

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Michal Vais**

Myrmekofilie a termitofilie u brouků nadčeledi Scarabaeoidea  
Myrmecophily and termitophily in beetles of the superfamily Scarabaeoidea

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. David Král, Ph.D.

Praha, 2024

## **Prohlášení**

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

V Praze, 04.08.2024

## **Poděkování**

Rád bych poděkoval svému školiteli RNDr. Davidu Královi, Ph.D. za pomoc s výběrem tématu práce a poskytnutí přístupu k nespočtu literárních zdrojů, za užitečné poznámky a připomínky k obsahu práce a v neposlední řadě za trpělivost, ochotu a rychlé odpovědi na mé dotazy. Bez jeho pomoci by práce nemohla nabýt podoby, jakou má nyní. Velké díky patří mé rodině, bez jejíž podpory by mé studium nebylo možné. Rád bych také vyjádřil vděk svým přátelům a blízkým, kteří mi i nadále nepřestávají být zdrojem motivace a inspirace.

## Abstrakt

Myrmekofilie a termitofilie jsou životní strategie, které se vyvinuly u mnoha linií členovců. Největší diverzitu myrmekofilů a termitofilů zahrnuje řád brouci (Coleoptera). V rámci nadčeledi brouků Scarabaeoidea existují zatím důkazy podporující myrmekofilii a/nebo termitofilii zástupců šesti čeledí: Geotrupidae, Hybosoridae, Lucanidae, Ochodaeidae, Passalidae a Scarabaeidae. Čeleď Scarabaeidae zahrnuje většinu dosud známých zástupců Scarabaeoidea asociovaných s mravenci a termity. V práci uvádím přehled známých myrmekofilních a termitofilních Scarabaeoidea a jejich hostitelů. Důraz kladu na aspekty biologie těchto brouků v asociaci s jejich mravenčími a termitími hostiteli. U taxonů, jejichž biologie je dosud neznámá, shrnuji a rozebírám další dostupná data a aspekty morfologie těchto taxonů ukazující na možný myrmekofilní či termitofilní způsob života. Současné poznatky o této různorodé skupině brouků zasazují do širšího kontextu studia myrmekofilie a termitofilie.

**Klíčová slova:** myrmekofilie, termitofilie, morfologie, mravenci, termiti, hmyzí společenstva, šestinozí, brouci, Scarabaeoidea

## Abstract

Myrmecophily and termitophily are strategies of life, that have evolved in many lineages of arthropods. The largest diversity of myrmecophiles and termitophiles is found in the insect order Coleoptera (beetles). Among beetles of the superfamily Scarabaeoidea, evidence for myrmecophily and/or termitophily exists so far in six families: Geotrupidae, Hybosoridae, Lucanidae, Ochodaeidae, Passalidae and Scarabaeidae. The family Scarabaeidae contains the majority of Scarabaeoidea diversity known to be associated with ants and termites. I give an overview of the known Scarabaeoidea myrmecophiles and termitophiles and their hosts with emphasis on biology of these beetles in association with their ant and termite hosts. For taxa, whose biology is currently unknown, I summarize and discuss other available data and aspects of morphology possibly indicating a myrmecophilous or termitophilous life style. I place the current knowledge about this diverse group of beetles into the broader context of the study of myrmecophily and termitophily.

**Key words:** myrmecophily, termitophily, morphology, ants, termites, insect societies, hexapods, Coleoptera, Scarabaeoidea

# Obsah

<b>Úvod</b> .....	1
<b>Brouci (Coleoptera)</b> .....	1
<b>Mravenci (Hymenoptera: Formicidae)</b> .....	1
<b>Termiti (Blattodea: Isoptera)</b> .....	3
<b>Myrmekofilie a termitofilie</b> .....	4
Klasifikace myrmekofilů a termitofilů .....	6
Myrmekofilní a termitofilní členovci .....	7
<i>Myrmekofilní brouci</i> .....	8
<i>Termitofilní brouci</i> .....	9
Adaptace k myrmekofilii a termitofilii .....	10
<i>Morfologické adaptace</i> .....	10
<i>Chemické adaptace</i> .....	11
<b>Metodika</b> .....	11
<b>Myrmekofilní a termitofilní vrubouni (Scarabaeoidea)</b> .....	11
<b>Myrmekofilní Scarabaeoidea</b> .....	12
Lucanidae .....	12
Hybosoridae .....	13
Ochodaeidae .....	13
Geotrupidae .....	13
Passalidae .....	13
Scarabaeidae .....	14
<i>Dynastinae</i> .....	14
<i>Rutelinae</i> .....	15
<i>Melolonthinae</i> .....	15
<i>Cetoniinae</i> .....	16
<i>Aphodiinae</i> .....	18
<i>Scarabaeinae</i> .....	19
<b>Termitofilní Scarabaeoidea</b> .....	20

Lucanidae .....	20
Hybosoridae.....	20
Passalidae .....	22
Scarabaeidae .....	22
<i>Dynastinae</i> .....	22
<i>Melolonthinae</i> .....	22
<i>Cetoniinae</i> .....	23
<i>Aphodiinae</i> .....	23
<i>Scarabaeinae</i> .....	25
<b>Diskuse a závěr</b> .....	25
<b>Literatura</b> .....	28

# Úvod

Studium myrmekofilie a termitofilie se již více než sto let těší velké pozornosti entomologů po celém světě. Zejména brouci představují modelovou skupinu hmyzu, na jejímž poznání stojí základy výzkumu symbiontů mravenců a termitů. Nadčeď brouků Scarabaeoidea zahrnuje, jako některé další skupiny, velké množství myrmekofilních a termitofilních taxonů. Poznatky o těchto broucích jsou však v odborné literatuře značně roztroušené a neexistuje dosud žádná práce, která by fragmenty našich vědomostí o symbiózách se sociálním hmyzem<sup>1</sup> u těchto brouků sjednotila a zpřehlednila. Cílem mé práce je tedy podat přehled známých symbiotických vztahů vrubounů<sup>2</sup> s mravenci a termity a zasadit je do kontextu současné problematiky studie symbiontů sociálního hmyzu. Pro účely druhého zmíněného cíle v úvodních kapitolách představím mravence a termity (jakožto hostitele symbiotických vrubounů), stručně rozeberu vývoj studia myrmekofilie a termitofilie a představím některé ze známých zástupců symbiontů sociálního hmyzu náležících k jiným skupinám členovců.

## Brouci (Coleoptera)

Brouci (Coleoptera) s více než 380 000 dosud popsányými druhy tvoří nejrozmanitější řád všech živočichů (např. Zhang a kol. 2011). Ohromná diverzita brouků je přisuzována morfologickým adaptacím, například první pár křídel přeměněn v krovky, tvrdý orgán s ochrannou funkcí, a ontogenetickým adaptacím v podobě holometabolie, která umožňuje larválním stádiím brouků využívat potravní niky rozdílné od těch využívaných dospělci. Díky těmto přizpůsobením brouci kolonizovali takřka všechny suchozemské a sladkovodní ekosystémy, a dokonce jsou známy druhy obývající mořské přílivové zóny. Především díky pevným krovkám mohou brouci žít i v mikrohabitátech, ve kterých nalezneme jen málo dospělců jiných řádů hmyzu, například v půdě či ve dřevě a pod borkou rostlin. V souvislosti s rozmanitostí habitatů a mikrohabitátů, ve kterých se brouci vyskytují, známe u brouků mnoho rozdílných potravních strategií. Napříč čeledmi brouků nalezneme mnoho zástupců dravých, fytofágních, mykofágních, nekrofágních, saprofágních, koprofágních, také ale parazity a parazitoidy bezobratlých i obratlovců a symbionty v hnízdech savců, ptáků a sociálního hmyzu (např. Waage 1979, Crowson 1981, McKenna a Farrell 2009). Velká část diverzity brouků je též přisuzována radiaci fytofágních linií v období křídy, která probíhala spolu s radiací krytosemenných rostlin (např. McKenna a Farrell 2009, Benton a kol. 2022).

## Mravenci (Hymenoptera: Formicidae)

Mravenci jsou zástupci jediné čeledi (Formicidae) v rámci hmyzího řádu Hymenoptera. V současnosti je čeď klasifikována na 16 podčeledí, 342 rodů a 14 256 druhů (Bolton 2024). Ačkoli představují skupinu

---

<sup>1</sup> Termín „sociální hmyz“ zahrnuje několik více či méně příbuzných skupin hmyzu, u nichž se vyvinulo eusociální chování, jmenovitě mravence, termity, včely a vosy. Pro účely této práce budu však termín používat především pro souhrnné označení pouze mravenců a termitů.

<sup>2</sup> Termínem „vrubouni“ rozumějte všechny zástupce nadčeledi Scarabaeoidea, termínem „vrubounovití“, který se vyskytuje dále v této práci, pak pouze zástupce čeledi Scarabaeidae.

v porovnání se zbytkem diverzity hmyzu malou, zastávají mravenci v terestrických ekosystémech velmi významné postavení a svou biomasou převyšují všechny ostatní skupiny hmyzu. Například Fittkau a Klinge (1973) odhadují, že v centrálním amazonském deštném lese tvoří mravenci přibližně třetinu celkové biomasy hmyzu a dohromady s termity představují čtvrtinu biomasy všech živočichů. Nedávné odhady ukazují, že mravenci svou biomasou převyšují všechny divoké savce a ptáky dohromady. Největších abundancí mravenci dosahují v tropických savanách a tropických deštných lesích (např. Schultheiss a kol. 2022).

Mravenci využívají široké spektrum potravních strategií od generalistů až po velmi úzce specializované. Většina druhů se živí převážně živočišnou stravou. Takzvaní „scavengers“ získávají potravu sběrem uhynulého hmyzu, z mršin větších živočichů, rostlinných zbytků a plodů či z výkalů. Mezi dravými druhy, které se živí lovem bezobratlých, nalezneme generalisty (např. Dorylinae) i specialisty (např. *Amblyopone*, *Discothyrea*). Některé linie mravenců se vyvinuly ve specializované lovce sociálního hmyzu (např. *Termtopone*). Zvláštní gildu představují semenožraví mravenci (např. *Messor*, *Pogonomyrmex*). Většina mravenců (včetně jinak striktně dravých druhů) využívá jako zdroj potravy také medovici produkovanou hmyzem z řádu Hemiptera či nektar z rostlin. Mravenci z tribu Attini se živí houbami, které pěstují na rostlinném materiálu přinášeném do hnízda. Některé druhy mravenců žijí jako sociální paraziti v hnízdech jiných druhů mravenců. (např. Carroll a Janzen 1973, Hölldobler a Wilson 1990)

Všechny známé druhy mravenců jsou eusociální. Jedinci v kolonii se typicky dělí na tři kasty: (i) samce, kteří jsou okřídlení, většinou se nepodílí na chodu kolonie a jejich hlavním účelem je spářit se s mladými královnami, (ii) královny, okřídlené, rozmnožující se samice, které zakládají kolonii a produkují všechny potomky, a (iii) dělnice, nerozmnožující se, často úplně sterilní bezkřídlé samice, které zajišťují chod kolonie, sběr potravy a péči o larvy, kukly a královnu. Dělnice bývají často děleny ještě na subkasty podle velikosti, typicky tři, přičemž největší kasta může být specializována k boji a obraně kolonie a je pak označována jako vojáci (např. *Pheidole*). U některých druhů se vyskytují i další kasty, u jiných druhů naopak může kasta dělnic úplně chybět (např. *Tetramorium inquilinum*). Určení pohlaví je u mravenců haplodiploidní, z neoplozených vajíček se tak líhnou samci, z oplozených samice. (např. Hölldobler a Wilson 1990)

Mravenci si svá hnízda, která jim poskytují především relativně stabilní podmínky (teplota, vlhkost, ...), úkryt a zázemí pro vývoj larev a kukel, staví různými způsoby a v širokém spektru substrátů. Mnoho druhů spoléhá na méně stabilní místa k hnízdění, jako jsou například drny suché trávy, stonky rostlin či hnízdí pod kameny, padlými kmeny stromů nebo v dutinách v detritu. Jiní mravenci obývají dřevo. Jejich hnízda se mohou nacházet ve dřevě jak živých, tak mrtvých stromů a častá jsou i hnízda v prostoru pod borkou. Široké spektrum mravenců si staví hnízda podzemní, která mohou nabývat vsutku impozantních rozměrů, jak tomu je např. u mravenců rodu *Atta*. Méně zastoupeným typem hnízd jsou hnízda kupovitá, jaké známe např. od některých mravenců rodu *Formica*, tvořená kupou zeminy a organického materiálu s galeriemi sahajícími od kupy často až hluboko pod zem. Zvláštním typem hnízdění disponují mravenci žijící v mutualistickém vztahu s myrmekofyty, rostlinami, které vyvinuly specializované struktury přímo pro hnízdění mravenců (tzv. domatia). Hlavně v tropických oblastech někteří mravenci staví svá hnízda zavěšená v korunách stromů. Tato hnízda mohou být vytvořena ze zeminy přinesené mravenci, z kartonu (materiál na bázi dřeva) nebo mohou

sestávat z živých listů stromů. Poslední příklad je charakteristický pro starosvětské mravence rodu *Oecophylla*. Ne všichni mravenci však staví hnízda. Mravenci legionáři, jak jsou označováni především mravenci z podčeledi Dorylinae, kteří se během shánění potravy neustále přesouvají, namísto stavby hnízd vytváří tzv. bivaky, agregace jedinců s minimálními nebo žádnými úpravami okolního prostředí. Jako místa k bivakování využívají např. různé převisy, dutiny nebo opuštěná hnízda jiných druhů mravenců. (např. Wheeler 1910, Hölldobler a Wilson 1990, Tschinkel 2021)

## Termiti (Blattodea: Isoptera)

Termiti (Isoptera) představují klád eusociálního hmyzu, který je dnes široce přijímán jako vnitřní skupina švábů (řád Blattodea), se šváby rodu *Cryptocercus* (Blattodea: Cryptocercidae) jako jejich nejbližšími příbuznými (např. Cleveland a kol. 1934, Bignell a kol. 2010, Krishna a kol. 2013). Ačkoli jsou termiti s 3027 recentními formálně popsány druhy (Constantino 2020) v porovnání s mravenci malou skupinou, především v tropických a subtropických oblastech mají na úrovni celých ekosystémů neméně důležité postavení. Termiti mají totiž díky své střevní mikrobiotě, kterou tvoří především bakterie, archaea a protista, schopnost trávit celulózu, resp. lignocelulózu (např. Brune 2009, Bignell a kol. 2010, Krishna a kol. 2013). Existují však i skupiny termitů, které svá symbiotická protista odpovědná za rozklad celulózy ztratily a produkují své vlastní celulózy (např. Li a kol. 2013). Napříč liniemi termitů pak můžeme nalézt skupiny živící se dřevem, dřevem v pokročilém stupni rozkladu nebo půdou pod rozkládajícím se dřevem, požírače rostlinného opadu či druhy požírající trávu. Několik skupin termitů se žije rostlinným materiálem s houbami. U podčeledi Macrotermitinae (Termitidae), které chybí schopnost trávit celulózu, se vyvinula symbióza s vřecovýtrusými houbami rodu *Termitomyces*. Tito termiti houby kultivují na rostlinném materiálu a využívají je pak především jako zdroj potravy (např. Heim 1942, Batra a Batra 1966). Zvláštní, avšak úspěšnou potravní gildou jsou termiti živící se půdou s nízkým obsahem rostlinné hmoty. Méně zastoupené potravní gildy termitů pak tvoří např. druhy živící se exkrementy býložravců či lišejníky a řasami (např. Bignell a kol. 2010, Krishna a kol. 2013, Pervez 2018). Termiti tak v ekosystémech, které obývají, plní významnou roli v rozkladu rostlinného materiálu (např. Lavelle et al. 1993).

Sociální struktura termitů v základním uspořádání sestává ze tří kast: (i) rozmnožující se kasty (královský pár), (ii) sterilní kasty dělníků starající se o chod kolonie a sběr potravy a (iii) kasty vojáků specializovaných na obranu kolonie. Rozmnožující se kasta je okřídlená, královny termitů jsou po založení kolonie fyzogastrické. Na rozdíl od mravenců patří termiti mezi hemimetabolní hmyz, nedospělá stadia se tak podobají dospělým a v průběhu vývoje mohou zastupovat různé role v chodu kolonie. Uspořádání kolonií termitů mohou být i složitější než tradiční tříkastové. U jiných zástupců naopak může chybět kasta dělníků (např. *Kalotermes*) nebo vojáků (např. *Anoplotermes*), vždy je však alespoň jedna sterilní kasta přítomna. Všechny kasty jsou tvořeny diploidními jedinci obou pohlaví (např. Bignell a kol. 2010, Pervez 2018).

Kolonie termitů žijí v hnízdech, která zajišťují v závislosti na druhu termitů několik funkcí. Hnízda poskytují oproti okolí stabilní podmínky pro život kolonie (teplota, vlhkost, ...), ochranu před predátory či prostor pro skladování potravy. Hnízda lze rozlišit na tři základní typy: kupovitá hnízda, podzemní hnízda

a kartonová hnízda. Kupovitá hnízda jsou charakteristická epigeickými útvary ze zeminy, které buďto přímo tvoří hnízdo, nebo jej překrývají. Kupovitá hnízda mohou dosahovat impozantních rozměrů, jako např. u zástupců rodu *Macrotermes*. Podzemní hnízda jsou tvořena komplexem chodeb a komor vyhloubených termity. Kartonová hnízda vytváří termity ze svých částečně natrávených výkalů. Někteří termity vytvářejí kartonová hnízda na stromech. Zástupci jiných čeledí než čeledi Termitidae, kteří staví kupovitá hnízda, uvnitř kupy budují kartonové hnízdo (např. některé druhy *Coptotermes*). Nalezneme však i termity, kteří nestaví komplexní stavby a hnízdí přímo v chodbách vyhloubených ve dřevě během svého krmení nebo v chodbách s drobnými kartonovými strukturami, ačkoli tyto strategie představují menšinu (např. Bignell a kol. 2010, Krishna a kol. 2013).

## Myrmekofilie a termitofilie

Myrmekofilie (z řeckého *myrmekes* = mravenci a *philia* = láska, „láska k mravencům“) a termitofilie (analogicky z řeckého *termítes* = termity a *philia*) zahrnují množství rozmanitých symbióz nejčastěji, avšak ne výlučně, členovců s mravenci a termity. Za posledních téměř 150 let zaznamenal výzkum těchto symbióz rozsáhlé pokroky, a i v současnosti se těší významné pozornosti a nepřestává se vyvíjet (viz níže).

Počátky studia myrmekofilů a termitofilů, či mravenčích a termitích hostů, jak jsou často nazýváni, sahají již do první poloviny 19. století (viz např. přehled literatury Wasmanna (1894)). Průlomovým je dílo Ericha Wasmanna, který v sérii prací na přelomu 19. a 20. století sestavil přehled dosud známých myrmekofilů a termitofilů a vytvořil také přehlednou klasifikaci těchto symbióz (viz kapitola Klasifikace myrmekofilů a termitofilů) (např. Wasmann 1890, 1894, 1903, 1918, 1925). Wasmann popsal mnoho dnes již klasických myrmekofilních taxonů a fenoménů mezi nimi nacházených, včetně biologie a hostitelů některých druhů. Položil tak základy pro moderní studie interakcí sociálního hmyzu s jinými živočichy.

