

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Studijní program Biologie

Studijní obor Ekologická a evoluční biologie

Katedra zoologie



Kateřina Kněnická

**Mechanismy sexuální selekce u listorohých brouků se
zaměřením na podčeleď Scarabaeinae (Coleoptera:
Scarabaeoidea)**

Sexual selection in Scarab beetles with emphasis to the subfamily
Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeoidea)

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Školitel: Mgr. Petr Šípek Ph.D.

Praha 2013

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu.

V Praze dne 23. 8. 2013

.....

podpis

Poděkování

Ráda bych poděkovala vedoucímu mé práce Mgr. Petru Šípkovi, Ph.D., který mi pomohl při zpracování této práce. Také bych chtěla poděkovat mé rodině, která mě podporovala během celého studia.

Abstrakt

Sexuální selekce je velice významným jevem v přírodě. V této práci jsem se zaměřila na mechanismy sexuální selekce u listorohých brouků s výrazným důrazem na skupinu Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeinae). V první části práce jsem se věnovala selekci a jejímu rozdělení. Dále jsem rozebrala pohlavní rozmnožování a s ním související jevy. Snažila jsem se popsat přehled forem sexuálního dimorfismu u jednotlivých čeledí skupiny Scarabaeoidea a popsat životní strategie podčeledi Scarabaeinae. Na závěr se zmiňuji o atraktivitě jedinců v souvislosti s výběrem partnera.

Klíčová slova: Brouci, sexuální selekce, evoluce, listorozí, konkurence, rohy brouků

Abstract

Sexual selection is a very important phenomenon in nature. In this work, I focused on the mechanisms of sexual selection in scarab beetles, with a strong emphasis on group Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeinae). The first part is devoted to selection and its classification the sexual reproduction and related effects. I tried to describe the list of forms of sexual dimorphism in individual families and groups of Scarabaeoidea and describe life strategies subfamilies Scarabaeinae. Finally I list the factors influencing the individual the attractiveness in the relation to mating success.

Key words: Coleoptera, sexual selection, evolution, scarab beetles, competition, horns beetles

Obsah

Úvod	7
1. Přírozený výběr - selekce	8
1.1. Typy selekce.....	8
1.2. Přírodní výběr.....	9
1.3. Pohlavní výběr.....	9
1.3.1. Síla sexuální selekce.....	11
1.3.2. Intrasexuální selekce.....	11
1.3.3. Intersexuální selekce.....	12
2. Pohlavní rozmnožování	14
2.1. Kopulace.....	14
2.2. Pohlavní dimorfismus.....	16
2.3. Rodičovská péče.....	17
2.4. Namlouvací rituály.....	17
3. Coleoptera	18
3.1. Skupina Scarabaeoidea.....	19
3.1.1. Lucanidae - roháčovití.....	20
3.1.2. Passalidae - vrzounovití.....	20
3.1.3. Trogidae - hlodáčovití.....	20
3.1.4. Glaresidae.....	21
3.1.5. Pleocomidae.....	21
3.1.6. Bolboceratidae.....	21
3.1.7. Diphylostomatidae.....	21
3.1.8. Geotrupidae - chrobákovití.....	22
3.1.9. Belohinidae.....	22
3.1.10. Ochodaeidae.....	22
3.1.11. Ceratocanthidae.....	22
3.1.12. Hybosoridae.....	22
3.1.13. Glaphyridae.....	23
3.1.14. Scarabaeidae - vrubounovití.....	23
3.1.14.1. Životní strategie podčeledi Scarabaeinae.....	23

3.1.14.1.1. „Paracoprids“	24
3.1.14.1.2. „Teleocoprids“	25
3.1.14.1.3. „Endocoprids“	25
3.1.15. Shrnutí základních forem pohlavního dimorfismu listorohých brouků	25
4. Úspěšnost páření v závislosti k ostatním aspektům	27
4.1. Fyzická atraktivita	27
4.1.1. Velikost těla	27
4.1.2. Rohy u brouků	28
4.1.2.1. Reprodukční taktiky	31
4.1.3. Délka a ozubení končetin	32
4.2. Reprodukční status	33
4.3. Rodičovská investice	33
4.4. Samičí volba <i>versus</i> intrasexuální selekce	34
5. Závěr	35
6. Literatura	36

Úvod

Hmyz patří k jednomu z nejvíce diverzifikovaných skupin živočichů (Mayhew 2007), přičemž brouci se svými 350 tisíci popsány druhy tvoří největší řád hmyzu. Na celém světě jsou stále objevovány nové a nové druhy hmyzu (Gaston 1991), proto se dá očekávat, že počet druhů brouků se bude zvyšovat. Přibližné odhady udávají, že může existovat až 5 milionů druhů (Gaston 1991).

Sexuální selekce je v přírodě velice důležitá. Pro produkci potomstva si jedinci z populace vybírají partnera a to je velmi významným evolučním činitelem. Pohlavní výběr byl rozpoznán již Charlesem Darwinem (Darwin 1859, podle Darwin a Komárek 2007), který rozdělil výběr na dva různé mechanismy. Prvním mechanismem je intrasexuální výběr (vnitrodruhová selekce). Vnitrodruhová selekce probíhá konkurencí mezi členy stejného pohlaví. Nejčastěji jedinci samčího pohlaví zápasí o šanci se zúčastnit reprodukce a mít potomstvo se samicí. Druhým mechanismem je intersexuální selekce, kde příslušník jednoho pohlaví si vybírá členy opačného pohlaví. Tento mechanismus ve zvířecí říši nejčastěji probíhá u samic, které si vybírají samce ke kopulaci. Výběr partnera se může konat díky variabilní fyzické atraktivitě. U jedinců může být posuzováno například zbarvení, velikost těla, rozměry jednotlivých částí těla jako jsou například rohy u brouků. Samice mohou při výběru partnera také přihlížet na rodičovskou investici vkládanou do potomstva (pomoc při budování hnízda), na poskytnutí kořisti pro samici před kopulací a namlouvací strategie samců (Thornhill 1976).

Sexuální selekce má za důsledek pohlavní dimorfismus, který nalezneme u živočichů ve velké škále. Jedinci obou pohlaví se od sebe liší nejen v pohlavních orgánech, ale mohou být dimorfni i v dalších ukazatelích jako jsou například velikost těla a rozměry jeho různých částí (př. externity u Scarabaeoidea), tvar těla, zbarvení a další.

V této práci se budu věnovat nadčeledi Scarabaeoidea se zaměřením na skupinu Scarabaeinae. Do skupiny listorohých brouků patří např. čeledi: Lucanidae (roháčovití), Scarabaeidae (vrubounovití), Geotrupidae (chrobákovití) a další. V této skupině se ve velké míře vyskytují formy sexuálního dimorfismu v podobě rohů, prodloužených končetin či například zvětšených tykadel. Výběžky ve většině případů nalezneme u samčího pohlaví a u samic rohy většinou chybí (Emlen et al. 2005). V rámci populace se často vyskytují jedinci s velkými i malými rohy. Samci podřizují své chování své tělesné morfologii.

1. Přirozený výběr - selekce

Přirozený výběr hraje naprosto nezastupitelnou roli v evoluci živých systémů. Působením selekce vznikají adaptivní vlastnosti a charakteristické rysy (Darwin 1859, podle Darwin a Komárek 2007). Přirozený výběr je definován jako proces nerovnoměrného předávání alel pocházejících od jednotlivých jedinců do genofondu následujících generací prostřednictvím potomků (Flegr 2007).

Přirozený výběr je proces, který může zvýhodňovat či naopak potlačovat jedince v populaci (Darwin 1859). Funguje na základě dvou selekčních výběrů, pomocí přírodní (ekologické) a pohlavní selekce. Výběr zpravidla vede ke snížení fenotypové variability (Reinhold 2010). Selektce je rozdělena do několika podskupin podle různých kritérií (viz níže). Opakem přirozeného výběru je výběr umělý, výběr řízený člověkem.

1.1. Typy selekce

V této podkapitole popíšeme rozdělení mechanismů selekčních tlaků. Jak bylo již zmíněno, přirozený výběr zahrnuje výběr pohlavní a přírodní. Obě z těchto selekcí se mohou dále dělit na měkkou a tvrdou selekci, na usměrňující, disruptivní a stabilizující selekci. Někteří autoři rozlišují i tzv. výběr rodičovský.

