

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Evoluce hnízdního chování koprofágních brouků
(Scarabaeidae: Scarabaeinae)**

Bakalářská práce

Tomáš Zítek

Školitel: RNDr. František X. J. Sládeček

Konzultant: Bc. Pavel Říha

České Budějovice

2013

Zítek T. (2013): **Evoluce hnízdniho chování koprofágních brouků (Scarabaeidae: Scarabaeinae)** [Evolution of nesting behavior in dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae). Bc Thesis, in Czech] – 46 pp., Faculty of science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

ANOTACE

The nesting behavior of Scarabaeidae:Scarabaeinae dung beetles is reviewed. The phylogeny of dung beetles is reconstructed using three genes. Using this phylogeny, the evolutionary trends in dung beetles' nesting patterns are analyzed.

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

V Českých Budějovicích 13. 12. 2013

.....
Tomáš Zítek

Poděkování:

Děkuji především svému školiteli Františkovi Sládečkovi, za uvedení do problematiky koprofágních brouků, poskytnutí obtížně dostupných materiálů a za obrovskou trpělivost. Dále můj dík patří Pavlovi Říhovi za nemalou pomoc při konstruování fylogenetických stromů. Také pak prof. Janovi Zrzavému za užitečné informace týkající se fylogenetické problematiky. Děkuji své rodině, především pak otci a matce za podporu. A samozřejmě všem svým přátelům a zvláště pak takovým místům, jako jsou pivnice U Koček a Baru Kobra, za příjemně strávené chvíle v dobách stresového vypětí.

OBSAH

1. Úvod.....	1
1.1. Koprofágní brouci	2
1.2. Životní cyklus koprofágních brouků	4
1.3. Ekologické gildy	5
1.4. Hnízdění	7
1.5. Procesy probíhající před samotným hnízděním	7
1.6. Hnízdní typy	8
1.6.1. Halffter & Matthews 1966	8
1.6.2. Halffter a Edmonds 1982	10
1.6.3. Scholtz <i>et al.</i> 2009	14
1.7. Zjednodušené typy hnízdního chování.....	16
1.8. Cíle práce.....	17
2. Metodika	18
2.1. Molekulární analýza.....	18
2.2. Výběr znaků a jejich mapování	19
3. Výsledky a diskuze	20
3.1. Fylogeneze	20
3.2. Rekonstrukce ancestrálních znaků	22
3.2.1. Znak 2 (larva žije ve vertikálním sloupci při potravním zdroji)	23
3.2.2. Znak 6 (plodová hmota nejprve akumulována v chodbě)	26
3.2.3. Znak 7 (plodová hmota je zpracována do sférických objektů obsahujících každý jedno vejce)	28
3.2.4. Znak 12 (plodové koule/masy v lineárním uspořádání v chodbě/větví)	30
3.2.5. Ostatní znaky	32
4. Závěr.....	34
5. Literatura.....	35
Příloha 1	38
Příloha2	39

1. Úvod

Konstrukce hnízd představuje speciální adaptaci, poskytující potomstvu rodičovskou investici v podobě energie a zdrojů ke zvýšení pravděpodobnosti jejich přežití. Je rozšířena u mnoha skupin obratlovců a několika skupin bezobratlých.

V rámci obratlovců se různě diverzifikované hnízdní chování vyskytuje u plazů, ptáků a savců. Velká skupina plazů zahrabává své vejce do země, nebo je ponechává v různých štěrbinách na zemském povrchu. V evoluci plazů došlo k vývoji od kladení vajec až k živorodosti (Shine 1994). Hnízdění na zemi a zahrabávání vajec, bylo zřejmě ancestrální stav ptačího hnízdního chování (Collias 1964). Hnízdění u ptáků zahrnuje mnoho strategií, od pozemních hnízd (*Tinamus*, Paleognathae), přes využívání dutin ve stromech (*Dryocopus martius*, Piciformes), nebo konstrukci hnízd z materiálů jako je půda, sláma (*Hirundo rustica*, Passeriformes), či větve (*Ciconia ciconia*, Neognathae, Hansell 2000). U některých druhů se dokonce vyvinul hnízdní parazitizmus (*Cuculiformes*, Hansell 2000). Hnízdění u savců je využíváno k odchovu mláďat, úniku před predací, či odpočinku k udržení nezbytných kalorií. Je rozšířeno především u malých savců, jako jsou hlodavci (*Spermophilus citellus*, Rodentia), kteří si ve velké většině hloubí nory. V rámci primátů některé poloopice či lidoopi buď využívají děr ve stromech (*Lepilemur*), nebo si sami konstruují hnízda ve větvích stromů (*Pongo*, Kappeler 1998).

V rámci bezobratlých živočichů má velký počet druhů pavouků vysoce rozvinutou mateřskou péči a budují hnízda vyhloubením nor (Theraphosidae), nebo konstrukcí hnízda v otevřeném prostoru pomocí vlákna (*Araneus*, Foelix 2011). Vysoce rozvinuté hnízdní chování se objevuje i u některých skupin hmyzu, zejména pak u těch, kde se vyskytují eusociální druhy (Isoptera, Hymenoptera). U termitů se vyvinulo mnoho typů hnízd. Od termitů žijících v rozkládajícím se dřevě, ve kterém staví hnízda a zároveň se živí ve stejných prostorách (Archotermopsidae), k druhům, které staví hnízda izolovaná od potravních zdrojů, které si opatřují mimo hnízdo (Termitidae, Postava-Davignon 2010). U včel čeledi Megachilidae se vývoj táhl od hnízd v norách vyhloubených v zemi, k hnízdům v dutinách skal či stromů, až ke kolonizaci šnečí ulity. Jedenkrát se v jejich evoluci objevil i kleptoparazitizmus (Sedivy *et al.* 2012).

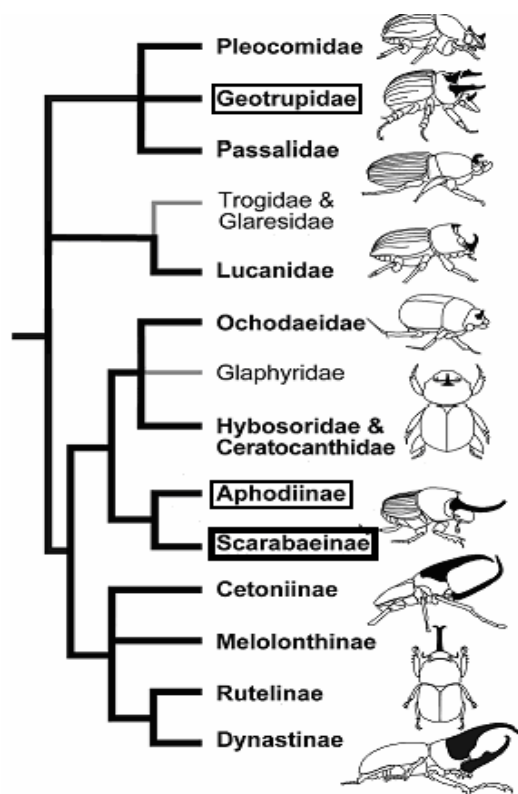
Kromě eusociálních druhů se hnízdní chování u hmyzu vyskytuje v některých skupinách brouků. Jedním z příkladů je rod *Nicrophorus* (Silphidae), kde pár dospělých

brouků zahrabe mrtvolu malého savce či ptáka do které samice naklade vejce. Larvy se pak krmí na tekutinách vytékajících z rozkládající se mrtvoly (Andugua 2009). Další skupinou, ve které se vyskytuje různě diverzifikované hnízdní chování, je čeleď Scarabaeoidea. Nejrozumnější hnízdní typy se dají pozorovat u „dung beetles“.

1.1. Koprofágní brouci

Jako „dung beetles“, česky asi nejlépe označení za „koprofágní brouky“, jsou označováni zástupci tří podčeledí skupiny Scarabaeoidea: Scarabaeinae, sesterská skupina Aphodiinae, čítající přibližně 1650 druhů (Hanski & Cambefort 1991) a více vzdálená skupina Geotrupidae, zahrnující více jak 600 druhů (Finn 2003, Obr. 1). Někteří autoři označují jako koprofágní brouky i suchozemské zástupce čeledi Hydrophilidae, především pak rody *Sphaeridium* a *Cercyon*. Dospělci těchto rodů jsou rovněž koprofágní, ale jejich larvy jsou predátoři (Holter 2004).

Za „pravé koprofágní brouky“ se však označují pouze zástupci podčeledi Scarabaeinae (Halffter & Matthews 1966). Je to nejvíce diverzifikovaná skupina koprofágních brouků obsahující přes 5000 druhů (Monaghan *et al.* 2007). V této práci budu nadále pracovat pouze s podčeledí Scarabaeinae. Scarabaeinae se tradičně dělí na 12 tribů (Canthonini, Coprini, Dichotomiini, Eurysternini, Eucraniini, Gymnopleurini, Phanaeini, Oniticellini, Onthophagini, Onitini, Scarabaeini, Sisyphini).



Obr. 1: Kladogram Scarabaeoidea založený na předběžných molekulárních datech (Emlen *et al.* 2007). Na obrázku jsou vyznačeni: tlustou čarou – Scarabaeinae, tenkou čarou Aphodiinae a Geotrupidae.

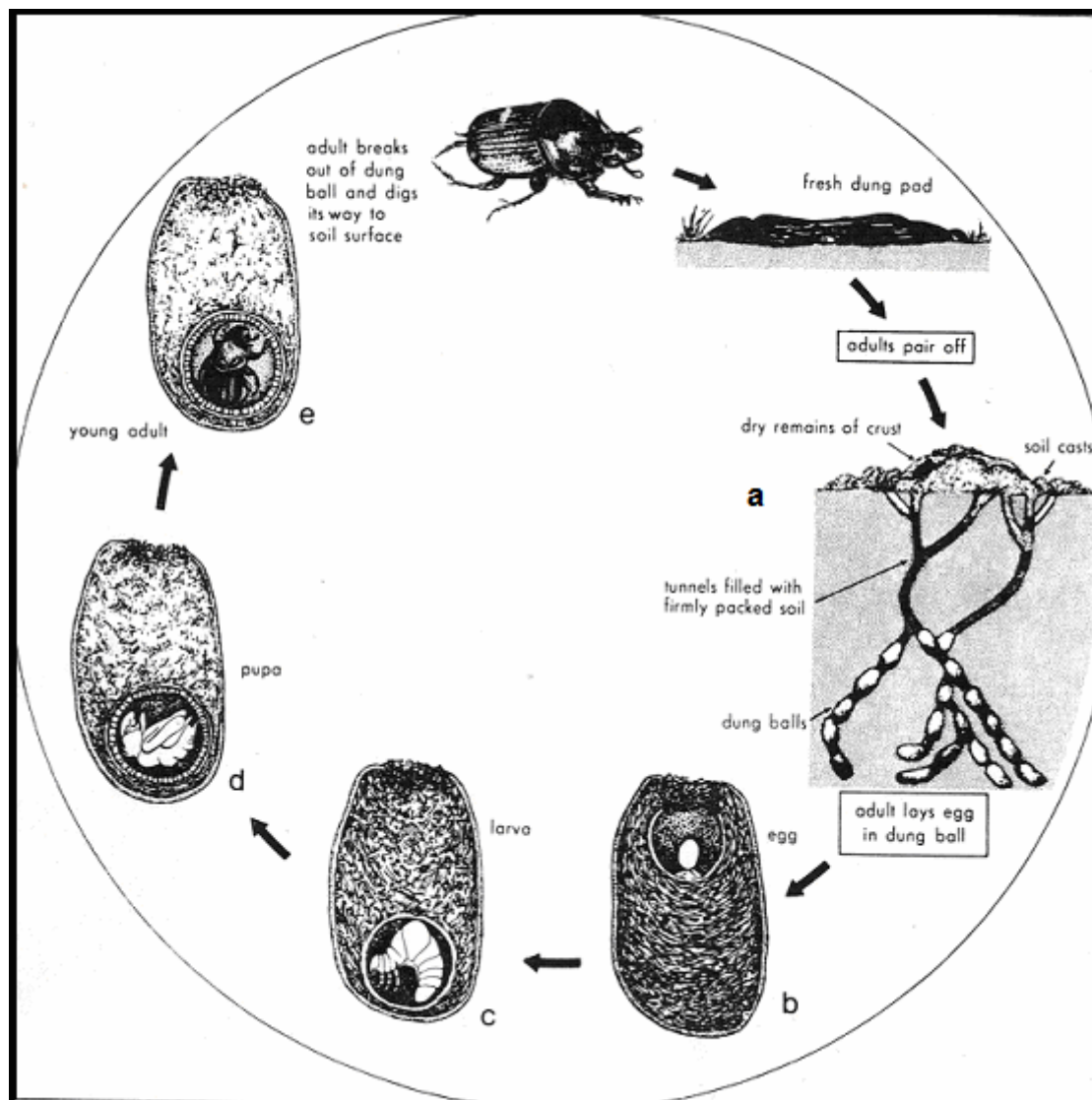
Scarabaeinae obývají efemérní habitáty, tj. habitáty bohaté na živiny, které jsou však velmi pomíjivé v čase, např. trus, mršiny, hnilící houby (Finn 2001). Největší část celé podčeledi Scarabaeinae využívá trus velkých herbivorů (Davis *et al.* 2002). Koprofagie vznikla ze saprofagie. Saprofágní druhy byly závislé na nutričních hodnotách mikroorganismů v rostlinném humusu (Hanski & Cambefort 1991). Masivní radiace Scarabaeinae je spojována s radiací velkých herbivorních savců (Scholtz *et al.* 2009). Tato událost zvýšila dostupnost savčího trusu především v otevřených prostorech, jako jsou savany. Tyto nové zdroje byly relativně zproštěné od kompetice ostatních bezobratlých. Proto představovaly volné niky pro druhy, které je dokáží využívat a které je rychle kolonizují. Vlhký savčí trus je ve složení velice podobný rostlinnému humusu, dokonce více bohatý na proteiny (Hanski & Cambefort 1991). Hlavním přizpůsobením brouků pro koprofagii, a to včetně rodu *Aphodius* a zástupců skupiny Geotrupidae, je modifikované ústní ústrojí dospělců uzpůsobené na mikrofagii (Hata & Edmonds 1983). Hlavní potravou dospělých brouků jsou malé, na dusík bohaté částice, jako jsou bakterie či epiteliální buňky producenta trusu. Ústní ústrojí larev je tvrdé, kousací (Holter & Scholtz 2007).

V oblastech, kde vymřeli, nebo zcela chybí velcí savčí býložravci, přešly některé původně koprofágní rody k využívání jiné potravní strategie. Jednou z nich je nekrofagie obratlovčích mršin (Halffter & Matthews 1966). Ta je sledována především u velkých neotropických rodů (*Canthon*, *Coprophaneus*, *Deltochilum*). Minimum těchto druhů je nalézáno v Africe, díky obrovským abundancím velkých herbivorů a krátké době expozice mršin (Halffter & Matthews 1966). Jedním z mála příkladů afrických nekrofágních specialistů je *Methacatarsius opacus* (Tshikae *et al.* 2013). Některé druhy přešly k nekrofagii bezobratlých. Několik druhů rodu *Onthophagus* se živí a odchovává mladé na mrtvých mnohonožkách (Schmitt *et al.* 2004). Dalším relokujícím druhem využívajícím mrtvé mnohonožky je africký podrod *Sceliages* (Forgie *et al.* 2002). Od nekrofagie je odvozená predace. Ta je pozorována u dvou brazilských druhů rodu *Canthon* (*C. dives*, *C. virens*). Tyto druhy přímo predují na mravencích rodu *Atta* (Halffter & Matthews 1966, Hertel & Colli 1998). Některé skupiny koprofágních brouků jsou asociovány s houbami (Basidiomyceta), nebo žijí v odpadu mravenčích hnízd (Frolov *et al.* 2008, Halffter & Matthews 1966).

1.2. Životní cyklus koprofágních brouků

Životní cyklus koprofágních brouků, zde popsáný na druhu *Onthophagus gazella* (Halffter a Edmonds 1982), probíhá obecně takto. Písmeny a až e jsou označeny fáze viditelné v obrázku (Obr. 2):

Dospělý pár obývajících čerstvý trus, hloubí rozvětvené hnízdo pod potravním zdrojem (a). Samec poté tahá trus ke vchodu do hnízda. Samice sama z trusu vytváří plodové masy. V jejich horní části vytvoří vaječnou komoru, do které naklade vejce (b). Larvy se líhnou po 2 až 3 dnech. Larva se živí trusem obsaženým v plodové masě, má proto pouze omezený zdroj potravy (Halffter & Matthews 1966), přičemž kontinuálně požívá i svůj vlastní trus. Většina druhů má v trávicím ústrojí symbionty schopné trávit celulózu, tím se zvyšuje podíl dusíku v trusu, který larva opětovně pozře (Hanski & Cambefort 1991). Postupně se larva prožere až na spodní část plodové masy (c). Přibližně po 16 dnech larva vytvoří „kuklicí komoru“ ze svých vlastních výkalů (d). Stádium kukly trvá pouze několik dní. Po vykuklení dospělec setrvává ještě několik dní v plodové masě, dokud neztvrdne chitinová schránka (e). Po opuštění plodové masy je jedinec připraven k rozmnožování. Celý životní cyklus trvá přibližně 30 dní.



Obr. 2: Schéma životního cyklu *Onthophagus gazella* (Bornemissza 1976 in Halffter & Edmonds 1982). Písmeny a až e jsou vyznačeny fáze popsané výše v textu.