Wasmann (1890, 1894) označil jako myrmekofily a termitofily ty živočichy, kteří žijí v zákonitém vztahu s mravenci, resp. termity. Následně rozlišoval hosty nepravé, mezi něž řadil ty symbiotické živočichy, ke kterým se mravenci (resp. termity) chovají nepřátelsky, popřípadě je tolerují nebo úplně přehlížejí, a pravé, mezi něž řadil hosty, s nimiž mravenci interagují převážně přátelsky („symfilové“, viz následující kapitola). Wheeler (1910) definoval myrmekofily jako živočichy (hmyz), kteří pravidelně obývají hnízda mravenců během celého svého života nebo alespoň jednoho vývojového stádia. Zdůrazňoval, že jde o vztahy iniciované ze strany myrmekofilů a mravenci plní roli pasivní nebo neutrální. Odlišoval tak myrmekofily od např. symbiotických vztahů mravenců s polokřídlym hmyzem, kde mravenci zastávají roli aktivního iniciátora vztahu. Dle Kistnera (1979) lze za symbionty sociálního hmyzu považovat všechny hmyz a jiné členovce, kteří žijí uvnitř hnízd svých hostitelů nebo s nimi mají jakýkoliv jiný obligátní vztah. Kistner popsal také čtyři případy, ve kterých lze druh prohlásit za symbionta: (i) jedinci druhu byli opakovaně nalezeni v hnízdech určitého sociálního hmyzu, (ii) asociaci se sociálním hmyzem lze vyvodit z morfologických adaptací, kterými druh disponuje, (iii) je znám charakter vztahu druhu s hostitelským druhem, (iv) druh se morfologicky podobá druhu jinému, u něhož je znám charakter vztahu s hostitelským druhem. Hölldobler a Wilson (1990) myrmekofily popsal jako živočichy, kteří si vyvinuli rozmanité symbiózy s mravenci, ať už jen občasné,

či trvalé, a jsou závislí na společenství mravenců v některých svých vývojových stádiích nebo po celý život. Parker (2016) vymezil termín myrmekofil (resp. myrmekofilie) velmi široce pro druhy, jejichž živobytí závisí na sociální struktuře kolonie mravenců bez toho, aby byl vztah zřejmě výhodný i pro hostitelské mravence. Co podle něj odlišuje myrmekofilii od ekologických strategií jako predace nebo parazitismus (v běžném smyslu slova), je využívání sociální podstaty způsobu života mravenců. V jedné z nejnovějších prací zabývajících se obecně mravenčími symbiózami (Hölldobler a Kwapich 2022) pak za myrmekofilní považují parazitické, behaviorálně parazitické, komenzální a mutualistické organismy, které žijí v blízkosti či uvnitř kolonie mravenců nebo v tělech mravenců jako takových. Definice myrmekofilie (a termitofilie) různých autorů jsou tedy zatím různorodé.

Od časů Wasmanna (1890, 1894, atd.) a Wheelera (1910), kteří pod pojmem myrmekofil (potažmo termitofil) často mínili převážně členovce, resp. hmyz, nabyly definice různých autorů (např. Lachaud a kol. 2012, Parker 2016, Hölldobler a Kwapich 2022) podob, které zahrnují mnohem širší spektrum organismů. Zároveň kladou větší důraz na využívání sociální struktury hostitelů, ať už přímo (např. infiltrací potravního řetězce kolonie), nebo nepřímo (např. využíváním prostorů hnízda kolonie), a nemutualistický charakter většiny vztahů.

Je důležité podotknout, že za myrmekofilní vztahy nejsou považovány symbiózy mezi mravenci různých druhů. Mravenci žijící v koloniích jiných druhů mravenců jsou tradičně označováni jako „sociální paraziti“, ačkoli bývá toto označení někdy zaměňováno s myrmekofilii (Wasmann 1894, Hölldobler a Wilson 1990, Hölldobler a Kwapich 2022). Hölldobler a Kwapich (2022) však poukazují na důležitost nezaměňování těchto dvou termínů. Jako jeden z důvodů uvádí rozdílný evoluční původ těchto symbióz. Sociálně parazitující mravenci se až na výjimky vyvinuli z druhů svým hostitelům blízkce příbuzných, často vznikajících jako parazitická populace původního hostitelského druhu, kdežto myrmekofilní taxony pochází typicky z linií svým hostitelům nepříbuzných a kolonii infiltrují z vnějšího prostředí (viz též Hölldobler a Wilson 1990). Zajímavou otázkou pak je jak hodnotit různé vztahy mezi mravenci a termity. Někteří autoři takové interakce považují za myrmekofilní (termitofilní) (např. Wasmann 1894), jiní naopak ne (např. Wheeler 1910, Hölldobler a Wilson 1990).

Myrmekofilie je známa i mezi obratlovci. Za zmínku stojí např. symbiózy ptáků z čeledi mravenčíkovití (Thamnophilidae) s jihoamerickými mravenci legionáři, biologie žáby *Lithodytes lineatus* asociované s mravenci rodu *Atta*, nebo přítomnost úhoře *Synbranchus marmoratus* v zaplavených komorách hnízda mravenců téhož rodu (např. Hölldobler a Wilson 1990, Hölldobler a Kwapich 2022). Většina autorů však obratlovce ve svých obecných pracích o myrmekofilii (termitofilii) vůbec nezmiňuje (např. Wasmann 1894, Wheeler 1910, Kistner 1979, Lachaud a kol. 2012).

Termitofilie je do značné míry strategie podobná myrmekofilii. Ačkoli je tedy většina prací orientována na symbiózy mravenců, obecné definice termitofilie a myrmekofilie se mezi sebou v zásadě úplně překrývají a obecná literatura směřovaná na hosty mravenců zůstává relevantní i pro hosty v hnízdech termitů (viz výše). Wasmann (1894) a Kistner (1979) při definování podstaty těchto vztahů mezi oběma nerozlišovali. Speciálně termitofilii se v nedávné době věnovala práce Pisko a kol. 2019. Autoři zde termitofily definovali

jako bezobratlé, kteří alespoň v jedné fázi svého životního cyklu žijí uvnitř hnízd termitů. Zároveň dále rozpracovali koncept termitariofilie jako vztahu s hnízdy termitů namísto termitů samotných. Termitariofilie a termitofilie jsou často vnímány jako dva odlišné fenomény (např. Krishna a Weesner 1969, Iwata a kol. 1992).

## Klasifikace myrmekofilů a termitofilů

První klasifikaci myrmekofilních a termitofilních členovců zavedl Wasmann v dlouhé sérii prací počínaje rokem 1890 (např. Wasmann 1890, 1894, 1903, 1925). Myrmekofily a termitofily rozdělil do pěti skupin podle interakcí s hostiteli (podle shrnutí z Hölldobler a Wilson 1990):

1. *Synechtri* – většinou predátoři, ke kterým se mravenci (termiti) chovají nepřátelsky. V hnízdě přežívají díky obranným mechanismům jako je rychlý útěk, vylučování defenzivních sekretů žláz nebo krytí se pod silnou kutikulu.
2. *Synoekenti* – mravenci (termity) tolerování, ignorování nebo úplně přehlížení nekrofágové a predátoři.
3. *Symfilové* – „praví“ hosté; mravenci (termiti) je přijímají a chovají se k nim v různé míře jako ke členům kolonie.
4. *Ektoparaziti a endoparaziti* – paraziti v běžném smyslu slova, kteří žijí na a v tělech jednotlivých mravenců (termitů).
5. *Trofobionti* – symbionti potravně nezávislí na mravencích (termitech) produkující medovici nebo sekrety žláz, které mravenci požívají výměnou za ochranu.

Poslední dvě kategorie nezahrnují žádné zástupce brouků nadčeledi Scarabaeoidea, nebudu se jim tedy dále věnovat. Na témata trofobiontů a parazitů jednotlivých mravenců však existuje rozsáhlá literatura (např. Wheeler 1910, Hölldobler a Wilson 1990, Ivens 2015, Hölldobler a Kwapich 2022).

Další významnou klasifikaci navrhl Kistner (1979), který rozdělil symbionty sociálního hmyzu podle úrovně jejich integrace do hostitelské kolonie:

1. *Integrovaní* – symbionti, které lze na základě jejich chování a chování jejich hostitelů považovat za začleněné do sociálního života hostitelské kolonie.
2. *Neintegrování* – symbionti, kteří nejsou začleněni do sociálního života hostitelů, ale jsou adaptováni na hnízdo jako ekologickou niku.

Obě kategorie ještě dále dělil podle strategií využívaných při integraci do kolonie (u integrovaných hostů) a potravních a obranných strategií (u neintegrovaných hostů).

Další klasifikační systémy myrmekofilů (a termitofilů) shrnula Mynhardt (2013). Navrhla ale zrušení užívání všech klasifikačních systémů pro budoucí studium myrmekofilů. Jako argumenty proti klasifikacím mravencích symbiontů uvedla především, že některé taxony lze zařadit do více kategorií, že některé taxony nelze zařadit ani do jedné z daných kategorií a že vztahy hostů s mravenci jsou typicky tak specifické, že omezováním se na diskrétní behaviorální kategorie dané klasifikace je popis daného konkrétního vztahu

limitován. Hölldobler a Kwapich (2022) se k problematice postavili podobně a ve své rozsáhlé práci se zdrželi používání jakýchkoliv klasifikací myrmekofilních vztahů.

## Myrmekofilní a termitofilní členovci

Známa diverzita myrmekofilních a termitofilních členovců v současnosti zahrnuje zástupce více než 20 řádů, 130 čeledí a 10 000 druhů (např. Hölldobler a Wilson 1990, Glasier a kol. 2018, Hölldobler a Kwapich 2022) s odhadovaným počtem druhů až 100 000 (Thomas a kol. 2005 citují Elmes 1996). Značnou část této diverzity představují brouci, kterým se věnují následující kapitoly.

Roztoči (Arachnida: Acari) představují jednu z největších skupin myrmekofilních a termitofilních členovců. Jen u jediného druhu amerických mravenců legionářů, *Eciton burchellii*, je známo 55 čeledí roztočů (Rettenmeyer a kol. 2011). Vezmeme-li v potaz, že výčet Hölldoblera a Wilsona (1990) obsahuje jen 14 čeledí roztočů, zdá se najednou počet 130 čeledí myrmekofilních a termitofilních členovců uvedený výše jako výrazně podhodnocený. Roztoči nacházející se přímo na tělech mravenců jsou většinou foretičtí (např. *Antennophorus* spp. na mravencích rodů *Lasius* a *Acanthomyops*), někteří jsou však parazitičtí, jak je tomu např. u druhu *Macrocheles rettenmeyeri*, který saje hemolymfu z arolií zadní nohy *Eciton dulcius* (Kistner 1982).

Mnoho pavouků (Arachnida: Araneae) napodobuje mravence vzezřením a pohybem za účelem lovu kořisti (často právě mravenců) nebo ochrany před predátory, tedy jako Batesovo mimikry (Cushing 2012, Hölldobler a Kwapich 2022). Za pravé myrmekofily mohou být považováni pavouci z celkem 13 čeledí (Cushing 1997), např. *Sicariomorpha maschwitzii* (Oonopidae) asociovaná s asijskými mravenci *Leptogenys distinguenda* (Ott et al. 2015). Pavouci se vyskytují i v asociaci s termity a jejich hnízdy (např. Wasmann 1894, Kistner 1982).

Ačkoli byli v hnízdech mravenců mnohokrát objeveni štírci (Arachnida: Pseudoscorpiones), jen málo z nich je považováno za myrmekofilní (Kistner 1982). Martínez a kol. (2021) uvádí myrmekofilní zástupce celkem sedm čeledí štírků. Jedním z nich je např. *Sphenochernes camponoti* nalezený v hnízdech *Camponotus rufipes* (Beier 1970).

V rámci krabovců (Arachnida: Amblypygi) je znám jeden druh, *Phrynus barbadiensis*, který žije ve fakultativním vztahu s mravenci *Paraponera clavata* (LeClerc a kol. 1987, Armas a Selter 2013). Solifugy (Arachnida: Solifugae) jsou často nalézány na povrchu termitích hnízd a jihoafrický druh *Hemiblossia termitophila* Lawrence, 1965 byl chycen i uvnitř termitišť (např. Kistner 1982).

S neotropickými mravenci legionáři je asociováno několik druhů mnohonožek (Myriapoda: Diplopoda) (Rettenmeyer 1962). Další druhy mnohonožek jsou pak nacházeny s termity (Kistner 1982).

Mezi korýši („Crustacea“) nalezneme hosty sociálního hmyzu ve skupině stejnonožců (Isopoda). Mezi nejznámější patří nepigmentované myrmekofilní stínky rodu *Platyarthrus* (např. Wasmann 1894, Hölldobler & Kwapich 2022). Podobného vzezření, avšak vyhnaného do extrémů, jsou některé termitofilní stínky z jižní Afriky, jako např. *Coatonia phylloniscoides* (Kensley 1971, Kistner 1982).

Různí chvostoskoci (Hexapoda: Collembola) se také často vyskytují v mravenčích a termitích hnízdech. Za myrmekofilní a termitofilní jsou považováni zejména zástupci čeledi Cyphoderidae (např. Wasmann 1894, Kistner 1982).

Jedinou skupinou schopnou svou diverzitou myrmekofilních a termitofilních zástupců konkurovat roztočům je hmyz (Hexapoda: Insecta). Několik myrmekofilních a termitofilních zástupců obsahuje řád rybenky (*Zygentoma*), mezi nimiž jsou i dobře známý rod *Atelura* nebo některé druhy asociované s mravenci legionáři (Wasmann 1894, Kistner 1982, Rettenmeyer a kol. 2011). Další řády hmyzu s menším počtem myrmekofilních a termitofilních taxonů jsou švábi (Blattodea), rovnokřídlí (Orthoptera) s čeledí Myrmecophilidae, polokřídlí (Hemiptera), třásnokřídlí (Thysanoptera) a síťokřídlí (Neuroptera) a Psocodea (např. Wasmann 1894, Kistner 1982, Hölldobler a Wilson 1990, Hölldobler a Kwapich 2022).

Mnozí blanokřídlí (Hymenoptera) jsou specializovanými parazitoidy mravenců nebo termitů. U nejméně dvou čeledí, lumčíkovití (Braconidae) a vejřítkovití (Diapriidae), se však vyvinuly intimnější vztahy s mravenci, v rámci kterých některé parazitoidní druhy vzhledem připomínají své hostitele, jsou mravenci přijímány jako členové kolonie a dokonce krmeni trofalaxí (např. Wasmann 1894, Kistner 1982, Hölldobler a Wilson 1990, Hölldobler a Kwapich 2022).

Mezi motýly (Lepidoptera) je myrmekofilie nejrozšířenější v čeledi modráskovití (Lycaenidae), např. u rodu *Phengaris*. Další čeledi motýlů, u kterých se s myrmekofilii setkáme, zahrnují mimo jiné zavíječovití (Pyralidae), molovití (Tineidae), borovníčkovité (Batrachedridae) nebo přástevníkovité (Arctiidae) a zástupci čeledí zavíječovití a molovití byly nalezeni v hnízdech termitů (např. Wasmann 1894, Kistner 1982, Hölldobler & Wilson 1990, Hölldobler & Kwapich 2022).

Dvoukřídlí (Diptera) mohou být v některých koloniích opravdu početní, zejména zástupci čeledi hrbilkovití (Phoridae) se mohou vyskytovat v jedné kolonii *Eciton burchellii* až v tisících jedinců (Rettenmeyer et al. 2011). Klasickým zástupcem myrmekofilních (termitofilních) dvoukřídlých je rod *Microdon* z čeledi Syrphidae (např. Wasmann 1894). Další čeledi dvoukřídlých s myrmekofilním či termitofilním způsobem života jsou např. bzučivkovití (Calliphoridae), pakomárcovití (Ceratopogonidae), bráněnkovití (Stratiomyidae) nebo kuklicovití (Tachinidae) (např. Wasmann 1894, Kistner 1982, Hölldobler a Wilson 1990, Gammelmo a Lonnve 2006).

Zdaleka největší diverzita myrmekofilních a termitofilních taxonů se však v rámci hmyzu vyskytuje v řádu brouci (Coleoptera).

### *Myrmekofilní brouci*

Dva podřády brouků, masožraví (Adephaga) a všežraví (Polyphaga), disponují myrmekofilními (a termitofilními) zástupci. U zbylých dvou podřádů (Archostemata a Myxophaga) zatím žádné symbiózy s mravenci (ani termity) prokázány nebyly (Parker 2016). Celková diverzita brouků žijících v asociaci s mravenci představuje zástupce více než 35 čeledí (Hölldobler a Wilson 1990).

Čeď střevlíkovití (Adephaga: Carabidae) zahrnuje mnoho obligátně i fakultativně myrmekofilních druhů s rozmanitou biologii, nejvýraznější skupinu však představují brouci z podčeledi Paussinae. Tribus

Paussini této podčeledi představuje se svými přibližně 600 druhy v současnosti největší čistě myrmekofilní klad (Kistner 1982, Parker 2016).

Mezi čeleděmi podřádu Polyphaga se myrmekofilie vyvinula nejvýrazněji u mršníkovitých (Histeridae) a drabčikovitých (Staphylinidae) (např. Parker 2016).

V symbióze se sociálním hmyzem žijí zástupci 11 podčeledí mršníkovitých (Histeridae), dvě z nichž, Haeteriinae a Chlamydopsinae, exklusivně (Caterino a Degallier 2007). Spektrum hostitelů myrmekofilních mršníků je široké (např. Wasmann 1894, Hölldobler a Wilson 1990).

Čeď drabčikovití (Staphylinidae) zahrnuje myrmekofilních linií nejvíce, a to zejména ve dvou podčeledích: Aleocharinae a Pselaphinae (např. Parker 2016). K myrmekofilním Aleocharinae náleží dobře známé rody jako např. *Dinarda*, *Lomechusa*, *Pella* a mnozí další. Pselaphinae zahrnují myrmekofilní taxony jako Batrisini nebo Clavigerini a jim příbuzné (např. Wasmann 1894, Kistner 1982, Hölldobler a Wilson 1990, Parker 2016, Hölldobler a Kwapich 2022). Myrmekofilní drabčící se vyskytují např. i v podčeledích Osoriinae, Paederinae, Scydmaeninae, Staphylininae, Steninae či Tachyporinae (např. O'Keefe 2000, Parker 2016).

Také další čeledi podřádu Polyphaga obsahují linie asociované s mravenci, ač se diverzitou nemohou mršníkovitým a zejména drabčikovitým rovnat. Náleží mezi ně např. červotočovití (Anobiidae), dlouhanovití (Brenthidae), slunéčkovití (Coccinellidae), kožojedovití (Dermestidae), pýchavkovníkovití (Endomychidae), lesknáčkovití (Nitidulidae), pírníkovití (Ptiliidae), potěmníkovití (Tenebrionidae) a v neposlední řadě zástupci několika čeledí nadčeledi Scarabaeoidea, kterým se věnuje hlavní část této práce (např. Wasmann 1894, Kistner 1982, Hölldobler a Wilson 1990, Parker 2016).

### *Termitofilní brouci*

Symbiózy s termity jsou mezi brouky méně zastoupené, avšak stále početné.

