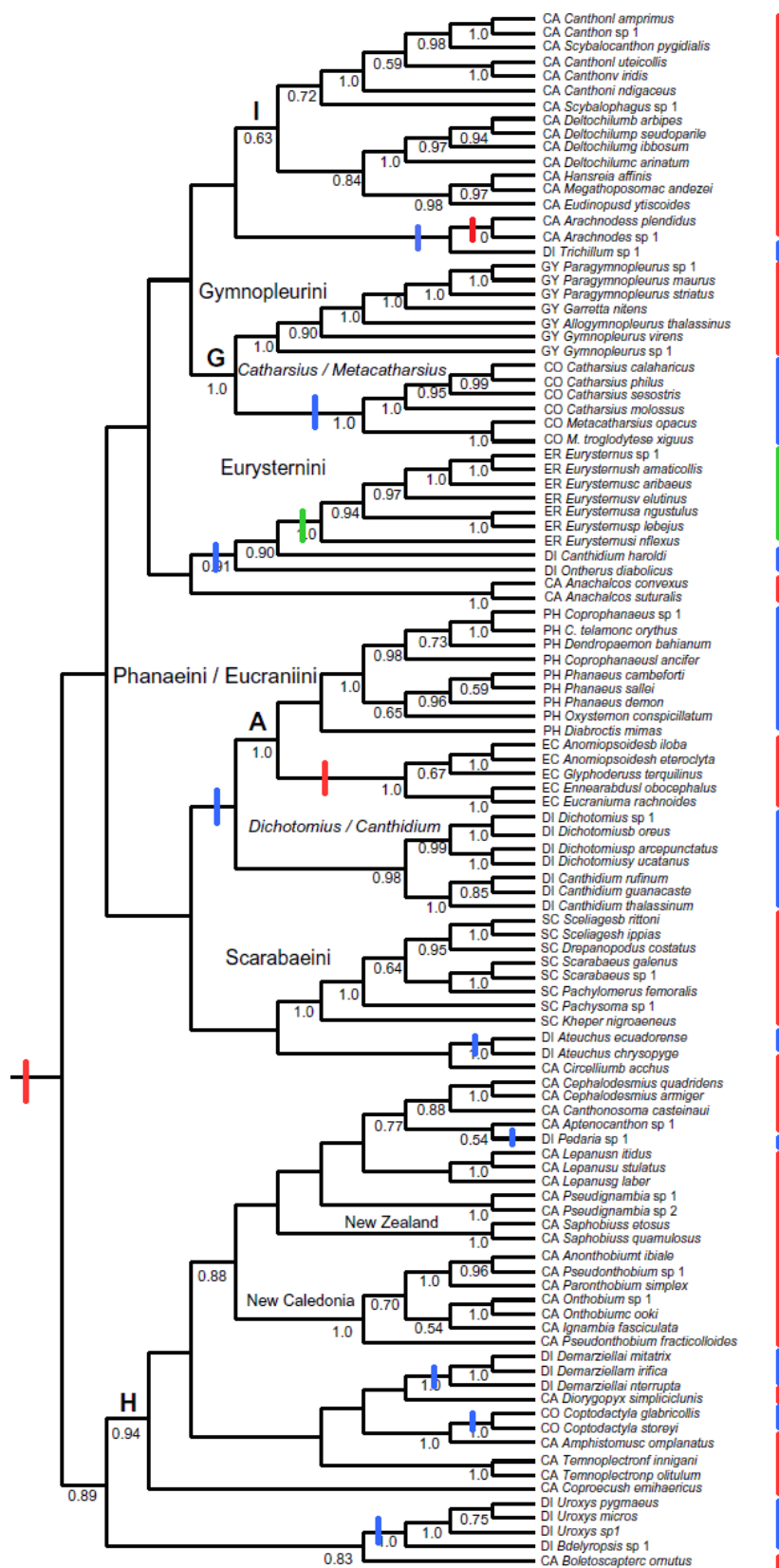
Gymnopleurus a *Sisyphus* + *Copris*. Právě přítomnost rodu *Copris* v rámci válečů začíná ukazovat, že gildy válečů a štolářů nejsou monofyletické (Zunino 1983; Philips *et al.* 2004). Tato práce s omezeným počtem druhů naznačuje, že váleči vznikli jako jednotná skupina od začátku oddělená od štolářů (Halffter & Matthews 1966). Hlavní problém této studie je výběr taxonů omezený na Španělsko, který neumožňuje aplikovat tyto výsledky na globální úroveň.