1.3. Ekologické gildy

Ekologicky se koprofágní brouci odlišují způsobem využívání potravního zdroje. Především způsobem relokace fekálního materiálu a kompetiční schopností. Tradiční dělení je separuje do 4 základních gild (Halffter & Matthews 1966, Hanski & Cambefort 1991), (Tab. 1).

Tab. 1: Tabulka ekologických gild Scarabaeinae.

Gildy	Infragildy	Druhy
Váleči (rollers, telocoprids) - tito brouci horizontálně relokuji kus trusu vytvořeného na potravním zdroji. Ve většině případů je trus přetvořen do objektu sférického tvaru. Následuje příprava hnízda pro uložení sférických objektů.	Praví váleči (rollers) - válí před sebou sférický objekt z trusu zadními končetinami ("couvají")	Canthonini, Gymnopleurini, Scarabaeini, Sisyphini
	Přenašeči (carriers) - přenáší výkaly předními holeněmi.	<i>Canthon, Eucranium</i> (Halfpter & Halfpter 1989), <i>Kheper nigroaeneus</i> (Ybarrondo & Heinrich 1996); <i>příležitostně asi všichni praví váleči</i>
	Postrkovači (butting) - Vzácně pozorovatelné chování, kdy jedinci oddělí kus trusu od zdroje a postrkují ho před sebou pomocí předních holení a clypeu.	<i>Phanaeus</i> ; <i>příležitostně je toto chování pozorováno u samic; jinak patří do gildy štolařů</i>
Štolaři (tunellers, paracoprids) - tito brouci vertikálně relokuji trus do nor vyhloubených pod potravním zdrojem.	Tahači (draggers) – tahají za sebou kusy trusu zadními končetinami do nor.	<i>Pachysoma</i> (Scholtz et al. 2004)
	Rychle zahrabávající – druhy které nejprve zahrabou veškerý potřebný trus a až po té začnou tvořit plodové koule.	<i>Copris, Catharsius, Dichotomius, Gromphas, Heliocopris</i> , část Onitini, <i>Phanaeus</i>
Pomalů zahrabávající – druhy které postupně tvoří plodové masy s postupným zahrabáváním trusu.		Dichotomini, Oniticeleini, větší část Onitini, Onthophagini
Obývači (dwellers, endocoprids) - tito brouci nerelokují trus. Tvoří hnízda neoddělená od potravního zdroje.		<i>Eurysternus, Oniticelellus, Trichillum</i>
Kleptoparaziti (kleptocoprids) – tito brouci využívají část zdroje připraveného jinými brouky. Buď napadením horizontálně relokovaného kusu materiálu, či prohrabáváním se k podzemním hnízdům. Většinou fakultativní kleptoparaziti.		<i>Cleptocacobioides, Onthophagus, Pedaria</i>

1.4. Hnízdění

Samotný proces hnízdění zahrnuje akumulaci potravního zdroje pro vývoj larev do hnízda, dále pak konstrukci vlastního hnízda. Hnízdění u Scarabaeiodea pravděpodobně vzniklo před přechodem ze saprofagie na koprofagii (Hanski & Cambefort 1991). Předchůdcem hnízdění u koprofágních brouků byla pravděpodobně larva žijící volně v potravním zdroji, například nekrofágní druhy rodu *Trox* (Trogidae). Podobně, u většiny druhů skupiny Aphodinae, která je sesterská "pravým koprofágním broukům" (Scarabaeinae) žije larva volně v potravním zdroji, nebo jim dospělci tvoří nory, kam jim dodávají trus (Vinter 1998). Někteří Geotrupidae tahají do předem připravené nory trus (*Geotrupes spiniger*, *Anoplotrupes stercorosus*, Kühne 2008, Rembialkowska 1982), nebo zelené větvičky a listy (*Lethrus*, Scholtz 2009). V rámci celé podčeledi Scarabaeinae se vyvinulo různě složité hnízdění chování, většinou spojené s oddělením a relokací kusu trusu od původního potravního zdroje.

1.5. Procesy probíhající před samotným hnízděním

Larvy koprofágních brouků mají přístup pouze k omezenému množství potravy, a proto dospělci některých druhů nemají po vylíhnutí zcela vyvinuté gonády, svaly či smyslové orgány. Pro úplně dokončený vývoj musí mnoho druhů koprofágních brouků projít takzvanou „krmnou“ fází (Halffter & Matthews 1966). Tato perioda může být u jednotlivých druhů různě dlouhá. U druhu *Euoniticellus intermedius*, který se vyvíjí v plodové mase a má relativně vysoký reprodukční výkon, tato fáze trvá přibližně 5 dní (Halffter & Edmonds 1982). U velkých druhů, kde má larva velice omezené zdroje (např. *Circellium bacchus*), trvá tato perioda několik měsíců (Kryger *et al.* 2006). Nejdelší je tato fáze u rodu *Eurysternus*, u kterého může trvat 30 až 200 dní. Tito brouci připraví prozatímní hnízdo s několika plodovými koulemi. Pár setrvává v tomto hnízdě a živí se na těchto plodových koulích, občas i s částečně vyvinutými larvami. Pár poté hnízdo opustí a tento proces se většinou ještě několikrát opakuje, dokud nedojde k tvorbě finálního hnízda (Heurta *et al.* 2003, 2005).

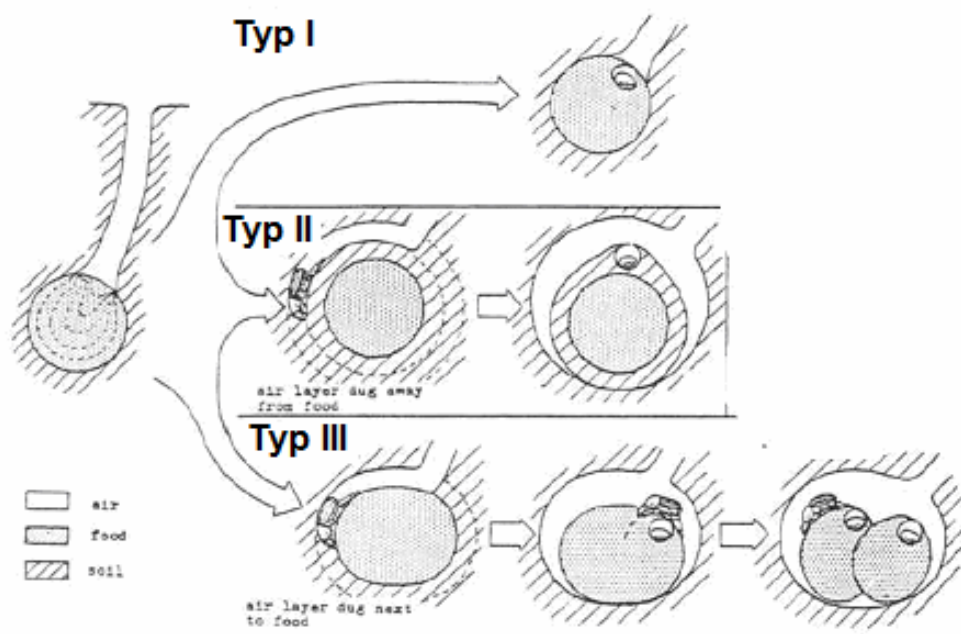
Samice koprofágních brouků většinou nereagují na samce před pohlavní dospělostí (Halffter & Matthews 1966). Pouze u rodu *Phanaeus* se samice spáruje se samcem a krmná fáze probíhá v podzemním hnízdě. Po dosažení dospělosti, nastává páření a fáze hnízdění (Halffter *et al.* 2003). U některých horizontálně relokujících druhů (*Kheper aegyptiotum*)

samice odvalí kouli, zahrabe ji a živí se na ní. Někdy je samice nalákána samcem na potravní kouli (Sato & Immamori 1988).

1.6. Hnízdní typy

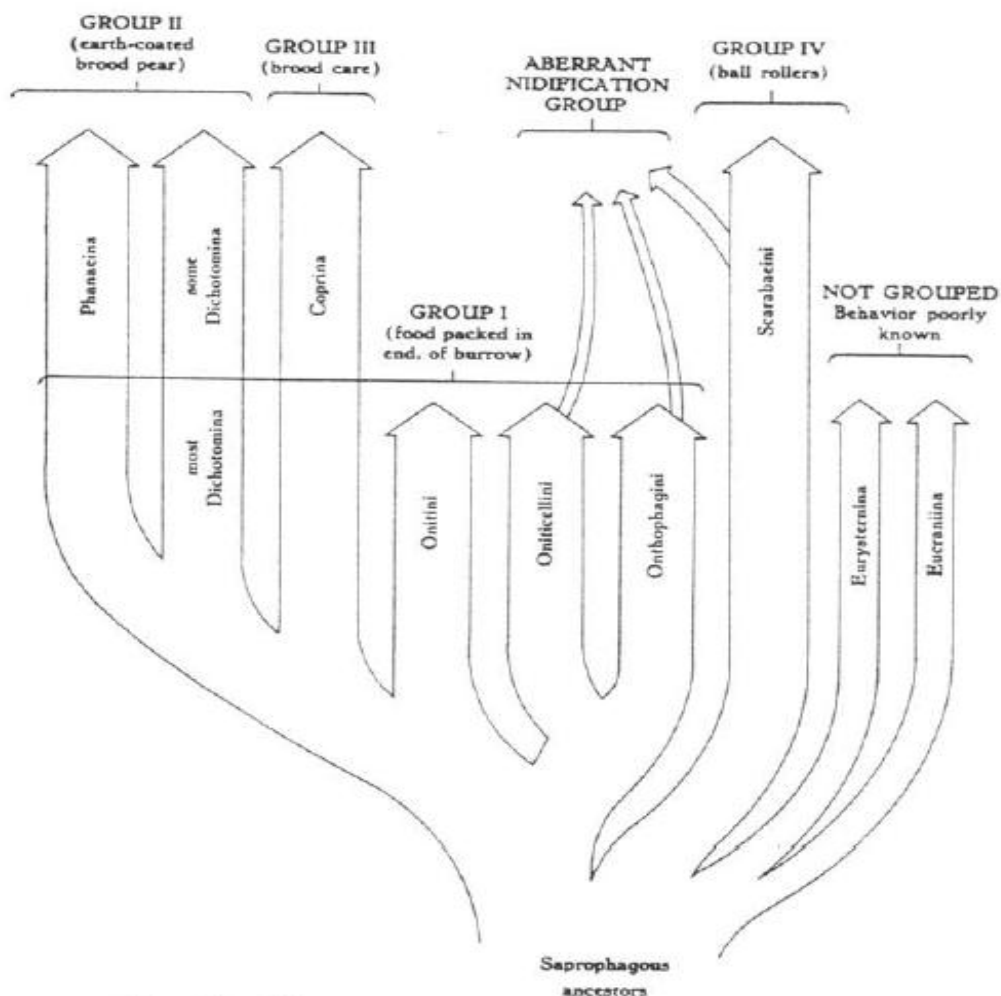
1.6.1. Halffter & Matthews 1966

První komplexní studie rozděluje hnízdní strategie do 4 hlavních skupin a jedné skupiny aberantního hnízdního chování. Základním typem (Typ I), (Obr. 3) je jednoduchá chodba vyhloubená pod potravním zdrojem vyplněná trusem (plodovou masou), do které samice klade jediné vejce (*Ateuchus*, *Bubas*, *Dichotomius* (část), *Cheironitis*, *Oniticellus*, *Onthophagus* (část), , *Uroxys*), nebo více vajec (*Onitis*). Druhým typem (Typ II) jsou hnízda pod potravním zdrojem, ve kterých samice vytváří plodové koule, které obaluje kompaktní vrstvou půdy. Jednotlivá hnízda mohou obsahovat jednu či více plodových koulí. Vejce je uloženo buď v dutině formované v kompaktní vrstvě na povrchu plodové koule (*Gromphas*), nebo v dutině přímo uvnitř plodové koule (*Bolbites*, *Dichotomius* (část), *Heliocopris*, *Oxysternon*, *Phanaeus*). Samice nezůstává v hnízdě po jeho dokončení. V rámci třetího typu (Typ III) je trus nejdříve akumulován v rozlehlé podzemní noře pod potravním zdrojem, kde tvoří velkou masu („cake“). Ta je následně rozdělena do několika sférických objektů, přičemž do každého samice naklade jedno vejce. Poté jsou opatřeny kompaktní vrstvou půdy. Samice, někdy i samec, zůstávají v komoře po část, nebo celou dobu larválního vývoje. (*Catharsius*, *Copris*, *Synapsis*). Tyto první tři typy patří do gildy štolářů (Obr. 3). Typ I patří mezi pomalu zahrabávající štoláře a další dva mezi rychle zahrabávající. V rámci čtvrtého typu (Typ IV) se nacházejí horizontálně relokující druhy (váleči). Ze sférického objektu relokovaného z potravního zdroje tvoří plodovou kouli. Po relokaci je plodová koule zahrabána s následnou ovipozicí a opatřena kompaktní vrstvou (*Canthochilum* (část) *Malagoniella*). Dále může být plodová koule po ovipozici opatřena kompaktní vrstvou a ponechána na zemském povrchu (*Canthon* (část), *Deltochilum*, *Eurysternus* (část), *Neosisyphus*, *Sisyphus* (část)). V posledním případě se plodová koule zahrabe a nebývá opatřena kompaktní vrstvou. V některých případech pouze slabou vrstvou směsi trusu a půdy (*Canthon* (část), *Gymnopleurus*, *Scarabaeus*, *Sisyphus* (část)). Aberantní typ zahrnuje například druhy, jejichž larva žije volně v potravním zdroji (*Trichillum*).



Obr. 3: Schéma hnízd gildy štolářů. Zahrnuje první 3 typy chování. (Halffter & Matthews 1966).

Evoluční hypotéza v rámci těchto hnízdních typů staví jako dvě sesterské monofyletické skupiny váleče (Typ IV) a štoláře (Typ I až III), (Obr.4). U skupin Eucraniini a Eurysterini nebylo v té době příliš známo hnízdní chování, proto jsou zobrazeni stranou. V rámci štolářů je v bazálním postavení typ I, který má primitivní konstrukci a v evoluci se dále zesložituje.



Obr. 4: Evoluční trendy jednotlivých typů hnízdního chování u Scarabaeinae (Halffter & Matthews 1966).

1.6.2. Halffter a Edmonds 1982

Halfter and Edmonds (1982) stanovili několik základních charakteristik hnízdního chování (Tab. 2). Na základě těchto charakteristik se hnízdní strategie dělí do 7 následujících typů (Obr. 5).

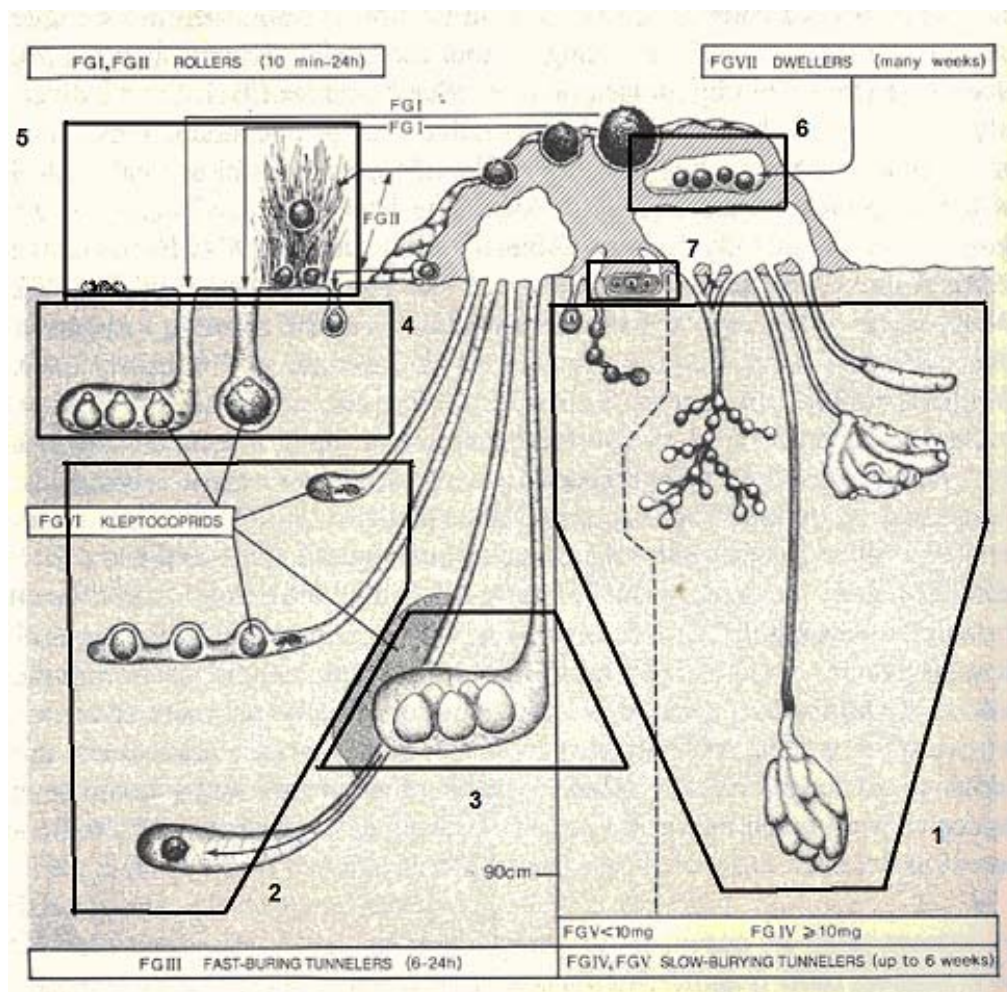
První skupinou (pattern I) jsou pomalu zahrabávající štoláři. Vejce ukládají do plodových mas. Bisexuální kooperace většinou chybí, nebo je velmi slabá, mateřská péče je přítomna (Dichotomiini, Onitini, Ontophagini). Dalším typem (pattern II) jsou rychle zahrabávající štoláři s rozvinutou bisexuální kooperací bez péče o potomstvo. Plodové koule jsou většinou od sebe odděleny hlínou (*Catharsius*, Dichotomiini, Phanaeini). Ve třetím typu (pattern III) jsou druhy, které tvoří plodové koule z předem naakumulovaného „cake“. Kooperace i péče o potomstvo bývá značná. Patří také mezi rychle zahrabávající štoláře

(*Catharsius*, *Cephalodesmius*, Coprini, Dichotomiini). Další dva typy patří do gildy válečů. V prvním z nich (pattern IV) jsou plodové koule tvořeny na potravním zdroji, odváleny a zahrabány do podzemního hnízda. Bisexuální kooperace je zde značná, mateřská péče chybí (Canthonini, Eucranini, Gymnopleurini, Scarabaeini, Sisyphini). U druhého (pattern V) jsou plodové koule po relokaci ponechány na zemském povrchu. Kooperace je značná, mateřská péče je či není přítomna (*Anachalos cupreus*, *Canthon cyanellus*, *C. lamprimus*, Eurysternini). Poslední dva typy si staví hnízda přímo v potravním zdroji (obývači). Jedinci patřící do šestého typu (pattern VI) si staví hnízda přímo v potravním zdroji, kooperace chybí nebo je slabá, mateřská péče je přítomna (Eurysternini). V posledním typu (pattern VII) je hnízdo konstruováno na pomezí zemského povrchu a potravního zdroje a zasahuje do obou z nich. Kooperace chybí a mateřská péče může a nemusí být přítomna (*Oniticellus*, *Tragiscus*).