Čeď Carabidae obsahuje krom několika zástupců s fakultativními vztahy s termity i čtyři rody tribu Orthogoniini, které žijí s termity ve vztahu obligátním (např. Wasmann 1894, Kistner 1982). Také někteří Paussinae byli nalezeni v hnízdech termitů (Kistner 1982).

Wasmann (1894) uvedl jako termitofilní hrstku zástupců několika rodů čeledi Histeridae. Stejně tak Kistner (1982) uvádí jen pár zástupců v asociaci s termity, především pak rod *Thaumataerius*.

Nejrozmanitější je opět termitofilní fauna z čeledi Staphylinidae. Mnozí zástupci podčeledi Aleocharinae náležící např. k tribům Corotocini či Termitopaediini jsou nápadně fyzogastričtí a často z dorzální strany připomínají hostitelské termity. Jiní termitofilní příslušníci tribů Termitodiscini, Termitonannini, Termitopaedini a dalších vynikají „limuloidním“ tvarem těla (viz kapitola Adaptace k myrmekofilii a termitofilii) (např. Seevers 1957, Kistner 1979, 1982, Yamamoto a kol. 2016). Také podčeď Pselaphinae zahrnuje některé termitofilní taxony náležící zejména k tribům Batrisini a Tmesiphorini (např. Leleup 1975, Kistner 1982). Symbionty termitů obsahují i podčeledi Osoriinae, Paederinae, Staphylininae a Tachyporinae (např. Wasmann 1894).

Mezi zbývajícími čeleděmi Polyphaga jsou vztahy s termity známé např. u brouků kovaříkovitých (Elateridae), lanýžovníkovitých (Leiodidae), lencovitých (Melandryidae), pírníkovitých (Ptiliidae) či potemníkovitých (Tenebrionidae) (např. Wasmann 1894, Kistner 1982, Costa a Vanin 2010) a samozřejmě u brouků nadčeledi Scarabaeoidea, jimž se věnuje hlavní část této práce.

## Adaptace k myrmekofilii a termitofilii

Není překvapivé, že mnozí ze symbiontů mravenců a termitů disponují přizpůsobeními ke svému specifickému způsobu života. Ta mohou být morfologická, chemická, behaviorální či představovat kombinaci výše zmíněných.

### *Morfologické adaptace*

Tvar celého těla některých obligátních myrmekofilů je značně modifikován, a to nejčastěji buď na tzv. limuloidní (podle tvaru ostrorepů (*Limulus*)), nebo na tzv. myrmekoidní (od řeckého *myrmex* = mraveneček). V prvním případě je tělo kapkovitého tvaru, často s výrazně zvětšeným, konvexním pronotem, a přizpůsobeno k obraně před útoky mravenců (např. drabčáci rodu *Vatesus*). Druhý případ zahrnuje druhy připomínající na první pohled své hostitelské mravence (např. drabčáci rodu *Ecitophya*) a vyskytuje se jen u symbiontů mravenců legionářů (např. Akre a Torgerson 1969, Parker 2016). Původně v souvislosti s myrmekoidními formami byl zaveden termín Wasmannova mimikry, mimikry za účelem ošálit mravenčí hostitele (viz např. Kistner 1979, Hölldobler a Wilson 1990). Také celkové zbarvení je adaptivním znakem mnoha myrmekofilů (např. Wheeler 1910). Dále modifikace končetin, nejčastěji zkracování, tloušťnutí, zplošťování a fúze tarsomerů, jsou typickými znaky myrmekofilního (termitofilního) života, stejně jako různé podobné modifikace tykadel, nejvýraznější u střevlíků podčeledi Paussinae, a modifikace ústního ústrojí (např. Wheeler 1910, Parker 2016).

Ač jsou mnozí hosté mravenců a termitů svými hostiteli přenášeni z místa na místo, jen u některých se k tomuto účelu vyvinuly specializované struktury, „rukojeti“ v podobě výrůstků a prohlubní na pronotu a bázi krovek (např. Maruyama 2012a, Parker 2016, Kakizoe a kol. 2020).

Mezi termitofilními brouky existují dvě skupiny s výrazně odlišnou morfologií. Jednou jsou brouci fyzogastričtí, které jsem krátce zmínil již výše, a kam náleží i někteří Scarabaeoidea (např. Silvestri 1940, Seevers 1957, Kistner 1979, Krikken 2008a). Fyzogastričtí zástupci z řad myrmekofilů jsou takřka neznámí, výjimku tvoří drabčáci rodu *Jeanneliusa* (Kistner 1979). Druhou pak představují druhy s limuloidním tvarem těla (např. Seevers 1957, Kistner 1979).

Neméně důležitá je přítomnost exokrinních žláz a s nimi často, ne však vždy, asociovaných modifikovaných set, tzv. trichomů, ze kterých hostitelé vylučované látky olizují (např. Wheeler 1910, Kistner 1979, Parker 2016, Hölldobler a Kwapich 2022).

## *Chemické adaptace*

Sekrety exokrinních žláz mohou plnit u myrmekofilních (termitofilních) brouků různé účely, např. mohou sloužit k usmíření hostitelů či k vyvolání paniky, která dovolí broukům uniknout (např. u drabčků rodu *Pella*) (např. Parker 2016, Hölldobler a Kwapich 2022).

Již Wasmann (1925) zmiňoval možnou roli pachových vjemů při pronikání myrmekofilů do hnízd mravenců. Od té doby bylo potvrzeno, že někteří myrmekofilové a termitofilové napodobují specifické profily kutikulárních uhlovodíků svých hostitelů (Howard a kol. 1980, Vander Meer a Wojcik 1982, Akino 2002) nebo feromony specifické pro nedospělá stádia mravenců (např. Hölldobler a Kwapich 2022).

## **Metodika**

V následujícím oddílu práce podávám reprezentativní výběr myrmekofilních a termitofilních vrubounů (Scarabaeoidea), aspektů jejich biologie s touto životní strategií spojených a relevantní literatury na dané téma. Různé systémy pro klasifikaci myrmekofilních a termitofilních brouků (viz kapitola Klasifikace myrmekofilů a termitofilů) dle mého názoru nereflektují mnohé z diverzifikovaných strategií, se kterými se mezi mravenčími a termitími hosty lze setkat (viz také Mynhardt 2013, Hölldobler a Kwapich 2022), nebudu se tedy žádnou ze zavedených klasifikací řídit. Použiji-li některý z termínů pro diskrétní kategorie těchto klasifikačních systémů, učiním tak pouze za účelem přiblížení některých obecných aspektů biologie konkrétního taxonu.

Následující oddíl je tedy dělen na základě taxonomického členění Scarabaeoidea (namísto některého z klasifikačních systémů myrmekofilů a termitofilů).

Vyšší klasifikace nadčeledi Scarabaeoidea se řídí kombinací prací Scholtz a Grebennikov 2016 a Ślipiński a Lawrence 2019. Nomenklatura taxonů na úrovni rodů a druhů se řídí pracemi Schoolmeesters 2024 (Scarabaeoidea), Bolton 2024 (Formicidae), Constantino 2020 (Isoptera) a databází *Catalogue of Life* Bánki et al. 2024 (ostatní taxony). Jména autorů a roky vydání popisů rodů a druhů zde nejsou uváděny, k dispozici jsou ve výše citovaných databázích.

## **Myrmekofilní a termitofilní vrubouni (Scarabaeoidea)**

Nadčeleď Scarabaeoidea (vrubouni) sestává z více než 35 000 druhů ve 12 až 14 čeledích (vyšší taxonomie nadčeledi je nestálá) (Scholtz a Grebennikov 2016, Ślipiński a Lawrence 2019). Pro celou nadčeleď je charakteristická přítomnost lamelovité tykadlové paličky a několika dalších znaků například na kyčlích a křídelní žilnatině. Nejčastější potravní strategie této skupiny představují saprofágie, fytofágie, koprofágie a mycetofágie. Méně zastoupení jsou predátoři a nekrofágní druhy. (Scholtz a Grebennikov 2016)

Myrmekofilie a termitofilie jako životní strategie se v evoluci skupiny Scarabaeoidea objevily nezávisle u mnoha linií, většinou v souvislosti se saprofágním způsobem výživy dospělců či larev. Bližší

asociace s těmito skupinami sociálního hmyzu se mezi Scarabaeoidea vyskytují také, i když výrazně méně četně, než u linií jako jsou Staphylinidae nebo Histeridae. (např. Parker 2016, Kakizoe a kol. 2023)

## Myrmekofilní Scarabaeoidea

### Lucanidae

Dosud jen dva druhy roháčovitých (Lucanidae) představují potvrzené myrmekofily. Prvním z nich je novozélandský roháč *Holloceratognathus passaliformis* (Aesalinae: Ceratognathini), který byl opakovaně v hnízdech *Prolasius advena*. Na myrmekofilii tohoto druhu poukazují i morfologické struktury jako dorzoventrálně zploštělé tělo, laterálně rozšířené okraje pronota a zploštělé, distálně rozšířené (pádlovité) holeně. Brouci byli nalezeni přímo v galeriích mezi mravenci, kde byla v jednom případě objevena i larva roháče náležící nejspíše ke stejnému druhu. Další aspekty jejich biologie jsou však neznámé (Holloway 1962, Grehan 1980). Druhým myrmekofilním roháčem je *Torynognathus chrysomelinus* (Lucaninae: Aegini). Kakizoe a kol. (2023) nedávno objevili v Malajsii larvy, kukly a dospěléce tohoto druhu v hnízdech blíže neidentifikovaných mravenců rodu *Pseudolasius*. *T. chrysomelinus* se nacházel v tunelech hnízda a v laboratorních testech byli mravenci ignorováni. Pokusy autorů o chov larev *T. chrysomelinus* v nepřítomnosti mravenců skončili úhynem většiny larev a vylíhnutím jednoho deformovaného jedince, a ukázaly tak možnou závislost vývoje těchto brouků na hostitelských mravencích. Stejně jako *H. passaliformis*, také *T. chrysomelinus* disponuje morfologickými strukturami poukazujícími na myrmekofilní způsob života (např. rozšířené pronotum, pádlovité holeně, rozšířené oční canthi, modifikované ústní ústrojí). Druhý zástupce rodu, *T. oberthuri*, je morfologicky velmi podobný a mohl by být též myrmekofilní, v hnízdech mravenců však dosud nebyl objeven (Kakizoe a kol. 2023).

Další případy myrmekofilie u roháčovitých jsou již sporné. Huang a Chen (2022) popsali roháče *Xizangia quiae* (Lucaninae: Penichrolucanini) z jižní Číny. Všechny jedince (larvy a dospěléce) našli v padlém stromu pod hnízdem mravenců *Dolichoderus* sp. prope *D. incisus*, ne však přímo v hnízdě. Když byla stěna oddělující brouky od mraveniště prolomena, mravenci na brouky útočili. Přestože tento nález nevyovídá o biologii *X. quiae* úplně přesvědčivě, autoři prohlásili celý rod *Xizangia* (obsahující ještě druh *X. cryptonychus* s neznámou biologii) za myrmekofilní. Podkladem pro toto rozhodnutí jim byla i morfologie těchto brouků sdílená v rámci celého tribu (např. dorzoventrálně zploštělé tělo, kompaktní tarsi, zploštělé nohy, rozšířené oční canthi a pronotum). Tribus Penichrolucanini obsahuje ještě dva rody: jihovýchodoasijský rod *Penichrolucanus* a jihoamerický rod *Brasilucanus*. Oba rody byly na základě morfologie hypotetizováni jako myrmekofilní nebo termitofilní (např. Ratcliffe 1984). Ač se čtyři zástupci rodu *Penichrolucanus* ukázali jako termitofilní (Bartolozzi 1989, Cammaerts a Bomans 1997, Nagai 2001; viz níže), biologie rodu *Brasilucanus* zůstává stále nejasnou.

Roháčem podezřelým z myrmekofilie je i *Figulus myrmecodanus* (Lucaninae: Figulini) popsán z domatia jihovýchodoasijské rostliny *Myrmecodia tuberosa* obývaného mravenci rodu *Philidris* (Cammaerts a Bomans 1997). Jak ale sami autoři uvádí, toto může být nález zcela náhodný a o myrmekofilní povaze druhu nutně nevyovídající.

## Hybosoridae

Mezi brouky z čeledi Hybosoridae jsou symbiózy se sociálním hmyzem časté pouze v podčeledi Ceratocanthinae, a to v naprosté většině pouze v asociaci s termity. Tři druhy této podčeledi se však vyskytují v kupách odpadu (detritu<sup>3</sup>) mravenců *Atta mexicana*: *Germarostes globosus*, *G. nasutus* a pravděpodobně nový druh rodu *Germarostes* (Deloya 1988, Márquez-Luna 1994, Navarrete-Heredia 2001). Všichni tito brouci jsou považováni za trvalé obyvatele detritu *A. mexicana*, nedisponují však žádnými speciálními morfologickými adaptacemi a živí se nejspíše odpadním materiálem mravenců bohatým na organické látky nebo houbami v něm obsaženými (Deloya 1988, Navarrete-Heredia 2001).<sup>4</sup>

Druh *Coilodes castaneus* z podčeledi Hybosorinae byl nalezen v asociaci s kolonií *Eciton burchellii* (Basílio a kol. 2023). Jde zatím o jediný záznam asociace Scarabaeoidea s mravenci legionáři mimo čeleď vrubounovití (Scarabaeidae) (viz níže).

## Ochodaeidae

Dva druhy malé čeledi silničníkovití (Ochodaeidae) byly nalezeny v odpadu mravenců *Atta mexicana*, a to *Ochodaeus luridus* a *Parochodaeus howdeni* (Deloya 1988, Márquez-Luna 1994). Deloya (1988) na základě opakovaných sběrů pouze v asociaci s mravenci *A. mexicana* prohlásil druhý jmenovaný druh za striktního obyvatele detritu těchto mravenců. Dle názoru Navarrete-Heredia (2001) jde však v případě obou druhů nejspíše o náhodné nálezy. Zda jsou někteří zástupci Ochodaeidae obligátními myrmekofily (atofily) ukáže až další výzkum.

## Geotrupidae

Čeleď chrobákovití (Geotrupidae) zahrnuje dva attofilní zástupce náležící k podčeledi Bolboceratinae. Luederwaldt (1931) našel *Bolbapium striatopunctatum* a *Pereirabolbus castaneus* jeden exemplář od každého, v hnízdě mravenců *Acromyrmex* sp. a zmínil i další nález jedince *P. castaneus* z hnízda *Acromyrmex lobicornis*. Výskyt Bolboceratinae v hnízdech mravenců tribu Attini není úplně překvapivý. Mnozí dospělci Bolboceratinae se živí houbami (např. Howden 1955, Howden a kol. 2007) a kolonie mravenců tribu Attini, kteří ve svých hnízdech houby pěstují, tak pro ně mohou být příhodným prostředím s dostatkem potravy.

## Passalidae

K čeledi vrzounovití (Passalidae) náleží hned několik druhů, které byly nalezeny v asociaci s mravenci. Neotropický druh *Ptichopus angulatus* (Passalinae: Passalini) je jediným z nich, který lze bezesporu nazvat myrmekofilním (attofilním). Hendrichs a Reyes-Castillo (1963) jako první uvedli pozorování mnoha jedinců *P. angulatus* (larev, kukel a dospělců) z odpadního materiálu *Atta mexicana*. Tito brouci

---

<sup>3</sup> Termín „detritus“ jako označení pro odpadní materiál mravenců tribu Attini je v odborné literatuře zavedený již dlouho (např. Schuster 1984, Deloya 1988, Philips a Bell 2009)

<sup>4</sup> Pro brouky asociované s mravenci tribu Attini budu nadále používat termín „atofilní“ tak, jak jej definoval Eidmann (1937).

se v detritu mravenců vyskytovali po celý rok a někteří jedinci byli nalezeni i v chodbách, které si pod detritem vyhloubili. Myrmekofilní charakter druhu potvrdil Reyes-Castillo (1970) dalšími nálezy z detritu *A. mexicana*. Stejný autor následně v laboratorních experimentech zjistil výraznou preferenci *P. angulatus* pro detritus *A. mexicana* jako potravní zdroj oproti hniječím dřevu, ve kterém byli dospělci *P. angulatus* dle autora ojediněle také nalezeni. Další pozorování druhu přidali Schuster (1984), který jej našel v detritu *Atta cephalotes*, a Deloya (1988), který zjistil výskyt *P. angulatus* jako nejhojnějšího vrubouna opět v detritu *A. mexicana*.

Nálezy jiných vrzounů společně s mravenci jsou ojedinělé. Druh *Passalus punctiger* (Passalini) byl objeven s mravenci, možná náležícím k rodu *Atta*, v Mexiku (Hendrichs a Reyes-Castillo 1963, Reyes-Castillo 1970) a v kmeni *Cecropia peltata* v soužití s mravenci *Pachycondyla* sp. (Jiménez-Ferbans a Amat 2009). Z detritu *Atta mexicana* jako příležitostného stanoviště je znám i *P. inops* (Reyes-Castillo 1970). Reyes-Castillo (1970) zmínil ještě nález pozůstatků jednice *Heliscus yucatanus* (Passalinae: Proculini) v odpadních komorách *Atta cephalotes*. Exemplář byl nalezen v období sucha, a tak Reyes-Castillo usoudil, že za vlhčích období by se v hnízdech *A. cephalotes* mohl *H. yucatanus* vyskytovat a nemuselo by jít o nález čistě náhodný.

## Scarabaeidae

Vrubounovití (Scarabaeidae) jsou s téměř 30 000 popsány druhy nejpočetnější čeledí nadčeledi Scarabaeoidea (např. Scholtz a Grebennikov 2016). Myrmekofilie, ať už fakultativní, či obligátní, je zatím známa u zástupců šesti podčeledí: Dynastinae, Rutelinae, Melolonthinae, Cetoniinae, Aphodiinae a Scarabaeinae.

### *Dynastinae*

Nosorožci (Dynastinae) mají výrazné zastoupení mezi attofilními brouky. Již Wasmann (1894) zmiňuje *Coelosis biloba* (Oryctini) z hnízd mravenců *Atta*. Dle Eidmanna (1937) je životní cyklus *C. biloba* v asociaci s hnízdy *Atta sexdens* následující: brouci se rojí na jaře, spárené samice následně kladou vajíčka do hnízd mravenců. Před útoky mravenců je chráněná pevná kutikula. Larvy se vyvíjí v odpadních komůrkách mraveniště a následně se kuklí v půdě v okolí komůrek. Celý cyklus trvá jeden rok. Přítomnost brouků zjistil i v blízkosti komůrek s houbami. Mezi další hostitele *C. biloba* patří mravenci *A. cephalotes* (Navarrete-Heredia 2001, Pardo-Locarno et al. 2006) a *A. mexicana* (Navarrete-Heredia 2001 cituje Skwarra 1934). Z hnízd různých druhů *Atta* jsou známy další čtyři druhy *Coelosis*: *C. bicornis*, *C. hippocrates*, *C. inermis* a *C. sylvanus* (např. Navarrete-Heredia 2001). Bourgin (1944) ale považoval za myrmekofilní i zbylé druhy rodu.

Dalším attofilním nosorožkem je *Bothynus laticifex* (Pentodontini) známý z hnízd *Atta sexdens*, který má biologii pravděpodobně podobnou *C. biloba* (Eidmann 1937). Všechny jedince však Eidmann našel v mladých hnízdech *A. sexdens*, ve kterých ještě nebyly odpadní komůrky. I když neobjevil žádné larvy, uvažoval, že by se larvy *B. laticifex* mohli vyvíjet přímo v houbových zahrádkách mravenců. Stejně tak ale připouštěl, že by nález *B. laticifex* v hnízdě mravenců mohl být pouze náhodným.