Obr. 11. Kladogram vztahů mezi španělskými koprofágními brouky založený na molekulárních datech (Villalba *et al.* 2002). Na kladogram jsem vynesl gildové příslušnosti. Červená – váleči, modrá – štoláři, zelená - obývači



Obr. 12: Kladogram Scarabaeinae založený na molekulárních datech, první část (Monaghan *et al.* 2007). Kladogram pokračuje na Obr. 13. Otazník značí neznámou relokační strategii u subtribu Drepanocerina, kde by zástupci některých rodů mohli být obývači. Červená – váleči, modrá – štolari, zelená – obývači.



Obr. 13: Pokračování kladogramu Scarabaeinae z Obr. 12 (Monaghan *et al.* 2007). Červená – valesci, modrá – stolari, zelená – obyvaci.

Nejnovější a dosud nejrozsáhlejší fylogenezi skupiny Scarabaeinae je molekulární fylogeneze 214 druhů na třech genech (Monaghan *et al.* 2007; Obr. 12 a Obr. 13). Tato práce ukazuje štolařský původ Scarabaeinae v rodě *Coptorhina*. Pozice rodů *Dicranocara* a *Odontoloma* blízko báze ukazuje raný vznik gildy válečů v rámci Scarabaeinae. Dále následuje štolařský rod *Macroderes* a pak se Scarabaeinae větví do dvou klastrů: jeden primárně válečský (Obr. 13) a druhý zpočátku štolařský a následně válečský s přechodem k štolařům s několika obývači (Obr. 12). Do tohoto hlavního uzlu se vyskytují převážně fungivorní-saprofágní-koprofágní brouci, kteří mají povětšinou kapské rozšíření (Davis *et al.* 2002; Monaghan *et al.* 2007) a kteří by se dali považovat za samostatnou sesterskou skupinu pravých koprofágních brouků skupiny Scarabaeinae. Tato skupinka ukazuje, jak asi vypadli předci dnešních brouků skupiny Scarabaeinae. Od tohoto bodu jsou brouci převážně koprofágní, nebo aspoň původně koprofágní, přičemž základním tělním plánem je štolař.

5.4 Aplikace fylogeneze na sukcesní model

Gildy v rámci Scarabaeinae jsou polyfyletické. Tento fakt podpořily práce na morfologických i na molekulárních znacích. Nejkompletnější molekulární fylogeneze (Monaghan *et al.* 2007) ukázala, že gildová příslušnost se během evoluce často změnila a že tělní plány válečů jsou v podstatě homoplazie spojené s relokací materiálu.

Jednoznačně padla klasifikace na staré a nové triby (Hanski & Cambefort 1991), především rozpadem do značné míry „odpadních“ tribů Canthonini a Dichotomini na deset a devět linií. Konfrontací nejnovější fylogeneze s evoluční teorií založenou na hnízdním chování u Scarabaeinae (Halffter & Matthews 1966) vychází, že hnízdní chování je korelováno s příslušností ke gildě, a jako takové není dobrým znakem pro určení fylogeneze, kvůli polyfyletičnosti gild. Především padá teorie o monofýlii válečů.

Když si na kladogram naneseeme vznik příslušnosti ke gildám, dojdeme k zajímavému závěru. Celkově vychází více změn ke gildám vyskytujících se v pozdějších sukcesních stádiích. V první části kladogramu je to přechod od válečů (*Sisyphus*, *Epirinus*) a velkých rychle zahrabávajících štolařů (*Copris*, *Heliocopris*) směrem ke klastru Onitini + Onthophagini + Oniticellini, což jsou pomalu zahrabávající štolaři a obývači (Obr. 12). V druhé části (Obr. 13) je přechod od válečů ke štolařům a obývačům tribu Eurysternini ještě markantnější. Hlavní výjimkou je přechod k válečskému stylu života u Eucraniini, který je způsoben přizpůsobením k životu v aridních oblastech (Federico & Philips 2005).