Tab. 2: Charakteristiky hnízdních strategií (Halffter a Edmonds 1982).

Charakteristiky hnízdního chování			
Zaopatření zdroje pro larvu		Plodová masa	Trus je uložen do slepého konce tunelu, chodby či rozšíření tunelu a opatřen vejcem. Tvar dutiny může být cylindrický („klobása“), oválný či sférický.
		Plodová koule	Trus je modelován rodiči do sférického tvaru a může být opatřen kompaktní vrstvou půdy na povrchu. Bývají uloženy v podzemních norách a obklopeny vzduchem.
Pozice hnízda	Vzhledem k zemskému povrchu	Nadzemní	Finální plodové koule ponechány na povrchu či v mělké dutině.
		Podzemní	Finální plodové koule/masy jsou uloženy v podzemí.
	Vzhledem k potravnímu zdroji	Štolař	Hnízdo konstruováno jako rozšíření chodby vykopané pod potravním zdrojem.
		Váleč	Hnízdo konstruováno v určité vzdálenosti od potravního zdroje, ze kterým není nijak v komunikaci.
		Obývač	Hnízdo konstruováno přímo v potravním zdroji, na pomezí povrchu a zdroje či nad zemní v kontaktu se zdrojem.
Komplexita	Podzemní hnízda	Jednoduchá	Hnízdo obsahuje jednu plodovou masu/kouli na štolu.
		Složená	Hnízdo obsahuje dvě či více plodových mas/koulí na štolu.
	Nadzemní hnízda	Jednoduchá	Hnízdo obsahuje jedinou plodovou kouli.
		Složená	Hnízdo zahrnuje dvě či více plodových koulí, obvykle semknutých k sobě.
Uložení plodových koulí/mas ve složeném podzemním hnízdě		Lineární	Plodové masy/koule jsou uloženy za sebou v jednoduché hnízdní chodbě a obvykle izolovány od sebe půdou či mixem půdy a trusu. Může být kombinováno s racemózní strukturou.
		Racemózní	Plodové masy/koule jsou zvlášť uloženy v krátkých chodbách vedoucích z hlavní chodby a jsou izolovány přepážkami.
		Seskupené	Plodové koule jsou uloženy ve společné chodbě a nejsou od sebe fyzicky odděleny.
Manipulace se zdrojem pro larvu		Zpracovaný	Z trusu jsou odstraněny větší částice (tráva, semena) před zpracováním do plodové koule/masy.
		Nezpracovaný	Žádné komponenty nejsou separovány od zdroje pro larvu.
Příprava podzemního hnízda		Přímá	Trus je nošen do hnízda a ihned použit ke konstrukci plodových koulí/mas, nebo jsou do hnízda nošeny již hotové plodové koule.
		Zpožděná	Trus je nejprve akumulován ve speciální chodbě, až poté dochází ke konstrukci plodových koulí.
Povrch plodových koulí		Nekryté	Nejsou pokryty vrstvou půdy.
		Kryté	Opatřeny vrstvou půdy či mixu trusu a půdy na povrchu tvořenou rodiči (obvykle samici).
Umístění vaječné komory	Vzhledem k plodové hmotě	Neizolovaná	Vaječná komora formována v trusu. Vajíčko v přímém kontaktu s trusem.
		Izolovaná	Vaječná komora obvykle formována v kompaktní vrstvě půdy, pokrývající plodovou kouli, nebo je vajíčko uloženo ve speciálně konstruované sféře.
	Vzhledem k přístupu k chodbě	Distální	Komora formována během počátečních fází konstrukce plodové masy.
		Proximální	Komora formována během posledních fází konstrukce plodové masy/koule.
Kooperace		Absence	Samec se nezúčastňuje hnízdního procesu.
		Slabá	Štolař - samec zapojuje přínosem trusu ke vchodu do nory a samice si trus zpracovává dále. Působnost samce je omezena pouze na aktivitu mimo hnízdo či hlavní komoru. U válečů se samec zúčastňuje relokace a zahrabávání plodových koulí.
		Značná	Samec se zapojuje i v konečných fázích přípravy hnízda.
Péče o potomstvo		Absence	Samice opouští hnízdo po ovipozici a konstrukci poslední plodové masy/koule.
		Přítomnost	Samice zůstává v hnízdě i po zkompletování poslední plodové masy/koule. Hlídká larvální vývoj, dokud nezemře či dokud se nevylihne potomstvo. Hlídkání plodových koulí je obvykle spojeno s čištěním a částečnou remodelací plodových koulí. Pouze vzácně samice přidává hmotu z povrchu.

Hypotéza evolučního trendu těchto typů předpokládá, že nejprimitivnějším je pattern I (Obr. 5). Z něj vychází pattern II a následně pattern III. Z předpokládaného nejprimitivnějšího typu pravděpodobně vychází i první typ obývačů, tj. pattern VI. Z něj se pak vyvíjí pattern VII. Váleči se pravděpodobně v evoluci objevili několikrát a vyvinuli se ze štolářů (Simmons and Ridsdill-Smith 2011).



Obr. 5: Schéma patternů hnízdních strategií (Hanski & Cambefort 1991). Číslo na obrázku označuje jednotlivé patterny. Pattern I – 1, pattern II – 2, pattern III – 3, pattern IV – 4, pattern V – 5, pattern VI – 6, pattern VII – 7.

1.6.3. Scholtz et al. 2009

Recentní rozdělení hnízdních strategií, založené na sumarizaci několika předchozích dělení Halffter & Edmonds 1982, Hanski & Cambefort 1991), zahrnuje dvě velké skupiny. Jsou to váleči a štoláři + obývači.

Hnízdění u válečů:

1. Páření probíhá na potravním zdroji. Samice poté odvalí plodovou kouli pryč od zdroje a zahrabe. Samec se již více procesu přípravy hnízda neúčastní; jediný typ napříč váleči, kde není kooperace. (*Megathoposoma*, *Sceliages*)(Halffter & Edmonds 1982)
2. Samec je více aktivní partner. Na potravním zdroji vytvoří plodovou kouli, na kterou vizuálně láká samici, či v některých případech pomocí feromonů (Tribe 1975). Plodová koule je párem relokována od zdroje a zahrabána. Po zahrabání probíhá kopulace a samec opustí hnízdo. Samice přetvoří plodovou kouli do jednoho či dvou hruškovitých útvarů, naklade vejce a opustí hnízdo. Celý proces se opakuje několikrát za sezónu, tudíž mívají tyto druhy poměrně vysokou plodnost. Tento typ hnízdění je rozšířený u některých zástupců Canthonini, Gymnopleurini, Scarabaeini a Sisyphini (Halffter & Edmonds 1982). Některé druhy rodu *Neosisyphus* nehloubí nory, ale nechávají plodové koule na povrchu, či je lepí na trávy (Paschalidis 1974 in Hanski & Cambefort 1991).
3. Podobný jako typ 2, ale samice většinou provádí celý proces sama. Po spáření a zahrabání, samice přetvoří plodovou kouli do jednoho až čtyř hruškovitých objektů. Samice poté setrvává v hnízdě do ukončení larválního vývoje. Tento typ je popsán pro několik druhů, které mají pouze jednu generaci ročně, tudíž mají nízkou plodnost: *Circelium bacchus* (Kryger et al. 2006) a rod *Kheper* (Halffter & Edmonds 1982). Pravděpodobně do tohoto typu spadají i dva druhy rodu *Scarabaeus* (*S. catenatus*, *S. platynotus*), kteří také přetváří plodovou kouli do 4 hruškovitých objektů (Sato & Imamori 1987, Sato 1997).
4. Samec se samicí společně odvalí více plodových koulí do hnízda. Po kopulaci samec občas zůstává se samicí v hnízdě, dokud není ukončen larvální vývoj. Každá samice zkonstruuje několik hnízd za život, přesto je zde poměrně nízká plodnost. Tento typ byl popsán u několika převážně nekrofágních druhů rodu *Canthon*.
5. Schopnost válení ztracena. Jedním z vysvětlení by mohla být vysoká dostupnost potravních zdrojů a ztráta nutnosti kompetitovat (Hanski & Cambefort 1991). Tento

jev se přiřazuje k tribu Eurysternini (Halffter & Edmonds 1982). Další možnost je, že Eurysternini se vyvinuli z linie, která nevyužívá horizontální relokační -> Dichotomiini (Monaghan *et al.* 2007). Dalšími příklady jsou druhy, které sbírají výkaly malých savců, které přenášejí do podzemního hnízda, tj. *Canthon* (Halffter & Halffter 1989), *Scarabaeus* (Ybarrondo & Heinrich 1996), Eucraniini a *Pachysoma* jejíž zástupci tahají zadníma nohama výkaly malých savců do podzemních nor (Scholtz *et al.* 2004).

Hnízdění u štolařů a obývačů:

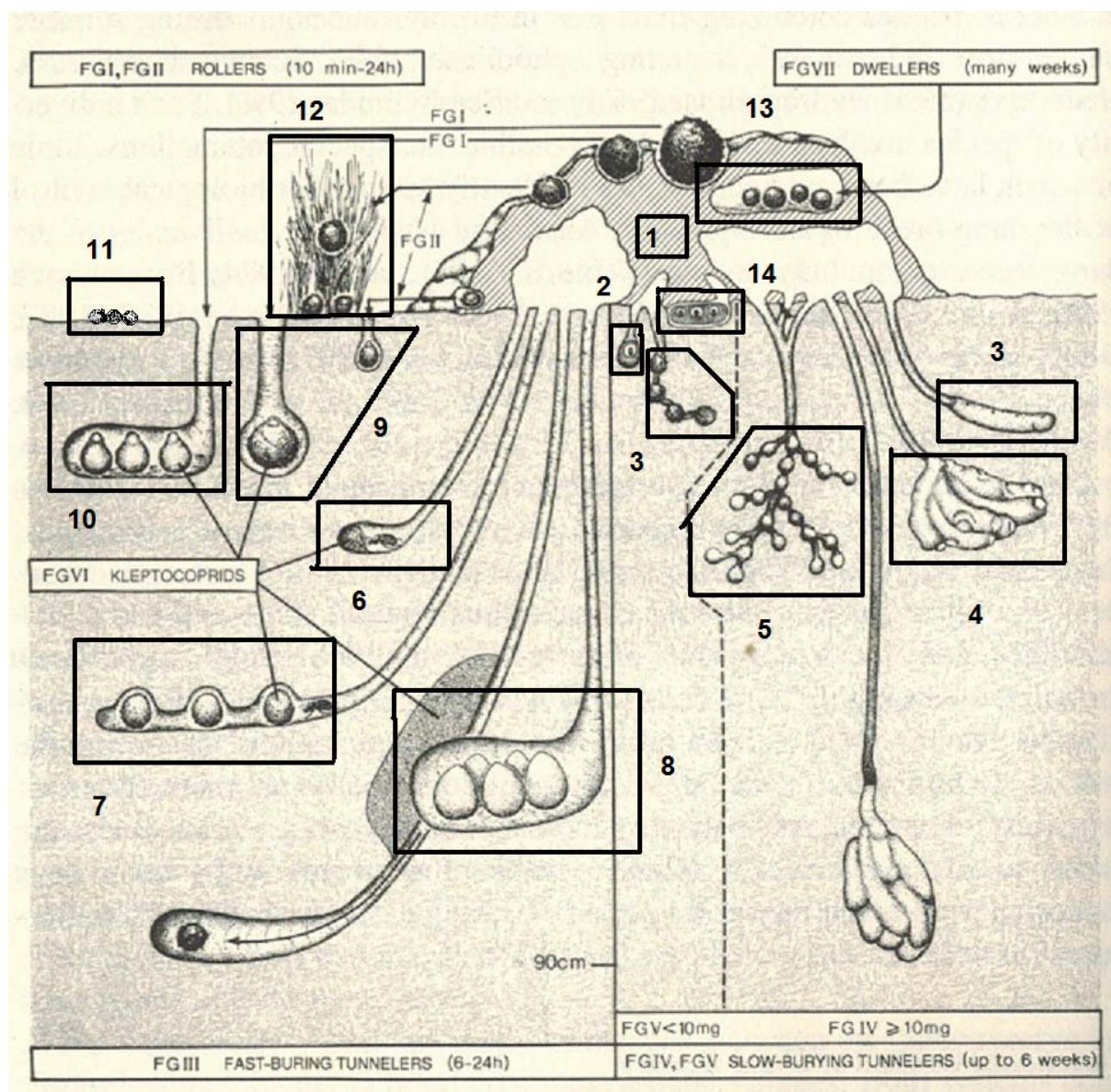
1. Jediná chodba s plodovou masou vytvořená samicí blízko pod potravním zdrojem. Hnízdo je opuštěno hned po ovipozici a celý proces je opakován několikrát. Plodnost je vysoká. Někteří Dichotomiini, Onitini, Oniticellini a Onthophagini.
2. Složené hnízdo blízko pod potravním zdrojem obsahující několik objektů cylindrického či klobásovitého tvaru. Může zde být slabá kooperace, ale žádná mateřská péče. Plodnost je vysoká. Onthophagini.
3. Hnízdo leží na pomezí půdy a potravního zdroje a zasahuje do obou z nich. V tomto případě se samice stará o potomstvo. *Oniticellus*.
4. Hnízdo je konstruováno přímo v potravním zdroji. Některé druhy rodu *Oniticellus*.
5. Hnízdo je složeno z několika sousedících plodových mas blízko pod potravním zdrojem. U tohoto typu je péče o potomstvo. *Cyptochirus*.
6. Hluboké hnízdo obsahující několik plodových koulí uložených v tunelu či chodbách napojených na hlavní tunel. Plodové koule od sebe mohou být izolovány půdou. Mateřská péče je vzácná. Coprini, Dichotomiini, Oniticellini a Onitini.
7. Hluboké hnízdo obsahující několik od sebe izolovaných koulí. U Coprini je značná péče o potomstvo i kooperace. U Dichotomiini je přítomna mateřská péče jen u několika druhů. I přesto že u rodu Phanaeini může samice, nebo celý pár zůstat v hnízdě, není zde mateřská péče.

V této práci nebyly ve větším měřítku komentovány evoluční trendy v rámci zmíněných typů hnízdního chování.

1.7. Zjednodušené typy hnízdního chování

V rámci další práce jsem ustanovil 14 zjednodušených typů hnízdního chování. Tyto typy hnízdního chování jsou založené na několika hnízdních charakteristikách (Tab. 2, Halffter and Edmonds 1982), které se týkají architektury hnízda a typu relokace trusu. Některé charakteristiky (manipulace se zdrojem pro larvu, povrch plodových koulí, umístění vaječné komory, kooperace a péče o potomstvo) byly vynechány z důvodu nedostatečné znalosti těchto charakteristik u sledovaných druhů.

1. Larva žije volně v potravním zdroji.
2. Pomalu zahrabávající štoláři. Jednoduchá chodba obsahující jedinou plodovou masu.
3. Pomalu zahrabávající štoláři. Jednoduchá chodba obsahující několik plodových mas s lineárním uspořádáním.
4. Pomalu zahrabávající štoláři. Rozvětvená chodba obsahující několik plodových mas s racemózním uspořádáním.
5. Pomalu zahrabávající štoláři. Rozvětvená chodba obsahující několik plodových mas s lineárně-racemózním uspořádáním.
6. Rychle zahrabávající štoláři. Jednoduchá chodba obsahující jedinou plodovou kouli.
7. Rychle zahrabávající štoláři. Jednoduchá chodba obsahující několik plodových koulí s lineárním uspořádáním.
8. Rychle zahrabávající štoláři. Jednoduchá chodba obsahující několik plodových koulí, tvořených z předem naakumulovaného „cake“.
9. Váleči. Plodová koule je zkonstruována na potravním zdroji a horizontálně relokována pryč. Následně je zahrabána.
10. Váleči. Plodová koule je zkonstruována na potravním zdroji a horizontálně relokována pryč. Následně je zahrabána a rozdělena do více plodových koulí.
11. Váleči. Plodová koule je zkonstruována na potravním zdroji a horizontálně relokována pryč. Plodové koule jsou nechány v mělké prohlubni na zemském povrchu.
12. Váleči. Plodová koule je zkonstruována na potravním zdroji a horizontálně relokována pryč. Plodové koule jsou lepeny na trávy.
13. Obývači. Plodové koule jsou umístěny přímo v potravním zdroji.
14. Obývači. Plodové koule jsou uloženy na pomezí zemského povrchu a potravního zdroje a zasahují do obou z nich.