Z detritu *Atta mexicana* uvedl Deloya (1988) další čtyři Dynastinae: *Cyclocephala lunulata* (Cyclocephalini), *Ligyris sallei* (Pentodontini), *Strategus aloeus* (Oryctini) a *Phileurus valgus* (Phileurini). Všechny považoval za příležitostné hosty.

V rámci tribu Phileurini existují další záznamy o asociaci nosorožků s mravenci. *Phileurus carinatus declivis* byl v Brazílii nalezen v arboreálních hnízdech mravenců *Azteca* cf. *chartifex* (Alves-Oliveira a kol. 2016). Autoři objevili alespoň jeden exemplář *P. carinatus declivis* v každém ze čtyř zkoumaných hnízd. Brouci si v hníždě hloubili tunely a dle autorů byli dobře přizpůsobeni ke kontaktu s mravenci, o čemž svědčí i přítomnost trichomů na těle brouků (Alves-Oliveira a kol. 2016).

Všichni zástupci australského rodu *Cryptodus* jsou asociováni s mravenci nebo termity (Lea 1910, Dupuis a Mantilleri 2015, Ślipiński a Lawrence 2019). Zploštělé tělo těchto brouků svědčí o jejich myrmekofilním (termitofilním) způsobu života (Ślipiński a Lawrence 2019). I jejich ústní ústrojí vykazuje řadu modifikací a téměř celé je kryto zvětšeným mentem a clypeem (Lea 1910, Ślipiński a Lawrence 2019). S mravenci byly nalezeny např. druhy *C. caviceps*, *C. paradoxus*, *C. tasmanianus* a *C. variolosus* (Lea 1910).

### *Rutelinae*

Listokazi (Rutelinae) jsou známí z hnízd mravenců *Atta*, respektive z jejich odpadního materiálu (např. Eidmann 1937, Deloya 1988, Márquez-Luna 1994). Američtí zástupci rodu *Anomala* (Anomalini) jsou v detritu mravenců *Atta* nejčastěji nacházenými listokazy. Má se za to, že jsou zde jen příležitostnými hosty. Z několika zástupců rodu nalezených u *A. mexicana* byl dosud do druhu určen jen jediný, *A. cincta* (Deloya 1988, Márquez-Luna 1994). Deloya (1988) našel v detritu *A. mexicana* ještě další dva listokazy z tribu Rutelini: *Calomacraspis concinna* a *C. splendens*.

### *Melolonthinae*

Chrousti (Melolonthinae) jsou známí v asociaci s odpadním materiálem mravenců *Atta mexicana*. V detritu *A. mexicana* byly nalezeny chrousti *Diplotaxis bifida*, *D. cribriceps* a *D. latispina* (Diplotaxini) (Márquez-Luna 1994, Deloya a kol. 1995). Ve stejném prostředí se vyskytují i někteří zástupci rodu *Phyllophaga* (Rhizotrogini), např. *P. crinnipes*, *P. hoogstraali* nebo *P. pruinosa* (Rojas 1986, 1989, Deloya 1988, Márquez-Luna 1994, Deloya a kol. 1995).

Bližší neidentifikovaný zástupce rodu *Diplotaxis* byl nalezen v hníždě *Pogonomyrmex occidentalis* (Vaurie 1960 cituje pers. kom. s Barr (1960)).

Mimo Nový Svět byla myrmekofilie mezi chrousty objevena u australského *Phyllococcus bimaculatus* (Phyllococini), který je příležitostným hostem v hnízdech *Myrmecia pyriformis* (Lea 1910).

## Cetoniinae

Jako u mnohých jiných linií vrubounů, které se alespoň část svého života živí saprofágně, tak i u zlatohlávků (Cetoniinae) nalezneme attofilní zástupce. Mnoho takových náleží k rodu *Euphoria* (Cetoniini), například *E. biguttata*, *E. dimidiata*, *E. leucographa* či *E. pulchella*, všechny z hnízd *Atta mexicana* (např. Deloya 1988, Delgado Castillo 1989, Rojas 1989, Márquez-Luna 1994, Deloya a kol. 1995, Navarrete-Heredia 2001). Z hnízd *Atta texana* je známá *E. discicollis* a v hnízdech *Acromyrmex subterraneus* byla nalezena *E. lurida* (Navarrete-Heredia 2001 cituje Walter a kol. 1938, reprints. Eidmann 1938). Další zlatohlávci vyskytující se v detritu Attini jsou např. *Cotinis laticornis*, *C. mutabilis* a *Hologymnetis cinerea* (všichni Gymnetini) z hnízd *Atta mexicana* (Rojas 1986, 1989, Deloya 1988, Deloya a kol. 1995) nebo *Marmorina tigrina* z hnízd *Acromyrmex lobicornis* a *A. lundii* (Navarrete-Heredia 2001 cituje Bruch 1917, 1929). Velká část attofilních zlatohlávků v detritu mravenců prodělává pouze larvální vývoj a po vylíhnutí z kukly mraveniště opouští (např. Deloya 1988, Deloya a kol. 1995).



Obrázek 1: Zlatohlávek hladký (*Protaetia cuprea*) před hnízdem mravenců *Lasius fuliginosus*.

Další zlatohlávci prodělávají vývoj v hnízdech mravenců *Formica* (např. Wasmann 1894, Wheeler 1910). Mezi nimi je pravidelně uváděn i zlatohlávek hladký (*Protaetia cuprea*), který se vyskytuje také na území České republiky (např. Wasmann 1894, Wheeler 1910, Renneson a kol. 2012, Parmentier a kol. 2014). Hostitelskými druhy *P. cuprea* jsou např. *Formica rufa*, *F. pratensis*, *F. sanguinea* nebo *Lasius fuliginosus* (Wasmann 1894, Wheeler 1910) (Obrázek 1). Wasmann (1894) však poznamenal, že i další příbuzní zlatohlávci jako z. zlatý (*Cetonia aurata*) nebo z. mramorovaný (*Protaetia marmorata*) se výjimečně vyvíjí v hnízdech mravenců. Mraveniště poskytují larvám dostatek potravy v podobě nahromaděného organického materiálu a pravděpodobně i výhodnější teplotní podmínky díky teplu produkovanému rozkladnými procesy (např. Renneson a kol. 2012). Podobný vývojový cyklus vázaný často na mravence rodu

*Formica* stavící kupovitá hnízda mají i někteří severoameričtí zástupci, především *Euphoria hirtipes* a *E. inda* (Wasmann 1894, Wheeler 1910, Windsor Jr. 1964, Ratcliffe 1976, Paulsen 2002). Paulsen (2002) přidal zajímavé pozorování jedinců těchto dvou druhů, kteří byli mravenci *Formica obscuripes* přenášeni k mraveništi. Takové chování je popsáno také od obligátně myrmekofilních zlatohlávků rodu *Cremastocheilus* (viz níže).

Hnízda semenožravých mravenců rodu *Pogonomyrmex* také hostí několik druhů *Euphoria*: *E. levinotata*, *E. areata* a *E. devulsa* (Hardy 1988, Orozco 2012).

Největší diverzitu myrmekofilních zlatohlávků obsahuje tribus Cremastocheilini. Severoamerický rod *Cremastocheilus* žije v obligátním vztahu s několika rody mravenců (známé hostitele různých druhů *Cremastocheilus* a dalších severoamerických zlatohlávků shrnul Puker a kol. 2015). Dospělci *Cremastocheilus* pronikají do hnízd mravenců v létě, a to buďto tak, že sami přiletí k vchodu a vlezou dovnitř hnízda, nebo přistanou v blízkosti hnízda a vyčkají, až je mravenci do hnízda odnesou nebo odvedou (Cazier a Statham 1962, Alpert 1994, Usnick 2000, Paulsen 2002). Uvnitř hnízda se pak dospělci tohoto rodu živí larvami nebo v případě *C. armatus* larvami a kuklami mravenců (Cazier a Mortenson 1965, Alpert a Ritcher 1975, Alpert 1994). Představují tak jedny z mála obligátně dravých Scarabaeidae. Dospělci přezimují v hlubších vrstvách hnízda (Cazier a Mortenson 1965, Alpert a Ritcher 1975, Alpert 1994). Páření probíhá na jaře v hnízdě nebo mimo něj (Wheeler 1908, Cazier a Mortenson 1965, Alpert a Ritcher 1975, Mudge 1986, Alpert 1994, Usnick 2000). Larvy se živí organickým materiálem v hnízdech mravenců (Wheeler 1910, Alpert a Ritcher 1975, Alpert 1994). Některé druhy tohoto rodu však prodělávají vývoj v norách hlodavců (Alpert 1994).

Ke svému specializovanému způsobu života mají zástupci rodu *Cremastocheilus* řadu morfologických adaptací, např. zvětšené mentum, které se při přijímání potravy odklápí a odkrývá redukované mandibuly a ostré maxily (Alpert a Ritcher 1975, Alpert 1994). Dále disponují tuhou kutikulou a trichomy s asociovanými exokrinními žlázami na rozích pronota (např. Wheeler 1908, 1910, Alpert a Ritcher 1975, Kloft a kol. 1979, Alpert 1994). Mravenci často oblast s trichomy okusují, při čemž pozřou vylučované sekrety. Přesná funkce trichomů u rodu *Cremastocheilus* však zůstává neznámá (Wheeler 1908, Alpert a Ritcher 1975, Kloft a kol. 1979). Z behaviorálních adaptací na obranu proti mravencům je u dospělců *Cremastocheilus* časté předstírání smrti (např. Alpert 1994, Usnick 2000). Larvy žijící v hnízdech se při kontaktu s mravenci zahrabávají hlouběji do substrátu (Alpert a Ritcher 1975).

Diverzita mravenců, jejichž hnízda *Cremastocheilus* spp. obývají, je poměrně vysoká. Nezřídka může jediný druh těchto zlatohlávků obývat kolonie mravenců několika různých rodů. Dosud největší diverzita hostitelů byla zaznamenána pro druh *C. armatus*, který byl nalezen u 13 druhů mravenců náležících ke čtyřem rodům (Puker a kol. 2015).

S přibližně 45 známými druhy tvoří *Cremastocheilus* jeden z největších obligátně myrmekofilních rodů vrubounů (Mynhardt a Wenzel 2010), zdaleka však není v rámci tribu Cremastocheilini jediným. Mezi novosvětské myrmekofilní druhy patří např. *Cyclidius elongatus* z hníz *Azteca* cf. *chartifex* či *Paracyclidius*

*benetti* (Howden 1971a, Alves-Oliveira a kol. 2016). Ze starosvětských rodů jsou z hnízd mravenců uváděni např. někteří zástupci rodů *Clinterocera* (z hnízd mravenců rodů *Crematogaster*, *Tetramorium* a dalších), *Spilophorus* (z hnízd *Crematogaster*) nebo *Campsiura* (z hnízd *Oecophylla smaragdina*) (např. Arrow 1910, Komatsu a kol. 2015, Xu a kol. 2018, Shabalin 2019).

### *Aphodiinae*

Řada druhů podčeledi Aphodiinae (hnojící) obývá hnízda mravenců tribu Attini. Někteří zástupci tribu Aphodiini, např. *Labarrus lividus* nebo *Diapterna dugesi*, žijí fakultativně v detritu *Atta mexicana* (např. Hinton a Ancona 1935, Deloya 1988, Márquez-Luna 1994, Deloya a kol. 1995). Nejvíce attofilních druhů obsahuje tribus Eupariini (Stebnicka 2007). S rozličnými druhy *Atta* jsou asociovaní např. zástupci rodů *Ataenius* (*A. holopubescens* a další v detritu *A. mexicana*) (např. Hinton a Ancona 1935, Deloya 1988), *Cartwrightia* (*C. islasi* z detritu *A. cephalotes*) (Cartwright 1967), *Iarupea* (např. *I. serratipennis* z hnízd *A. sexdens*) či *Euparixia* (např. *E. bruneri* z hnízd *A. insularis* nebo *E. moseri* z hnízd *A. texana*) (např. Hinton a Ancona 1935, Woodruff a Cartwright 1967). Tito zástupci Eupariini, zejména z rodu *Euparixia*, nejsou omezeni jen na detritus těchto mravenců. Woodruff a Cartwright (1967) zaznamenali *E. moseri* v houbových zahrádkách *A. texana*, a to až 12 stop (~ 3,7 m) hluboko. S mravenci rodu *Acromyrmex* jsou asociovaní např. zástupci rodů *Fechtmaniella* (*F. laticollis* s *A. lobicornis*) (Stebnicka 2007) nebo *Paraplesiataenius* (např. *P. tremolerasi* s *A. lobicornis* a *A. lundii*) (Stebnicka 2007 cituje Chalumeau 1992).

Další zástupci Eupariini žijí v asociaci s mravenci rodu *Solenopsis*. Takovými jsou například *Selviria matogrossoensis* z hnízd *S. invicta* (Stebnicka 2007), *Myrmecaphodius proseni* z hnízd *S. saevissima* (Krikken 1972 cituje Martínez 1952), *Martineziana dutertrei* z hnízd nejméně šesti druhů *Solenopsis* a dvou druhů *Iridomyrmex* (např. Wojcik a kol. 1977, Vander Meer a Wojcik 1982 citují Summerlin 1978) nebo *Euparia castanea* z hnízd *S. geminata* a *S. xyloni* (Krikken 1972, Wojcik a kol. 1977). Jen u posledních dvou zmíněných jsou k dispozici podrobnější biologická data. Wojcik a kol. (1991) studovali potravní vztahy mezi *M. dutertrei* a *E. castanea* a jejich hostitelskými mravenci. Zjistili, že se oba druhy živí larvami mravenců, uhynulými mravenci a kořistí mravenců zanesenou do hnízda s tím rozdílem, že *E. castanea* konzumuje spíše látky z povrchu larev a uhynulého hmyzu, kdežto *M. dutertrei* je konzumuje častěji celé. U druhu *M. dutertrei* je navíc známa výživa trofalaxí s mravenci (Vander Meer a Wojcik 1982 citují Wojcik 1975). *Martineziana dutertrei* nedisponuje žádnými morfologickými adaptacemi pro myrmekofilní způsob života (na rozdíl od některých jiných Eupariini (např. Stebnicka 2007)). Integrace do hostitelské kolonie dosahuje tak, že postupně získává druhově specifické kutikulární uhlovodíky mravenců. Při změně hostitelského druhu jedincem *M. dutertrei* dochází i k postupné změně jeho kutikulárních uhlovodíků (Vander Meer a Wojcik 1982). Druh *M. dutertrei* je původem jihoamerický, do Severní Ameriky se dostal až společně s introdukovanými druhy *Solenopsis* (Lofgren a kol. 1975). Chemické mimikry *M. dutertrei* je však natolik adaptivní, že se tento druh postupně dokázal rozšířit i do hnízd některých severoamerických druhů *Solenopsis* (*S. geminata* a *S. xyloni*), se kterými přišel do kontaktu poprvé až po zavlečení z Jižní Ameriky (Wojcik a kol. 1977, Vander Meer a Wojcik 1982).

Různá hnojící byli zaznamenáni i v hnízdech jiných mravenců, například *Setodius diogenes* (Aphodiini) v hnízdech *Formica obscuripes* (Mann 1911), *Haroldiataenius saramari* (Eupariini) v hnízdech *Pheidole morrisii* (Stebnicka a Skelley 2009) nebo *Pterobius itiokai* (Eupariini) v hnízdě *Crematogaster difformis* (Maruyama 2010).

Mnozí zástupci tribu Rhyparini, kteří disponují morfologickými adaptacemi typickými pro myrmekofilní či termitofilní způsob života, nebyli dosud zaznamenáni v přítomnosti mravenců. Ačkoli někteří byli nalezeni v hnízdech termitů (viz dále), velká část těchto morfologicky výrazně modifikovaných hnojíků zůstává bez údajů o biologii, a je tak možné a pravděpodobné, že další výzkum odhalí i myrmekofilní povahu některých těchto taxonů (např. Vårdal a Forshage 2010, Kakizoe a kol. 2019 a kapitola Diskuse a závěr).

## *Scarabaeinae*

Většina vrubounů podčeledi Scarabaeinae je koprofágní (např. Scholtz a Grebennikov 2016). Odpadní materiál mravenců tribu Attini však v mnohém exkrementy obratlovců připomíná, a tak není překvapivé, že i v rámci této podčeledi jsou někteří zástupci attofilní. Z tribu Ateuchini mezi takové patří např. *Ateuchus myrmecophilus* z hnízd *Acromyrmex lobicornis* (Vaz-de-Mello a kol. 1998 citují Boucomont 1935) nebo *A. granigerus* z detritu *Atta sexdens* (např. Eidmann 1937, Navarrete-Heredia 2001). Biologii druhého druhu v hnízdech *A. sexdens* popsal Eidmann (1937). Dospělci preferují starší komůrky s detritem s vyšším obsahem houbového materiálu. Na dně komůrek si v zemině hloubí tunely, ve kterých se vyvíjí larvy. Larvy se živí rostlinným materiálem (z detritu) nahromaděným v tunelech. Dalšími Ateuchini známými z detritu Attini jsou např. *Canthidium puncticolle* z hnízd *Atta mexicana* či *Scatimus ovatus* také z hnízd *A. mexicana* (např. Halffter a Matthews 1966, Deloya 1988, Deloya a kol. 1995, Vaz-de-Mello a kol. 1998). Obligátní attofily nalezneme dále v tribech Onthophagini. Například *Onthophagus rufescens* se vyskytuje v detritu *A. mexicana* často i ve velkých počtech (např. Deloya 1988, Delgado Castillo 1989). Druh *Attavicinus monstrosus* striktně vázaný na vnější kupy detritu hnízd *A. mexicana* má podobnou biologii jako výše zmíněný *A. granigerus* (např. Navarrete-Heredia 1996, Philips a Bell 2009). Jediným druhem Scarabaeinae dosud hlášeným z houbových komůrek mravenců je *Ontherus lobifrons* (Coprini) z hnízd *Acromyrmex molestans* (Vaz-de-Mello a kol. 1998). Attofilní jsou i někteří zástupci Deltochilini (např. *Deltochilum scabriusculum* z detritu *A. mexicana*), Dichotomiini (např. *Holocephalus eridanus* z detritu *A. molestans*) a pravděpodobně i Phanaeini (*Dendropaemon* a příbuzné rody, přesvědčivé důkazy však chybí) (např. Hinton a Ancona 1935, Vaz-de-Mello a kol. 1998, Philips a kol. 2004, Génier a Arnaud 2016).

V hnízdech Attini byli nalezeni i zástupci rodu *Canthon* (Deltochilini) (např. Halffter a Matthews 1966, Deloya 1988). Některé druhy tohoto rodu, především *Canthon virens*, jsou predátory královen *Atta*. Na mladé královny útočí *C. virens* krátce po jejich opuštění hnízda. Brouci vylezou na hřbet relativně mnohem větší mravenčí královny a následně jí pomocí clypeu a předních nohou připraví o hlavu. Bezhlavé tělo královny odvalí dále od mravenčího hnízda a zahrabou pod zem, kde se na něm budou vyvíjet jejich larvy (např. Ritche 1958, Hertel a Colli 1998, Silveira a kol. 2006, Forti a kol. 2012). Predace na královnách *Atta* spp. byla pozorována dále u *C. divesn* (Hertel a Colli 1998 citují Borgmeier 1937), *C. deplanatus* anebo u blíže neidentifikovaného zástupce rodu *Canthidium* (Ritche 1958).