Selekci dělíme na **měkkou** a **tvrdou**. Tvrdá selekce je extrémnější než měkká. Odstraňuje všechny členy populace, kteří se nevejdou do určitého vymezeného intervalu vyžadované vlastnosti. Tvrdý výběr je nezávislý na denzitě jedinců a na množství odlišujících genotypů. U měkké selekce je to naopak (Wallace 1975). Měkký výběr preferuje jeden genotyp, který závisí na výskytu jedinců dalších genotypů (Wallace 1975). Odstraňuje jedince, kteří jsou pod relativní hodnotou jako například slabí jedinci populace. Výhodnější postavení mají ti členové populace, kteří jsou silnější, lépe vybavení (např. zbarvení), tací kteří mají lepší dovednosti v oblasti lovu aj. Tento výběr působí pomalu a postupně (Wallace 1975).

Selekci členíme podle preferencí fenotypu na tři typy. **Usměrňující selekce** (direkcionální) odstraňuje jedince z jedné strany fenotypové škály (př. příliš velké či příliš malé jedince). **Disruptivní selekce** je protikladem. Podporuje jedince vyskytující se v extrémní škále a vyřazuje takové členy populace, kteří jsou průměrní. Tato selekce vede k odstranění velké části populace, což může zapříčinit vznik dvou různých druhů. Oproti

disruptivnímu výběru **stabilizující selekce** odstraňuje pouze extrémní jedince. Jednotlivců se středním fenotypem se nedotýká (Flegr 2007; Reinhold 2010).

Běžně se v přírodě také vyskytuje **vnitrodruhový** a **mezidruhový** výběr. Vnitrodruhová selekce působí mezi členy stejného druhu. Dokáže postupně vytvářet a vylepšovat struktury jako orgány, vzorce chování, aj. (Flegr 2007). Mezidruhová kompetice rozhoduje, kdo vyhraje ze vzájemně si konkurujících druhů.

1.2. Přírodní výběr

Působením přírodního výběru jsou selektovány jedinci, kteří mají schopnost lépe odolávat vlivům biotických a abiotických faktorů vnějšího prostředí. To znamená, že jsou vybráni ti jedinci s větší životaschopností (viabilitou) nebo kteří nejvíce přispějí největším počtem potomků (Begon et al. 1997). Díky jeho působení vznikají struktury či vzorce chování s pozitivní adaptivní hodnotou, které přímo či nepřímo zlepšují šance organismů na přežití v přirozeném prostředí (Flegr 2007). Přírodní výběr a adaptace se vyskytuje pouze za přítomnosti fenotypové variability (Reinhold 2010).

Jedinci, jejichž genotyp se lépe podrobují podmínkám jejich vnějšího prostředí, jsou schopni přežít, dožít se reprodukčního věku a tak zanechat více potomstva než organizmy s méně výhodnými genotypy. Díky tomu bude v následující generaci rozšířenější frekvence alel lépe přizpůsobených genotypů k prostředí. Působením přírodního výběru vznikají adaptivní vlastnosti, které jsou předávány z generace na generaci. Naopak málo nebo jinak přizpůsobení jedinci se v daných podmínkách buď hůře reprodukuje a častěji umírají, nebo jsou základem pro vznik nového druhu (Flegr 2007).

1.3. Pohlavní výběr

Pohlavní výběr zahrnuje dva odlišné mechanismy. Intrasexuální výběr, kde dochází k přímému souboji o partnery a intersexuální selekce volící jedince opačného pohlaví (Darwin 1859, podle Darwin a Komárek 2007). Intrasexuální výběr má za následek například externity u brouků, jejich velikost těla atd. (tj. struktury související s bojem samců). Tyto dva mechanismy spolu úzce souvisí (Kotiaho 2002). Sexuální výběr má často za následek řízenou selekci směřovanou k větší velikosti znaku (Fairn et al. 2007).

Pohlavní výběr je méně invazivní než výběr přirozený. Sexuální selekce ovlivňuje

průchod genů na základě upřednostňování, nebo znevýhodňování fenotypu. Sexuální selekce je výběr, který vzniká z rozdílného kopulačního úspěchu mezi jedinci (Whitlock a Agrawal 2009). Systém páření má souvislost s intenzitou pohlavního výběru (Emlen a Oring 1977; Wiegmann a Nguyen 2006). Sexuální selekce je poměrně malá u monogamních skupin živočichů. Kdežto u vysoce polygamně žijících společností je pohlavní výběr intenzivní (Emlen a Oring 1977).

Sexuální výběr ve velké většině případů funguje jako měkký výběr. Pohlavní přitažlivost jedince závisí na relativní míře exprese druhotného pohlavního znaku vztažené k ostatním jedincům v populaci (Flegr 2007).

Pohlavní výběr může působit proti výběru přírodnímu a naopak (Petrie a Roberts 2007). Sexuální selekce preferuje strukturu u jedince (např. dlouhá ocasní pera), přičemž větší viabilitu mají jedinci s průměrnými strukturami. Pohlavním výběrem mohou vznikat různé morfologické struktury, vzorce chování, nápadné zbarvení aj. (Petrie a Roberts 2007). Dochází i ke vzniku složitých zasnubních tanců u některých druhů hmyzu nebo u některých pavouků a ke vzniku komplikovaných zpěvů u ptáků. Tyto struktury a vzorce chování však nemusí být pro své nositele vždy příhodné. Někdy mohou být škodlivé a tím snižovat jejich viabilitu. Nepříznivý fenotyp se vyskytuje kupříkladu u ptáků a jejich zbarvení per (*Pavo cristatus* Linné, 1758).

Části těla a jejich různé modifikace mohou ovlivňovat pohlavní výběr. Nicméně tyto struktury mají mnohdy i jinou funkci (lokomoční, krmící, senzorické, aj.) (Bonduriansky 2011).

V převážné většině síla pohlavního výběru nepůsobí stejně u samic a u samců. Většinou samčí pohlaví podléhá většímu sexuálnímu výběru. Samotná existence dvou pohlaví je nezbytnou podmínkou pro vznik pohlavního výběru. Sexuální selekci můžou podlehnout jedinci až po dosažení reprodukčního věku a též v přítomnosti partnera (to však nemusí nutně platit pro všechny případy intrasexuální selekce – postupné ustanovování hierarchie v samčích skupinách atp.).

Působením pohlavního výběru jsou selektováni jedinci s větší sexuální zdatností. Modely sexuální selekce předpovídají, že pohlavní druhotné znaky jsou vyjádřeny v poměru ke stavu jejich nositele (Kotiaho 2002). Odezva na pohlavní výběr může mít za následek snížení fitness populace a zvýšenou míru vymírání (McLain a Vives 1998).

Pohlavní výběr je setrvačný (Flegr 2007). Preference atraktantu při výběru sexuálního partnera pokračuje, i když pro jedince opačného pohlaví a následně i pro vlastní potomky bude nevýhodný a bude tak snižovat biologickou zdatnost jedince (Flegr 2007).

1.3.1. Síla sexuální selekce

Intenzita pohlavního výběru, která působí na obě pohlaví, se může ve velké míře lišit. Díky působení sexuální selekce dochází k rozdílnému vývoji morfologických znaků u obou pohlaví. Vznikají druhotné pohlavní znaky a tedy i často výrazný pohlavní dimorfismus.

Asymetrie intenzity selekce se odvíjí od odlišné nákladnosti investice do mikrogamet a makrogamet a v rozdílné nákladnosti obou rodičovských rolí (Flegr 2007). Samice mají větší gamety a mají jich omezené množství. Naproti tomu samčí pohlaví tvoří menší a početnější gamety než u samice. Pro vznik potomka je zapotřebí pouze jedna gameta od každého pohlaví. Proto samci mají vysokou nadprodukcii spermií a samičí gamety jsou naopak velké a nákladné, zpravidla v omezeném počtu.

K větší intenzitě pohlavního výběru dochází u druhů, u kterých pečuje pouze jeden rodič o své potomstvo. Někdy může docházet i k prohození rodičovských rolí a tím pádem i k záměně svého postavení v sexuální selekci (některé druhy s vnějším oplozením kupříkladu ryby, mořský koník či některé vodní ploštice).

U pohlavně dimorfních druhů, jedinec vlastnící extrémnější, nebo výraznější vzhled či struktury, kompetituje se členy stejného pohlaví a z tohoto důvodu podléhá intenzivnějšímu pohlavnímu výběru.

1.3.2. Intrasexuální selekce

Vnitropohlavní kompetice je konkurence mezi jedinci stejného pohlaví. Intrasexuální konkurence je nákladná (Frame 2012). Tato konkurence může mít mnoho podob. Sexuální konflikt je důležitým procesem, který může udržovat genetickou variabilitu komplementárních vlastností ovlivňující fitness jedince (Hall et al. 2008). Jedinci, kteří se nachází v konfliktu, mezi sebou mohou soupeřit pomocí fyzického zápasu nebo ritualizovaného souboje. U fyzického boje sokové proti sobě soupeří do doby, než je jeden ze samců poražený, někdy může dojít i k zabití protivníka. Ritualizovaný souboj probíhá až do té doby, než jedinci poznají, který ze soupeřů je silnější.