Obr. 6: Schéma zjednodušených hnízdních typů. Čísla 1 až 14 označují jednotlivé hnízdní typy popsané výše.

1.8. Cíle práce

- Vytvořit fylogenetický strom koprofágních brouků.
- Vytvořit znaky dobře odrážející všechny typy hnízdních chování.
- Pomocí mapování znaků na získaný fylogenetický strom odhadnout trendy vývoje hnízdního chování v evoluci koprofágních brouků.

2. Metodika

2.1. Molekulární analýza

Zdrojem molekulárních dat byly dva nezávislé mitochondriální lokusy s největším zastoupením v GeneBank pro druhy koprofágních brouků (16S, COX1). Datasets byly po stažení alignovány v online verzi programu MAFFT (Katoh & Toh 2008) algoritmem L-INS-i. Vzhledem k tomu, že automatický přístup nebyl schopen uspokojivého výsledku, přistoupil jsem k ručním úpravám (vyřazení nezalignovaných pozic v případě genu 16S a posuny jednotlivých bazí v případě obou genů) v programu BioEdit (Hall 1999), (Tab. 3). Před vlastní analýzou jsem provedl výběr nejlepšího modelu v softvérovém balíčku KAKUSAN4 (Tanabe 2011), přičemž výpočetní jádro představoval program baseml (Adachi & Hagesawa 1996). Vzhledem k tomu, že doporučený model (codon plus ADGamma pro COX1 a ADGamma pro 16S) byl nad výpočetní možnosti, zvolil jsem nejbližší, jednodušší model (ADGamma pro oba geny). Vyšší pravděpodobnosti tranzicí nad transverzemi, byla zohledněna v priors mutačních rychlostí (Ratepr = dirichlet(1,3,1,1,3,1)). Gamma křivka byla simulována čtyřmi rychlostními kategoriemi. Všechny priors byly počítány pro obě partici nezávisle. Analýza 87 vybraných druhů pravých koprofágních brouků a 4 druhů zahrnutých v outgroupu byla provedena v programu MrBayes v. 3.1 (Huelsenbeck & Ronquist 2001). Probíhala po 10 milionů generací, zaznamenávaných vždy po 1000 generacích. Výsledný strom představuje majoritní konsenzus všech zaznamenaných stromu po vyloučení prvních 25 % (burnin). Hodnoty posteriorních pravděpodobností získané Bayesiánskou analýzou jsou použity pro vyjádření podpor ve větvích fylogramu.

Tab 3. Shrnutí fylogenetických analýz: počet terminálů, délka partic (včetně gapů) a model vybraný pro Bayesiánskou analýzu.

Partice	Počet druhů	Počet bazí	Použitý model
COX1	90	803	ADGamma
16S rRNA	90	380	ADGamma + transvezse/tranzice
Celkem	91	1183	Mixed, partitions unlinked

2.2. Výběr znaků a jejich mapování

Pro zjištění ancestrálního stavu typu relokace a architektury hnízda bylo stanoveno 12 znaků (Tab. 4), které se mapovaly na získanou fylogenezi. Tyto znaky byly odvozeny od některých původních charakteristik hnízdního chování (Tab. 2), (Halfpter & Edmonds 1982). Na základě těchto znaků, se dají jedinci přiřadit k základním typům hnízdního chování, které se týkají pouze typu relokace a základní architektury hnízda. Pro mapování znaků na model fylogeneze byl použit program Mesquite 2.75 (Maddison 2011). Rekonstrukce ancestrálního stavu byla modelována dvoucestným likelihoodovým algoritmem (Asymmetrical 2-parameter Markov k-state model, dvě různé přechodové rychlosti). Rekonstrukce byla považována za průkaznou, když splnila podmínky likelihoodového rozhodovacího prahu 2,0 (threshold T for ambiguous deciding), (Levis 2001).

Tab. 4: Znaký hnízdního chování.

Znak	Popis
1	Staví hnízdo.
2	Larva žije ve vertikálním sloupci při potravním zdroji.
3	Larva žije v původním potravním zdroji.
4	Hnízdo tvořeno při povrchu země.
5	Tvoří nory.
6	Plodová hmota nejprve akumulována v chodbě.
7	Plodová hmota je zpracována do sférických objektů obsahujících každý jedno vejce.
8	Hnízda jednoduchá (tvořena jednou hlavní komorou).
9	Hnízdo obsahuje více plodových mas/koulí
10	Plodové koule/masy jsou od sebe izolovány.
11	Větvené hnízdo.
12	Plodové koule/masy v lineárním uspořádání v chodbě/větví.

3. Výsledky a diskuze

3.1. Fylogeneze

Bayesiánská analýza rozdělila použité druhy koprofágních brouků na dvě sesterské skupiny (Obr. 7). Jedna zahrnuje monofyletické skupiny Oniticellini, Onitini, Sisyphini a parafyletickou skupinu Onthophagini (skupina I). Druhá z těchto skupin zahrnuje monofyletické Eucraniini, Eurysternini, Gymnopleurini, Phanaeini a Scarabaeini a polyfyletické Canthonini, Coprini a Dichotomiini (skupina II). Pro lepší přehlednost jsou příslušnosti jednotlivých, zde použitých druhů k jednotlivým tribům shrnuty v příloze (Příloha 1).

Původní analýza konstruovaná na morfologických znacích (Zunino 1983 in Villalba *et al.* 2002) dělila koprofágní brouky na 2 skupiny, z nichž jedna zahrnovala převážně gildu válečů a druhá převážně gildu štolářů. Druhá takováto práce (Philips *et al.* 2004) na 47 družích založená na 200 interních a externích morfologických znacích neudrží dvě monofyletické skupiny a také začíná ukazovat polyfýlii některých tribů, jako jsou například Canthonini.

Dělení koprofágních brouků na dvě skupiny lze pozorovat i v několika rozsáhlejších molekulárních pracích. Rozdělení jednotlivých tribů mezi dvě skupiny se však mezi jednotlivými pracemi do značné míry liší, především pak postavením polyfyletických skupin. První práce, zahrnující 33 druhů a prováděná na základě genů COX1 a COX2, využívající metodu maximální parsimonie, řadí do jedné skupiny monofyletické Oniticellini, Onitini, Onthophagini a do druhé zbytek (Coprini, Gymnopleurini, Scarabaeini, Sisyphini)(Villalba *et al.* 2002).

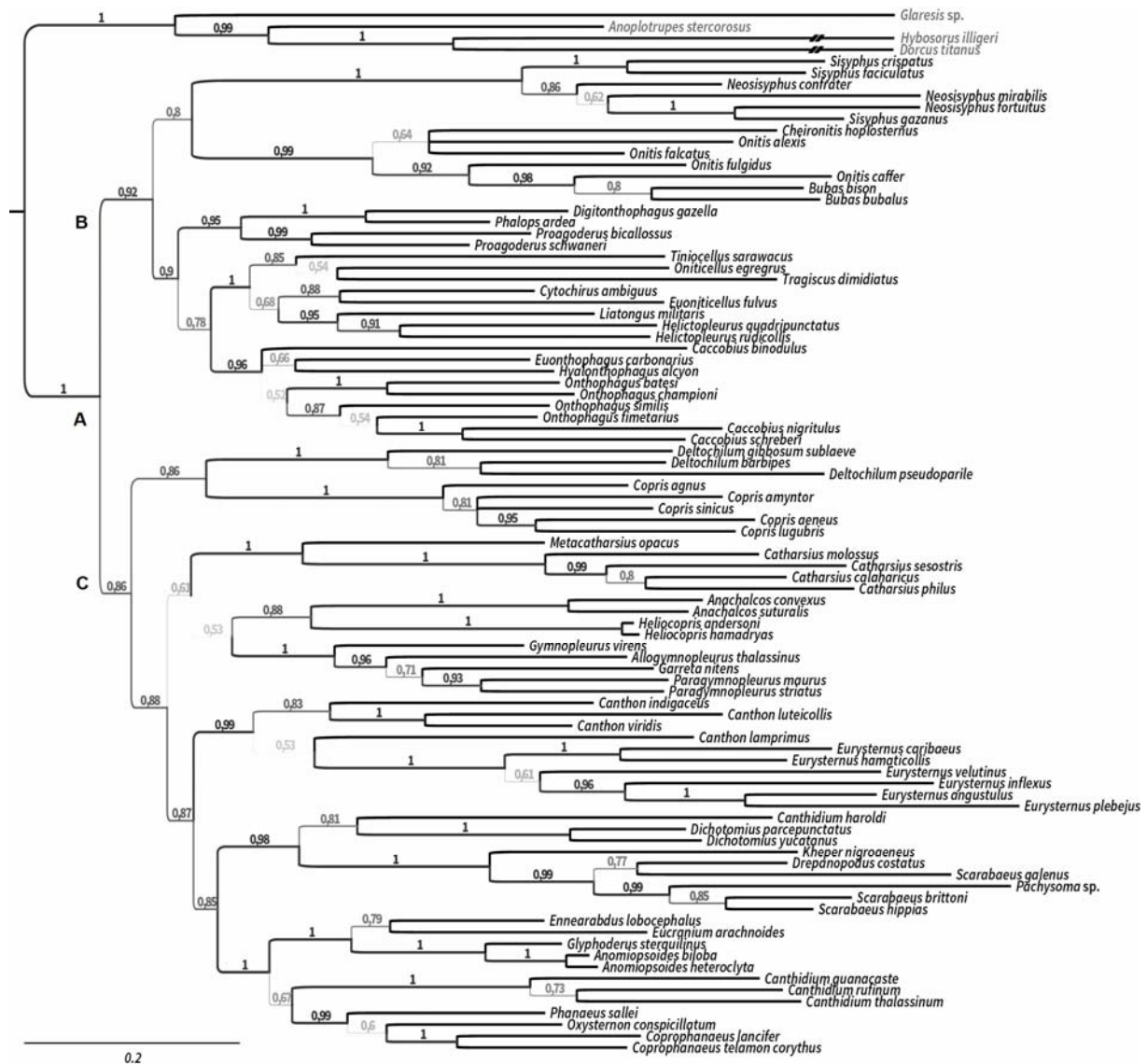
Druhá prováděná na 2 genech (18S rDNA a 28S rDNA), (Ocampo & Hawks 2006) vytváří fylogram 45 druhů (nezahrnující Gymnopleurini a Sisyphini). Na základě maximum likelihood metody staví do jedné skupiny monofyletické Eurysternini, Oniticellini, Onitini a parafyletické Onthophagini, polyfyletické Canthonini, a některé rody tribu Dichotomiini. Ve druhé skupině se pak nacházejí, až na Dichotomiini, všichni monofyletičtí Coprini, Eucraniini, Phanaeini a Scarabaeini.

Třetí molekulární práce prováděná na 3 genech (18S, COX1, rrnL) prezentuje fylogram 214 druhů bayesiánskou metodou a staví část tribů Canthonini a Dichotomiini

a rod *Copris* do skupiny I, zbytek tribů se pak nachází ve druhé skupině (Monaghan *et al.* 2007).

Co se týče vztahů mezi jednotlivými skupinami, tak se zde nacházejí triby, které často vycházejí jako příbuzné. Nejstálejší z nich jsou Oniticeleini, Onitini a Ontophagini. Ontophagini se chovají buď parafileticky (má data, Ocampo & Hawks 2006), či polyfileticky (Monaghan *et al.* 2007). K nim jsou nejpříbuznější Oniticeleini jako monofyletická skupina (má data, Ocampo & Hawks 2006, Monaghan *et al.* 2007). Na bázi této trojice stojí monofyletická skupina Onitini. V některých případech se ke skupině Onitini staví skupina Sisyphini (má data, Monaghan *et al.* 2007). Dalšími triby, které často drží při sobě, jsou Eucraniini a Phanaeini. Jsou to sesterské monofyletické skupiny, jejichž předkem bývají zástupci tribu Dothotomiini (*Canthidium*, *Dichotomius*), (Ocampo & Hawks 2006, Monaghan *et al.* 2007). Pouze v mých datech se rod *Canthidium* řadí jako sesterský tribu Phanaeini a celá tato skupina je sesterská tribu Eucraniini.

Naopak velkým problémem bývá postavení polyfiletických skupin Canthonini, Coprini a Dothotomiini. V mnou vypočítané fylogenezi se tyto tři polyfiletické skupiny vyskytují pouze v rámci skupiny II a jsou rozděleny na několika místech (Canthonini - 3, Coprini – 2, Dothotomiini - 3). V ostatních pracích jsou Canthonini buď rozmístěni po celé typologii fylogramu (Monaghan *et al.* 2007), nebo zasahují pouze do skupiny I, ale jsou polyfiletičtí (Ocampo & Hawks 2006). Coprini také spadají na několik míst v rámci celé topologie stromu (Monaghan *et al.* 2007). V ostatních dvou případech (Villalba *et al.* 2002, Ocampo & Hawks 2006) se chovají monofyleticky, ale to z důvodu zahrnutí pouze dvou druhů rodu *Copris*. Dothotomiini také spadají na několik míst v rámci celé topologie stromu (Ocampo & Hawks 2006, Monaghan *et al.* 2007).



Obr. 7: Výstup Bayesiánské analýzy 87 vybraných druhů koprofágních brouků a 4 druhů zahrnutých v outgroupu počítané na základě spojených aligmentů COX1 a 16S rRNA. Hodnoty u větví značí bayesiánskou posteriorní pravděpodobnost. Písmeny A, B a C jsou označeny uzly, u kterých byl po mapování sledován stav hnízdního chování.

3.2. Rekonstrukce ancestrálních znaků

Pro zjištění ancestrálního stavu typu relokace byli sledováni 3 nejvzdálenější předci, kteří jsou vyznačeni na Obr. 6. Avšak ne u všech znaků pro dané předky lze rozhodnout signifikantně (Tab. 7). Proto nelze stanovit přímo daný typ hnízdního chování. O předku A lze říci, že tvořil jednoduché komory pod povrchem, do kterých postupně zatahoval trus a následně z nich tvořil více plodových mas. Předek B tvořil složená hnízda pod povrchem

v racemózním uspořádání, do kterého postupně zatahoval trus a následně z nich tvořil více plodových mas. Předek C vytvářel jednoduché komory pod povrchem, do kterých postupně zatahoval trus a následně z nich vytvářel více plodových koulí. Pro zjištění, které ze znaků úzce koreluje s fylogenezí, byl spočítán jejich retenční index a byly vybrány znaky, které mají retenční index vyšší než 0,7 (znak 2 - larva žije ve vertikálním sloupci při potravním zdroji, 6 - plodová hmota nejprve akumulována v chodbě, 7 - plodová hmota je zpracována do sférických objektů obsahujících každý jedno vejce, 12 - plodové koule/masy v lineárním uspořádání v chodbě/větví).

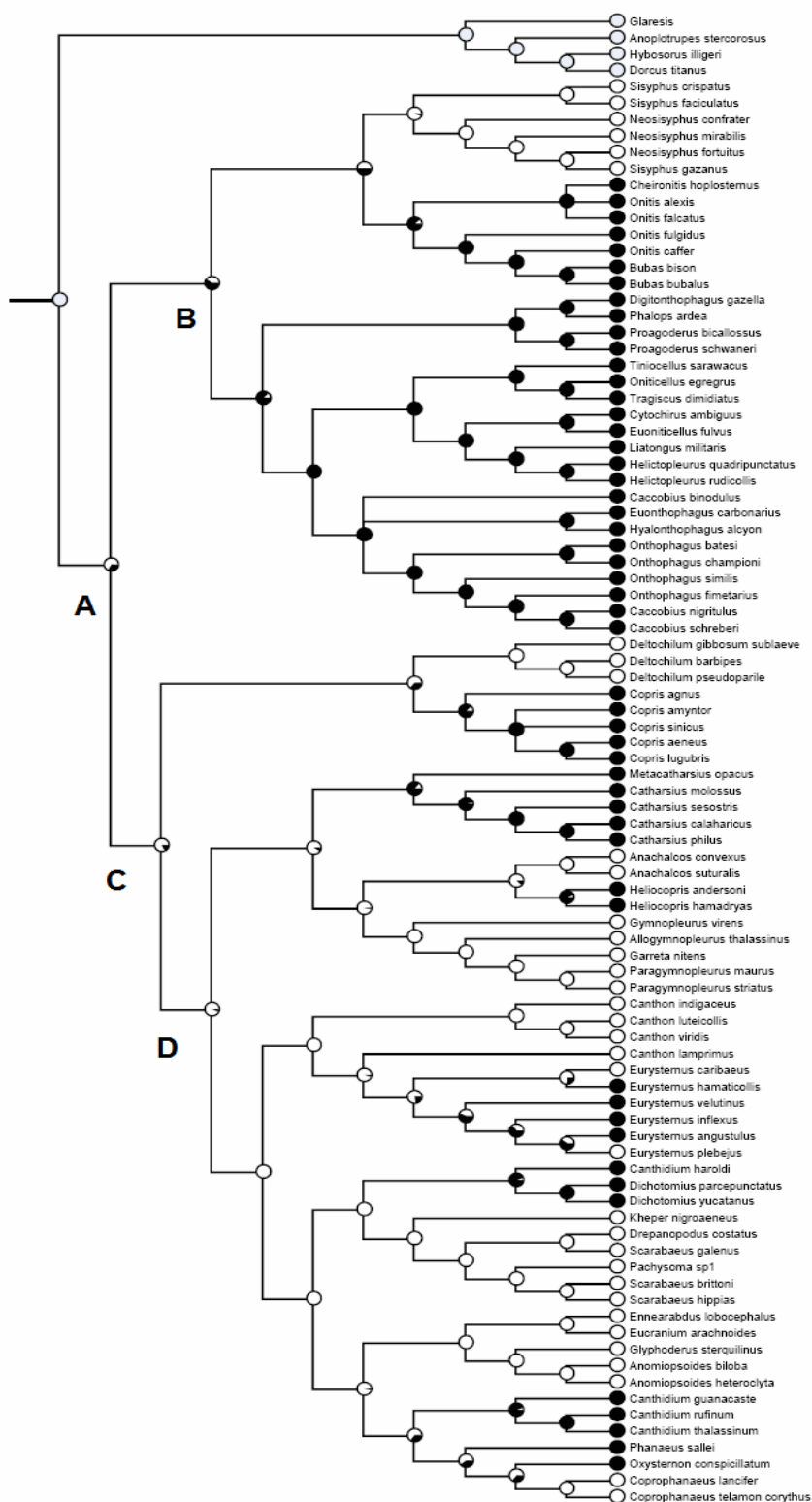
Tab. 5: Stavy znaků a jejich proporční likelihoody u 3 nejvzdálenějších předků. U jednotlivých předků jsou vyjádřeny přesné stavy znaků (0, 1, N – nelze rozhodnout).