Jedinci afrického rodu *Alloscelus* (Onthophagini) byli opakovaně nalezeni v asociaci s mravenci legionáři rodu *Dorylus*. V asociaci s koloniemi *Dorylus nigricans* byli např. pozorováni *A. paradoxus* a *A. combesi* (Paulian 1949). Z odpadního materiálu neotropických mravenců legionářů jsou Scarabaeinae známí také, konkrétně z odpadu *Eciton burchellii* např. *Onthophagus limonensis* (Onthophagini) (Rettenmeyer 1961, von Beeren a kol. 2023).

V Asii a Africe rozšířený rod *Haroldius* (Ateuchini) obsahuje několik myrmekofilních druhů, např. *H. heimi* z hnízd *Pheidole latinoda* (Wasmann 1918, Ritcher 1958), *H. philippinensis* z hnízd mravenců *Diacamma* sp. (Pereira 1954) nebo *H. convexus* z hnízd *Pheidole megacephala* (Philips a Scholtz 2000). U posledního jmenovaného ukázali Philips a Scholtz (2000) přítomnost trichomů, které později Krell a Philips (2010) objevili i u zbylých afrických zástupců rodu. Tím dále podpořili hypotézu o myrmekofilii těchto druhů a pravděpodobně i celého rodu *Haroldius*. Zda v obligátní asociaci se sociálním hmyzem žijí i zbylé druhy rodu zůstává neznámým. Z dalších starosvětských Scarabaeinae žijí v asociaci s mravenci ještě např. *Anoctus myrmecophilus* (Onthophagini) v hnízdech *Carebara diversa* (Arrow 1931), *Caccobiomorphus megaponerae* (Onthophagini) v asociaci s *Megaponera analis* (Halffter a Matthews 1966 citují Collart 1934) či *Hathoronthophagus spinosa* (Onthophagini) v asociaci s *Anoplolepis custodiens* (Deschodt a Sole 2023) a *Sisyphus longipes* (Sisyphini) byl nalezen v hnízdě *Pheidole nodus* (Arrow 1931).

## Termitofilní Scarabaeoidea

### Lucanidae

Do rodu roháčů *Penichrolucanus* (Lucanidae: Lucaninae: Penichrolucanini) náleží osm druhů rozšířených napříč jihovýchodní Asií. První hypotézu o myrmekofilii nebo termitofilii celého tribu vznesl Ratcliffe (1984). Opíral se o značnou podobu *Penichrolucanus* a příbuzného *Brasilucanus* (např. dorzoventrálně zploštělé tělo, kompaktní tarsus, zploštělé nohy, rozšířené oční canthi a pronotum) s některými známými myrmekofily. Dva druhy *Penichrolucanus* (*P. coprincephalus* a *P. elongatus*) se krátce na to skutečně podařilo objevit v hnízdech termitů *Hospitalitermes* sp. prope *H. medioflavus* (Bartolozzi 1989). Další pozorování z opuštěného hnízda *Microcerotermes biroi* přidali Cammaerts a Bomans (1997) pro *P. leverii* a Nagai (2001) z hnízda blíže neidentifikovaných termitů popsal druh *P. hirohiro*. Na základě těchto poměrně přesvědčivých důkazů je tak dnes celý rod *Penichrolucanus* považován za termitofilní (např. Huang & Chen 2022), ačkoli o biologii ostatních druhů rodu neexistují takřka žádná data.

Jediným dalším známým termitofilním druhem roháčů je jihoamerický *Hilophyllus penai* (Aesalinae: Ceratognathini). Několik jedinců bylo nalezeno v galeriích hnízda *Porotermes quadricollis*. Tento druh však nedisponuje žádnými z očividných morfologických adaptací typických pro termitofilní způsob života (Paulsen a Mondaca 2006).

### Hybosoridae

Tribus Scarabatermitini v podčeledi Ceratocanthinae (Hybosoridae) sestává celkem z deseti druhů v šesti rodech morfologicky velmi zvláštních jihoamerických brouků. Tři z nich byly zatím nalezeny v asociaci

s termity a jsou fyzogastričtí: *Scarabaeinus termitophilus* z hnízd *Cornitermes cumulans* nebo *Procornitermes triacifer* (Silvestri 1940, Howden 1971b), *Scarabatermes amazonensis* z hnízd *Neocapritermes braziliensis* (Howden 1973) a *Balleriolus howdeni* pravděpodobně asociovaný s termity *Nasutitermes* sp. a Apicotermitinae sp. (Sousa a Vaz-de-Mello 2023). Fyzogastrie je u těchto brouků nejspíše asociována s vývojem pohlavní soustavy a žláz usnadňujících přijetí brouků jejich termitími hostiteli (Krikken 2008a). Jinou morfologickou adaptací u Scarabatermitini představují modifikace pronota ve struktury sloužící nejspíše k uchopení mandibulami hostitelů a následném přenášení brouků. Ty nalezneme u rodů *Ivieolus* a *Balleriolus* (Howden a Gill 1988, Sousa a Vaz-de-Mello 2023). Třetí výraznou morfologickou strukturou poukazující na vztah s termity (nebo mravenci) jsou abdominální žlázy nalézané u *S. termitophilus* a *Xenocanthus singularis* (Silvestri 1940, Howden 1971b, Howden a Gill 1988).

Většina materiálu Scarabatermitini pochází z nárazových pastí, a tak data o jejich biologii dosud chybí. Na základě výše popsaných morfologických struktur a nálezů několika druhů v termitištích jsou všichni zástupci tribu tradičně považováni za termitofilní (např. Ballerio a Grebennikov 2016, Grebennikov a Smith 2021). Nedávno jsem však při návštěvě sbírek Přírodovědeckého muzea ve Vídni objevil exemplář druhu *Ivieolus inflaticollis*, který byl nalezen v hnízdě mravenců (data z lokálního štítku). Zda jsou skutečně všechny druhy Scarabatermitini termitofilní, anebo jsou některé druhy myrmekofilní, tak zůstává předmětem dalšího výzkumu.

Desítky druhů Ceratocanthini byly nalezeny v termitištích po celém světě. Například *Astaenomoechus americanus* nebo *A. nevermanni* žijí v hnízdech amerických *Coptotermes testaceus* a *Nasutitermes* sp. (Boucomont 1936). Druh *Ceratocanthus termiticola* je známý z hnízd jihoamerických *Syntermes dirus*, *Cyphopisthes descarpentrii* z hnízd australských *Mastotermes darwiniensis* a *Synarmostes tibialis*, *Pseudosynarmostes mitsinjo* a *Philharmostes nelsoni* z hnízd madagaskarských *Nasutitermes* (Wasmann 1894, Paulian 1977, Ballerio 2021). Ballerio a Maruyama (2010) objevili v hnízdech termitů na jediné lokalitě v západní Malajsi 15 druhů Ceratocanthini, nejvíce z nichž náleželo k rodu *Madrasostes*. I přes četné nálezy není biologie těchto brouků téměř vůbec známá. Mnohé druhy obývající hnízda termitů nebudou nejspíše vázány přímo na termity, ale spíše na samotná hnízda. Iwata a kol. (1992) ukázali, že larvy japonského druhu *Madrasostes kazumai* se úspěšně vyvíjí pouze v materiálu z hnízda svých hostitelských termitů a mnozí další autoři uvádí nálezy Ceratocanthini z opuštěných hnízd termitů či pastí s rozbitými termitišti jako návnadou (např. Paulian 1982, Howden a Gill 2003). Takové druhy by pak mohli být spíše termitariofilní než termitofilní (více např. v Iwata et al. 1992).

Většina zástupců podčeledi Ceratocanthinae má schopnost svinout své tělo do kuličky. Toto obranné chování pravděpodobně mohlo sloužit jako preadaptace pro vniknutí Ceratocanthinae do hnízd termitů (Ballerio a Grebennikov 2016, Lu a kol. 2022).

Mimo podčeleď Ceratocanthinae existuje dosud jen málo záznamů o asociacích Hybosoridae s termity. Například Ocampo (2006) zmínil druhy *Anaides onofrii* a *Chaetodus nigrifrons* (oba Anaidinae) z rozbitých hnízd termitů. Frolov a kol. (2017) pozorovali *Taisia cornitermitis* (Hybosorinae) létat kolem hnízd *Cornitermes* cf. *bequaerti* a vylézat z jejich ventilačních otvorů.

## Passalidae

V hnízdě *Anoplotermes* sp. byli nalezeni larva a dospělec *Veturius transversus* (Passalinae: Proculini) (Costa a da Fonseca 1986). S velkou jistotou jde však o asociaci fakultativní. Vrzoun *Taeniocerus pygmaeus* (Aulacocyclinae: Aulacocyclini) byl opakovaně nalezen v opuštěných hnízdech a v blízkosti aktivních hnízd termitů rodu *Coptotermes*. Tento druh je nejspíše termitariofíni (Kon a kol. 1996, Johki a kol. 1998).

## Scarabaeidae

Termitofilie je dosud známa u pěti podčeledí vrubounovitých (Scarabaeoidea): Dynastinae, Melolonthinae, Cetoniinae, Aphodiinae a Scarabaeinae.

### *Dynastinae*

Několik skupin nosorožků (Dynastinae) žije v asociaci s termity. Velké zastoupení má termitofilie mezi zástupci tribu Phileurini. Jihoamerické druhy *Homophileurus luederwaldti* a *Actinobolus trilobus* žijí v arboreálních hnízdech *Nasutitermes* (*H. luederwaldti* i v hnízdech *Microcerotermes* sp.), ve kterých se živí na stavebním materiálu hnízda (dřevu částečně natráveném termity – kartonu). Po dokončení vývoje dospělí brouci přetrvávají nějaký čas v hnízdě, než si vykousají dlouhý tunel ven a hnízdo opouští, aby nakladli vajíčka do hnízda jiného. Brouci se v hnízdech mohou vyskytovat i ve velkých počtech. Zdá se, že se termiti nedokáží proti broukům nijak bránit, aktivita brouků tak může vést až k zániku celé hostitelské kolonie (Luederwaldt 1911, Vanin a kol. 1983). Velmi podobnou biologii má i *A. radians*, který žije v epigeických hnízdech *Cornitermes* (např. *C. cumulans*). Stejně jako předchozí druhy může i *A. radians* dovést svou hostitelskou kolonii až k zániku (Luederwaldt 1911, Vanin a kol. 1983, Costa a kol. 2022). Také např. *H. integer* byl nalezen v hnízdě *Microcerotermes arboreus* (Ratcliffe a Skelley 2011) nebo *A. degallieri* v hnízdě *Nasutitermes minimus* (Dechambre a Lumaret 1986), o biologii těchto druhů je však známo výrazně méně. Na základě těchto a dalších nálezů považují mnozí autoři (např. Vanin a kol. 1983, Dechambre a Lumaret 1986) celý rod *Actinobolus* za termitofilní.

Z jihoamerických nosorožků se dále v hnízdech termitů vyvíjí *Gibboryctes szelenyii* a *G. endroedii* (Oryctini). Druh *G. szelenyii* byl nalezen dokonce v hnízdech termitů pěti různých rodů (Costa a kol. 2022). Také *Cyclocephala marqueti* se vyvíjí v asociaci s hnízdy termitů, bližší data o charakteru asociace nebo identitě hostitele ale dosud neexistují (Neita-Moreno 2021).

Mezi starosvětskými nosorožky je termitofilie vzácnější. Australští Pentodontini rodu *Novapus* byli nalezeni v hnízdech termitů. Nejméně jeden druh rodu, *N. bifidus*, se v termitištích i vyvíjí (Lea 1910, Carne a Allsopp 1987). Bližší data o biologii nebo hostitelských druzích termitů tohoto a potenciálně dalších termitofilních druhů rodu ale i zde chybí.

### *Melolonthinae*

Údaje o termitofilii chroustů (Melolonthinae) jsou k dispozici jen pro několik australských druhů tribu Maechidini. Například v hnízdech termitů *Coptotermes lacteus* byli objeveni jedinci druhů *Maechidius tibialis*

a *M. chadwicki* (Lea 1910, Britton 1957). *Termitophilus spadix* je asociován s hnízdy *Nasutitermes exitiosus* (Britton 1957).

### *Cetoniinae*

Tribus zlatohlávků Cremastocheilini (Cetoniinae) zahrnuje převážně myrmekofilní zástupce (viz výše). Téměř celý rod *Coenochilus* je však termitofilní. Například *C. hospes* a *turbatus* jsou známí z hnízd afrických *Odontotermes transvaalensis* (Wasmann 1900). Wasmann (1918) popsal dva druhy rodu z Indie, *C. assmuthi* a *C. obesus*, oba nalezené v hnízdech *Odontotermes obesus*.

V hnízdech termitů se vyvíjí také larvy Gymnetini druhů *Hoplopyga albiventris* (u *Cornitermes*), *H. brasiliensis* (u *Cornitermes cumulans*) a *H. singularis* (u *Diversitermes diversimiles*). Larvy se živí na kartonu hnízd, dospělci hned po vykuklení opouští hnízdo a dále se živí nektarem a mízou rostlin (např. Luederwaldt 1911, Puker a kol. 2012).

Někteří zástupci Valgini jsou též hlášeni z hnízd termitů. Například severoamerické druhy *Valgus canaliculatus* a *V. seticollis* se vyvíjí v hnízdech *Reticulitermes flavipes* (např. Ritche 1958). Samice kladou vajíčka do hnízd termitů ve dřevě, kde se následně larvy živí na stěnách termitích galerií (Ritche 1958, Jameson a Swoboda 2005). Larvy *V. californicus* s podobnou biologií žijí v hnízdech některých druhů *Zootermopsis* (např. Jameson a Swoboda 2005). Vztah těchto druhů s termity se zdá být obligátním. Wasmann (1918) uvádí dva indické druhy Valgini, *Oreoderus argillaceus* a *Podovalgus assmuthi*, jako obligátní obyvatel houbových zahrádek *Odontotermes obesus* a *O. wallonensis* (druhý hostitelem pouze *O. argillaceus*), kde probíhá i vývoj larev těchto brouků. V Austrálii byli hlášeni z hnízd *Cryptotermes* zástupci rodu *Microvalgus* (Kistner 1982 cituje CSIRO 1970). Asociace Valgini s termity jsou tak poměrně široce rozšířené.

### *Aphodiinae*

Mezi hnojíky (Aphodiinae) je obligátní termitofilie dle současných poznatků rozšířena ze všech vrubounovitých nejvíce. V hnízdech termitů byli dosud zaznamenáni zástupci osmi tribů této podčeledi.

Afro-orientální tribus Corythoderini zahrnuje celkem šest rodů obligátních symbiontů houby pěstujících termitů rodů *Odontotermes* (*Chaetopisthes*, *Corythoderus*, *Hemicorythoderus*, *Paracorythoderus*, *Termitopisthes*) a *Macrotermes* (*Eocorythoderus*) (např. Tangelder a Krikken 1982, Maruyama 2012a). Corythoderini se vyskytují především v houbových a královských komůrkách těchto termitů (např. Wasmann 1918, Tangelder a Krikken 1982, Maruyama 2012a). Ústní ústrojí mají výrazně modifikované, živí se trofalaxí s termity nebo houbami v houbových zahrádkách (Wasmann 1903, 1918, Kistner 1982, Tangelder a Krikken 1982). Všichni zástupci Corythoderini mají na posteriorním okraji pronota a/nebo na bázi krovek trichomy (Tangelder a Krikken 1982, Maruyama 2012a), na které jsou přinejmenším u rodu *Chaetopisthes* navázány i exokrinní žlázy (Wasmann 1903, 1918). Přítomny jsou u Corythoderini i modifikace pronota a báze krovek. Ty jsou nejvýraznější u jihovýchodoasijského druhu *Eocorythoderus incredibilis*, kde výstupky na pronotu a na bázi krovek dohromady tvoří „rukojet“ pro uchopení termity (Maruyama 2012a, Kakizoe a kol. 2022). Maruyama (2012a) pozoroval *E. incredibilis*, jak jsou přenášeni dělníky *Macrotermes gilvus*. Termiti

uchopovali brouky právě za zmíněnou rukojeť. Stejné chování bylo pozorováno i u druhu *Chaetopisthes assmuthi* (Kistner 1982). Oba autoři interakci přirovnávají k tomu, jak termity přenáší své larvy.

Pravděpodobně sesterskou skupinu Corythoderini tvoří tribus Termitoderini (Howden a Gill 1993). Ten sestává z šesti druhů převážně fyzogastrických brouků rozdělených do dvou rodů: *Termitoderus* a *Supertermitoderus*. Až na druh *S. machi*, který byl nalezen v asociaci s blíže neidentifikovanými termity, se Termitoderini vyskytují v houbových komůrkách afrických druhů *Odontotermes* (Mateu 1966, Howden a Gill 1993, Krikken 2008a, Bordat a Moretto 2010, Mencl 2011). O potravě Termitoderini se zatím nic neví. Mencl (2011) však na základě modifikací v ústním ústrojí *S. machi* předpokládal výživu trofalaxí s termity. Fyzogastrie a modifikace ústního ústrojí nejsou jedinými adaptacemi ukazujícími na úzkou asociaci těchto brouků s jejich hostitelskými termity. Termitoderini disponují i trichomy v posteriorní části pronota (např. Krikken 2008a, Bordat a Moretto 2010).

Velmi podobným způsobem života jako Corythoderini a Termitoderini, v asociaci s houbou pěstujícími termity podčeleď Macrotermitinae, žijí i zástupci rodu *Termitotrox*, jediného současného rodu tribu Termitotrogini. Všichni zástupci *Termitotrox* jsou slepí a bezkřídlí (vlastnosti, které sdílí s *Eocorythoderus*) (např. Krikken 2008b, Maruyama 2012a, Kakizoe a kol. 2020). Jako hostitelé *Termitotrox* spp. jsou zatím známy rody termitů *Hypotermes*, *Macrotermes*, *Odontotermes* a *Protermes* (např. Paulian 1947, Krikken 2008b, Maruyama 2012b, Kakizoe a Maruyama 2015). Brouci se v hnízdech termitů nachází na stěnách komůrek s houbovými zahrádkami i přímo v houbových zahrádkách. Co je jejich potravou však dosud není známo (Maruyama 2012b, Kakizoe a Maruyama 2015, Kakizoe a kol. 2020). Rozšíření rodu *Termitotrox* je, stejně jako u Corythoderini, afro-orientální (např. Krikken 2008b, Kakizoe a kol. 2020). Všechny druhy rodu disponují modifikovaným pronotem s prohlubněmi v posteriorně-laterální oblasti, které slouží nejspíše pro přenášení brouků jejich termitími hostiteli, jak ukázali Kakizoe a kol. 2020) na družích *T. icarus* a *T. cupido* v hnízdech *Odontotermes proformosanus*, resp. *Hypotermes makhamensis*. Druh *T. venus* má navíc i výstupek na bázi krovek, který dohromady s pronotem tvoří rukojeť podobnou jako u *E. incredibilis* (Kakizoe a Maruyama 2015). Druhy známé z poloostrova Zadí Indie (*T. cupido*, *T. venus*, *T. icarus*) disponují trichomy na bázi krovek, což dále svědčí o jejich úzké asociaci s termity (Maruyama 2012b, Kakizoe a Maruyama 2015, Kakizoe a kol. 2020).