Čím si tento trend změny relokační strategie vysvětlit? Ústup do pozdějších fází sukcese znamená přizpůsobit se horšímu zdroji v menších množstvích (Hanski & Cambefort 1991). Na počátku evoluce recentních skupin byly pravděpodobně všechny druhy raně sukcesní. Jelikož však kompetičně nejdominantnější gilda válečů vznikla v evoluci koprofágních brouků velmi brzo (Monaghan *et al.* 2007), nastala silná kompetice o zdroje, kdy během dne byli váleči schopni odstranit ostatním broukům veškeré zdroje. Z této situace vedly dvě cesty, buď si podržet kompetiční dominanci a spustit závod ve zbrojení s ostatními kompetičně dominantními druhy nebo ustoupit do volné niky pozdně sukcesních stádií.

První volba vedla k tvrdé mezidruhové kompetici koprofágních brouků raně sukcesního stádia omezující lokální společenstva válečů a rychle zahrabávajících štolářů na relativně málo druhů (Hanski & Cambefort 1991; Krell *et al.* 2003) Tito brouci přežívají společně na základě dělení zdroje v čase, den/noc (Halffter & Matthews 1966; Hanski & Cambefort 1991; Krell-Westerwalbesloh *et al.* 2004) či na základě rozdílných teplotních nároků (Verdu *et al.* 2004; Verdu *et al.* 2007).

Druhá volba vedla k mírné mezidruhové kompetici v pozdějších sukcesních stádiích tvořící prostor pro druhově bohatá lokální společenstva pomalu zahrabávajících štolářů, kteří si dělí zdroj povětšinou v čase, den/noc (Edwards & Aschenborn 1987; Krell-Westerwalbesloh *et al.* 2004).

Literatura:

- Balthasar V. (1963) *Monographie der Scarabaeidae and Aphodiidae der palaearktischen und orientalischen Region (Coleoptera, Lamellicornia)*. Verlag der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Prag
- Blondel J. (2003) Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos*, 100, 223-231
- Cambefort Y. (1982) Nidification behavior of Old world Oniticellini. In: *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*, pp. 141-145. Mexico: Instituto de ecología
- Coe M. (1977) The role of termites in the removal of elephant dung in the Tsavo (East) National Park Kenya. *East African Wildlife Journal*, 15, 49-55
- Connell J. & Slatyer R. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 111, 1119-1144
- Cook D.F. (1990) Differences in courtship, mating and postcopulatory behaviour between male morphs of the dung beetle *Onthophagus binodis* Thunberg (Coleoptera, Scarabaeidae). *Animal Behaviour*, 40, 428-436
- Davis A. (1989) Nesting of Afrotropical *Oniticellus* (Coleoptera, Scarabaeidae) and its evolutionary trend from soil to dung. *Ecological Entomology*, 14, 11-21
- Davis A., Scholtz C. & Philips T. (2002) Historical biogeography of scarabaeine dung beetles. *Journal of Biogeography*, 29, 1217-1256
- Davis A.L.V. (1989a) Residence and breeding of *Oniticellus* (Coleoptera, Scarabaeidae) within cattle pads - inhibition by dung-burying beetles. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 52, 229-236
- Doube B., Macqueen A. & Fay H. (1988) Effects of dung fauna on survival and size of buffalo flies (*Haematobia* spp) breeding in the field in South-Africa and Australia. *Journal of Applied Ecology*, 25, 523-536
- Doube B.M. (1991) Dung beetles of Southern Africa. In: *Dung beetle ecology*, pp. 133-155. Princeton university press, Princeton, New Jersey
- Edwards P.B. & Aschenborn H.H. (1987) Patterns of nesting and dung burial in *Onitis* dung beetles - implications for pasture productivity and fly control. *Journal of Applied Ecology*, 24, 837-851
- Emlen D. (1997) Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera:Scarabaeidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41, 335-341
- Emlen D., Marangelo J., Ball B. & Cunningham C. (2005) Diversity in the weapons of sexual selection: Horn evolution in the beetle genus *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Evolution*, 59, 1060-1084
- Emlen D. & Philips T. (2006) Phylogenetic evidence for an association between tunneling behavior and the evolution of horns in dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Coleopterist Society Monograph*, 5, 47-56
- Federico C. & Philips T.K. (2005) Food relocation and nesting behavior of the Argentinian dung beetle genus *Eucranium* and comparison with the southwest African *Scarabaeus* (*Pachysoma*) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Rev. Soc. Entomol. Argent.*, 53-59
- Finn J. (2001) Ephemeral resource patches as model systems for diversity-function experiments. *Oikos*, 92, 363-366
- Finn J. & Gittings T. (2003) A review of competition in north temperate dung beetle communities. *Ecological Entomology*, 28, 1-13
- Forgie S., Grebennikov V. & Scholtz C. (2002) Revision of *Sceliages* Westwood, a millipede-eating genus of southern African dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Invertebrate Systematics*, 16, 931-955
- Frolov A., Akhmetova L. & Scholtz C. (2008) Revision of the obligate mushroom-feeding African "dung beetle" genus *Coptorhina* Hope (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Journal of Natural History*, 42, 1477-1508