	Předek A			Předek B			Předek C		
		Proporční likelihood			Proporční likelihood			Proporční likelihood	
		0	1		0	1		0	1
Znak 1	1	0,0008926	0,9991073	1	0,0265428	0,9734571	1	0,006319	0,99368
Znak 2	N	0,7177842	0,2822157	N	0,4074128	0,5925871	N	0,817885	0,18211
Znak 3	0	0,9986318	0,0013681	0	0,9385426	0,0614573	0	0,938929	0,06107
Znak 4	0	0,9836025	0,0163974	N	0,8505925	0,1494075	N	0,876995	0,12300
Znak 5	1	0,0004409	0,9995590	1	0,0119926	0,9880073	1	0,011247	0,98875
Znak 6	0	0,9998528	0,0001471	0	0,9996643	0,0003356	0	0,992725	0,00727
Znak 7	N	0,3262799	0,6737200	N	0,8339687	0,1660312	1	0,044933	0,95506
Znak 8	N	0,4991707	0,5008292	0	0,9192760	0,0807239	N	0,243068	0,75693
Znak 9	1	0,0001698	0,9998301	1	0,0369535	0,9630464	1	0,020127	0,97987
Znak 10	N	0,2885028	0,7114971	N	0,3626849	0,6373150	N	0,581372	0,41862
Znak 11	N	0,7145010	0,2854989	N	0,5262368	0,4737631	0	0,902278	0,09772
Znak 12	0	0,9998273	0,0001726	0	0,9910823	0,0089176	0	0,998524	0,00147

3.2.1. Znak 2 (larva žije ve vertikálním sloupci při potravním zdroji)

Jeden ze základních znaků, který odděluje druhy, které využívají horizontální relokační trusu v jakékoliv podobě od těch, kteří trus relokují vertikálně. Tento znak však ani u jednoho ze sledovaných předků nevyšel signifikantně (Obr. 8). Nejméně signifikantní výsledek byl u předka B, který se nachází na větvi, kde jedinými druhy, které využívají horizontální relokační trus, jsou Sisyphini, jakožto praví váleči. Předek C nevyhází signifikantně, ale spíše předpokládá horizontální relokační trus proporčním likelihoodem 0,82 ku 0,18. Zde to může být způsobeno

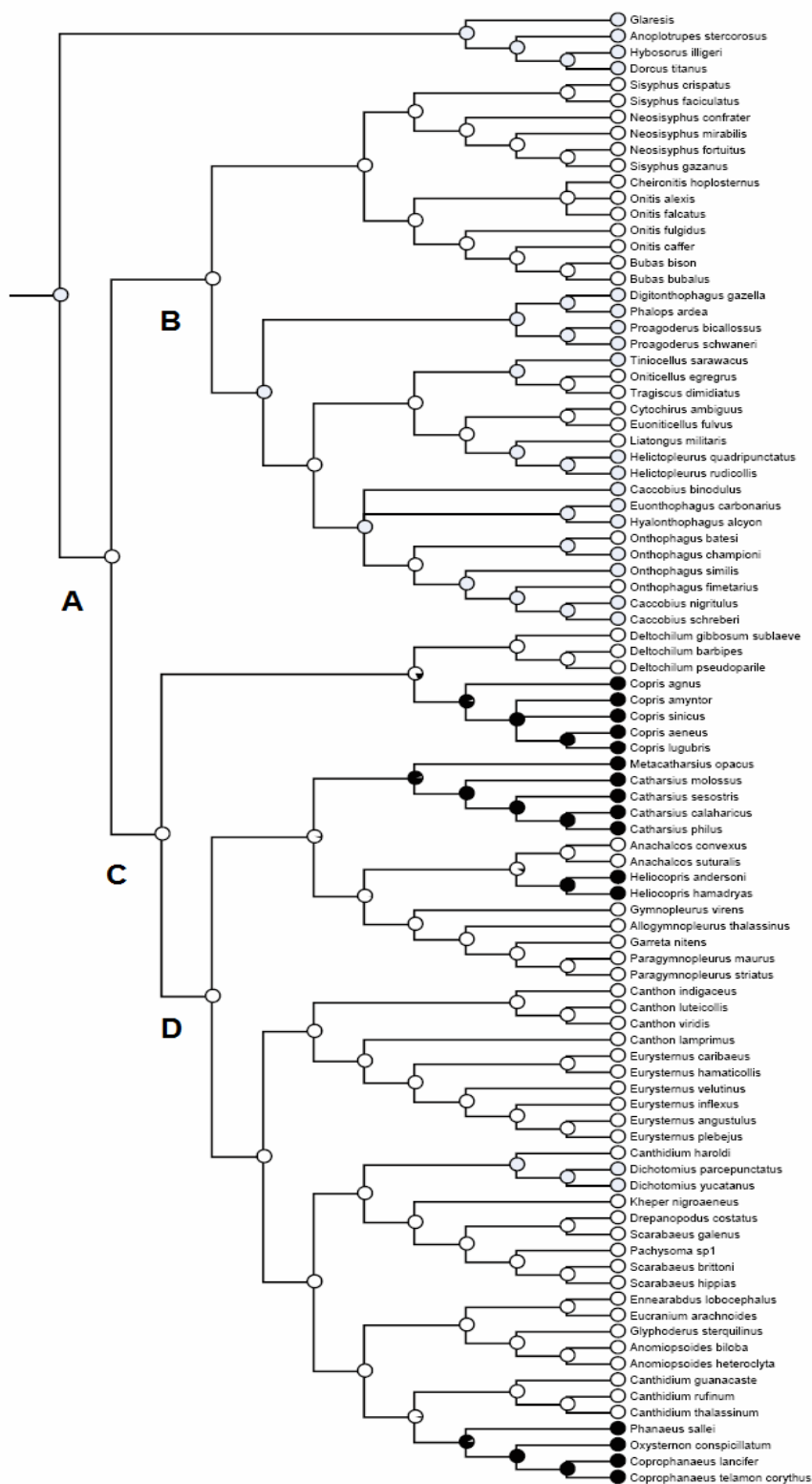
rodem *Copris*, který má jednu z nejkompexnějších štolářských strategií, spojenou s předcházející akumulací potravního zdroje do hnízda. Zatímco jemu sesterskou skupinu tvoří rod *Deltochilum*, který je z velké části nekrofágní, ale zatahuje mršiny do hnízd vzdálených od původního potravního zdroje (Halffter & Matthews 1966). Některé koprofágní druhy tohoto rodu se chovají podobně jako některé druhy rodu *Canthon* a ponechávají plodové koule na zemském povrchu, pouze semknuté k sobě kompaktní vrstvou půdy (Halffter a Edmonds 1982). Další předek sedící dál po trendu stromu (předek D) již signifikantně využíval horizontální relokační. V celé této skupině se objevuje jak několik tribů pravých válečů (Eucraniini, Gymnopleurini, Scarabaeini), tak i spoustu rodů využívajících určitý typ horizontální relokační. Například již zmíněný rod *Canthon*, dále některé druhy tribu Eurysternini, jako je druh *Eurysternus caribaeus*, který může také horizontálně relokovat plodové koule horizontálně od potravního zdroje (Scholtz *et al.* 2009). Dále někteří Phanaeini, kteří se povětšinou chovají jako štoláři, mohou horizontálně relovat trus (spíše samice). Někteří jedinci několika druhů občas předními nohama a hlavou postrkují kus trusu, či dokonce utvoří kouli a odvalí ji k předem vyhloubenému tunelu v určité vzdálenosti od původního potravního zdroje (Pierce & May 2009). Rod *Coprophaneus* je také nekrofágní a někteří horizontálně relokují mršiny k předem připraveným tunelům (Halffter & Matthews 1966). Existuje zde pouze jediná skupina, kde jsou striktní štoláři (Coprini – *Catharsius*, *Heliocopris*). Všechny ostatní triby v této skupině mají alespoň některé druhy, které využívají horizontální typ relokační. Obecně by se tedy dalo říci, že celá tato skupina měla předka, který využíval určitý typ horizontální relokační. Což by odporovalo teorii o čtyřnásobném vzniku pravého válení napříč koprofágními brouky (Eucraniini, Gymnopleurini, Scarabaeini, Sisyphini), (Simmons & Ridsdill-Smith 2011).



Obr. 8: Výstup Bayesiánské analýzy 87 vybraných druhů koprofágních brouků a 4 druhů zahrnutých v outgroupu. Na tento strom je mapovaný znak 2 (larva žije ve vertikálním sloupci při potravním zdroji). Jednoznačně rekonstruované stavy jsou vyznačeny černě. Písmeny A, B, C a D jsou vyznačeny předci, kteří jsou komentováni výše v textu.

3.2.2. Znak 6 (plodová hmota nejprve akumulována v chodbě)

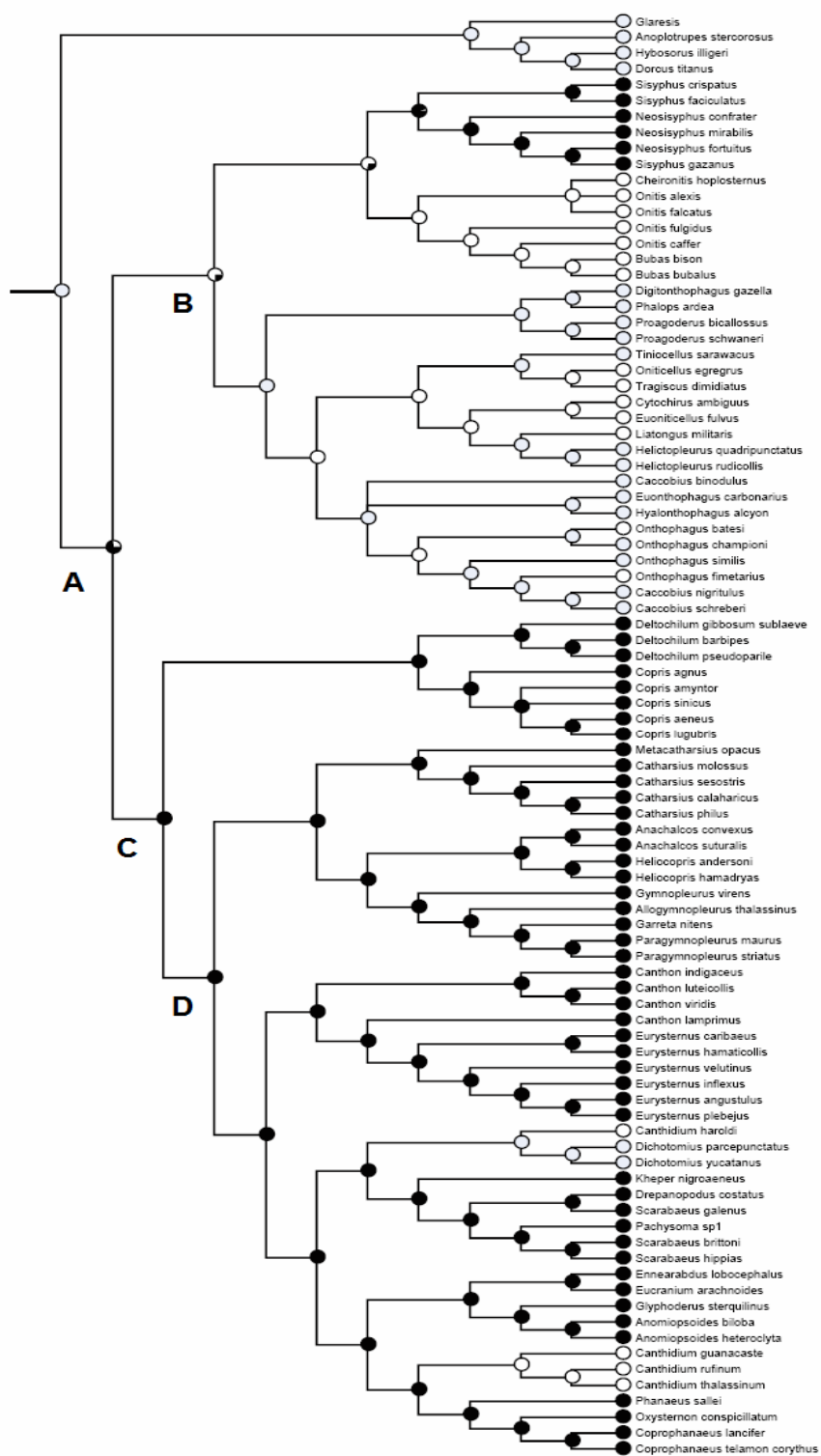
Tento znak odděluje skupiny, které nejprve naakumulují všechny potřebný trus v chodbě a až následně po té z něj vytvoří několik plodových koulí. Toto chování se objevuje především v celém tribu Coprini (*Catharsius*, *Copris*, *Metacatharsius*), (Halffter a Edmonds 1982), který se v mých datech objevuje na bazálních větvích předka C a D (Obr. 9). Dále se toto chování objevuje u rodu *Heliocopris* (Dichotomiini), (Halffter & Edmonds 1982) a také je pozorováno u některých nekrofágních druhů tribu Phanaeini (Pierce & May 2009).



Obr. 9: Výstup Bayesiánské analýzy 87 vybraných druhů koprofágních brouků a 4 druhů zahrnutých v outgroupu. Na tento strom je mapovaný znak 6 (plodová hmota nejprve akumulována v chodbě). Jednoznačně rekonstruované stavy jsou vyznačeny černě. Písmeny A, B, C a D jsou vyznačeny předci, kteří jsou komentováni výše v textu.

3.2.3. Znak 7 (plodová hmota je zpracována do sférických objektů obsahujících každý jedno vejce)

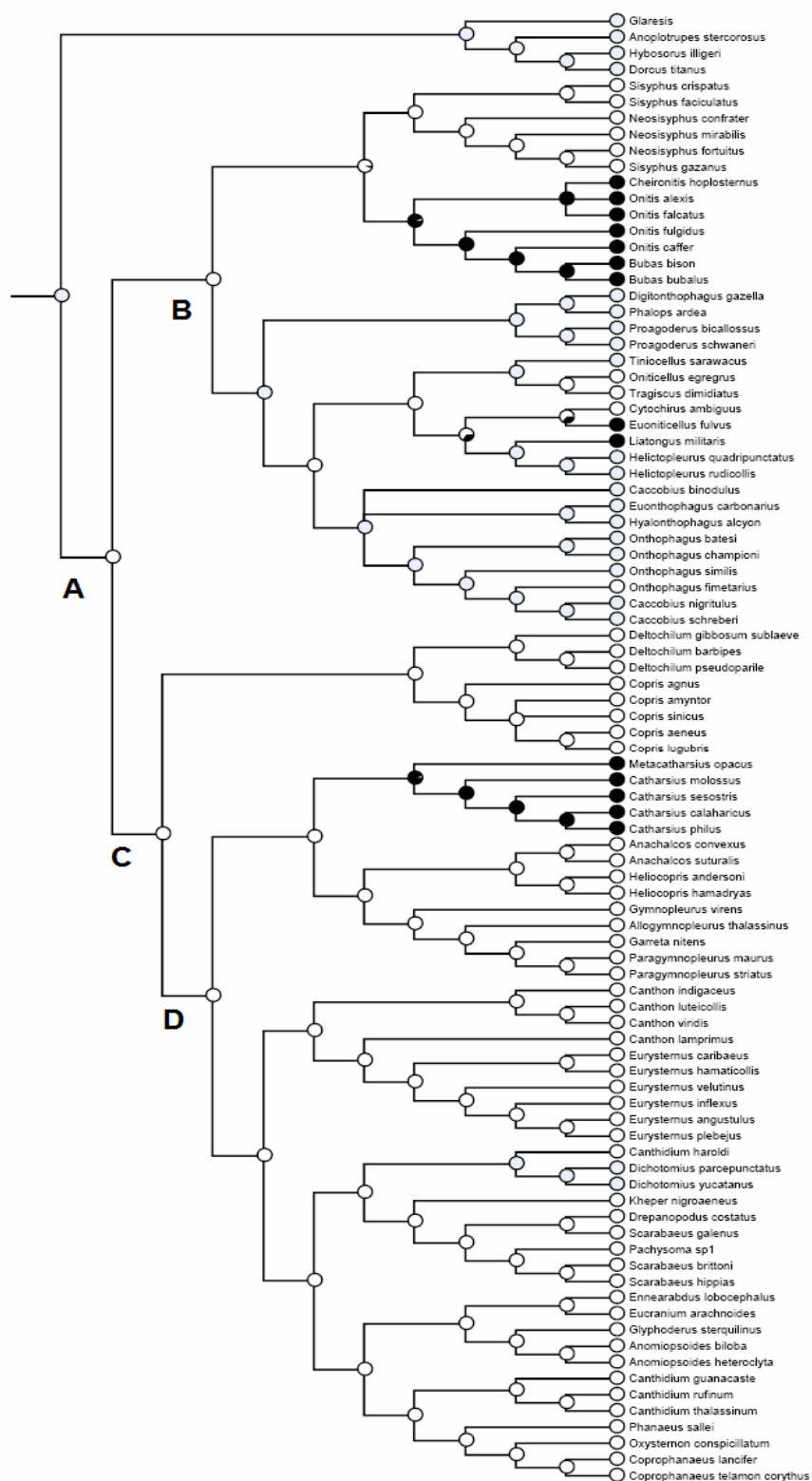
Tento znak odděluje všechny koprofágní brouky, kteří pro své potomstvo připravují kompaktní plodové koule. U předka A ani u předka B se nedá signifikantně rozhodnout pro stav tohoto znaku (Obr. 10). Ve skupině I se tento znak objevuje v celém tribu Sisyphini. Dále se tento znak objevuje u některých druhů tribu Ontophagini (Halffter & Edmonds 1982). U některých z použitých druhů, tohoto tribu však nebylo možné zjistit stav tohoto znaku. U předka C již tento znak signifikantně vychází. Vyskytuje se napříč celou druhou skupinou u zástupců guild válečů, štolařů i obývačů. Pouze u rodu *Canthidium* (Dichotomiini) se chování zjednodušuje na tvorbu plodových mas. U dvou použitých druhů rodu *Dichotomius* (Dichotomiini) nebylo možno znak přesně rozhodnout. V tomto rodě se vyskytují oba typy tohoto znaku (Halffter & Edmonds 1982).