Kompetice mezi jedinci stejného pohlaví může mít také formu více či méně pasivního podrobování se výběru prováděnému jedinci opačného pohlaví (Flegr 2007).

U druhů s výraznou intrasexuální kompeticí se zpravidla vyskytují výrazné sekundární pohlavní znaky. Samci bojují o přístup k samici. Větší samci budou

pravděpodobněji silnější, než menší jedinci a s velkou pravděpodobností vyhrají (Kawano 2006).

Mezi samci také může docházet ke kompetici spermii. Konkurence spermatu může probíhat v několika rovinách. Protivníkově sperma může být ovlivněno fyzickou nebo chemickou cestou (Favila et al. 2005).

1.3.3. Intersexuální selekce

V mezipohlavní kompetici jedinec jednoho pohlaví, který více investuje do potomstva (obvykle samice), si vybírá z mnoha jedinců opačného pohlaví. Zpravidla si samice vybírají samce podle preference nějaké vlastnosti či znaku (např. výrazné zbarvení), jedná se o tzv. jev samičí volby neboli female's choice. Avšak u samic se může vyskytovat i vícenásobná preference (Frame 2012).

Mezi vlastnosti ideálního partnera patří nejvyšší biologická zdatnost a ochota maximálně investovat do péče o potomstvo. Nicméně, partneři, kteří budou zároveň velmi atraktivní a zároveň budou dobří otcové, jsou velmi vzácní nebo se v populaci nevyskytují. S tímto souvisí tzv. mimo párové rozmnožování (Flegr 2007). Samice pro kopulaci preferuje partnery s vysokou biologickou zdatností, ale potomky vychovává se samcem, který je ochotný co nejvíce investovat do potomků. Pro samce je toto chování logicky nevýhodné. Z tohoto důvodu vytváří různé strategie chování, aby zabránili kopulaci samice s jiným samcem (př. ochrana samice a teritoria, hlídání a blokáce samičího pohlavního traktu).

V současnosti existuje několik teorií, které vznik samičích preferencí vysvětlují např. fisherovský model koevoluce samičího znaku a samičí preference, model smyslového tahu, vnitrodruhového rozpoznávání a hypotézy dobrých genů (Flegr 2007).

Fisherovský model (Fisher 1930, podle Flegra 2007) ukazuje, že samice preferující nějaký znak u protějšího pohlaví se šíří pomocí genů do potomstva a takto se gen pro preferenci znaku postupně šíří populací.

Další hypotéza, smyslový tah (Boughman 2002, podle Flegra 2007), může být zodpovědná za fixaci genů pro určitý typ pohlavních preferencí. Organismy přijímají signály pomocí smyslů. Například zrakem jedinci mohou rozeznávat zbarvení, kresbu či velikost jedince opačného pohlaví a podle toho si vybírají sexuálního partnera.

Hypotéza handicapů byla objevena Zahavim (Zahavi 1975) a vysvětluje, proč si samice vybírá samce s handicapem. Nevýhoda jedince se může odvíjet od jeho

morfologických vlastností, stáří, nebo zranění jedince. Když si samice vybere partnera s handicapem, který se dožil do reprodukčního věku, tak to u něj naznačuje, že musí být velice zdatný, když s touto vadou přežil.

Hypotézy přímé výhody a dobrých genů předpokládají, že samičí preference daného druhotného pohlavního znaku je výhodná, neboť přítomnost této vlastnosti signalizuje genetickou kvalitu a zdatnost samce (Pekkala et al. 2009). Ale platí to pouze tehdy, pokud je tento znak obtížný na výrobu. Kvalitní samci si mohou dovolit mít tento náročný znak.

Některé modely ukazují, že samci, kteří vlastní dobře vyvinuté druhotné pohlavní znaky, sdělují svůj status (př. zdravotní stav, úspěšnost v sociálních interakcích) (Flegr 2007).

Samice mnoha druhů kopulují s více samci (polyandrie) a díky tomuto chování mají zřejmě lepší výhody kupříkladu v získání živin, rodičovské péči, vysoké fertility (Andersson 1994).

2. Pohlavní rozmnožování

Pohlavní rozmnožování může fungovat díky morfologické dvojtvárnosti gamet (mikrogamety, makrogamety). Mikrogamety obvykle produkují samci. Tyto pohlavní buňky jsou u většiny organismů zpravidla pohyblivé. Samci produkují vysoký počet spermií, nicméně většina těchto gamet není využita k vytvoření potomka. Samci předávají samicím mikrogamety v podobě ejakulátu přímou cestou do pohlavního ústrojí, či u některých skupin živočichů samci vytváří spermatofory. Produkce spermatického vaku může mít za následek významnou ztrátu hmotnosti samce (Thornhill 1976). Samice vlastní makrogamety, které jsou oproti mikrogametám velké a nepohyblivé.

Dospělí jedinci opačného pohlaví se aktivně vyhledávají za účelem reprodukce. Mechanizmy vyhledávání partnerů mohou být různé a u hmyzu nejčastěji tvoří samice feromony, díky kterým vábí samce.

Pohlavní rozmnožování má své výhody i řadu nevýhod. Náklady a výhody jsou nesouměrné pro samce a samice (Watson et al. 1998). Do negativních vlastností pohlavního rozmnožování se řadí možnost vymření populace. Mimoto, u většiny jedinců, reprodukce vyžaduje fyzický kontakt (nebezpečí přenosu infekce či parazita). Jedinec se při vyhledávání partnera vystavuje riziku predace. Vypátrání partnera je náročný proces z hlediska energie i času (Watson et al. 1998; Frame 2012). Vysoké vklady do rozmnožování snižují pravděpodobnost přežití jedince (Begon et al. 1997).

Přednosti pohlavního rozmnožování nejsou tak jednoznačné. Existuje mnoho modelů a hypotéz jaké jsou výhody pohlavního rozmnožování, proč se tato strategie stále udržuje a proč vůbec vznikla.

Při pohlavním rozmnožování se pomocí gamet mísí geny a tím vzniká odlišný genotyp potomků. S velkou pravděpodobností právě promíchání genů pomáhá druhům přežít, zajišťuje variabilitu a tím podstatně zvyšuje šance druhu na přežití v měnícím se prostředí. Pohlavní rozmnožování redukuje mutační procesy a tak vyvažuje cenu za pohlavnost (Whitlock a Agrawal 2009).

2.1. Kopulace

V tradičních systémech páření mohou samci čelit významným reprodukčním nákladům vyplývajících z vytváření atraktantů, produkci ejakulátu, poskytnutí

tzv. svatebních darů a rodičovské péče (Watson a Simmons 2010), dále obranu či poskytnutí teritoria (Frame 2012).

Samotný pohlavní akt je variabilní v čase a zároveň v přenosu sperma. Kupříkladu u komárů páření probíhá pouhých několik vteřin. Délka páření může mít efekt na samčí a samičí fitness (Edvardsson a Canal 2006). Dlouhý pohlavní styk poskytuje samcům čas na předání dostatečného množství spermatu (Edvardsson a Canal 2006). Předání kořisti a krmení samice během páření zvyšuje ochotu a prodlužuje dobu, kdy samec kopuluje se samicí (Thornhill 1976). Délka páření může být ovlivněna morfologickými specializacemi jako kupříkladu trny na samčím kopulačním orgánu (například u *Callosobruchus maculatus* (Fabricius, 1775)). Během páření samec trny roztáhne a tím předchází předčasnému ukončení kopulace, díky čemu má dost času transferovat dostatečné množství ejakulátu (Edvardsson a Canal 2006). Nicméně touto vzniklou modifikací může samec samicím velice ublížit (Cayetano et al. 2011).

Hmyz se rozmnožuje pohlavně, avšak někteří zástupci užívají partenogenetické rozmnožování.

Samice můžou kopulovat s jedním nebo i s více partnery. Pokud se páří mnohonásobně s odlišnými samci, může docházet k mezigametické kompetici (Flegr 2007). To znamená, že spermie, které pochází od různých samců, soutěží o oplodnění vajíčka. Šance na vítězství by mohla pozitivně korelovat s biologickými kvalitami spermií či s velikostí ejakulátu. Větší samci pravděpodobně předávají samicím objemnější ejakulát než poměrně malí jedinci (Møller a Jennions 2001).