- Giller P. & Doube B. (1989) Experimental analysis of inter- and intraspecific competition in dung beetle community. *Journal of Animal Ecology*, 58, 129-142
- Gittings T. & Giller P. (1997) Life history traits and resource utilisation in an assemblage of north temperate *Aphodius* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography*, 20, 55-66
- Gittings T. & Giller P. (1998) Resource quality and the colonisation and succession of coprophagous dung beetles. *Ecography*, 21, 581-592
- Gonzalez-Megias A. & Sanchez-Pinero F. (2004) Response of host species to brood parasitism in dung beetles: importance of nest location by parasitic species. *Functional Ecology*, 18, 914-924
- Gould K., Herrick J. & Lezama H. (2001) Refuse to refuge: Dry season use and modification of cattle dung by subterranean termites in Guanacaste, Costa Rica. *Biotropica*, 33, 121-130
- Halffter G. (1991) Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera:Scarabaeidae:Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 82, 195-238
- Halffter G. & Edmonds W.D. (1982) *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Mexico: Instituto de ecología.
- Halffter G. & Matthews E.G. (1966) *The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae*. Folia entomologica mexicana.
- Hammond P.M. (1976) Kleptoparasitic Behaviour of *Onthophagus suturalis* Peringuey (Coleoptera: Scarabaeidae) and Other Dung-Beetles. *The Coleopterists Bulletin*, 30, 245-249
- Hanski I. (1980) Patterns of beetle succession in droppings. *Annales Zoologici Fennici*, 17, 17-25
- Hanski I. & Cambefort Y. (1991) *Dung beetle ecology*. Princeton university press, Princeton, New Jersey.
- Hanski I. & Koskela H. (1977) Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia*, 28, 203-231
- Hata K. & Edmonds W. (1983) Structure and function of the mandibles of adult dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 12, 1-12
- Hertel F. & Colli G.R. (1998) The use of leaf-cutter ants, *Atta laevigata* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae), as a substrate for oviposition by the dung beetle *Canthon virens* Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeidae) in Central Brazilia. *The Coleopterists Bulletin*, 52, 105-108
- Hirschberger P. (1998) Spatial distribution, resource utilisation and intraspecific competition in the dung beetle *Aphodius ater*. *Oecologia*, 116, 136-142
- Holter P. (1979) Effect of dung-beetles (*Aphodius* spp) and earthworms on the disappearance of cattle dung. *Oikos*, 32, 393-402
- Holter P. (1982) Resource utilization and local coexistence in a guild of Scarabaeid dung beetles (*Aphodius* spp). *Oikos*, 39, 213-227
- Holter P. (2000) Particle feeding in *Aphodius* dung beetles (Scarabaeidae): old hypotheses and new experimental evidence. *Functional Ecology*, 14, 631-637
- Holter P. & Scholtz C. (2005) Are ball-rolling (Scarabaeini, Gymnopleurini, Sisyphini) and tunneling scarabaeine dung beetles equally choosy about the size of ingested dung particles? *Ecological Entomology*, 30, 700-705
- Holter P. & Scholtz C. (2007) What do dung beetles eat? *Ecological Entomology*, 32, 690-697
- Holter P., Scholtz C. & Wardhaugh K. (2002) Dung feeding in adult scarabaeines (tunnellers and endocoprids): even large dung beetles eat small particles. *Ecological Entomology*, 27, 169-176
- Horgan F. (2001) Burial of bovine dung by coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) from horse and cow grazing sites in El Salvador. *European Journal of Soil Biology*, 37, 103-111
- Horgan F. (2002) Shady field boundaries and the colonization of dung by coprophagous beetles in Central American pastures. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 91, 25-36
- Horgan F. (2005) Aggregated distribution of resources creates competition refuges for rainforest dung beetles. *Ecography*, 28, 603-618
- Horgan F. & Fuentes R. (2005) Asymmetrical competition between Neotropical dung beetles and its consequences for assemblage structure. *Ecological Entomology*, 30, 182-193
- Horgan F.G. & Berrow S.D. (2004) Hooded crow foraging from dung pats: Implications for the structure of dung beetle assemblages. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, 104B, 119-124