Za termitofilní jsou tradičně považováni mnozí zástupci pantropického tribu Rhyparini (např. Skelley 2007, Vårdal a Forshage 2010). V hnízdech termitů byly však zatím objeveny pouze všechny čtyři druhy rodu *Termitodius* (*T. coronatus* u *Nasutitermes meinerti*, zbylé tři druhy u *Coptotermes*) a *Termitodiellus esakii* (v hnízdě *Neotermes kanehirai* (Wasmann 1894, Nomura 1943, Reyes-Castillo a Martínez 1979, Skelley a kol. 2022). U druhů *Termitodius araujo* a *T. chaki* byl dokonce potvrzen vývoj larválních stádií v hnízdech termitů (Reyes-Castillo a Martínez 1979). Evidencí pro termitofilii zbylých Rhyparini je především přítomnost trichomů na apexu krovek u mnoha druhů (např. Pittino 2006, Skelley 2007). Jelikož však žádný z těchto druhů nebyl dosud pozorován v asociaci s termity nebo mravenci, všechna tvrzení o termitofilii, resp. myrmekofilii zbylých Rhyparini zůstávají čistě hypotetickými.

Stejně tak zůstává neznámá biologie zástupců tribu Stereomerini. Stereomerini disponují sérií rýh a hrbolů především na pronotu. Jsou tak na první pohled odlišitelní od jiných Aphodiinae (např. Storey a Howden 1996, Maruyama 2009, Vårdal a Forshage 2010). U některých druhů bylo poukazováno i na přítomnost trichomů na pronotu (např. Maruyama 2009, Král a Hájek 2015). Mezi Stereomerini byl dříve řazen druh *Termitaxis holmgreni* popsáný z Peru z hnízda *Rhinotermes nasutus* (Krikken 1970). Na základě tohoto nálezu např. Howden a Storey (1992) považovali celý tribus za termitofilní. Bordat a Howden (1995) *T. holmgreni* ze Stereomerini vyřadili, přesto jsou však Stereomerini stále široce přijímáni za termitofilní (např. Vårdal a Forshage 2010). Král a Hájek (2015) předložili několik argumentů, proč by Stereomerini mohli být myrmekofilní spíše než termitofilní. Dokud však nebudou nalezeni v hnízdech termitů či mravenců, zůstává jejich asociace se sociálním hmyzem, stejně jako u mnohých Rhyparini, čistě hypotetickou.

Ve zbylých tribech hnojíků jsou nálezy termitofilů ojedinělé. Kakizoe a kol. (2021) popsali hnojíka *Sphaeraphodius gaohani* (Aphodiini) z hnízda čínského *Marcotermes* sp. Tento druh se na rozdíl od jiných termitofilních hnojíků vyznačuje výrazně defenzivní morfologií. V hníždě *Nasutitermes* sp. byl na Madagaskaru nalezen hnojík *Manjarivolo randrianirinae* (Aulonocnemini) (Ballerio a Montreuil 2019). Stebnicka (1999) objevila druh *Napoa peckorum* (Eupariini) v poničeném termitišti v Ekvádoru.

## *Scarabaeinae*

Hypotézy o termitofilii byly vzneseny i pro různé rody podčeledi Scarabaeinae (např. Davis a kol. 2020). Přesvědčivé nálezy z termitišť však dosud existují jen pro několik druhů. Janssens (1949) popsal druh *Haroldius ennearthrus* (Ateuchini) z termitišť v jižní Africe. Krell a Philips (2010) našli u *H. ennearthrus* trichomy a uvedli také nález z hnízda mravenců. Ačkoli tak o symbióze *H. ennearthrus* se sociálním hmyzem není mnoho pochyb, otázka jeho hostitelské preference zůstává otevřenou. Také africký *Stiptopodius singularis* (Onthophagini) a jihoamerický *Dendropaemon hirticollis* (Phanaeini) byli nalezeni v termitištích, bližší data o těchto asociacích ale chybí (Branco 2009, Génier a Arnaud 2016 citují Martínez a Clavijo 1990).

## **Diskuse a závěr**

Symbiotické vztahy s mravenci a termity jsou v současnosti známé u zástupců přibližně 150 rodů napříč šesti čeleděmi Scarabaeoidea: Geotrupidae, Hybosoridae, Lucanidae, Ochodaeidae, Passalidae a Scarabaeidae. Poslední jmenovaná čeleď, vrubounovití (Scarabaeidae), zahrnuje většinu dosud popsáných asociací s mravenci a termity, ať už fakultativních, či obligátních.

Z pohledu mravenců hostí největší diverzitu symbiotických vrubounů příslušníci tribu Attini. Tito mravenci pěstují ve svých hnízdech houby, kterým jako substrát poskytují různý rostlinný materiál (viz Úvod). Vedlejším produktem tohoto způsobu života je relativně velké množství odpadu bohatého na organické látky (tzv. detritu), který může sloužit jako zdroj potravy pro řadu saprofágních druhů brouků. Od druhů, které detritus využívají příležitostně pro vývoj svých larev (např. mnozí Cetoniini (Scarabaeidae: Cetoniinae) (např. Deloya 1988)), je jen malý krůček k obligátním obyvatelům detritu, jaké nacházíme například mezi Scarabaeinae (Scarabaeidae) (*Attavicinus monstrosus*, *Ateuchus granigerum*, a další (např. Eidmann 1937,

Navarrete-Heredia 1996)), a obyvatelům houbových zahrádek mravenců (např. někteří Eupariini (Scarabaeidae: Aphodiinae)) (např. Woodruff a Cartwright 1967). V hnízdech mravenců *Atta* nalezneme i vůbec největší myrmekofilní brouky, nosorožiky rodu *Coelosia* (Kistner 1982). Z obligátních myrmekofilů žijících u jiných mravenců je třeba zmínit zlatohlávky tribu Cremastocheilini (Cetoniinae), jejichž biologii se věnují podrobně například práce Cazier a Statham 1962, Cazier a Mortenson 1965, Alpert a Ritche 1975 či Alpert 1994), a některé hnojíky tribu Eupariini žijící v hnízdech mravenců rodu *Solenopsis* (např. Wojcik a kol. 1977, 1991, Vander Meer a Wojcik 1982). U těchto dvou skupin se vyvinul dravý způsob života, který je mezi Scarabaeoidea jinak vzácný (např. Cazier a Mortenson 1965, Wojcik a kol. 1991)

Termiti hostí například rozmanité druhy nosorožíků. Aktivita některých druhů tribu Phileurini může vést až k zániku termití kolonie (Luederwaldt 1911). Hnízda termitů lákají také mnohé druhy Ceratocanthinae. Ti do termitišť pronikli nejspíše díky své schopnosti svinou se do kuličky a efektivně se tak bránit před útoky termitů (např. Ballerio a Grebennikov 2016). Často však nejsou vázání přímo na termity, ale spíše na termitišť. Taková symbióza se označuje někdy jako termitariofilie (např. Iwata a kol. 1992). Obligátní vztah s termity je s jistotou známý u několika rodů Scarabatermitini (Ceratocanthinae), někteří z nichž jsou fyzogastričtí (např. Silvestri 1940, Howden 1973). Fyzogastrie je často u brouků spojována právě s termitofilním způsobem života (např. Kistner 1979). Obligátně termitofilní druhy nalezneme i mezi hnojíky (Aphodiinae), především v tribech Corythoderini, Termitoderini a Termitotrogini. Všichni zástupci těchto tří tribů žijí v hnízdech houby pěstujících termitů podčeledi Macrotermitinae (Termitidae) a vynikají různými morfologickými adaptacemi, jako jsou modifikace pronota a báze krovek do podoby „rukojeti“ pro uchopování termity (Corythoderini, Termitotrogini), přítomnost trichomů či také fyzogastrie (Termitoderini) (např. Tangelder a Krikken 1982, Krikken 2008a, Maruyama 2012b).

Morfologickými adaptacemi charakteristickými pro myrmekofilní či termitofilní způsob života disponuje i mnoho druhů vrubounů, které však dosud nebyly v hnízdech mravenců ani termitů nalezeny. Trichomy, modifikované sety asociované s exokrinními žlázami, jsou tradičně považované za znak poukazující na asociaci se sociálním hmyzem (např. Kistner 1982). Například Stereomerini (Aphodiinae) jsou mimo jiné na základě přítomnosti právě trichomů považované za termitofilní. Pro tuto hypotézu však dosud neexistují jiné než morfologické důkazy, jelikož většina nálezů Stereomerini pochází z nárazových pastí (např. Storey a Howden 1996, Maruyama 2009), což nijak nevypovídá o biologii odchycených druhů. Další, obdobné případy představují druhy s charakteristickou myrmekofilní či termitofilní morfologií, jejichž blízcí příbuzní jsou prokázány symbionty sociálního hmyzu, ony samotné však nikoli. Mezi takové patří například mnozí Rhyparini (Aphodiinae) či zástupci jihoamerického rodu roháčů *Brasilucanus*. Ačkoli nepochybuji, že je jen otázkou času, než se někteří z výše zmíněných prokáží jako symbiotičtí v hnízdech sociálního hmyzu, nemusí se tak stát u všech. Dokud tedy nebudou k dispozici lepší důkazy, je třeba brát tvrzení o myrmekofilii nebo termitofilii určitých taxonů založená pouze na morfologii či příbuznosti kriticky a jako čistě hypotetická. Pouze na základě morfologie navíc prozatím nelze rozlišit putativní myrmekofily od putativních termitofilů. Literatura na toto téma je poznamenána značně subjektivními názory autorů, mnohé druhy považované za myrmekofilní se tak mohou časem ukázat jako termitofilní (a naopak).

Jak upozornil například Parker (2016), myrmekofilie (a stejně tak termitofilie) je termín poněkud vágní a v závislosti na úhlu pohledu může měnit svůj význam. Jednotné, ustálené definice myrmekofilie a termitofilie dodnes neexistují. Autoři prací si tyto termíny většinou sami definují pro účely dané práce (pokud termíny vůbec nějak definují – viz Úvod). Toto může vést k neshodám v některých krajních případech, jako jsou například obyvatelé odpadního materiálu mravenců, který se nachází mimo mraveniště. Tito brouci často nepřicházejí s mravenci vůbec do kontaktu, přesto jsou však na činnosti mravenců úzce závislí. Zda takovéto vztahy nazývat myrmekofilními, či ne, je pak na posouzení autora i čtenáře. Osobně se přikláním k názoru, že je na místě nazývat tyto druhy myrmekofilními stejně tak, jako nosorožka kapucínka (*Oryctes nasicornis*), který se často vyvíjí v kompostech a pilinách z pil, tedy odpadním materiálu člověka, nazýváme synantropním.

K problematice definic těchto symbióz v rámci vrubounovitých přispívá i fakt, že pro většinu druhů chybí podrobnější data o jejich biologii. Velká část záznamů o myrmekofilních a termitofilních vrubounech pochází z různých taxonomických prací. Často jsou uváděné jen v podobě krátkých poznámek čerpajících z informací na lokalitních štítcích zkoumaných exemplářů, typicky ve znění „s mravenci“, „v hnízdě termitů“ atp. Ač užitečné, tyto záznamy přispívají jen málo k pochopení charakteru asociací myrmekofilních a termitofilních vrubounů s jejich hostiteli.

Naštěstí se stále více entomologů věnuje náročnému sběru symbiontů a pozorování jejich chování uvnitř hnízd mravenců a termitů (např. Maruyama 2012a, Kakizoe a kol. 2023). V blízké budoucnosti tak můžeme čekat objevy mnoha nových druhů těchto kromobyčejných brouků, stejně jako rozšíření znalostí o druzích již známých.

Je zřejmé, že se myrmekofilie a termitofilie u vrubounů vyvinuly mnohokrát nezávisle. Jen u roháčů (Lucanidae) se myrmekofilie objevila nezávisle nejméně třikrát (Kakizoe a kol. 2023). Ke stanovení přibližného počtu nezávislých vzniků symbióz vrubounů s mravenci a termity, ale také k bližšímu porozumění biologii těchto brouků, by byly velmi užitečné molekulárně-fylogenetické studie s reprezentací ve všech skupinách (nebo alespoň ve většině) vrubounů asociovaných se sociálním hmyzem. Těchto studií je zatím však minimum, z části kvůli špatné dostupnosti potřebného materiálu.

Pokud bych měl shrnout, jakým směrem by se mohl výzkum myrmekofilních a termitofilních vrubounů ubírat, doporučil bych soustředit pozornost na sběr uvnitř hnízd mravenců a termitů v oblastech se známým výskytem taxonů s neznámými hostiteli, ale i v dalších, především tropických a subtropických oblastech s velkou diverzitou mravenců a termitů. Myrmekofilní a termitofilní vrubouni jsou často malých rozměrů (*Termitotrox cupido* je s maximální velikostí 1,2 mm nejmenším známým vrubounem (Maruyama 2012b)), průzkum hnízd by tak měl být nadmíru důkladný. Jakákoliv pozorování chování brouků uvnitř hnízd jsou nesmírně cenná. V neposlední řadě bych doporučil uchovávat část materiálu v médiích vhodných pro následné analýzy s využitím molekulárních metod. Rozklíčování evoluce asociací vrubounů s mravenci a termity by mohlo značně pomoci našemu porozumění aspektům biologie těchto brouků v interakci s jejich eusociálními hostiteli.

# Literatura

**Akino T. 2002:** Chemical camouflage by myrmecophilous beetles *Zyras comes* (Coleoptera: Staphylinidae) and *Diaritiger fossulatus* (Coleoptera: Pselaphidae) to be integrated into the nest of *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Chemoecology* 12: 83–89.

**Akre R.D. & Torgerson R.L. 1969:** Behavior of *Vatesus* beetles associated with army ants (Coleoptera: Staphylinidae). *The Pan-Pacific Entomologist* 45(4): 269–281.

**Alpert G.D. & Ritcher P.O. 1975:** Notes on the life cycle and myrmecophilous adaptations of *Cremastocheilus armatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Psyche* 82: 283–291.

**Alpert G.D. 1994:** A comparative study of the symbiotic relationships between beetles of the genus *Cremastocheilus* (Coleoptera: Scarabaeidae) and their host ants (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 25(1): 1–278.

**Alves-Oliveira J.R., Mendes D.M.M., Campos D., Silva-Neto A.M., Morais J.W. & Grossi P.C. 2016:** First report of two species of scarab beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) inside nests of *Azteca* cf. *chartifex* Forel (Hymenoptera, Formicidae) in Brazilian Amazonian Rainforest. *Revista Brasileira de Entomologia* 60: 359–361.

**Armas L.F. & Selter M. 2013:** *Phrynus gervaisii* (Pocock, 1894) is a junior synonym of *Phrynus barbadensis* (Pocock, 1893) (Amblypygi: Phryniidae). *Revista Ibérica de Aracnología* 23: 128–132.

**Arrow G.J. 1910:** *The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Coleoptera Lamellicornia (Cetoniinae and Dynastinae)*. London: Taylor & Francis, xiv + 322 pp.

**Arrow G.J. 1931:** *The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Coleoptera Lamellicornia Part III (Coprinae)*. London: Taylor and Francis, xii + 428 pp.

**Ballerio A. 2021:** The Ceratocanthinae of Madagascar and Comoro Islands: a revision of the genera *Synarmostes* and *Goudotostes*, and of the flightless *Philharmostes*, with description of 64 new species (Coleoptera: Scarabaeoidea, Hybosoridae). *Fragmenta Entomologica* 53(2): 105–282.

**Ballerio A. & Grebennikov V.V. 2016:** Rolling into a ball: phylogeny of the Ceratocanthinae (Coleoptera: Hybosoridae) inferred from adult morphology and origin of a unique body enrollment coaptation in terrestrial arthropods. *Arthropod Systematics and Phylogeny* 74(1): 23–52.

**Ballerio A. & Maruyama M. 2010:** The Ceratocanthinae of Ulu Gombak: high species richness at a single site, with descriptions of three new species and an annotated checklist of the Ceratocanthinae of Western Malaysia and Singapore (Coleoptera, Scarabaeoidea, Hybosoridae). *ZooKeys* 34: 77–104.

**Ballerio A. & Montreuil O. 2019:** A new *Manjarivolo* Paulian, 1974 (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae: Aulonocnemini) and comments on the unusual morphology of the scutellum. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* 55(3): 255–260.

**Bánki O., Roskov Y., Döring M., Ower G., Hernández Robles D. R., Plata Corredor C. A., Stjernegaard Jeppesen T., Örn A., Vandepitte L., Hobern D., Schalk P., DeWalt R. E., Ma K., Miller J., Orrell T., Aalbu R., Abbott J., Adlard R., Aedo C. et al. (eds) 2024:** *Catalogue of Life* (Version 2024-07-18). Catalogue of Life, Amsterdam, Netherlands. Available from <https://www.catalogueoflife.org/> (Accessed 04.08.2024).

**Bartolozzi L. 1989:** Taxonomic revue of the genus *Penichrolucanus* Deyrolle 1863 (Coleoptera Lucanidae) with notes on its biology. *Tropical Zoology* 2: 37–44.

- Basílio D.S., Vaz-de-Mello F.Z., Cherman M.A. & Almeida L.M. 2023:** A look beyond the colour: taxonomic revision of *Coilodes* Westwood, 1846 (Coleoptera, Hybosoridae), with the description of six new species. *European Journal of Taxonomy* 914: 1–53.
- Batra L.R. & Batra S.W.T. 1966:** Fungus-growing termites of tropical India and associated Fungi. *Journal of the Kansas Entomological Society* 39: 725–738.
- von Beeren C., Pohl S., Fikáček M., Kleinfelder S., Tishechkin A.K., Yamamoto S., Chani-Posse M., Żyła D., Tokareva A., Maruyama M., Hall W.E., Sandoval L.P. & Kronauer D.J.C. 2023:** Army ant middens – Home and nursery of a diverse beetle fauna. *Ecology and Evolution* 13: e10451.
- Beier M. 1970:** Myrmecophile Pseudoskorpione aus Brasilien. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 74: 51–56.
- Benton M.J., Wilf P. & Sauquet H. 2022:** The Angiosperm Terrestrial Revolution and the origins of modern biodiversity. *New Phytologist* 233: 2017–2035.
- Bignell D.E., Roisin Y., & Lo N. (eds) 2010:** *Biology of Termites: A Modern Synthesis*. Dordrecht, Heidelberg, London, New York: Springer Science & Business Media, 576 pp.
- Bolton B. 2024:** *An online catalog of the ants of the world*. Available from <https://antcat.org> (Accessed 04.08.2024).
- Bordat P. & Howden H.F. 1995:** Trois nouveaux genres, trois nouvelles espèces de Stereomerinae de Bornéo (Coleoptera, Aphodiidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* 100(1): 11–20.
- Bordat P. & Moretto P. 2010:** Deux nouveaux taxons du Sénégal pour le genre *Termitoderus* Mateu, 1966 (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* 115(4): 485–492.
- Boucomont A. 1936:** Drei neue termitophile Acanthocerinen aus Costa-Rica (Scarab). *Entomologische Blätter* 32: 229–231.
- Bourgin P. 1944:** Revision des genres *Coelosis* Hope et voisins [Col. Dynastinae]. *Revue française d'Entomologie* 11: 118–146.
- Branco T. 2009:** Notes on *Stiptopodius* Harold, 1871: Number of tarsal segments of *S. longipedis* Branco, 1991, and description of a new species from Zambia (Coleoptera, Scarabaeidae). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* 44: 87–91.
- Britton E.B. 1957:** *A revision of the Australian chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae)*. London: British Museum (Natural History), vii + 185 pp.
- Brune A. 2009:** Symbionts Aiding Digestion. In: **Resh V.H. & Cardé R.T. (eds):** *Encyclopedia of Insects*. New York: Academic Press, pp. 978–983.
- Cammaerts R. & Bomans H.E. 1997:** Some Lucanidae from New Guinea, including *Penichrolucanus leverii* Arrow, a new species of *Figulus* MacLeay and the larva of *Figulus sulcicollis* Hope & Westwood (Coleoptera). *Bulletin et Annales de la Société Royale Belge d'Entomologie* 133: 3–20.
- Carne P.B. & Allsopp P.G. 1987:** *Novapus macfarlandi* sp. n. and notes on other species of *Novapus* Sharp (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) from Australia. *Journal of the Australian Entomological Society* 26: 309–312.
- Carroll C.R. & Janzen D.H. 1973:** Ecology of Foraging by Ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 231–257.
- Cartwright O.L. 1967:** Two new species of *Cartwrightia* from Central and South America (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Proceedings of the United States National Museum* 124: 1–8.