Přenos spermatické tekutiny může probíhat ve více úrovních. Spermie se do samičího pohlavního traktu dostanou přímou cestou z pohlavního orgánu samce nebo pomocí spermatoforu (spermatického vaku). Transfer spermatu přes spermatický vak je považovaný za primitivní charakteristiku u hmyzu (Thornhill 1976). Během páření, samci darují samicí dvě složky: gamety nutné pro produkci potomstva a velký spermatofor naplněný různými substancemi, které samice pravděpodobně využijí k výživě (Favila et al. 2005). Ejakulát, získaný samicemi během kopulace, je resorbován a použit k produkci vajec. Velikost ejakulátu může ovlivnit samičí produkci potomků díky množství sekundárních substancí (Edvardsson a Canal 2006).

U některých brouků (př. *Onthophagus*) se samci okamžitě po kopulaci zapojují do dalších namlouvacích rituálů a snaží se o opětovnou kopulaci (Kotiaho 2002).

2.2. Pohlavní dimorfismus

Pohlavní dimorfismus se nachází napříč celou zvířecí říší. Pohlavní dvojtvarnost je vzhledová odlišnost pohlaví, kde jsou většinou samci vybaveni sekundárními sexuálními znaky (Darwin 1859, podle Darwin a Komárek 2007). Nicméně v převážné části celé zvířecí říše jsou samice velikostně větší než samci.

Je přirozené předpokládat, že se pohlavní dimorfismus vyvinul z pohlavně monomorfních druhů, ačkoli se také mohl uskutečnit obrácený evoluční vývoj (Kawano 2006).

Někteří živočichové vytváří své atraktanty pouze po omezený časový interval, jelikož zvýraznění (displej) je energeticky nákladné a jedinec se vystavuje nebezpečí predace. Tento jev můžeme pozorovat u některých kachnovitých (*Anserinae*).

U některých druhů např. u zlatohlávka druhu *Cotinis nitida* (Linnaeus, 1758) se vyskytuje jistá míra pohlavního dimorfismu. Avšak dimorfie jsou tak nepatrné, že nelze s jistotou určit, zda se jedná o samce či samici (skrytý, minoritní dimorfismus). Nejlepším ukazatelem pohlaví jsou právě genitálie jedinců (Pszczolkowski et al. 2008).

Za pohlavní dimorfismus je do značné míry odpovědný alometrický růst jedince. V přírodě existují tři různé typy alometrie (Kawano 2000). Statistická alometrie je poměr velikosti znaku (např. kusadla, rohy) vztažený k velikosti těla mezi jedinci stejného druhu a pohlaví uvnitř jednotlivého ontogenetického stupně. Fylogenetická alometrie se týká poměru velikosti znaku mezi druhy, které sdílejí společného předka uvnitř daného ontogenetického stupně. A poslední, ontogenetická alometrie se zaměřuje na kovarianci velikosti znaku a velikosti těla jedince během jeho vývoje (Kawano 2000).

Sekundární pohlavní znaky zpravidla zaujímají pozitivní alometrii či izometrii. Samčí velikost těla pozitivně koreluje s velikostí sexuálního znaku. Variabilita střídání znaku je většinou stanovená nutričními podmínkami během larválního stádia jedince či kratším larválním obdobím (př. Scarabaeidae) (Kawano 2000). Závislost velikosti těla a velikosti výrůstků nemusí být lineární, často ji ovlivňují i jiné environmentální faktory (např. kvalita potravy) (Simmons a Ridsdill-Smith 2011).

Alometrie může přetrvávat pouze u druhů s odlišujícím velikostním výběrem mezi pohlavími (Dale et al. 2007). Viditelné samčí rysy u pohlavně dvojtvarých brouků, jsou způsobeny pozitivní alometrií uvnitř všech druhů (Kawano 2006).

2.3. Rodičovská péče

Rodičovská péče může mít mnoho podob. Uniparentální péče je u jedinců, kde se pouze jeden z rodičů stará o potomstvo. Nicméně, výskyt tohoto typu opatrovnictví je u samců vcelku vzácným jevem. Péče otce zvyšuje fitness potomstva (Watson a Simmons 2010). Toto opatrování se nachází kupříkladu u mořského koníka (*Hippocampus guttulatus* Cuvier, 1829). Samci mohou vyrovnat rozdíl mezi relativní rodičovskou investicí poskytováním výživy pro samice (Thornhill 1976). U některých brouků (př. *Copris lunaris* (Linnaeus, 1758)) pečují samice během celého vývoje o své potomstvo a tím významně zvyšuje pravděpodobnost přežití potomků. Chrání potomstvo před případnou predací, napadení parazity a chrání hnízdo před výskytem hub, plísní atd. (Ridsdill-Smith 2003). Sekundárním typem je biparentální péče, kdy se oba z rodičů starají o své potomky. Nicméně většinou se rodičovská péče nevyskytuje.

2.4. Namlouvací rituály

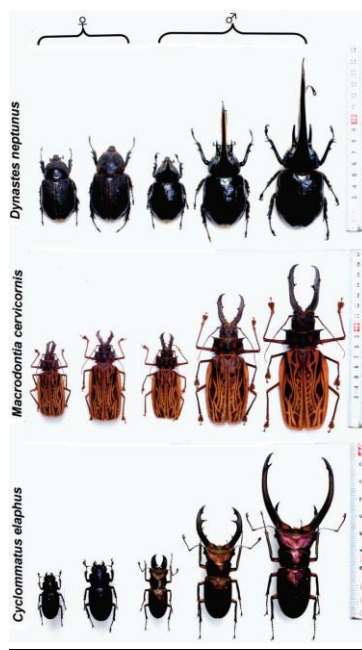
Jedinci se pomocí procesu namlouvání snaží přilákat jedince opačného pohlaví. Námluvy jsou realizovány vizuálními či postojovými signály. Některé skupiny hmyzu užívají zvukové signály (Reinhold 2010), další jsou kupříkladu pachové signály, žlázové sekrety, dary poskytnuté jedincem před kopulací a také třeba tanec. Samice variabilně preferují samčí podněty. Mohou si vybírat mezi samci a tím se stávají námluvy konkurenční. Svádění samice může také zahrnovat tzv. bubnování (Emlen 1997). Samec během kopulace vyleze na samici a „bubnuje“ předními končetinami na její pronotum (př. u *Onthophagus acuminatus* Harold, 1880) (Emlen 1997).

Velikostní poměr námluv je dědičný a geneticky koreluje se samčí kondicí (Watson a Simmons 2010). Tělesná velikost nekoreluje s intenzitou samčích námluv (Hall et al. 2008). Samci s lepšími namlouvacími rituály mají větší úspěch u samic a tím se tudíž může prodloužit doba trvání samotné kopulace (Watson a Simmons 2010). Vysoká intenzita dvoření samců má velmi pozitivní efekt na úspěšnost páření (Kotiaho 2002) a nižší kvalita námluv vede k nižšímu kopulačnímu úspěchu samců (Pekkala et al. 2009).

3. Coleoptera

Brouci jsou patrně nejvíce diverzifikovanou skupinou živočichů. Brouci se zpravidla vyznačují oválným či podlouhlým tvarem těla (Hernández et al. 2011), první pár křídel mají přeměněné v krovky a druhý pár křídel je blanitý. Coleoptera se řadí mezi holometabola (hmyz s proměnou dokonalou). To znamená, že larvální stádium je vývojově oddělené od dospělého stádiem kukly a následkem toho mají tyto jedinci různou morfologii. Larvy postrádají vnější základy křídel, pohlavních orgánů aj. Rozdílná morfologie umožňuje larvám a dospělým využívat různý typ biotopu. Tato skutečnost přináší jedincům výhody, jelikož si vzájemně nekonkurují (Liebherr a McHugh 2003).

Skupina Coleoptera obsahuje velký počet pohlavně dvojtvarých druhů. Nicméně, u většiny skupin brouků je pohlavní dimorfismus nenápadný, kde se samec a samice liší pouze malými či přímo mikroskopickými morfologickými rozdíly (Kawano 2006). Naopak někteří jedinci se vyznačují velice výrazným pohlavním dimorfismem. Například vyvinuté rohy (Scarabaeidae: Dynastinae), zvětšené mandibuly u roháčů (Lucanidae) a tesaříkovitých brouků (Cerambycidae), které jsou zobrazeny na obr. 1. Mezi rozdílné znaky u jedinců opačného pohlaví můžeme zařadit i zbarvení a strukturu krovek. Samice mají většinou méně výrazné zbarvení a mají hrubší strukturu krovek než samci.



Obrázek 1. Pohlavně dvojtvaré druhy: Dynastinae (*Dynastes neptunus* (Quensel, 1817)), Cerambycidae (*Macrodonia cervicornis* (Linnaeus, 1758)), a Lucanidae (*Cyclommatus elaphus* Gestro, 1881). (převzato z Kawano 2006).