Obr. 10: Výstup Bayesiánské analýzy 87 vybraných druhů koprofágních brouků a 4 druhů zahrnutých v outgroupu. Na tento strom je mapovaný znak 7 (plodová hmota je zpracována do sférických objektů obsahujících každý jedno vejce). *Jednoznačně rekonstruované stavy jsou vyznačeny černě. Písmeny A, B, C a D jsou vyznačeny předci, kteří jsou komentováni výše v textu.*

3.2.4. Znak 12 (plodové koule/masy v lineárním uspořádání v chodbě/větvi)

Tento znak vychází signifikantně pro nepřítomnost tohoto znaku u všech třech sledovaných předků (předci měli hnízdo tvořené jednou komorou), (Obr. 11). Lineární uspořádání hnízda se vyskytuje u 3 a 7 zjednodušeného hnízdního typu. Objevuje se v celém tribu Onitini a u některých zástupců tribu Oniticellini (Halffter & Edmonds 1982, Cambefort & Hanski 1991). U některých druhů tribu Ontophagini opět nebylo možno rozhodnou přesný stav znaku, jelikož celá tato skupina využívá konstrukce nejrozmanitějších hnízd. Ve skupině II se tento znak objevuje u rodu *Catharsius* a *Metacatharsius*. Kdy samec zatahuje potřebný trus do speciální podlouhlé chodby a samice pak vytváří plodové koule za sebou v druhé lineárně stavěné chodbě (Halffter & Edmonds 1982).



Obr. 11: Výstup Bayesiánské analýzy 87 vybraných druhů koprofágních brouků a 4 druhů zahrnutých v outgroupu. Na tento strom je mapovaný znak 12 (plodové koule/masy v lineárním uspořádání v chodbě/větvi). Jednoznačně rekonstruované stavy jsou vyznačeny černě. Písmeny A, B, C a D jsou vyznačeny předci, kteří jsou komentováni výše v textu.

3.2.5. Ostatní znaky

Fylogramy s rekonstruovanými znaky, které jsou méně korelující s fylogenezí, jsou přiloženy v příloze (Příloha 2). Znak 1 (staví hnízdo), je přítomen u většiny druhů koprofágních brouků, pouze u rodu *Neosisyphus* tento znak není přítomen, jelikož jeho jedinci lepí plodové koule na trávu (Paschalidis 1974 in Hanski & Cambefort, 1991). Některé druhy, jako například někteří Eyrysternini, kteří nechávají plodové koule na zemském povrchu, do tohoto znaku zahrnutí nejsou, protože pro uložení vajec vyhloubí alespoň mělkou prohlubeň.

Znak 3 (larva žije v původním potravním zdroji), se týká pouze několika druhů rodu *Eurysternus* a některých druhů z tribu Oniticeellini jejichž plodové koule jsou uloženy přímo v potravním zdroji. Larvy druhu *Tragiscus dimidiatus* mohou občas žít i volně v potravním zdroji (Halffter & Edmonds 1982).

Znak 4 (hnízdo tvořeno při povrchu země), zahrnuje druhy, které ukládají své plodové koule do mělkých prohlubní (*Canthon*, *Deltochilum*, *Eurysternus*), dále ty druhy, jejichž hnízda jsou konstruovaná na pomezí půdy a potravního zdroje (*Cytochirus*, *Oniticeellus*, *Tragiscus*) a pak také rod *Neosisyphus*, který lepí plodové koule na trávu.

Znak 5 (tvoří nory), vyčleňuje ze všech koprofágních brouků ty, kteří nevyužívají hloubení nor k vytvoření prostoru pro výchovu mláďat. Takovéto druhy jsou rozmístěny po celé topologii stromu.

Znak 8 (hnízda jednoduchá, tvořena jednou hlavní komorou), je signifikantní pro nepřítomnost u předka skupiny I. Vyskytuje se pouze u hnízda stavících druhů tribu Sisyphini. U ostatních tribů této skupiny (Oniticeellini, Onitini, Onthophagini) se velice často vyskytují různě složená hnízda. Pouze pár druhů tribu Oniticeellini staví jednokomorová hnízda přímo v potravním zdroji (Halffter & Matthews 1966). Napříč skupinou II se tvorba jediné komory vyskytuje skrze celou její topologií. Je zde úzce korelován s tvorbou kompaktních plodových koulí. Pouze někteří zástupci tribů Cantonini a Dichotomiini mají jinak utvářená hnízda.

Znak 9 (hnízdo obsahuje více plodových mas/koulí), je signifikantní pro přítomnost u všech sledovaných předků. Pouze někteří praví váleči jako je trib Gymnopleurini, Sisyphini, někteří Scarabaeini, nebo štolářský rod *Canthidium*, redukovali počet plodových mas/koulí pouze na jedinou. Tato redukce se jistě vyskytuje i u některých druhů tribu Onthophagini

(Halffter & Edmonds 1982). U zde použitých druhů však nelze pro tento znak přesně rozhodnout.

Znak 10 (plodové koule/masy jsou od sebe izolovány), vymezuje druhy, které od sebe ve složených hnízdech oddělují plodové masy/koule pomocí trusu či hlíny. Tento způsob chování se týká pouze některých druhů tribů Oniticellini a Onthophagini, dále pak rodu *Catharsius* a *Metacatharsius*. Rod *Heliocopris* je takto zařazen díky velice silné vrstvě půdy obalující samotné plodové koule. Izolace plodových koulí je může zároveň chránit proti plísni (Halffter & Matthews 1966).

Znak 11 (větvené hnízdo), se vyskytuje pouze u několika druhů tribu Oniticellini a Onthophagini. Tento znak je možnou adaptací pro zvětšení prostoru pro vývoj většího počtu potomstva na jedno hnízdo, což značně zvyšuje produkci potomstva.

4. Závěr

Molekulární analýza rozdělila koprofágní brouky na 2 velké skupiny. Předek těchto dvou skupin pravděpodobně konstruoval jednodukomorová podzemní hnízda, do kterých ukládal několik plodových koulí. Každá z těchto skupin zahrnuje odlišné trendy ve vývoji hnízdního chování. Ve skupině I jsou jedinou ekologicky od ostatních odlišnou skupinou Sisyphini, což jsou praví váleči. Právě zde se jedná pravděpodobně o jeden ze dvou vzniků horizontální relokace trusu. Tito praví váleči, stejně jako několik jiných vykazují redukci na jedinou plodovou kouli na hnízdo. Jsou však schopni, oproti jiným, kteří tvoří jen jedinou plodovou kouli sezóně (*Circellium bacchus*, *Kheper*), (Halffter & Matthews 1966), tento proces několikrát sezóně velice rychle opakovat. U Onitini a Ontophagini se často objevuje nárůst počtu jednotlivých chodeb v hnízdě a také konstrukce plodových mas, což výrazně zvětšuje prostor hnízda a zrychluje přípravu prostoru pro potomstvo. Oniticellini z části spadají do gildy obývačů, v některých případech (*Tragiscus*) larva žije samovolně v potravním zdroji, což výrazně redukuje časové nároky spojené s tvorbou hnízd. Obecně se dá říci, že celá tato skupina se uchyluje k výrazné r strategii.

Na bázi skupiny druhé leží štolařský rod *Copris*, který má jedno z nejkomplexnějších hnízdních chování, především týkající se vysoce rozvinuté bisexuální kooperace a péče o potomstvo (Halffter & Edmonds 1982), ta se dále v evoluci této větve snižuje. Taktéž v evolučním trendu (předek D) zřejmě došlo k druhému nezávislému vzniku brouků využívající horizontální relokaci. Uvnitř této skupiny jedenkrát došlo ke vzniku gildy obývačů (Eurysternini), třikrát ke vzniku pravých válečů (Eucraniini, Gymnopleurini, Scarabaeini). Ke vzniku gildy štolařů, zde došlo pravděpodobně vícekrát, avšak žádná ze skupin není striktně štolařská. Ve všech skupinách (Canthonini, Dichotomiini, Phanaeini) nezahrnující pravé váleče se objevují druhy využívající nějaký typ horizontální relokace. Velká většina druhů vyskytujících se v druhé skupině tvoří sezóně pouze malý počet potomků, do kterých vkládají mnoho energie v podobě značné péče o potomstvo. Nejčastějším typem hnízd, jsou hnízda jednoduchá, obsahující malý počet plodových koulí. Největší redukcí v tomto případě je redukce až na jedinou plodovou kouli za sezónu (*Circellium bacchus*, *Kheper*), (Halffter & Matthews 1966). Jedinou výjimkou je rod *Canthidium*, který využívá nejzákladnější typ štolařského hnízda. Obecně se dá říci, že celá druhá skupina zahrnuje druhy, které se v evoluci uchýlily ke K strategii.

5. Literatura

- Adachi J., Hasegawa M. (1996) MOLPHY Version 2.3: Programs for molecular phylogenetics based on maximum likelihood. *Computer science monographs*, 28, 1–150.
- Anderson J.M, Coe M.J. (1974) Decomposition of elephant dung in an arid tropical environment. *Oecologica*, 14, 111-125.
- Anduaga S. (2009) Reproductive biology of *Nicrophorus mexicanus* (Matthews) (Coleoptera: Silphidae). *Coleopterists Bulletin*, 63, 173-178.
- Collias N.E. (1964) The evolution of nests-building in birds. *American Zoologist*, 4, 175-190
- Davis A., Scholtz C. & Philips T. (2002) Historical biogeography of scarabaeine dung beetles. *Journal of Biogeography*, 29, 1217-1256.
- Elmen D.J, Lavine, L.C., Ewen-Campen B. (2006) On the origin and evolutionary diversification of beetle horns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 8661-8668.
- Finn J. (2001) Ephemeral resource patches as model systems for diversity-function experiments. *Oikos*, 92, 363-366.
- Foelix R.F. (2011) *Biology of spiders*. Oxford university press, Oxford, New York.
- 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.
- Kappeler P.M. (1998) Nests, tree holes, and the evolution of primate life histories. *American Journal of Primatology*, 46, 7–33.
- Katoh, K., Toh, H. (2008) Recent developments in the MAFFT multiple sequence alignment program. *Briefings in Bioinformatics*, 9, 286–298.
- Kryger U., Coles K.S., Tukker R., Scholtz C.H. (2006) Biology and ecology of *Circellium bacchus* (Fabricius 1781) (Coleoptera Scarabaeidae), a South African dung beetle of conservation concern. *Tropical Zoology*, 19, 185-207.
- Lewis P.O. (2001) A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Syst Biol*, 50, 913-925.
- Halffter G. & Edmonds W.D. (1982) *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Instituto de ecología, Mexico.
- Halffter G. & Matthews E.G. (1966) *The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae*. Folia entomologica mexicana.
- Halffter G., Halfter V., Lopez Y. (1974) Phanaeus behavior-food transportation and bisexual cooperation. *Environmental Ecology*, 3, 341-345.
- Halffter G., Halfter V (1989) Behavioral evolution of non-rolling roller beetles. *Acta Zoologica Mexicana*, 32, 1-56.
- Hall T. A. (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41, 95–98.
- 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.

- Holter P. & Scholtz C. (2007) What do dung beetles eat? *Ecological Entomology*, 32, 690-697.
- Huelsensbeck J. P., Ronquist F. (2001) MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics*, 17, 754–755.
- Huerta C., Halffter G., Halffter V. & López R. (2003) Comparative analysis of reproductive and nesting behavior in several species of *Erysternus* (Dalman) (Coleoptera: Scarabaeinae: Eurysternini). *Acta Zoologica Mexicana*, 88, 1-41.
- Huerta C., Halffter G. & Halffter V. (2005) Nidification in *Eurysternus foedus* Guérin-Méneville: its relationship to other dung beetle nesting patterns (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 44, 75-84.
- Hansell M.H. (2000) *Bird nest construction behaviour*. Cambridge university press, Cambridge, United Kindom.
- Hanski I. & Cambefort Y. (1991) *Dung beetle ecology*. Priceton university press, Priceton, New Jersey.
- 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.
- Holter P. (2004) Dung feeding in hydrophilid, geotrupid and scarabaeid beetles: examples of parallel evolution. *European Journal of Entomology*, 101, 365-372.
- Maddison W. P., Maddison D.R. (2011). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75 <http://mesquiteproject.org>
- 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.
- Postava-Davignon M.A. (2010) *Evolution and ecology of termite nesting behavior and its impact on dinase susceptibility*. Department of Biology, Northeastern university.
- Price D.L., May M.L. (2009) Behavioral ecology of *Phanaeus* dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae): review and new observations. *Acta Zoológica Mexicana*, 25, 211-238.
- Rembialkowska E. (1982) Energy-balance of the developmental period of *Geotrupes stercorosus* (Scriba) (Scarabaeidae, Coleoptera). *Ekologia Polska*, 30, 393-427.
- Sato H. (1997) Two nesting behaviour and life history of a subsocial African dung-rolling beetle, *Scarabaeus catenatus*. *Ecological Entomology*, 23, 62-67.
- Sato H., Imamori M. (1987) Nesting behaviour of subsocial African ball-roller *Keper platynotus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 12, 415-425.
- Sato H., Imamori M. (1988) Further observations on the nesting behaviour of a subsocial ball-rolling scarab, *Keper aegyptiorum*. *Kontyû, Tokyo*, 54, 873-878.
- Sedivy C., Dorn S., Müller A. (2012) Evolution of nesting behaviour and kleptoparasitism in a selected group of osmiine bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 108, 349–360.
- Shine R. (1995) A new hypothesis for the evolution of viviparity in reptiles. *The American Naturalist*, 145, 809-823.
- Schmitt T., Krell F-T., Linsenmair K.E. (2004) Quinone mixture as attractant for necrophagous dung beetles specialized on dead millipedes. *Journal of Chemical Ecology*, 30, 731-740.
- Scholtz C.H., Davis A.L.V., Kryger U. (2009) *Evolutionary biology and conservation of dung beetles*. Pensoft Publishers, Bulgaria.

- Scholtz C.H., Harrison J. DU G., Grebennikov V.V. (2004) Dung beetle (Scarabaeus (Pachysoma)) biology and immature stages: reversal to ancestral states under desert conditions (Coleoptera: Scarabaeidae)? *Biological Journal of the Linnean Society*, 83, 453–460.
- Tanabe, A. S. (2011) Kakusan4 and Aminosan: two programs for comparing nonpartitioned, proportional and separate models for combined molecular phylogenetic analyses of multilocus sequence data. *Molecular Ecology Resources*, 11, 914–21.
- Tribe R.L. (1975) Pheromone repase by dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *The South African Journal of Science*, 71, 277-278.
- Tshikae R.J., Davis A.L.V., Scholtz C.H. (2013) Does an aridity and trophic resource gradient drive patterns of dung beetle food selection across the Botswana Kalahari? *Ecological Entomology*, 38, 83-95.
- Vaz-de-Mello F. (2007) Revision and phylogeny of the dung beetle genus *Zonocopriss* (Arrow) 1932 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), a phoretic of land snails. *Annales de la Societe Entomologique de France*, 43, 231-239.
- Ybarrondo B.A., Heinrich B. (1996) Thermoregulation and response to competition in the African dung beetle *Kheper nigroaeneus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Physiological Zoology*, 69, 35-48.

Příloha 1: Příslušnost analyzovaných druhů brouků k jednotlivým tribům.