- Huerta C., Halffter G. & Halffter V. (2005) Nidification in *Eurysternus foedus* Guérin-Ménéville: its relationship to other dung beetle nesting patterns (Coleoptera:Scarabaeidae:Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 44, 75-84
- Huerta C., Halffter G., Halffter V. & López R. (2003) Comparative analysis of reproductive and nesting behavior in several species of *Eurysternus* Dalman (Coleoptera:Scarabaeidae:Eurysternini). *Acta Zoologica Mexicana*, 88, 1-41
- Janssens A. (1953) Oniticellini (Coleoptera Lamellicornia). *Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge. Exploration du Parc National de l'Upemba. Mission G. F. de Witte (1946-1949)*, 11, 1-118
- Krell-Westerwalbesloh S., Krell F. & Linsenmair K. (2004) Diel separation of Afrotropical dung beetle guilds - avoiding competition and neglecting resources (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Natural History*, 38, 2225-2249
- Krell F., Krell-Westerwalbesloh S., Weiss I., Eggleton P. & Linsenmair K. (2003) Spatial separation of Afrotropical dung beetle guilds: a trade-off between competitive superiority and energetic constraints (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography*, 26, 210-222
- Lee C. & Wall R. (2006) Cow-dung colonization and decomposition following insect exclusion. *Bulletin of Entomological Research*, 96, 315-322
- Lumaret J. & Kadiri N. (1995) The influence of the first wave of colonizing insects on cattle dung dispersal. *Pedobiologia*, 39, 506-517
- Lumaret J. & Moretto P. (1983) Contribution to the study of Oniticellini. Nidification and larval morphology of *Oniticellus rhadamistus* (F) (Col-Scarabaeidae) and considerations on the systematic position of this species. *Annales de la Societe Entomologique de France*, 19, 311-316
- Marchiori C.H., Caldas E.R. & Almeida K.G.S. (2003) Succession of Scarabaeidae on bovine dung in Itumbiara, Goiás, Brazil. *Neotropical Entomology*, 32, 173-176
- Martin-Piera F. & Lobo J. (1993) New data and observations on kleptoparasitic behaviour in dung beetles from temperate regions (Coleoptera:Scarabaeoidea). *Acta Zoologica Mexicana*, 57, 15-18
- Menendez R. & Gutierrez D. (1999) Heterotrophic succession within dung-inhabiting beetle communities in northern Spain. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 20, 527-535
- Miller A. (1961) The mouth parts and digestive tract of adult dung beetles (Coleoptera:Scarabaeidae), with reference to ingestion of helminths eggs. *The Journal of Parasitology*, 47, 735-744
- Moczek A. & Cochrane J. (2006) Intraspecific female brood parasitism in the dung beetle *Onthophagus taurus*. *Ecological Entomology*, 31, 316-321
- Monaghan M., Inward D., Hunt T. & Vogler A. (2007) A molecular phylogenetic analysis of the Scarabaeinae (dung beetles). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45, 674-692
- Owen W., Lloyd J., Legg D. & Kumar R. (2006) Endocoprid activity of *Aphodius fossor* (Coleoptera: Scarabaeidae) related to bovine dung decomposition in a mixed grass prairie. *Journal of Economic Entomology*, 99, 2210-2215
- Palestrini C. & Rolando A. (2001) Body size and paternal investment in the genus *Onthophagus* (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Journal of Zoology*, 255, 405-412
- Philips T. & Bell K. (2008) *Attavicinus*, a new generic name for the myrmecophilous dung beetle *Liatongus monstrosus* (Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Coleopterists Bulletin*, 62, 67-81
- Philips T., Pretorius E. & Scholtz C. (2004) A phylogenetic analysis of dung beetles (Scarabaeinae: Scarabaeidae): unrolling an evolutionary history. *Invertebrate Systematics*, 18, 53-88
- Sabu T., Vinod K. & Vineesh P. (2006) Guild structure, diversity and succession of dung beetles associated with Indian elephant dung in South Western Ghats forests. *Journal of Insect Science*, 6, -
- Sanchez M. (2008) Nest and brood chamber structure of two South American dung beetles: *Gromphas lacordairei* Brulle and *Ontherus sulcator* (Fabricius) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Coleopterists Bulletin*, 62, 49-61
- Simmons L., Emlen D. & Tomkins J. (2007) Sperm competition games between sneaks and guards: A comparative analysis using dimorphic male beetles. *Evolution*, 61, 2684-2692