3.1. Skupina Scarabaeoidea

Nadčeleď Scarabaeoidea neboli listoroží brouci patří do série Scarabaeiformia, podřádu Polyphaga. Scarabaeoidea se člení na několik čeledí: Lucanidae, Passalidae, Trogidae, Glaresidae, Pleocomidae, Bolboceratidae, Diphylostomatidae, Geotrupidae, Belohinidae, Ochodaeidae, Ceratocanthidae, Hybosoridae, Glaphyridae a Scarabaeidae (Scholtz a Grebennikov 2005).

Nadčeleď Scarabaeoidea je jedna z nejlépe studovaných skupin brouků (Browne a Scholtz 1999). Tato skupina zahrnuje brouky volně žijící, jedince s péčí o potomstvo a také brouky se subsociálním chováním (např. u čeledi Passalidae) (Browne a Scholtz 1999).

Většina brouků má zavalitý tvar těla s velkým štítem, přední tibie jsou rozšířené, obvykle zoubkované nebo otrněné a přizpůsobené k hrabání (Daly et al. 1998). Jeden z rozpoznatelných rysů u dospělých jedinců jsou jejich obvykle deseti-článková, vějířovitá tykadla (Leal 1998). Vějířky se skládají z lamel, které mohou být staženy k sobě či roztaženy do vějíře. Tykadla slouží jako senzorický aparát. Čich je velice důležitý zvláště u skupiny Scarabaeidae. Hraje nezastupitelnou roli při vyhledávání potravy (Panov 2010). U některých brouků je čich používán k vyhledávání partnera pomocí pohlavních feromonů (Ruther et al. 2000). Larvy označované jako ponravy s tělem obvykle ve tvaru písmene „C“ mají zpravidla dobře vyvinutá tykadla (neplatí u např. chrobáků) a končetiny (Browne a Scholtz 1999).

Většina druhů skupiny Scarabaeoidea patří mezi fytofágní skupiny. To znamená, že jedinci se živí částmi rostlin, nebo jejími produkty jako jsou kupříkladu zrající plody, nektar, listy, kořeny atd. (Leal 1988; Browne a Scholtz 1999). Další část listorohých jsou saprofágové, kteří se živí rozkládajícím se materiálem, včetně dřeva a trusu a kadaverikolní jedinci živící se mršinami. Dokonce u některých jedinců může docházet k predaci jiného hmyzu (např. u některých zlatohlávků) (Browne a Scholtz 1999). Někteří brouci jsou specializovaní jako predátoři anebo komenzálové v mravenčích či termitích hnízdech (hlavně u zlatohlávků) (Daly et al. 1998).

3.1.1. Lucanidae - roháčovití

Roháči mají zpravidla zvětšené mandibuly, které používají v bojích. Dospělci mají deseti-článková tykadla se třemi až sedmi lamelami. Samice jsou obvykle menší než samci s malými kusadly. Samice se od sebe moc neliší, co se týče mandibulární a tělesné délky (Iguchi 2013). Dospělci mají deseti-segmentovaná tykadla s tří až sedmi lamelami. Larvy se živí rozkládajícím dřevem. Larvy se často vyskytují ve dřevě současně s dospělci. Kvalita larvální stravy je velice důležitá pro rozměry těla jedince v dospělosti (Harvey a Gange 2006). U roháčů se vyskytuje široký pohlavní dimorfismus.

3.1.2. Passalidae - vrzounovití

Passalidae (vrzounovití) se vyskytují v Americe, Austrálii a Africe. Dospělci mají deseti-článková tykadla se třemi až šesti lamelami. Dospělci mají výrazně oddělený štít od krovek. Krovky mají hluboce rýhovanou strukturu.

U těchto brouků se vyskytuje subsociální chování, což je neobvyklým jevem u brouků. Dospělci žijí pohromadě s larvami v rozkládajícím se kmenu, kde se živí hniјícím dřevem. Larvy a dospělci mohou navzájem komunikovat pomocí zvukových signálů vydávané stridulací. Passalidae jsou sexuálně monomorfní brouci.

3.1.3. Trogidae - hlodáčovití

Hlodáčovití jsou kosmopolitně rozšíření brouci (s výjimkou chladných oblastí), kteří preferují suché prostředí. Dospělci mají deseti-článková tykadla se třemi lamelami, oválné až podlouhlé tělo, které je zpravidla pokryté hrboly (dorzální strana). Někteří dospělci mají dravý způsob života, jiní jsou mrchožrouti. Larvy se živí keratinem, tzn. starou kůží, peřím či různými pozůstatky živočichů. Dospělci mají často pokryté krovky svazky chloupků, ve kterém ulpívají nečistoty a tím snadněji splynou s okolím a to je chrání před predací. U dospělců se vyskytuje stridulace. U brouků z čeledi Trogidae nebyl sexuální dimorfismus dosud popsán.

3.1.4. Glaresidae

Tato skupina se vyskytuje v suchých písčítých oblastech po celém světě kromě Austrálie, Nového Zélandu a Japonska. Mají oválné konvexní tělo. Tykadla jsou desetičlánková se třemi lamelami. Dospělci při manipulaci stridulují.

3.1.5. Pleocomidae

Skupina Pleocomidae se vyskytuje výhradně v Americe. Mají jedenácti-segmentovaná tykadla se čtyřmi až osmi lamelami. Samice jsou bezkřídle a samci jsou okřídlení. Dospělci mají nefunkční, redukované čelisti a během života nepřijímají potravu. Na ventrální straně a na končetinách dospělcům vyrůstají dlouhé chloupky. Samice lákají samce pomocí feromonů. Samci jsou aktivní v deštivém počasí. Samice kladou vajíčku do hnízd vytvořené v půdě. Larvy se živí zpravidla kořeny. Zajímavé u této skupiny je, že larvy jsou dlouhožijící (8-12 let) a mohou mít devět a více instarů.

U skupiny Pleocomidae se vyskytuje určitá míra pohlavního dimorfismu, kupříkladu délka končetin, přítomnost křídel a schopnost letu, míra ochlupení, velikost tykadel atp.

3.1.6. Bolboceratidae

Čeď Bolboceratidae jsou celosvětově rozšířeni brouci nejvíce se vyskytující na jižních kontinentech. Brouci mají oválné tělo a jedenácti-článková tykadla se třemi lamelami. U této skupiny se vyskytuje pohlavní dimorfismus, ve tvaru štítu, přítomnosti hlavových rohů u samců.

3.1.7. Diphylostomatidae

Tato čeď brouků je málo prozkoumána. Výskyt je výhradně v Kalifornii. Dospělci se vyznačují oválným tvarem těla a rovnými tykadly. Tělo a končetiny mají pokryto delšími chloupky. Samice jsou bezkřídle

3.1.8. Geotrupidae - chrobákovití

U chrobákovitých se vyskytují deseti či jedenácti-článková tykadla se třemi lamelami. Většina druhů jsou zpravidla saprofágní, či koprofágové, zástupci podčeledi Lethrinae se živí zelenými částmi rostlin. Některé druhy komunikují pomocí stridulace.

U jedinců skupiny Lethrinae je uspořádání proximálních epifaryngeálních štětín různé u samic a u samců. Samci jsou větší než samice. U brouků podčeledi Lethrinae se vyskytuje pohlavní dimorfismus – samci mají výrazné výrůstky na mandibulách, u jiných zástupců čeledi se vyskytují výrazné pronotální a hlavové rohy.

3.1.9. Belohinidae

Tato skupina není výrazněji prozkoumána. Je znám jeden druh vyskytující se na Madagaskaru. Dospělci mají konvexní tělo. Tykadla jsou deseti-článková s tři článkovou paličkou.

3.1.10. Ochodaeidae

Čeď Ochodaeidae obývá hlavně písčité oblasti vyskytující se po celém světě kromě Austrálie. Dospělci jsou relativně malí s devíti nebo deseti-článkovými tykadly s třemi lamelami. Mají nápadné čelisti, které mohou být u samců výrazně zvětšené. U mnoha jedinců se vyskytuje stridulace.

3.1.11. Ceratocanthidae

Tato čeď je kosmopolitní. Ceratocanthidae se vyznačují unikátním tvarem těla, který jim umožňuje se srolovat do klubíčka. Larvy a dospělci se živí rozkládajícím dřevem.

3.1.12. Hybosoridae

Hybosoridae jsou rozšířeny po celém světě, zpravidla v tropech. Relativně malí brouci s devíti až deseti-segmentovanými tykadly s třemi lamelami, velkými kusadly a končetinami s nápadnými trny. Dospělci se živí výkaly, mršinami, houbami, hniječím

dřevem a někteří se nachází v hnízdech s mravenci či termity. U některých druhů larvy a dospělci stridulují.