- Caterino M.S. & Degallier N. 2007:** A review of the biology and systematics of Chlamydopsinae (Coleoptera: Histeridae). *Invertebrate Systematics* 21: 1–28.
- Cazier M.A. & Mortenson M.A. 1965:** Bionomical observations on myrmecophilous beetles of the genus *Cremastocheilus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 38(1): 19–44.
- Cazier M.A. & Statham M. 1962:** The behavior and habits of the myrmecophilous scarab *Cremastocheilus stathamae* Cazier with notes on other species (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of the New York Entomological Society* 70: 125–149.
- Cleveland L.R., Hall S.R., Sanders E.P. & Collier J. 1934:** The wood-feeding roach *Cryptocercus*, its Protozoa, and the symbiosis between Protozoa and roach. *Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences* 17(2): iii–342.
- Constantino R. 2020:** *Termite Database*. Brasília: University of Brasília. [Http://termitologia.net](http://termitologia.net) (Accessed 04.08.2024).
- Costa C. & da Fonseca C.R.V. 1986:** Larvae of Neotropical Coleoptera. XIII. Passalidae, Passalinae. *Revista Brasileira de Entomologia* 30(1): 57–78.
- Costa C. & Vanin S. 2010:** Coleoptera Larval Fauna Associated with Termite Nests (Isoptera) with Emphasis on the “Bioluminescent Termite Nests” from Central Brazil. *Psyche* 2010: 1–12.
- Costa L.O., Duarte P.R.M., Iannuzzi L. & Grossi P.C. 2022:** Taxonomic revision and notes on natural history of the enigmatic beetle genus *Gibboryctes* Endrödi (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae). *Journal of Natural History* 56: 191–225.
- Crowson R.A. 1981:** *The biology of the Coleoptera*. London: Academic Press, xii + 802 pp.
- Cushing P.E. 1997:** Myrmecomorphy and myrmecophily in spiders: A review. *The Florida Entomologist* 80(2): 165–193.
- Cushing P.E. 2012:** Spider-Ant Associations: An Updated Review of Myrmecomorphy, Myrmecophily, and Myrmecophagy in Spiders. *Psyche* 2012: 151989.
- Davis A.L.V., Deschodt C.M. & Scholtz C.H. 2020:** *Conservation assessment of Scarabaeine dung beetles in South Africa, Botswana and Namibia: IUCN Red List categories, atlas and ecological notes*. *Suricata* 6. i–viii + 1–799.
- Dechambre R.-P. & Lumaret J.-P. 1986:** Un *Actinobolus* nouveau (Coleoptera: Dynastidae) de Carajas (Para, Brésil). Description de l’imago, de la larve et données éthologiques. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Nova Série, Zoologia* 2: 101–111.
- Delgado Castillo L.L. 1989:** *Fauna de coleópteros lamellicornios de Acahuizotla, Guerrero, México*. Unpublished thesis. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México, 154 pp.
- Deloya C. 1988:** Coleopteros lamellicornios asociados a depositos de detritos de *Atta mexicana* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae) en el sur del estado de Morelos, Mexico. *Folia Entomológica Mexicana* 75: 77–92.
- Deloya C., Morón M.A. & Lobo J.M. 1995:** Coleoptera Lamellicornia (Macleay, 1819) del sur del estado de Morelos, México. *Acta Zoológica Mexicana (Nova Série)* 65: 1–42.
- Deschodt C.M. & Sole C.L. 2023:** A new genus and species in the diverse dung beetle tribe Onthophagini Streubel, 1846 (Scarabaeidae: Scarabaeinae) from South Africa. *Zootaxa* 5375(2): 279–284.
- Dupuis F. & Mantilleri A. 2015:** Désignations de lectotypes et notes synonymiques pour des *Cryptodus* décrits par Léon Fairmaire (Coleoptera, Dynastidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 120: 53–59.

- Eidmann H. 1937:** Die Gäste und Gastverhältnisse der Blattschneiderameise *Atta sexdens* L. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 32: 391–462.
- Fittkau E.J. & Klinge H. 1973:** On Biomass and Trophic Structure of the Central Amazonian Rain Forest Ecosystem. *Biotropica* 5(1): 2–14.
- Forti L., Rinaldi I., Camargo R. da & Fujihara R. 2012:** Predatory Behavior of *Canthon virens* (Coleoptera: Scarabaeidae): A Predator of Leafcutter Ants. *Psyche* 2012: 921465.
- Frolov A.V., Ocampo F.C., Akhmetova L.A. & Vaz-de-Mello F. 2017:** A new genus and species of the termitophilous Neotropical Hybosorinae (Coleoptera: Scarabaeoidea: Hybosoridae) associated with *Cornitermes* (Isoptera: Termitidae) in the Cerrado ecoregion in Brazil. *Journal of Natural History* 51: 1759–1765.
- Gammelmo O. & Lonnve O.J. 2006:** *Clitellaria ephippium* (Fabricius, 1775) (Diptera, Stratiomyidae) rediscovered in Norway. *Norwegian Journal of Entomology* 53: 20–22.
- Génier F. & Arnaud P. 2016:** *Dendropaemon* Perty, 1830: Taxonomy, systematics and phylogeny of the morphologically most derived phanaeine genus (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae, Phanaeini). *Zootaxa* 4099(1): 1–125.
- Glazier J.R.N., Poore A.G.B. & Eldridge D.J. 2018:** Do mutualistic associations have broader host ranges than neutral or antagonistic associations? A test using myrmecophiles as model organisms. *Insectes Sociaux* 65: 639–648.
- Grebennikov V. & Smith A.B.T. 2021:** A new hypothesis on the evolution of the hybosorid beetle capacity to conglobate their bodies into a tight ball (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Fragmenta Entomologica* 53(2): 299–310.
- Grehan J.R. 1980:** Record of *Ceratognathus passaliformis* (Coleoptera: Lucanidae) in Wainuiomata, New Zealand. *New Zealand Entomologist* 7(2): 171–173.
- Halffter G. & Matthews E.G. 1966:** The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana* 12–14: 1–312.
- Hardy A.R. 1988:** Studies in the Euphoriina of the Americas (Coleoptera: Scarabaeidae). I. Introduction and Generic Concepts. *The Coleopterists Bulletin* 42(1): 1–9.
- Heim R. 1942:** Nouvelles études descriptives sur les agarics termitophiles d’Afrique tropicale. *Archives du Muséum National d’Histoire Naturelle, 6ème Série* 18: 107–166.
- Hendrichs J. & Reyes-Castillo P. 1963:** Asociación entre coleópteros de la familia Passalidae y hormigas. *Ciencia Mexicana* 22(4): 101–104.
- 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 Brazil. *The Coleopterists Bulletin* 52(2): 105–108.
- Hinton H.E. & Ancona L. 1935:** Fauna de coleópteros en nidos de hormigas (*Atta*), en México y Centro-América II. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 6: 307–316.
- Hölldobler B. & Kwapich C.L. 2022:** *The guests of ants: how myrmecophiles interact with their hosts*. Cambridge, London: The Belknap Press of Harvard University Press, xiii + 559 pp.
- Hölldobler B. & Wilson E.O. 1990:** *The ants*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press, xii + 732 pp.
- Holloway B.A. 1962:** A new species of *Ceratognathus* Westwood (Coleoptera: Lucanidae) from New Zealand. *Transactions of the Royal Society of New Zealand: Zoology* 2(12): 69–72.

- Howard R.W., McDaniel C.A. & Blomquist G.J. 1980:** Chemical Mimicry as an Integrating Mechanism: Cuticular Hydrocarbons of a Termitophile and Its Host. *Science* 210: 431–433.
- Howden H.F. 1955:** Biology and taxonomy of North American beetles of the subfamily Geotrupinae, with revisions of the genera *Bolbocerosoma*, *Eucanthus*, *Geotrupes*, and *Peltotrupes* (Scarabaeidae). *Proceedings of the United States National Museum* 104: 151–319.
- Howden H.F. 1971a:** Key to the new world Cremastocheilini, with notes and description of a new genus (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 73(2): 224–230.
- Howden H.F. 1971b:** Five unusual genera of New World Scarabaeidae (Coleoptera). *The Canadian Entomologist* 103: 1463–1471.
- Howden H.F. 1973:** *Scarabatermes amazonensis*, a new genus, new species, of termitophilous Scarabaeidae (Coleoptera). *The Canadian Entomologist* 105: 29–33.
- Howden H.F. & Gill B.D. 1988:** *Xenocanthus*, a new genus of inquiline Scarabaeidae from southeastern Venezuela (Coleoptera). *Canadian Journal of Zoology* 66: 2071–2076.
- Howden H.F. & Gill B.D. 1993:** A second species of *Termitoderus* from Angola and Namibia (Scarabaeidae: Aphodiinae: Termitoderini). *Sociobiology* 21: 203–208.
- Howden H.F. & Gill B.D. 2003:** The Mexican and Central American species of *Astaenomoechus* (Coleoptera, Scarabaeidae, Ceratocanthinae). *Sociobiology* 42(2): 201–242.
- Howden H.F., Howden A. & Holloway G. 2007:** Digging down under: Australian Bolboceratini, their habits and a list of species (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae). *Zootaxa* 1499: 47–59.
- Howden H.F. & Storey R.I. 1992:** Phylogeny of the Rhyparini and the new tribe Stereomerini, with descriptions of new genera and species (Coleoptera; Scarabaeidae; Aphodiinae). *Canadian Journal of Zoology* 70: 1810–1823.
- Huang H. & Chen C.-C. 2022:** Rediscovery of the myrmecophilous Lucanid genus *Xizangia* Zhang, 1988 from southwest China (Coleoptera: Scarabaeoidea: Lucanidae). *Zootaxa* 5116(4): 517–549.
- Ivens A.B.F. 2015:** Cooperation and conflict in ant (Hymenoptera: Formicidae) farming mutualisms – a review. *Myrmecological News* 21: 19–36.
- Iwata R., Araya K. & Johki Y. 1992:** The community of arthropods with spherical postures, including *Madrasostes kazumai* (Coleoptera: Ceratocanthidae), found from the abandoned part of a nest of *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) in Tokara-Nakanoshima Island, Japan. *Sociobiology* 20(3): 233–244.
- Jameson M.L. & Swoboda K.A. 2005:** Synopsis of Scarab Beetle Tribe Valgini (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) in the New World. *Annals of the Entomological Society of America* 98(5): 658–672.
- Janssens A. 1949:** Un Scarabaeinae termitophile nouveau du Congo belge. *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines* 42(2): 183–184.
- Jiménez-Ferbans L. & Amat G. 2009:** The passalid beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea: Passalidae) from Caribbean region of Colombia. *Caldasia* 31(1): 155–173.
- Johki Y., Araya K. & Kon M. 1998:** Further Notes on the Microhabitat of *Taeniocerus pygmaeus* (Coleoptera, Passalidae). *Elytra* 26(1): 141–143.
- Kakizoe S., Jiang R.-X., Cai H.-H. & Wang S. 2021:** *Sphaeraphodius gaohani*, a new genus and species of Aphodiini (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae) from Guangxi, China. *Zootaxa* 4949(2): 333–340.

- Kakizoe S., Kakinuma S., Hoshino K., Hashim R., Abdullah N.A. & Maruyama M. 2023:** Myrmecophily of the enigmatic stag beetle *Torynognathus chrysomelinus* (Coleoptera: Lucanidae: Lucaninae) with remarks on adult morphology, immature stages, and systematic position. *Entomological Science* 26: e12539.
- Kakizoe S., Liang W.-R., Myint K.M. & Maruyama M. 2020:** *Termitotrox icarus* sp. nov. (Coleoptera: Scarabaeidae): a new termitophilous beetle from Myanmar with observations of carrying behavior by host termites. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* 60(2): 427–436.
- Kakizoe S. & Maruyama M. 2015:** *Termitotrox venus* sp. n. (Coleoptera, Scarabaeidae), a new blind, flightless termitophilous scarab from Cambodia. *ZooKeys* 513: 13–21.
- Kakizoe S., Maruyama M. & Masumoto K. 2019:** *Megasybacodes brevitarsis*, a new genus and species of Rhyparini (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae) from Borneo. *Zootaxa* 4568(1): 139–148.
- Kakizoe S., Sokh H. & Maruyama M. 2022:** Description of the Male of *Eocorythoderus incredibilis* (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae: Corythoderini). *Japanese Journal of Systematic Entomology* 28(1): 95–97.
- Kensley B.F. 1971:** Termitophilous isopods from southern Africa. *Annals of the South African Museum* 57(7): 131–147.
- Kistner D.H. 1979:** Social and evolutionary significance of social insect symbionts. In: **Hermann H.R. (ed.):** *Social insects, Volume I*. New York: Academic Press, pp. 339–413.
- Kistner D.H. 1982:** The Social Insects' Bestiary. In: **Hermann H.R. (ed.):** *Social Insects, Volume III*. New York: Academic Press, pp. 1–244.
- Kloft W.J., Woodruff R.E. & Kloft E.S. 1979:** *Formica integra* (Hymenoptera: Formicidae) IV. Exchange of food and trichome secretions between worker ants and the inquiline beetle, *Cremastocheilus castaneus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Tijdschrift voor Entomologie* 122(3): 47–57.
- Komatsu T., Maruyama M., Hasin S., Woraguttanon V., Wiyanan S. & Sakchoowong W. 2015:** Observations of immature and adult stages of the myrmecophilous cetoniine beetle *Campsiura nigripennis* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Entomological Science* 18: 288–291.
- Kon M., Araya K. & Johki Y. 1996:** On the Microhabitat of *Taeniocerus pygmaeus* (Coleoptera, Passalidae). *Elytra* 24(1): 47–48.
- Král D. & Hájek J. 2015:** A second species of *Cheleion* from Johor, Malaysia (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae, Stereomerini). *ZooKeys* 532: 87–97.
- Krell F.-T. & Philips T.K. 2010:** *Formicdubius* Philips & Scholtz from South Africa, a junior synonym of *Haroldius* Boucomont, and a survey of the trichomes in the African species (Coleoptera, Scarabaeidae, Onthophagini). *ZooKeys* 34: 41–48.
- Krikken J. 1970:** *Termitaxis holmgreni* gen. nov., sp. nov., a blind flightless termitophilous scarab from Peru (Coleoptera: Aphodiidae). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Academie van Wetenschappen* 73: 469–476.
- Krikken J. 1972:** Species of the south american genus *Lomanoxia* (Coleoptera: Aphodiidae). *Studies on the Fauna of Suriname and other Guyanas* 53: 68–83.
- Krikken J. 2008a:** Two new species from Kenya in the physogastric termitophilous genus *Termitoderus* Mateu 1966 (Coleoptera Scarabaeidae Aphodiinae). *Tropical Zoology* 21: 153–162.
- Krikken J. 2008b:** Blind, flightless termitophiles of the genus *Termitotrox* in East Africa: Three new species with a generic review (Coleoptera: Scarabaeidae: Termitotroginae). *Tijdschrift voor Entomologie* 151: 65–75.
- Krishna K. & Weesner F.M. (eds) 1969:** *Biology of Termites*. New York: Academic Press, viii + 613 pp.

- Krishna K., Grimaldi D.A., Krishna V. & Engel M.S. 2013:** Treatise on the Isoptera of the World: Volume I, Introduction. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 377: 1–200.
- Lachaud J.-P., Lenoir A. & Witte V. 2012:** Ants and Their Parasites. *Psyche* 2012: 342157.
- Lavelle P., Blanchart E., Martin A., Martin S. & Spain A. 1993:** A Hierarchical Model for Decomposition in Terrestrial Ecosystems: Application to Soils of the Humid Tropics. *Biotropica* 25(2): 130–150.
- Lea A.M. 1910:** Australian and Tasmanian Coleoptera inhabiting or resorting to the nests of ants, bees and termites. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 23: 116–225.
- LeClerc M.G., McClain D.C., Black H.L. & Jorgensen C.D. 1987:** An inquiline relationship between the tailless whip-scorpion *Phrynus gervaisii* and the giant tropical ant *Paraponera clavata*. *The Journal of Arachnology* 15: 129–130.
- Leleup N. 1975:** Contributions à l'étude des Coléoptères Psélaphides de l'Afrique: 19. Genres et espèces termitobies de la region ethiopienne. *Bulletin & Annales de la Société Royale d'entomologie de Belgique* 111: 210–247.
- Li Z.-Q., Liu B.-R., Zeng W.-H., Xiao W.-L., Li Q.-J. & Zhong J.-H. 2013:** Character of cellulase activity in the guts of flagellate-free termites with different feeding habits. *Journal of Insect Science* 13: 37.
- Lofgren C.S., Banks W.A. & Glancey B.M. 1975:** Biology and control of imported fire ants. *Annual Review of Entomology* 20: 1–30.
- Lu Y., Ballerio A., Wang S., Zou Z., Gorb S.N., Wang T., Li L., Ji S., Zhao Z., Li S., Tong Y., Chen Y., Zhuo D., Luo C., Zhang W., Liu N., Gu Q. & Bai M. 2022:** The evolution of conglobation in Ceratocanthinae. *Communications Biology* 5: 777.
- Luederwaldt H. 1911:** Quatro lamellicorneos termitophilos. *Revista do Museu Paulista* 8: 405–413.
- Luederwaldt H. 1931:** As especies sul-americanas de *Bolboceras*. *Revista do Museu Paulista* 17: 427–454.
- Mann W.M. 1911:** On some northwestern ants and their guests. *Psyche* 18: 102–109.
- Márquez-Luna J. 1994:** *Coleopterofauna asociada a detritos de Atta mexicana (F. Smith) (Hymenoptera: Formicidae) en dos localidades del norte de Morelos*, Unpublished Thesis. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México, 134 pp.
- Martínez R.J., Guzmán G.A.V., Quirós D.I. & Emmen D. 2021:** Associated pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpiones) with waste heaps of *Atta colombica* (Guérin-Ménéville, 1844) (Hymenoptera: Formicidae) in Panama. *Revista Chilena de Entomología* 47(1): 67–74.
- Maruyama M. 2009:** *Rhinocerotopsis nakasei* (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae), a new genus and species of Stereomerini from Peninsular Malaysia. *Esakia* 49: 103–106.
- Maruyama M. 2010:** A new genus and species of myrmecophilous aphodiine beetle (Coleoptera, Scarabaeidae) inhabiting the myrmecophytic epiphyte *Platyserium* sp. (Polypodiaceae) in the Bornean rainforest canopy. *ZooKeys* 34: 49–54.
- Maruyama M. 2012a:** A new genus and species of flightless, microphthalmic Corythoderini (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae) from Cambodia, associated with *Macrotermes* termites. *Zootaxa* 3555: 83–88.
- Maruyama M. 2012b:** *Termitotrox cupido* sp. n. (Coleoptera, Scarabaeidae), a new termitophilous scarab species from the Indo-Chinese subregion, associated with *Hypoitermes* termites. *ZooKeys* 254: 89–97.
- Mateu J. 1966:** Un nouveau Corythoderini termitophile récolté dans l'Ennedi (Col. Scarabaeidae Aphodiinae). *Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire* 28(2): 717–721.