- Smith A. (2006) An overview of the classification and evolution of the major scarab beetle clades (Coleoptera: Scarabaeoidea) based on preliminary molecular analyses. *Coleopterist Society Monograph*, 60, 35-46
- Valiela I. (1974) Composition, food webs and population limitation in dung arthropod communities during invasion and succession. *American Midland Naturalist*, 92, 370-385
- Vaz-de-Mello F. (2007) Revision and phylogeny of the dung beetle genus *Zonocopris* Arrow 1932 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), a phoretic of land snails. *Annales de la Societe Entomologique de France*, 43, 231-239
- Verdu J., Arellano L., Numa C. & Mico E. (2007) Roles of endothermy in niche differentiation for ball-rolling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) along an altitudinal gradient. *Ecological Entomology*, 32, 544-551
- Verdu J., Diaz A. & Galante E. (2004) Thermoregulatory strategies in two closely related sympatric *Scarabaeus* species (Coleoptera: Scarabaeinae). *Physiological Entomology*, 29, 32-38
- Verdu J. & Galante E. (2004) Behavioural and morphological adaptations for a low-quality resource in semi-arid environments: dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) associated with the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Journal of Natural History*, 38, 705-715
- Villalba S., Lobo J., Martin-Piera F. & Zardoya R. (2002) Phylogenetic relationships of Iberian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae): Insights on the evolution of nesting behavior. *Journal of Molecular Evolution*, 55, 116-126
- Vitner J. (1998) Reproductive biology of the Central European *Aphodius* species with large scutellum (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Acta Societa Zoologica Bohemica*, 62, 227-253
- Young O.P. (1980) Predation by Tiger Beetles (Coleoptera: Cicindelidae) on Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in Panama. *The Coleopterists Bulletin*, 34, 63-65
- Zunino M. (1983) Essai préliminaire sur l'évolution des armatures genitales des Scarabaeinae, par rapport la taxonomie du groupe et à l'évolution du comportement de nidification (Col. Scarabaeidae). *Bulletin de la Societe' te' Entomologique de France*, 88, 531-542