3.1.13. Glaphyridae

Glaphyridae se je kosmopolitní čeledí. Dospělci mají deseti-článková tykadla se třemi lamelami a protáhlý tvar těla. Štít je často tečkovaný s vyrůstajícími chloupky. Brouci se často vyznačují svou pestrobarevností, která může připomínat některé Hymenoptera (čmeláky, včely). Larvy jsou volně žijící v písčitých oblastech, kde se živí rozpadající hrabankou a detritem. Sexuální dimorfismus je u této čeledi sporný.

3.1.14. Scarabaeidae – vrubounovití

Vrubounovití jsou kosmopolitní skupinou brouků. Jsou relativně velcí, různých barev a tělesných tvarů. Dospělci mají velká zpravidla deseti-segmentovaná tykadla se třemi až sedmi lamelami. Z hlavy či štítu jim mohou vystupovat rohy či výběžky. Dospělci se živí výkaly, mršinami, houbami, vegetací, pylem z rostlin, ovocem, kompostem či kořeny. Někteří jedinci mohou žít v hnízdech mravenců, termitů nebo ptáků. Vrubounovití obsazují různé životní strategie. U vrubounovitých se vyskytuje vysoká míra pohlavního dimorfismu.

Čeď Scarabaeidae se dělí na čtrnáct podčeledí: Aphodiinae, Scarabaeinae, Pachypodinae, Orphninae, Allidiostomatinae, Dynamopodinae, Aclopiniae, Euchirinae, Phaenomeridinae, Melolonthinae, Rutelinae, Dynastinae, Cetoniinae a Valginae (Scholtz a Grebennikov 2005).

Problematika práce je nejvíce studovaná u podčeledi Scarabaeinae čeledi Scarabaeidae, na kterých byla provedena řada experimentálních studií a proto se jim budu věnovat níže.

3.1.14.1. Životní strategie podčeledi Scarabaeinae

Zástupci podčeledi Scarabaeinae se zpravidla vyskytují v odumřelé organické hmotě, převážně trusu obratlovců, který jim slouží jako potrava jak pro dospělá stádia, tak pro larvy. Mezidruhová a vnitrodruhová konkurence o potravu je zde vysoká, jelikož zdroj je prchavý a vyskytuje se ho poskrovnu. Tudíž brouci mají různé strategie chování, aby

míru kompetice snížili (Emlen a Philips 2006). Alternativní životní strategie jsou závislé na odlišnostech mezi velikostí a tvarem těla mezi druhy a to má za důsledek vznik asymetrického konkurenčního ovlivňování (Hernández et al. 2011).

Koprofágové se podle své ekologické strategie dají klasifikovat na tři odlišné skupiny (Ridsdill-Smith 2003). Skupina „Teleocoprids“ vytváří kuličku trusu, kterou odvalí a následně zahrabou do půdy. Říká se jí také „valiči“. Jedinci ze skupiny „Paracoprids“ kopou tunely v půdě, ihned pod potravinovým zdrojem, tzv. chodbičkáři či tuneláři. Poslední skupinou jsou brouci, kteří žijí uvnitř trusu tzv. „Endocoprids“ (Ridsdill-Smith 2003). Předkové chrobáků byly tuneláři, přechod chování od vyhrabávání chodeb až k formování a valení potravinové koule nastalo nezávisle až sedmkrát (Emlen a Philips 2006). U některých brouků se mohou vyskytovat oba typy životních strategií. Sato (1998) ve svém studiu popsal brouka *Scarabaeus catenatus* Gerstaecker, 1871. *S. catenatus* postrádá pohlavní dimorfismus. Tento druh má k dispozici dvě taktiky stavění hnízda, strategii tunelování i valení kuličky trusu od zdroje (Sato 1998).

Samice do koulí trusu kladou vajíčka. Tento zdroj je potravou pro vylíhlé larvy. Do potomstva a rodičovské péče vysoce investuje zvláště samice (Scholtz et al. 2004). U druhu *Onthophagus taurus* (Schreber, 1759) je známa biparentální péče, kdy samec poskytuje samici fragmenty trusu, které nosí do hnízda, a samice tvoří kuličky pro budoucí potomstvo o které se následně stará (Simmons a Ridsdill-Smith 2011).

3.1.14.1.1. „Paracoprids“

Právě hloubení tunelů („Paracoprids“), byl předchůdcem ostatních typů životních strategií. V minulosti se z této skupiny několikrát evolučně vyvinulo chování, kdy si jedinci valí kuličku trusu („Teleocoprids“) (Simmons a Ridsdill-Smith 2011).

U tohoto typu chování jsou samice zodpovědné za hloubení tunelů. Samice vyhrabou chodby a zahrabou kuličky trusu uvnitř, kam později kladou vejce (Emlen 1997). Majoritní samci poskytují samicím větší množství trusu, tak samice vytváří větší koule s potomky. Samice zůstává pod zemí s potomky a poskytuje jim potřebnou péči během vývoje (Ridsdill-Smith 2003; Scholtz et al. 2004).

Jedinci jsou morfologicky přizpůsobení k užívání této strategie. Jsou charakterističtí relativně krátkými a robustními končetinami a strukturami (např. rohy) vystupující z hlavy (Simmons a Ridsdill-Smith 2011).

3.1.14.1.2. „Teleocoprids“

Brouk valí kuličku trusu pryč od místa, kde si ji vyrobil, aby co nejvíce snížil pravděpodobnost, že potká konkurenta, který se mu ji bude snažit ukrást. K přesunu kuličky může napomáhat jak samec, tak i samice. Brouci používají slunce a polarizované světlo jako podnět jejich orientace při přesunu kuličky trusu na jiné místo (Byrne et al. 2003; Scholtz et al. 2004). Následně je kulička umístěná do země, kde do ní samice klade vajíčka. Až na nějaké výjimky samice zpravidla odchází od svých potomků a neposkytuje jim žádnou rodičovskou péči.

Při boji samců např. soutěž o kuličku trusu, se může samice vmísit do bojů a pomáhat jednomu či druhému k vítězství (Chamorro-Florescano et al. 2011). Samci s kuličkou trusu jsou pro samice atraktivnější než samci bez kuličky trusu (Chamorro-Florescano et al. 2011).

Brouci užívající toto chování jsou charakterističtí uzpůsobenými zadními končetinami (tibií) ke konstrukci a valení kuličky trusu (Simmons a Ridsdill-Smith 2011).

3.1.14.1.3. „Endocoprids“

„Endocoprids“ jsou tzv. obyvatelé. Nevytváří tunely ani nevalí kuličku trusu pryč od zdroje, ale vytváří kuličku uvnitř zdroje (hromádky trusu), kde žijí a produkují potomstvo (Simmons a Ridsdill-Smith 2011).

3.1.15. Shrnutí základních forem pohlavního dimorfismu listorohých brouků

U hmyzu obecně je větším pohlavím samice. Nicméně u listorohých brouků je to naopak a samec je zpravidla větší. Nicméně občas nemusí být tento dimorfismus na první pohled patrný kupříkladu u některých zlatohlávků (*Pachnoda marginata marginata* (Drury, 1773)), kdy se obě pohlaví zdají být velikostně shodné, avšak samec je nepatrně větší (Vendl a Šípek, osobní sdělení). Kromě rýhy na ventrální straně zadečku samec nevlastní žádné jiné sekundární sexuální znaky. Minoritní neboli skrytý dimorfismus se může dále projevovat v ozubení tibií. Otrněné končetiny u samic jsou spojené s hrabáním. U některých druhů brouků ze skupin Cetoniinae a Melolonthinae se u samic vyskytují tři trny a u samců pouze jeden trn. Během vývoje samci zřejmě trny ztratili, protože jim

překáželi či byly nepotřebné (Scholz a Grebennikov 2005; Šípek, osobní sdělení). Dalším skrytým dimorfismem mohou být popřípadě minoritní výrůstky např. u *Cotinis nitida*.

U listorohých brouků se ve velké míře vyskytují formy výrazného sexuálního dimorfismu (Daly et al. 1998). Rohy mohou vyrůstat z hlavy či štítu (u některých brouků ze skupin Dynastinae, Scarabaeinae a Geotrupidae). Obměna rohů jsou zvětšené mandibuly kupříkladu u roháčů nebo mandibulární výrůstky u chrobákovitých brouků z podčeledi Lethrinae. Rohy, mandibuly a výrůstky jsou struktury, které slouží jedincům v konkurenčních bojích. Dimorfismus se může také vyskytovat v podobě délky končetin (protibie, profemury, tarsi). Výrazně dlouhé končetiny mají např. Euchirinae, někteří zlatohlávci a část skupiny Melolonthinae (chrousti). U samců, zvláště u chroustů, se vyskytují zvětšená tykadla, která slouží k vyhledávání samic.