Canthonini

Anachalcos convexus
Anachalcos suturalis
Canthon indigaceus
Canthon lamprimus
Canthon viridis
Canthon luteicollis
Deltochilum barbipes
Deltochilum gibbosum sublaeve
Deltochilum pseudoparile

Coprini

Catharsius calaharicus
Catharsius molossus
Catharsius philus
Catharsius sesostris
Coprins aeneus
Coprins agnus
Coprins amyntor
Coprins lugubris
Coprins sinicus
Metacatharsius opacus

Dichotomiini

Canthidium guanacaste
Canthidium haroldi
Canthidium rufinum
Canthidium thalassinum
Dichotomius parcepunctatus
Dichotomius yucatanus
Heliocoprins andersoni
Heliocoprins hamadryas

Eucraniini

Anomiopsoides biloba
Anomiopsoides heteroclyta
Ennearabds lobocephalus
Eucranium arachnoides
Glyphoderus sterquilinus

Eurysternini

Eurysternus angustulus
Eurysternus caribaeus
Eurysternus hamaticollis
Eurysternus inflexus
Eurysternus plebejus
Eurysternus velutinus

Gymnopleurini

Allogymnopleurus thalassinus
Garretta nitens
Gymnopleurus virens
Paragymnopleurus maurus
Paragymnopleurus striatus

Oniticellini

Cytochirus ambiguus
Euoniticellus fulvus
Helictopleurus quadripunctatus
Helictopleurus rudicollis
Liatongus militaris
Oniticellus egregrus
Tiniocellus sarawacus
Tragiscus dimidiatus

Onitini

Bubas bison
Bubas bubalus
Cheironitis hoplosternus
Onitis alexis
Onitis caffer
Onitis falcatus
Onitis fulgidus

Ontophagini

Caccobius binodulus
Caccobius nigrifolius
Caccobius schreberi
Digitonthophagus gazella
Euonthophagus carbonarius
Hyalonthophagus alcyon
Onthophagus batesi
Onthophagus championi
Onthophagus fimetarius
Onthophagus similis
Phalops ardea
Proagoderus bicallosus
Proagoderus schwaneri

Phaneini

Coprophanaeus lancifer
C. telamon corythus
Oxysternon conspicillatum
Phanaeus sallei

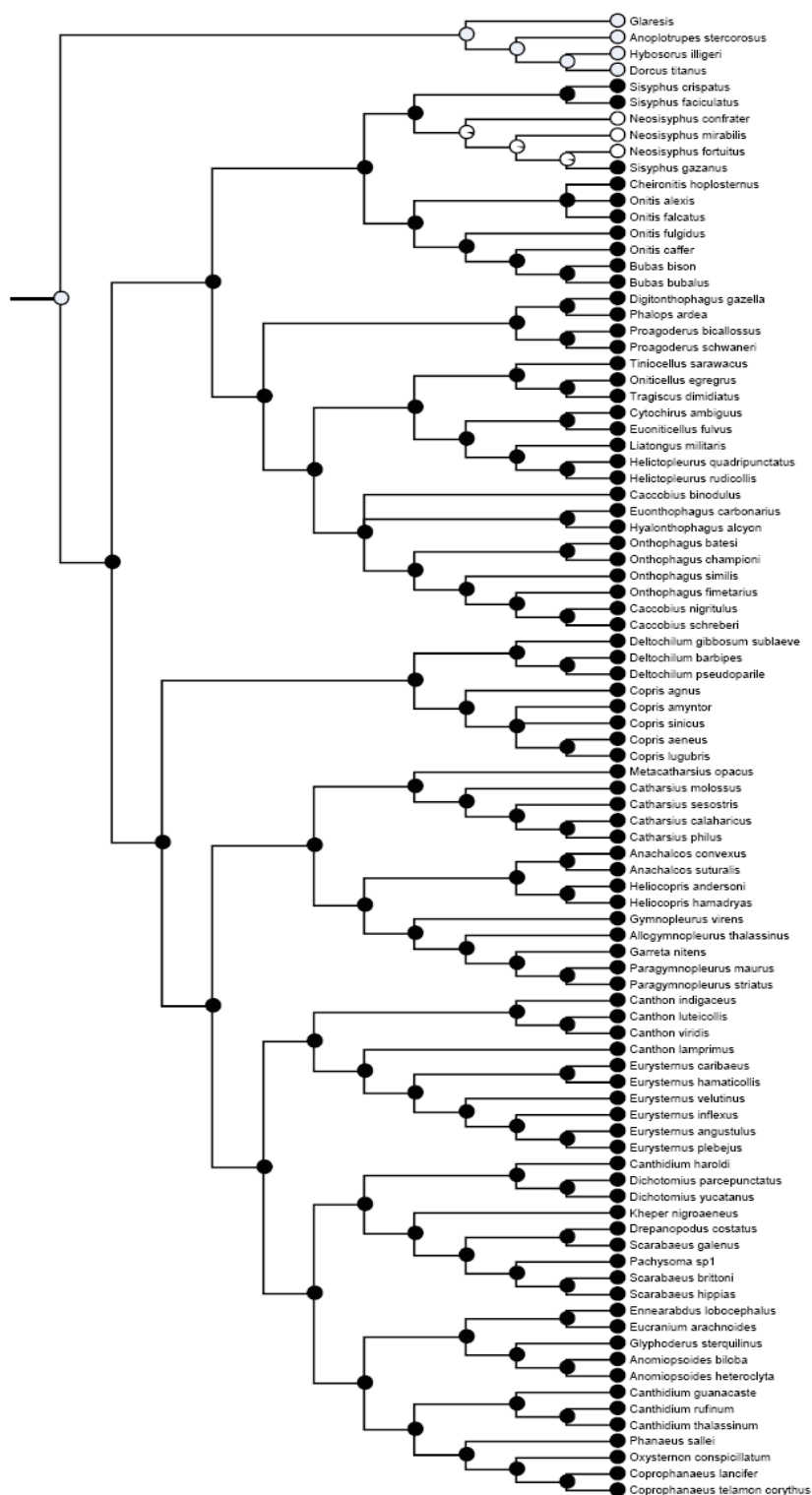
Scarabaeini

Drepanopodus costatus
Kheper nigroaeneus
Pachysoma sp.
Scarabaeus galenus
Scarabaeus brittoni
Scarabaeus hippias

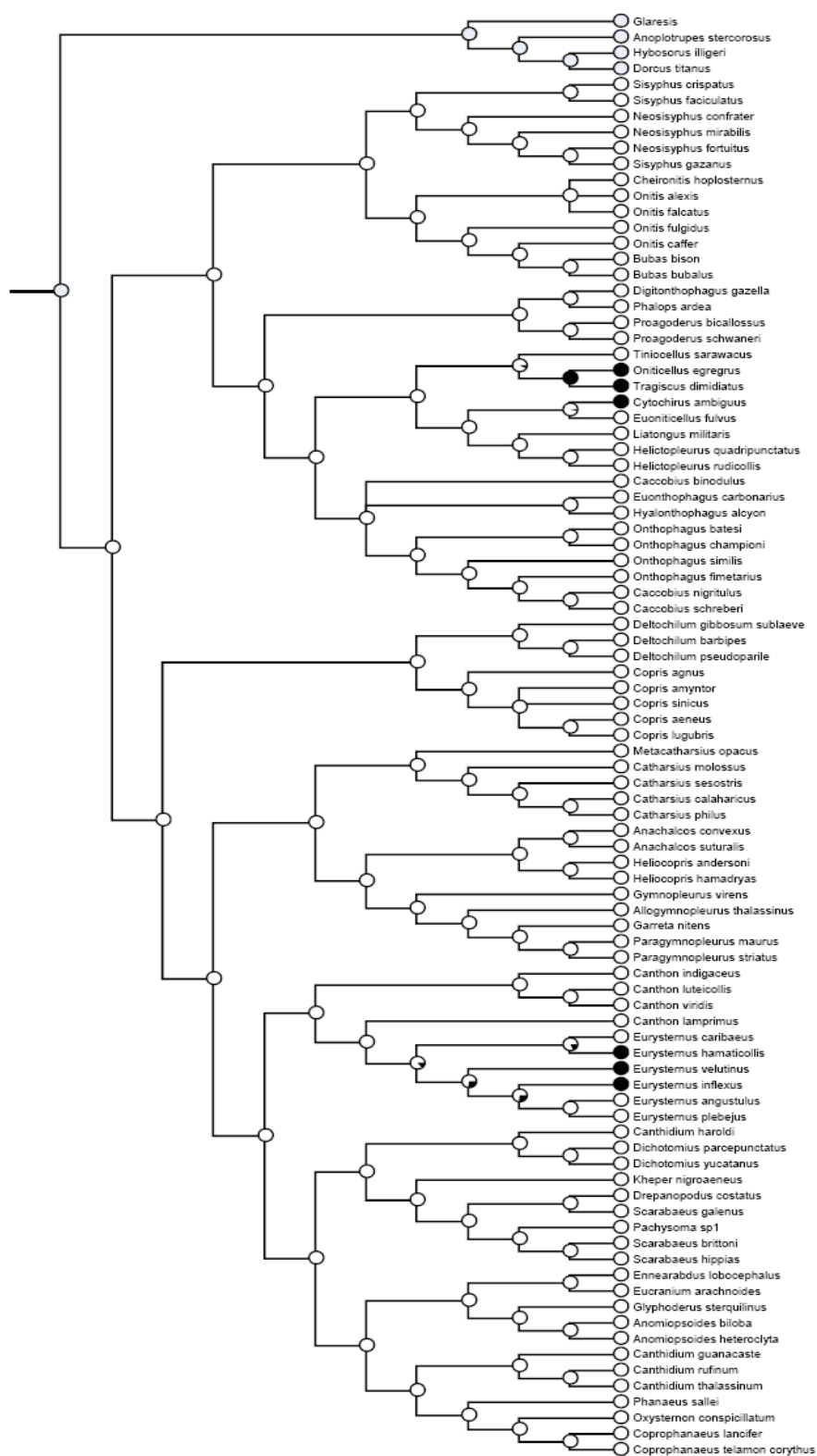
Sisyphini

Neosisyphus confrater
Neosisyphus fortuitus
Neosisyphus mirabilis
Sisyphus criatus
Sisyphus faciculatus
Sisyphus gazanus

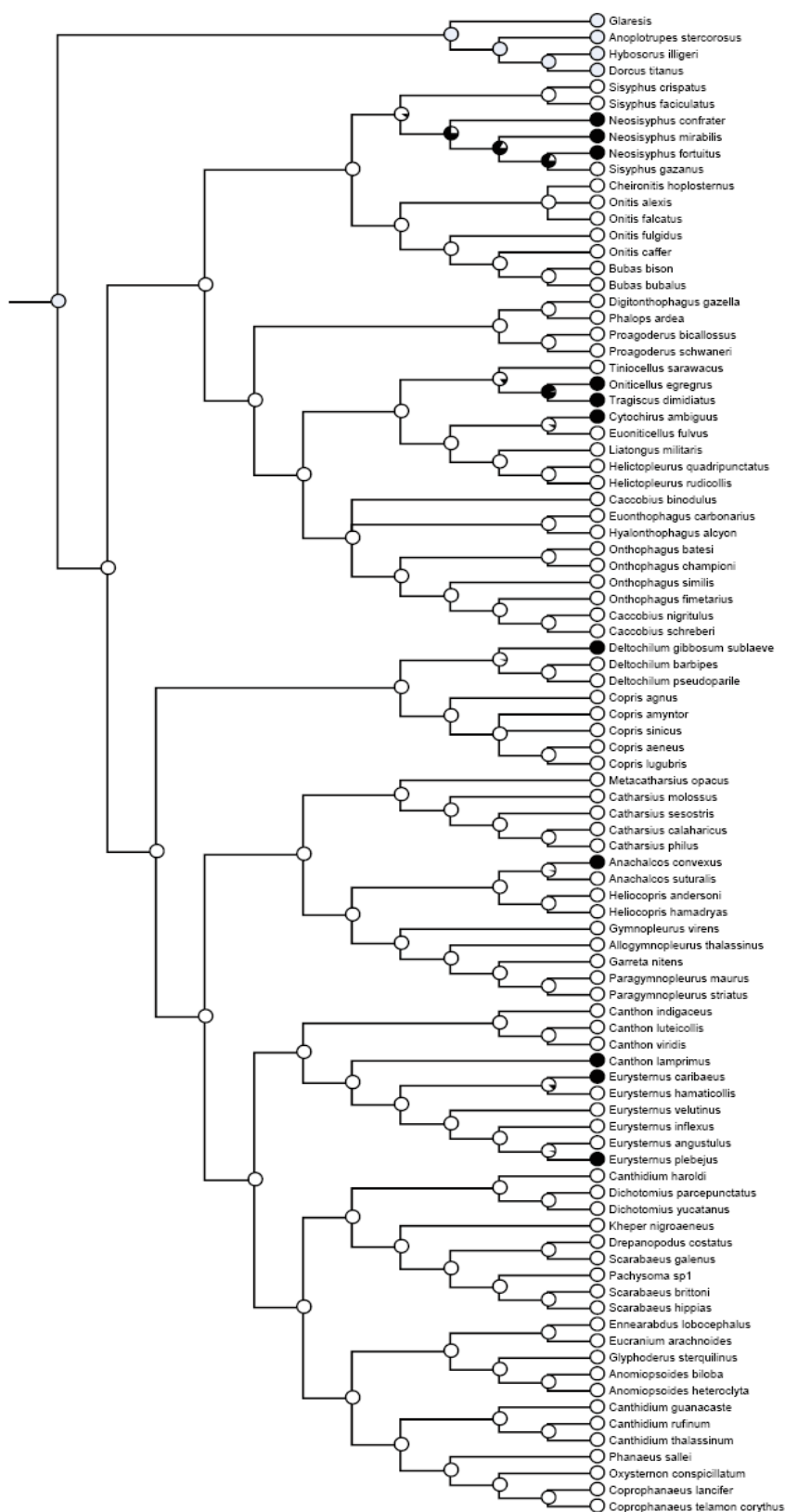
Příloha 2: Jednotlivé fylogramy s rekonstruovanými předky.



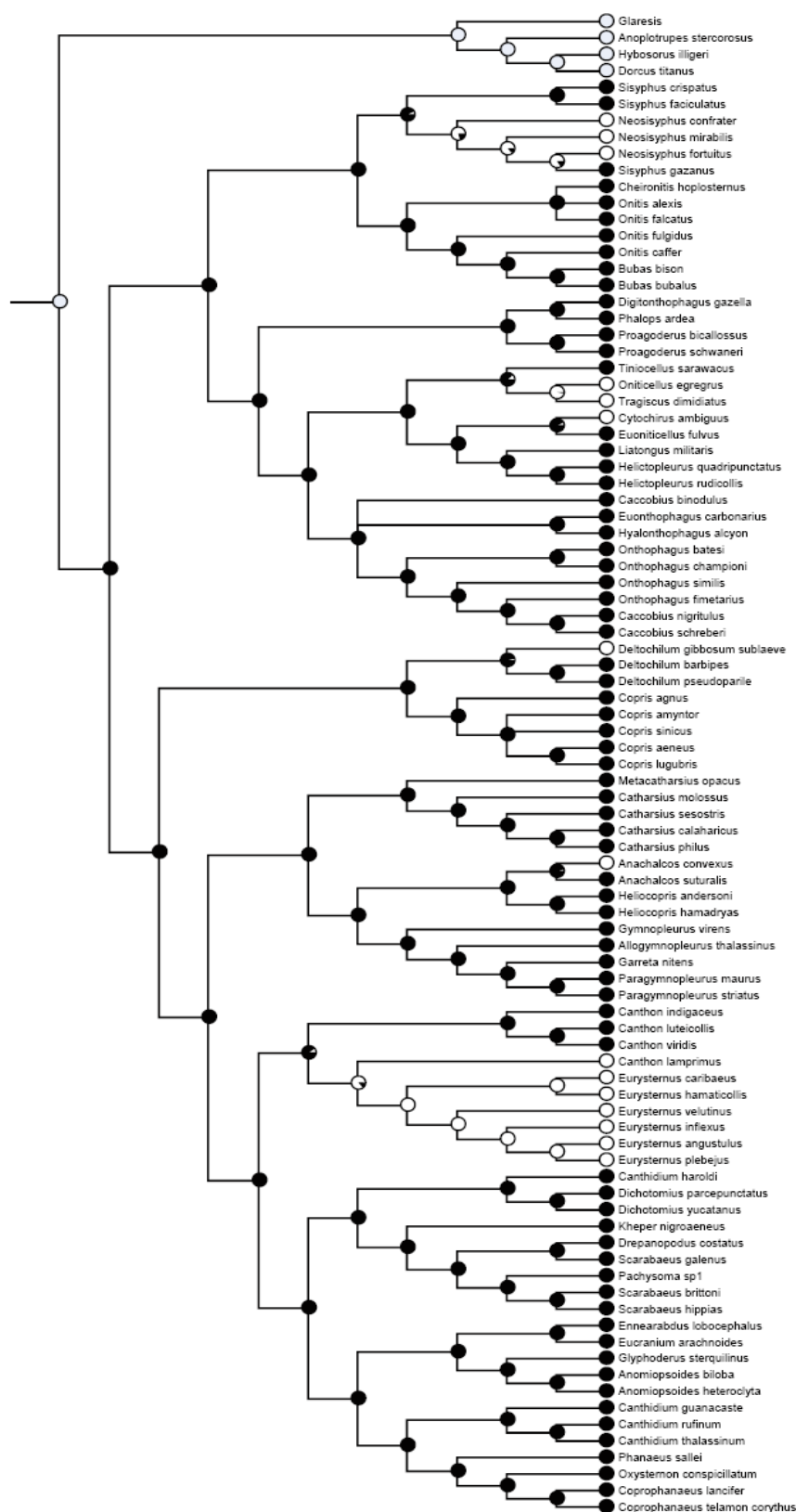
Znak 1: Výstup Bayesiánské analýzy 87 vybraných druhů koprofágních brouků a 4 druhů zahrnutých v outgroupu. Na tento strom je mapovaný znak 1 (staví hnízdo). *Jednoznačně rekonstruované stavy jsou vyznačeny černě.*