- McKenna D.D. & Farrell B.D. 2009:** Beetles (Coleoptera). In: **Hedges S.B. & Kumar S. (eds):** *The Timetree of Life*. Oxford: Oxford University Press, pp. 278–289.
- Mencl L. 2011:** A new genus and a new species of the subfamily Termitoderinae (Coleoptera: Aphodiidae). *Folia Heyrovskyana* 19: 13–20.
- Mudge A. 1986:** A mating aggregation of the myrmecophilous scarab *Cremastocheilus crinitus pugetanus* Casey (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin* 40(3): 245–256.
- Mynhardt G. 2013:** Declassifying Myrmecophily in the Coleoptera to Promote the Study of Ant-Beetle Symbioses. *Psyche* 2013: e696401.
- Mynhardt G. & Wenzel J. 2010:** Phylogenetic analysis of the myrmecophilous *Cremastocheilus* Knoch (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae), based on external adult morphology. *ZooKeys* 34: 129–140.
- Nagai S. 2001:** Notes on some SE. Asian stag-beetles (Coleoptera, Lucanidae), with descriptions of several new taxa (2). *Gekkan-Mushi* 367: 2–4.
- Navarrete-Heredia J.L. 1996:** Is the apparent rarity of *Liatongus monstrosus* (Bates) (Coleoptera: Scarabaeidae) real or an artifact of collecting? *The Coleopterists Bulletin* 50(3): 216–220.
- Navarrete-Heredia J.L. 2001:** Beetles Associated with *Atta* and *Acromyrmex* Ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini). *Transactions of the American Entomological Society* 127(3): 381–429.
- Neita-Moreno J. 2021:** A review of the black species of *Cyclocephala* Dejean (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) from Colombia. *Zootaxa* 5026(1): 1–58.
- Nomura S. 1943:** Zur Kenntnis der Aphodiiden aus Mikronesien (Coleoptera: Scarabaeidae). *Mushi* 15: 77–82.
- Ocampo F.C. 2006:** Phylogenetic Analysis of the Scarab Family Hybosoridae and Monographic Revision of the New World Subfamily Anaidinae (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* 19: 1–209.
- O’Keefe S.T. 2000:** Ant-like stone beetles, ants, and their associations (Coleoptera: Scydmaenidae; Hymenoptera: Formicidae; Isoptera). *Journal of the New York Entomological Society* 108: 273–303.
- Orozco J. 2012:** Monographic Revision of the American Genus *Euphoria* Burmeister, 1842 (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae). *The Coleopterists Society Monograph* 11: 1–182.
- Ott R., Beeren C.V., Hashim R., Witte V. & Harvey M.S. 2015:** *Sicariomorpha*, a New Myrmecophilous Goblin Spider Genus (Araneae, Oonopidae) Associated with Asian Army Ants. *American Museum Novitates* 3843: 1–14.
- Pardo-Locarno L.C., Morón M.Á. & Gaigl A. 2006:** Los estados inmaduros de *Coelosis biloba* (Coleoptera: Melonthidae: Dynastinae) y notas sobre su biología. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77: 215–224.
- Parker J. 2016:** Myrmecophily in beetles (Coleoptera): Evolutionary patterns and biological mechanisms. *Myrmecological News* 22: 65–108.
- Parmentier T., Dekoninck W. & Wenseleers T. 2014:** A highly diverse microcosm in a hostile world: a review on the associates of red wood ants (*Formica rufa* group). *Insectes Sociaux* 61: 229–237.
- Paulian R. 1947:** Un *Termitotrox* [Col. Scarabaeidae] de Côte d’Ivoire. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 52(8): 134–136.
- Paulian R. 1949:** Un nouvel *Alloscelus* myrmécophile [Col. Scarabaeidae]. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 54(5): 80.

- Paulian R. 1977:** The Australian Ceratocanthidae (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of the Australian Entomological Society* 16: 261–265.
- Paulian R. 1982:** Révision des Cératocanthides (Coleoptera Scarabaeoidea) d'Amérique du Sud. *Memoires Muséum Nationale d'Histoire Naturelle, Série A, Zoologie* 124: 1–110.
- Paulsen M.J. 2002:** Observations on Possible Myrmecophily in *Stephanucha pilipennis* Kraatz (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) in Western Nebraska. *The Coleopterists Bulletin* 56(3): 451–452.
- Paulsen M.J. & Mondaca J.E. 2006:** Revision of the South American Ceratognathini (Coleoptera: Lucanidae: Aesalinae) with the description of a new genus and a new species. *Zootaxa* 1191: 1–19.
- Pereira P.F.S. 1954:** A new myrmecophilous scarabaeid beetle from the Philippine Islands with a review of *Haroldius*. *Psyche* 61(1): 1–8.
- Pervez A. 2018:** Termite Biology and Social Behaviour. In: **Khan M.A. & Ahmad W. (eds):** *Termites and Sustainable Management*. Cham: Springer International Publishing, pp. 119–143.
- Philips T. K. & Bell K.A. 2009:** *Attavicinus*, a New Generic Name for the Myrmecophilous Dung Beetle *Liatongus monstrosus* (Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin* 62(1): 67–81.
- Philips T.K., Edmonds W. & Scholtz C. 2004:** A phylogenetic analysis of the New World tribe Phanaeini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): Hypotheses on relationships and origins. *Insect Systematics & Evolution* 35(1): 43–63.
- Philips T.K. & Scholtz C.H. 2000:** A new genus and species of trichome-bearing dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) from South Africa. *African Entomology* 8(2): 227–231.
- Pisno R.M., Salazar K., Lino-Neto J., Serrão J.E. & DeSouza O. 2019:** Termitariophily: expanding the concept of termitophily in a physogastric rove beetle (Coleoptera: Staphylinidae). *Ecological Entomology* 44(3): 305–314.
- Pittino R. 2006:** Two new genera and species of Asian Rhyparinae (Coleoptera, Aphodiidae). *Fragmenta Entomologica* 38(1): 83–107.
- Puker A., Lopes-Andrade C., Rosa C.S. & Grossi P.C. 2012:** New Records of Termite Hosts for Two Species of *Hoplopyga*, with Notes on the Life Cycle of *Hoplopyga brasiliensis* (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae). *Annals of the Entomological Society of America* 105(6): 872–878.
- Puker A., Rosa C.S., Orozco J., Solar R.R.C. & Feitosa R.M. 2015:** Insights on the association of American Cetoniinae beetles with ants. *Entomological Science* 18: 21–30.
- Ratcliffe B.C. 1976:** Notes on the biology of *Euphoriaspis hirtipes* (Horn) and descriptions of the larva and pupa (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin* 30(3): 217–225.
- Ratcliffe B.C. 1984:** A review of the PenichroLucaninae with analyses of phylogeny and biogeography, and description of a second New World species from the Amazon Basin (Coleoptera: Lucanidae). *Quaestiones Entomologicae* 20: 60–87.
- Ratcliffe B.C. & Skelley P.E. 2011:** Description of the Larva of *Homophileurus integer* (Burmeister, 1847) (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini), with Notes on Biology and a Key to the Known Larvae of New World Phileurini. *The Coleopterists Bulletin* 65(3): 297–304.
- Renneson J.-L., Drumont A., Grotz R. & Dekoninck W. 2012:** A propos de *Protaetia (Potosia) metallica* (Herbst, 1782) en Belgique et au Grand-Duché de Luxembourg (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae). *Lambillionea* 112(3): 263–279.

- Rettenmeyer C.W. 1961:** *Arthropods associated with neotropical army ants with a review of the behavior of these ants (Arthropoda; Formicidae: Dorylinae)*. Unpublished Ph.D. Thesis. Lawrence: The University of Kansas, 604 pp.
- Rettenmeyer C.W. 1962:** The behavior of millipeds found with neotropical army ants. *Journal of the Kansas Entomological Society* 35(4): 377–384.
- Rettenmeyer C.W., Rettenmeyer M.E., Joseph J. & Berghoff S.M. 2011:** The largest animal association centered on one species: the army ant *Eciton burchellii* and its more than 300 associates. *Insectes Sociaux* 58(3): 281–292.
- Reyes-Castillo P. 1970:** Coleoptera, Passalidae: Morfología y división en grandes grupos; géneros americanos. *Folia Entomológica Mexicana* 20–22: 3–240.
- Reyes-Castillo P. & Martínez A. 1979:** Nuevos Rhyparini neotropicales, con notas sobre su biología (Coleoptera Sacarabaeidae, Aphodiinae). *Folia Entomológica Mexicana* 41: 115–133.
- Ritcher P.O. 1958:** Biology of Scarabaeidae. *Annual Review of Entomology* 3: 311–334.
- Rojas P. 1986:** *Artrópodos de las acumulaciones de detritus de Atta mexicana (F. Smith) en una zona árida del centro de México*. Unpublished Thesis. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México, 104 pp.
- Rojas P. 1989:** Entomofauna asociada a los detritos de *Atta mexicana* (F. Smith) (Hymenoptera: Formicidae) en una zona árida del centro de México. *Acta Zoológica Mexicana (Nova Série)* 33: 1–51.
- Scholtz C.H. & Grebennikov V.V. 2016:** Scarabaeiformia Crowson, 1960. In: **Beutel R.G. & Leschen R.A.B. (eds):** *Coleoptera, Beetles, Volume 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim)*. Berlin: De Gruyter, pp. 345–425.
- Schoolmeesters P. 2024:** World Scarabaeidae Database (version 2024-07-08). In: **O. Bánki, Y. Roskov, M. Döring, G. Ower, D. R. Hernández Robles, C. A. Plata Corredor, T. Stjernegaard Jeppesen, A. Örn, L. Vandepitte, D. Hobern, P. Schalk, R. E. DeWalt, K. Ma, J. Miller, T. Orrell, R. Aalbu, J. Abbott, R. Adlard, C. Aedo, et al. (eds):** I. Catalogue of Life, Amsterdam, Netherlands. Available from <https://www.catalogueoflife.org/> (Accessed 04.08.2024)
- Schultheiss P., Nooten S.S., Wang R., Wong M.K.L., Brassard F. & Guénard B. 2022:** The abundance, biomass, and distribution of ants on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119(40): e2201550119.
- Schuster J. 1984:** Passalid beetle (Coleoptera: Passalidae) inhabitants of leaf-cutter ant (Hymenoptera: Formicidae) detritus. *Florida Entomologist* 67(1): 175–176.
- Seevers C.H. 1957:** *A monograph on the termitophilous Staphylinidae, Coleoptera*. Chicago: Chicago Natural History Museum, 334 pp.
- Shabalin S.A. 2019:** The First Description of the Larva in the Genus *Clinterocera* Motschulsky (Coleoptera, Scarabaeidae: Cetoniinae). *Entomological Review* 99(3): 403–406.
- Silveira F., Santos J., Viana L., Falqueto S., Vaz-de-Mello F. & Fernandes G. 2006:** Predation on *Atta laevigata* (Smith 1858) (Formicidae Attini) by *Canthon virens* (Mannerheim 1829) (Coleoptera Scarabaeidae). *Tropical Zoology* 19: 1–7.
- Silvestri F. 1940:** Descrizione di un nuovo genere termitofilo di Scarabaeidae (Insecta Coleoptera) del Brasile. *Bollettino di Laboratorio di Entomologia Agraria* 3: 344–353.
- Skelley P.E. 2007:** Generic limits of the Rhyparini with respect to the genus *Termitodius* Wasmann, 1894 (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Insecta Mundi* 9: 1–9.

- Skelley P., Clavijo-Bustos J. & Keller O. 2022:** Extinct or extant? A new species of *Termitodius* Wasmann, 1894, (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae: Rhyparini) with a short review of the genus. *Insecta Mundi* 0915: 1–14.
- Ślipiński A. & Lawrence J. (eds). 2019:** *Australian Beetles Volume 2: Archostemata, Myxophaga, Adepaga, Polyphaga (part)*. Melbourne: CSIRO Publishing, 738 pp.
- Sousa R. & Vaz-de-Mello F.Z. 2023:** *Balleriolus*, a new termitophilous genus of Ceratocanthinae (Coleoptera: Hybosoridae) from South America and notes on termitophily in the tribe Scarabatermitini. *Journal of Natural History* 57: 1377–1395.
- Stebnicka Z.T. 1999:** A new genus and species of termitophilous Eupariini from Ecuador with checklist of the Neotropical genera [Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiinae]. *Acta Zoologica Cracoviensia* 42(2): 289–295.
- Stebnicka Z.T. 2007:** New species of *Iarupea* Martínez and morphological specializations among related taxa associated with ants and termites (Coleoptera: Scarabaeidae: Eupariini). *Revue Suisse de Zoologie* 114(3): 573–590.
- Stebnicka Z.T. & Skelley P. 2009:** A revision of the genus *Haroldiataenius* Chalumeau (Scarabaeidae: Aphodiinae: Eupariini). *Insecta Mundi* 62: 1–16.
- Storey R.I. & Howden H.F. 1996:** Revision of *Australoxenella* Howden & Storey in Australia (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Memoirs of the Queensland Museum* 39(2): 365–380.
- Tangelder I. & Krikken J. 1982:** Termitophilous scarabs of the tribe Corythoderini: A taxonomic review (Coleoptera: Aphodiidae). *Zoologische Verhandelingen* 194: 3–114.
- Thomas J., Schonrogge K. & Elmes G. 2005:** Specializations and Host Associations of Social Parasites of Ants. In: **Fellowes M.D.E., Holloway G.J. & Rolff J. (eds):** *Insect Evolutionary Ecology*. St. Albans: Royal Entomological Society, pp. 475–514.
- Tschinkel W.R. 2021:** *Ant architecture: the wonder, beauty, and science of underground nests*. Princeton: Princeton University Press, xiii + 227 pp.
- Usnick S.J. 2000:** Behavior of the beetle inquiline, *Cremastocheilus saucius*, and its host ant, *Pogonomyrmex occidentalis*, during entrance into the ants' nest. *Entomological News* 111(5): 385–386.
- Vander Meer R.K. & Wojcik D.P. 1982:** Chemical Mimicry in the Myrmecophilous Beetle *Myrmecaphodius excavaticollis*. *Science* 218: 806–808.
- Vanin S.A., Costa C. & Fontes L.R. 1983:** Larvae of Neotropical Coleoptera. VI. Scarabaeidae, Dynastinae, Phileurini. *Papéis Avulsos de Zoologia* 35(5): 55–72.
- Vårdal H. & Forshage M. 2010:** A new genus and species and a revised phylogeny of Stereomerini (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae), with notes on assumedly termitophilic aphodiines. *ZooKeys* 34: 55–76.
- Vaurie P. 1960:** A revision of the genus *Diplotaxis* (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae). Part 2. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 120: 161–434.
- Vaz-de-Mello F.Z., Louzada J.N.C. & Schoereder J.H. 1998:** New Data and Comments on Scarabaeidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) Associated with Attini (Hymenoptera: Formicidae). *The Coleopterists Bulletin* 52(3): 209–216.
- Waage J.K. 1979:** The evolution of insect/vertebrate associations. *Biological Journal of the Linnean Society* 12: 187–224.
- Wasmann E. 1890:** *Vergleichende Studien über Ameisegäste und Termitengäste*. Haag: Martinus Nijhoff, 97 pp.

- Wasmann E. 1894:** *Kritisches Verzeichniss der Myrmekophilen und Termitophilen Arthropoden, Mit Angabe der Lebensweise und mit Beschreibung neuer Arten.* Berlin: Felix L. Dames, xiii + 231 pp.
- Wasmann E. 1903:** Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen. *Biologisches Zentralblatt* 23: 63–72.
- Wasmann E. 1918:** Myrmecophile und termitophile Coleopteren aus Ostindien, hauptsächlich gesammelt von P.J. Assmuth S.J. II. Scarabaeidae. *Wiener Entomologische Zeitung* 37: 1–23.
- Wasmann E. 1925:** Die Ameisenmimikry. *Die Naturwissenschaften* 13(47): 944–951.
- Wasmann E. 1900:** Zur Kenntnis der termitophilen und myrmekophilen Cetoniden Südafrikas. *Illustrierte Zeitschrift für Entomologie* 5: 65–68, 103–104.
- Wheeler W.M. 1908:** Studies on myrmecophiles. I. *Cremastochilus*. *Journal of the New York Entomological Society* 16: 68–79.
- Wheeler W.M. 1910:** *Ants: their structure, development and behavior.* New York: Columbia University Press, xxv + 663 pp.
- Windsor Jr. J.K. 1964:** Three scarabaeid genera found in nests of *Formica obscuripes* Forel in Colorado. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 63(4): 205–209.
- Wojcik D.P., Banks W.A., Hicks D.M. & Summerlin J.W. 1977:** Fire ant myrmecophiles: new hosts and distribution of *Myrmecaphodius excavaticollis* (Blanchard) and *Euparia castanea* Serville (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin* 31(4): 329–334.
- Wojcik D.P., Smittle B.J. & Cromroy H.L. 1991:** Fire ant myrmecophiles: feeding relationships of *Martinezia dutertrei* and *Euparia castanea* (Coleoptera: Scarabaeidae) with their host ants, *Solenopsis* spp. (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* 38: 273–281.
- Woodruff R.E. & Cartwright O.L. 1967:** A review of the genus *Euparixia* with description of a new species from nests of leaf-cutting ants in Louisiana (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings of the United States National Museum* 123: 1–21.
- Xu H., Qiu J.-Y. & Huang G.-H. 2018:** Taxonomy and natural history of the myrmecophilous genus *Clinterocera* Motschulsky, 1858 (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) from China and adjacent regions: revision of the *C. jucunda* species group. *Zootaxa* 4531(3): 301–352.
- Yamamoto S., Maruyama M. & Parker J. 2016:** Evidence for social parasitism of early insect societies by Cretaceous rove beetles. *Nature Communications* 7: 13658.
- Zhang Z.-Q., Hooper J., van Soest R., Pisera A., Crowther A., Tyler S., Schilling S., Eschmeyer W., Fong J., Blackburn D., Wake D., Wilson D., Reeder D.M., Fritz U., Hodda M., Guidetti R., Bertolani R., Mayer G., De Sena Oliveira I. & Richardson D. 2011:** Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and taxonomic richness. *Zootaxa* 3148: 7–237.