4. Úspěšnost páření v závislosti k ostatním aspektům

4.1. Fyzická atraktivita

Atraktivita je velice důležitým faktorem. Díky variabilitě rysů si samice vybírají svého partnera k rozmnožování. Následkem této skutečnosti existuje konkurence jedinců. Samice při volbě můžou přihlížet na zbarvení samce. Nicméně k nejvíce rozhodujícím faktorům patří tělesné rozměry, délka a tvar určitých částí těla (výrůstky, končetiny). Morfologické vlastnosti a fitness samce má ohromný potenciál přímo ovlivnit reprodukční úspěch (Whitlock a Agrawal 2009).

4.1.1. Velikost těla

Velikost těla dospělého je velkou měrou environmentálně určena (Watson a Simmons 2010) a je velice důležitým faktorem (Chamorro-Florescano et al. 2011). Podmínky během ontogenetického vývoje determinují tělesnou velikost dospělých jedinců (Emlen 1994a). Tělesné rozměry u jedinců téhož druhu v populaci jsou velice proměnlivé. Velcí samci mají konkurenční výhodu oproti menším jedincům. Velcí samci získají snáze přístup k samicím.

Obecně se má za to, že samice zpravidla preferují partnery s větší tělesnou velikostí. Avšak studie týkající se brouků *Onthophagus sagittarius* Fabricius, 1775 zjistily, že pokud má samice na výběr ze samců s menší velikostí preferovala jedince, kteří byli aktivnější během námluv (Watson a Simmons 2010). Samičí velikost těla také hraje v přírodě svou roli. Samice jsou velikostně přizpůsobené ke kladení více vajec (Honěk 1993). U druhu listorohého brouka *Popillia japonica* Newman, 1841 bylo zjištěno, že samci upřednostňují samice s větší tělesnou velikostí (Saeki et al. 2005).

Harvey a Gange zjistili, že u roháčů úspěch páření může určovat poměr velikostí mezi pohlavími. Velký samec může být v nevýhodě, pokud se setká s malou samicí, jelikož pro tuto samici je jedinec příliš velký. Relativně malí samci, nemusí být pro automaticky v nevýhodě. Tento proces může vést k omezení ve velikosti mandibul (př. *Lucanus cervus* Linné, 1758) (Harvey a Gange 2006).

U některých druhů brouků si samice volí samce k reprodukci (např. u *Onthophagus sagittarius*). Podle studií Watsona a Simmonse mají velké samice větší problém se zúčastnit páření, protože kladou vyšší nároky ve výběru samců než malé samice. Toto může být také následkem toho, že větší samice má delší roh než malé samice a tudíž jsou schopné odehnat případné zájemce o reprodukci (Watson a Simmons 2010).

4.1.2. Rohy u brouků

Výrůstky patří do skupiny druhotných pohlavních znaků. Tato charakteristika je obvykle přiřazována k samčímu pohlaví. U jedinců stejného druhu mohou být rohy velikostně velice variabilní. Vztah mezi velikostí těla a délkou rohu se může lišit mezi jednotlivými druhy v rámci stejného rodu (Emlen et al. 2005). U mnoha druhů rohatých brouků, samčí délka rohu je lineárně kovariantní s velikostí těla (Emlen 1996) a s tělesnou hmotností (Lailvaux et al. 2005), nicméně může se i vyskytovat závislost bimodální, sigmoidální atp. Velikost a délka rohu může indikovat fitness samce (Moczek a Emlen 2000).

Extrémní délka výběžku má také své nevýhody. Pokud orgány (např. oči, křídla, tykadla, genitálie aj.) umístěné blízko rohu jsou velikostně menší, tak jsou zdroje (prostředky, zásoby) evidentně přerozdělené během vývoje, aby zřejmě “platili daň“ za blízké umístění samčího rohu (Emlen et al. 2005). Vznik rohu zpravidla omezí nejbližší sousední orgány, např. u forem s velkým hlavovým rohem bývá snížena velikost očí (Gullan a Cranston 2010).

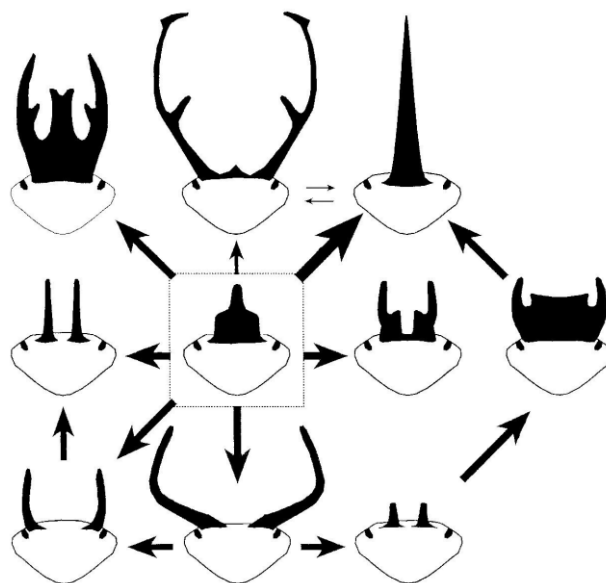
Míra exprese druhotných pohlavních znaků závisí na kvalitě genofondu, který jedinec získá od otce a na nutričních podmínkách v průběhu ontogenetického vývoje, přičemž patrně kvalita larvální stravy a jiné environmentální vlivy hrají patrně nejdůležitější roli (Emlen 1994a).

Velká larva vytváří velkou kuklu, čímž poskytuje více výživy pro růst tělesných výběžků či zvětšených mandibul (Kawano 2006). Jestliže to bude naopak a jedinec v ontogenetickém vývoji bude strádat, budou v největší míře postiženy právě tyto pohlavní druhotné znaky. Každý typ výrůstků má různé náklady při jeho vývoji (Emlen et al. 2005).

Výrůstky u brouků fungují jako výzbroj používaná v konkurenčních soubojích (Moczek a Emlen 2000; Lailvaux et al. 2005; Palmer 1978) se samcem patřícího do stejného druhu (Emlen 1997), aby měli reprodukční přístup k samicím (Emlen et al. 2005). Jedinci s relativně dlouhými rohy jsou silnější a mají větší schopnost přemoci svého soka

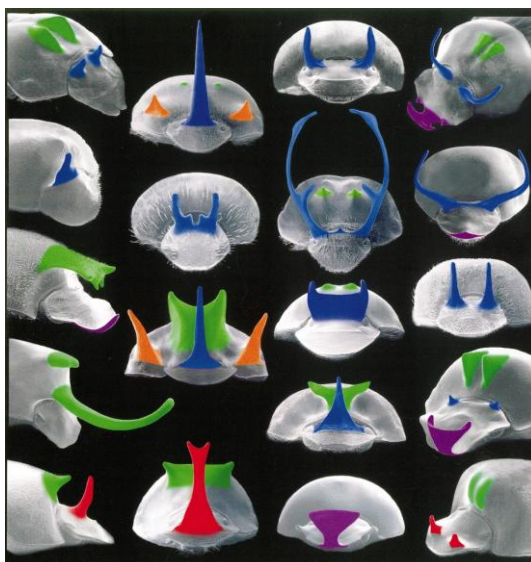
(Lailvaux et al. 2005). Rohy samci používají k porážení či k zabití svého oponenta (Lailvaux et al. 2005). Různé typy rohů fungují odlišně uvnitř každého prostředí. Různé tvary výrůstků jsou vhodné pro různé metody boje jako například držení, obracení, prorážení, svírání, či zdvihání svých konkurentů (West-Eberhard 1983).

V průběhu evoluce došlo k mnohonásobné modifikaci rohu u listorohých brouků, zřetelnou evoluční radiaci frontálního rohu u rodu *Onthophagus* znázorňuje obrázek 2.



Obrázek 2: Vývojové změny ve tvaru samčího hlavového rohu. Šipky naznačují směr evoluce a síla šipek odráží průměrnou frekvenci změny. (převzato z Emlen et al. 2005).

Velikosti, tvary a umístění rohů jsou velice rozmanité, jak je znázorněno na obr. 3. K diverzifikaci zbraní mohlo dojít různými událostmi. Mohlo dojít k mutaci nebo měli jedinci s nově vznikajícími rohy výhody (Emlen et al. 2005). Předpokládá se, že jediný roh se rozšířil z báze hlavy na další lokace na těle (Emlen et al. 2005). Hlavový roh byl u brouků rodu *Onthophagus* opakovaně ztracen (až devětkrát) a jednou opětovně získán (Emlen et al. 2005). Tyto události podstatně měnily výrůstky ve tvaru (obr. 3). Díky tomu jsou výrůstky na hlavě brouků rodu *Onthophagus* tak variabilní.