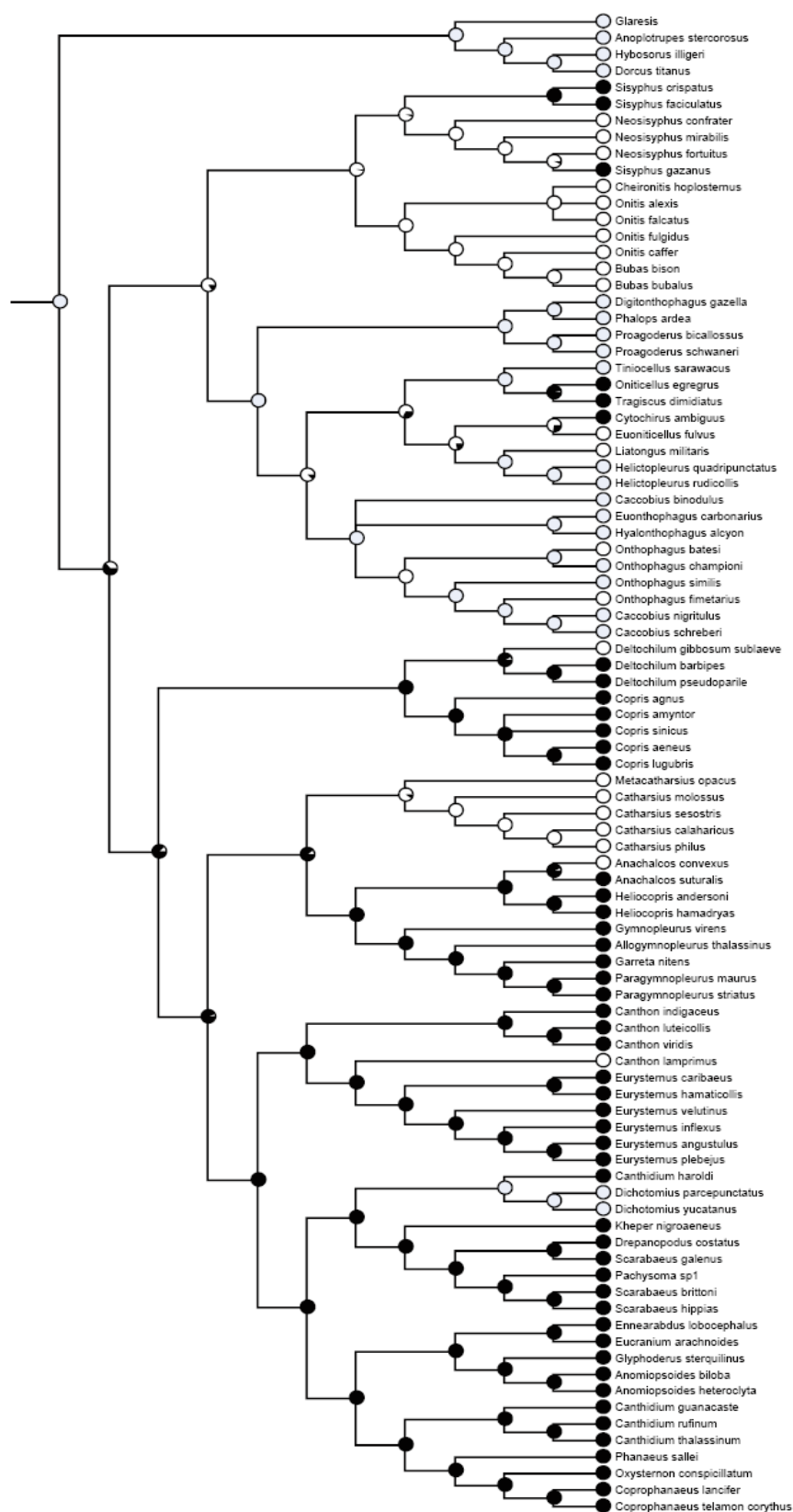
Znak 3: Výstup Bayesiánské analýzy 87 vybraných druhů koprofágních brouků a 4 druhů zahrnutých v outgroupu. Na tento strom je mapovaný znak 3 (larva žije v původním potravním zdroji). Jednoznačně rekonstruované stavy jsou vyznačeny černě.



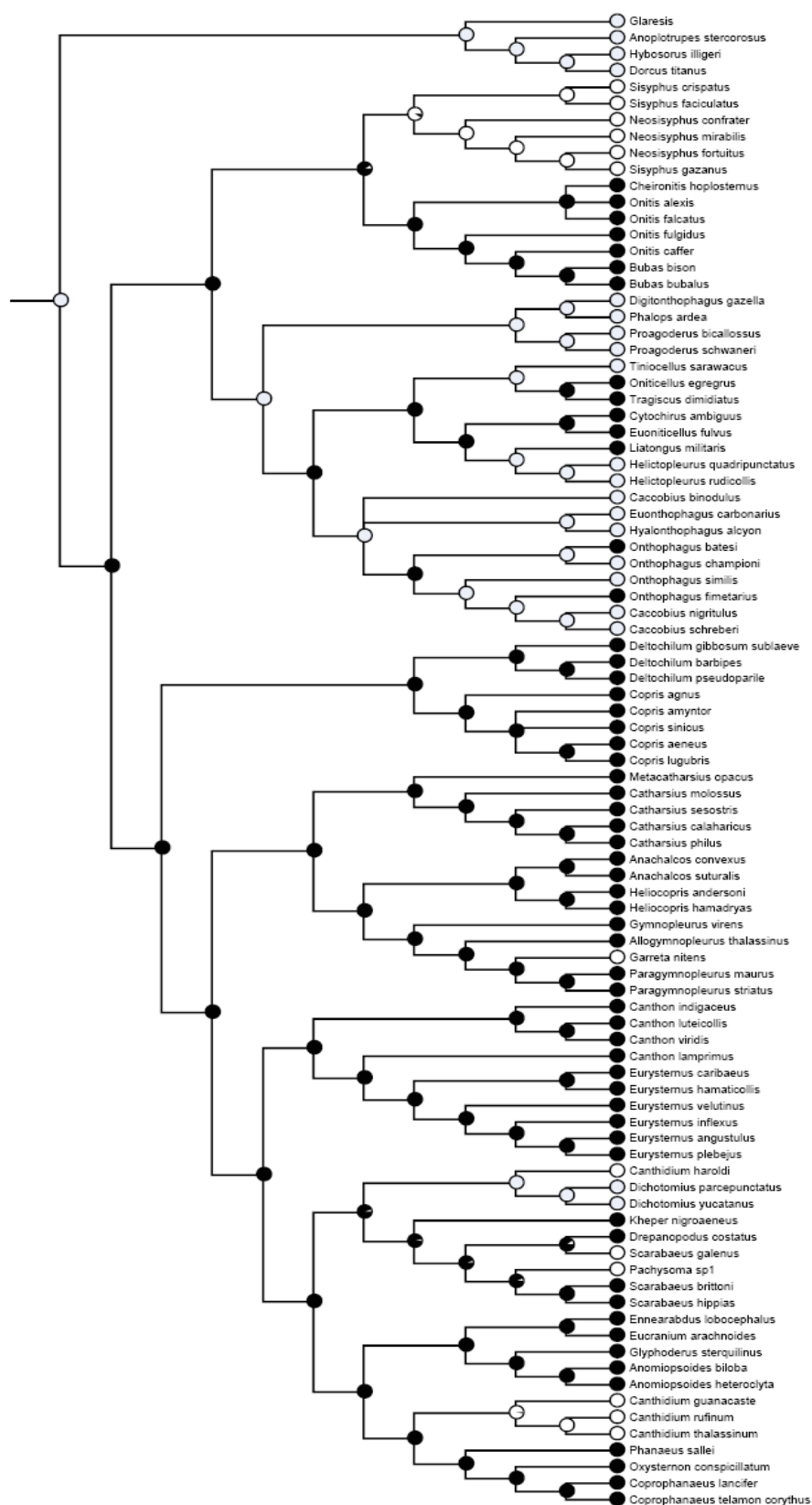
Znak 4: Výstup Bayesiánské analýzy 87 vybraných druhů koprofágních brouků a 4 druhů zahrnutých v outgroupu. Na tento strom je mapovaný znak 4 (hnízdo tvořeno při povrchu země). Jednoznačně rekonstruované stavy jsou vyznačeny černě.



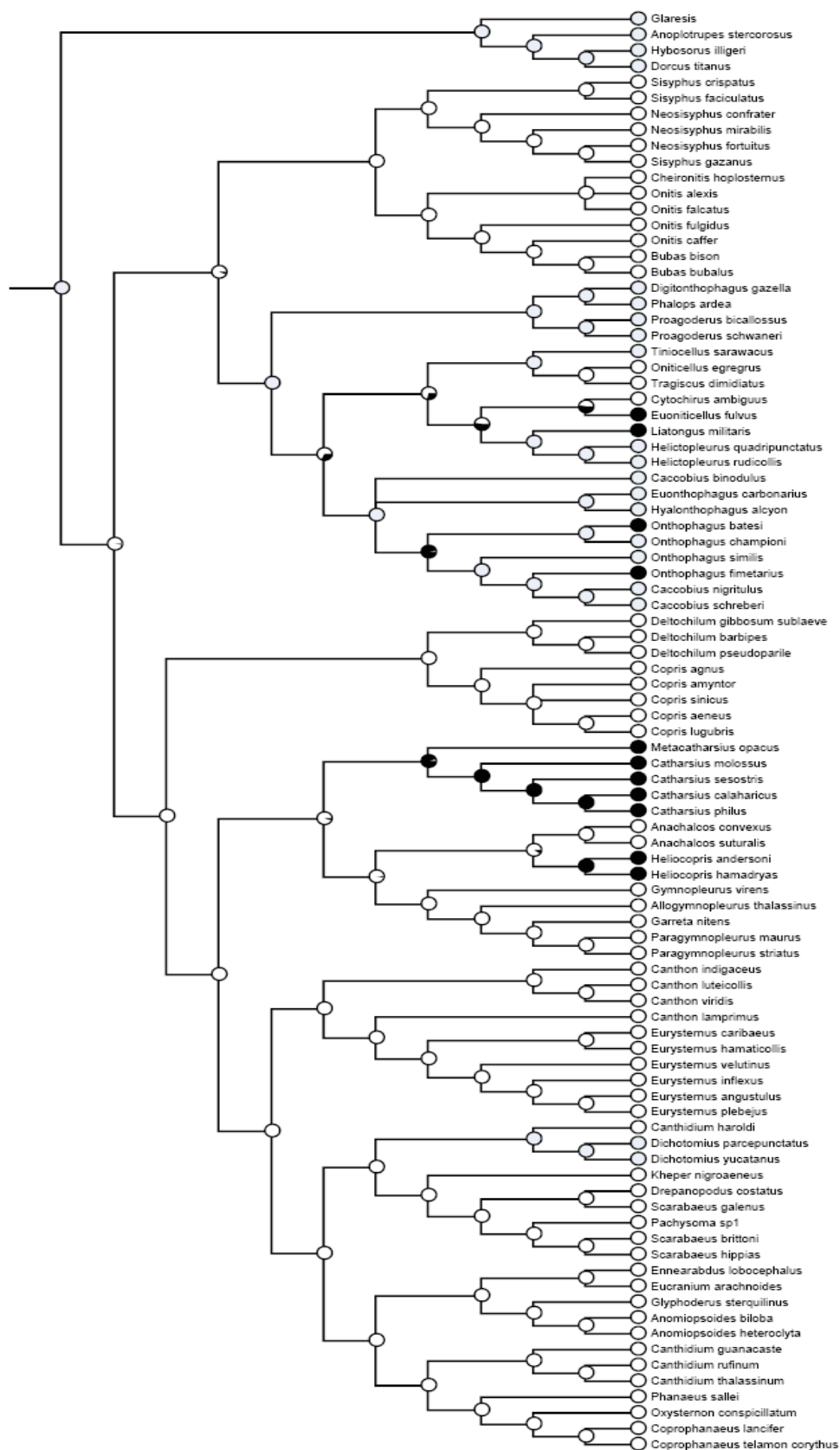
Znak 5: Výstup Bayesiánské analýzy 87 vybraných druhů koprofágních brouků a 4 druhů zahrnutých v outgroupu. Na tento strom je mapovaný znak 5 (tvoří nory). *Jednoznačně rekonstruované stavy jsou vyznačeny černě.*



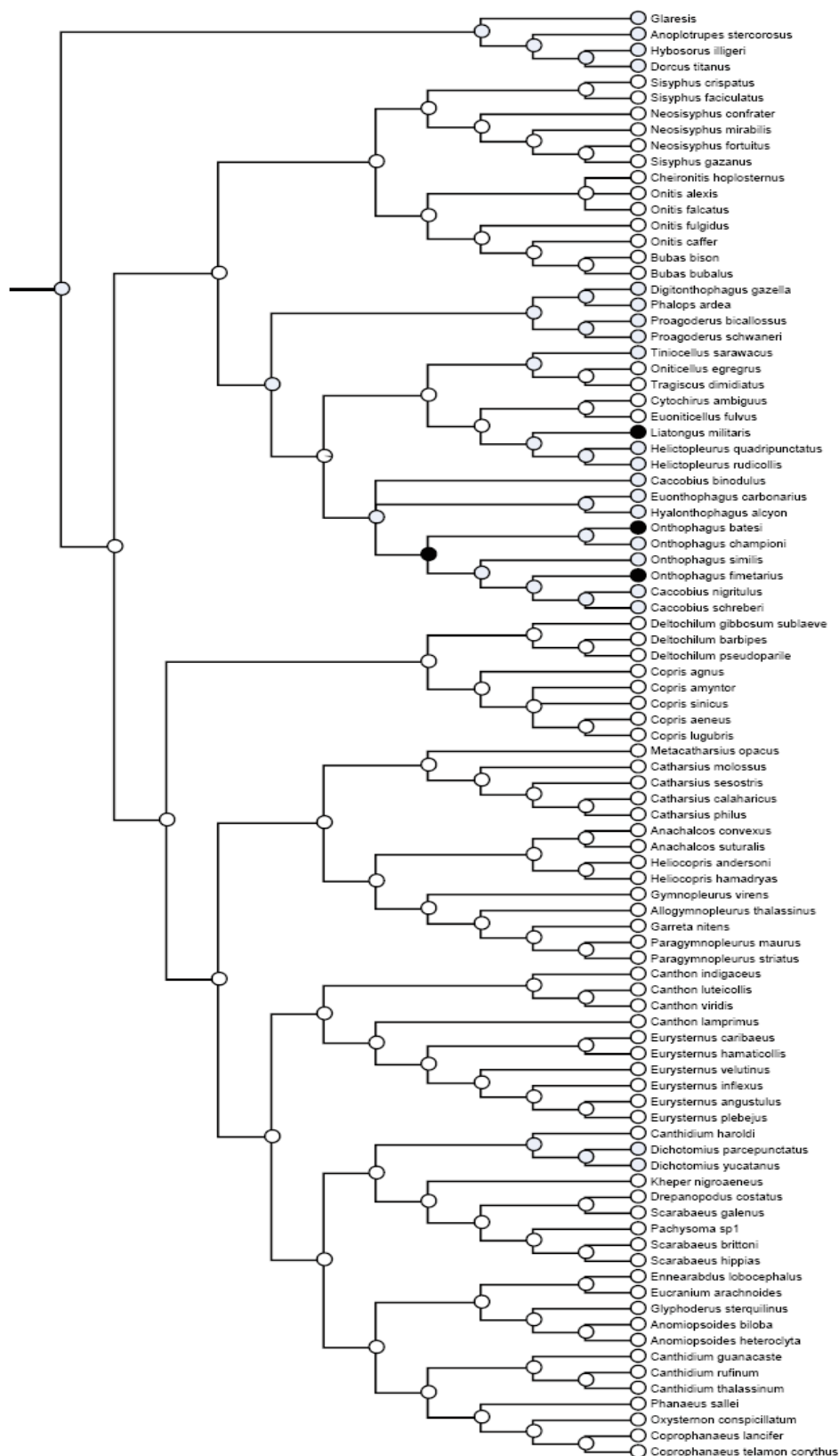
Znak 8: Výstup Bayesiánské analýzy 87 vybraných druhů koprofágních brouků a 4 druhů zahrnutých v outgroupu. Na tento strom je mapovaný znak 8 (hnízda jednoduchá, tvořena jednou hlavní komorou). *Jednoznačně rekonstruované stavy jsou vyznačeny černě.*



Znak 9: Výstup Bayesiánské analýzy 87 vybraných druhů koprofágních brouků a 4 druhů zahrnutých v outgroupu. Na tento strom je mapovaný znak 9 (hnízdo obsahuje více plodových mas/koulí). *Jednoznačně rekonstruované stavy jsou vyznačeny černě.*



Znak 10: Výstup Bayesiánské analýzy 87 vybraných druhů koprofágních brouků a 4 druhů zahrnutých v outgroupu. Na tento strom je mapovaný znak 10 (plodové koule/masy jsou od sebe izolovány). Jednoznačně rekonstruované stavy jsou vyznačeny černě.



Znak 11: Výstup Bayesiánské analýzy 87 vybraných druhů koprofágních brouků a 4 druhů zahrnutých v outgroupu. Na tento strom je mapovaný znak 11 (větvené hnízdo). Jednoznačně rekonstruované stavy jsou vyznačeny černě.