Obrázek 3: Zobrazení různých variant ve tvaru, velikosti a tělním umístění rohů u brouků. Na obrázku rohy vyrůstají na 5 vývojových lokacích: na zadní straně hlavy (modrá), na středu hlavy (červená), vpředu na hlavě (fialová), střed štítu (zelená), strana na štítu (oranžová). Všichni jedinci jsou samci kromě dvou zobrazených samic.

1.řádek *O. xanthomerus* (samice), *O. tersidorsis*, *O. gazella*, *O. xanthomerus*.

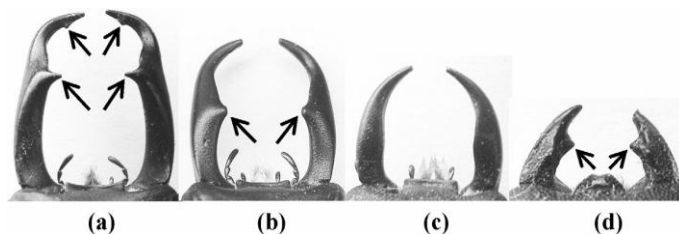
2.řádek: *O. nuchicornis*, *O. sugillatus*, *O. rangifer*, *O. taurus*.

3.řádek *O. hecate*, *O. pentacanthus*, *O. capella*, *O. asperulus*.

4.řádek: *O. nigriventris*, *O. ferox*, *O. praecellens*.

5.řádek: *O. sagittarius* (samice), *O. haagi*, *O. sharpi*, *O. sagittarius*. (převzato z Emlen et al. 2005).

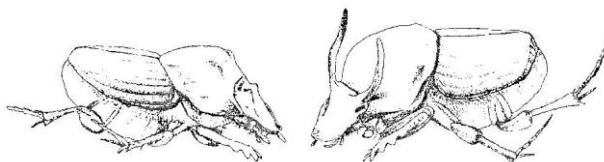
Iguchi (2013) tvrdí, že u roháčů závisí délka mandibul na délce těla. Někteří brouci se vyznačují morfologickou dimorfí, nicméně Iguchiho studie navrhuje, že se může vyskytovat i malá alometrická trimorfie (např. u *Dorcus rectus* (Motschulsky, 1857)), jak je zřejmé z obr. 4. Trojtvárnost může být důsledkem ztráty mandibulárních zubů u malých samců. Samice z fenotypového hlediska vypadají jako samci s prostřední mandibulární velikostí (Iguchi 2013), na rozdíl od dimorfních druhů, kdy se samičí pohlaví podobá nejméně vyvinutým samcům.



Obrázek 4: Typy zvětšených mandibul u *Dorcus rectus*. a) Samčí mandibuly s dvěma páry zubů. b) Samčí mandibuly s jedním párem zubů. c) Samčí mandibuly s absencí zubů. d) Samičí mandibuly s jedním párem zubů. (převzato z Iguchi 2013).

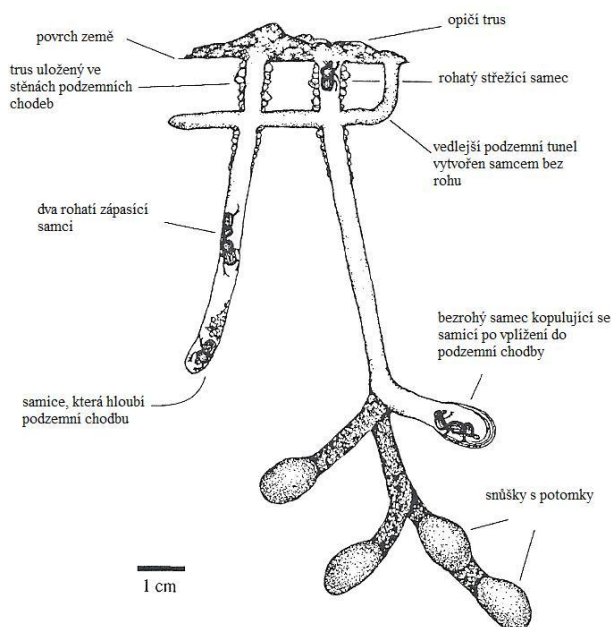
4.1.2.1. Reprodukční taktiky

Samci se v závislosti na vývoji rohu dělí na majoritní a minoritní jedince. Majoritní samci mají dobře vyvinutý roh. Opakem tomu jsou minoritní jedinci, kteří vlastní rudimentární nebo malý roh viz obr. 5.



Obrázek 5: Bezrohá a rohatá morfologie samců *Onthophagus taurus* (Schreber, 1759) (převzato z Moczek a Emlen 2000).

V závislosti na vnější morfologii, volí samci různé rozmnožovací strategie (Emlen 1997; Simmons a Ridsdill-Smith 2011). Alternativní rozmnožovací chování zahrnuje transformaci chování k samcům, avšak možná zahrnuje i různé změny chování k samicím (Okada a Hasegawa 2005). Samci užívají dvě taktiky označené jako „guarding/fighting“ a „sneaking“, které jsou zobrazeny na obr. 6 (Emlen 1997).



Obrázek 6: Dvě odlišné reprodukční taktiky užívané samci (*Onthophagu acuminatus*) (převzato z Emlen 1997).

U majoritních samců se vyskytuje „fighting“ strategie, také nazývaná „guarding“ strategie. Vlastnění rohu je pro toto chování skutečně výhodné (Moczek a Emlen 2000). Samci bojují s případnými konkurenty a brání své teritorium (vchody do tunelů), kde jsou ukryté samice (Emlen 1997), se kterými mohou kdykoli kopulovat. Samci chrání tunely před konkurenty, kteří mohou mít různou morfologii (Moczek a Emlen 2000). Kompetitoři mezi sebou soupeří přímým zápasem. To je však nevýhodné pro malé samce, jelikož jsou vždy vypuzeni z teritoria. Z tohoto důvodu se bezrozí samci kloní k takzvané „sneaking“ strategii. Jedinci se snaží vplížit do tunelu za samicí. Nicméně pokud narazí na majoritní samce, jsou poraženi a vyhnáni. Proto si malí samci razí vlastní vedlejší tunely, které navazují na chodby vedoucí k samicí. Takto se může samec se samicí pářit, aniž by o něm majoritní konkurent měl tušení (Emlen 1997). Využívání tohoto chování může mít dva důvody. První možností je, že minoritní samci se chodbami pohybují rychleji, než samci s vyvinutými druhotnými pohlavními znaky. Druhým důvodem je, že rohy jsou nákladné na produkci a samci by získali pouze malou výhodu v porovnání s náklady (Emlen 1997).

4.1.3. Délka a ozubení končetin

U jedinců stejného druhu se může vyskytovat variabilita ve strukturách vyskytujících se na končetinách. Ostny, trny, zuby, ochlupení, zakřivení a délka končetin jsou externí znaky variabilní mezi jedinci mnoha druhů listorohých brouků. Funkce končetin může být odvozená z jejich struktury kupříkladu zesílené, ostnaté končetiny mohou znamenat dravý způsob života (Adler 2003). Různé výzdoby a modifikace na končetinách hmyzu mohou sloužit k námluvám či v intrasexuálním konfliktu, kde mohou způsobit značné poškození protivníka.

Končetiny, zvláště femur, jsou často vybaveny ostny či dalšími povrchovými strukturami (Adler 2003). Někteří jedinci samčího pohlaví se vyznačují výraznou délkou předních končetin (obr. 7). Nadměrně prodloužené tibie a na nich vyrůstající ostny můžeme najít u zástupců skupiny Euchirinae. Tyto struktury používají samci k boji či usnadnění kopulace. V druhém případě zaujme samec kopulační pozici na těle samice a končetinami ji přidržuje během páření (Kawano 2006). Samci s delšími končetinami mají výhodu v konkurenčních soubojích a jsou více mobilní, čímž mají větší šanci se zúčastnit kopulace (Kelly et al. 2008).

Samci některých skupin (typicky např. u afrických Goliathinů (Cetoniinae: Goliathini)) mají prodloužené protarsální články na končetinách, které jsou rovněž

používány k boji či k lepšímu držení samice během páření (Fairn et al. 2007; Šípek et al. 2008).



Obrázek 7: *Pár Cheirotonus macleayi formosanus Ohaus, 1913 (samec nalevo, samice napravo), (převzato z http://beetlegate.hyperlink.cz/beetles-sides/Cheirotonus_macleayi_formosanus.htm)*

4.2. Reprodukční status

U brouků druhu *Canton cyanellus cyanellus* LeConte, 1859 reprodukční status samic ovlivňuje četnost páření a reprodukční status samců ovlivňuje jejich reprodukční úspěch během hnízdění (Chamorro-Florescano a Favila 2009; Favila et al. 2005). Je možné, že samci jsou schopni poznat status rozmnožování ze samičích chemických podnětů. Chamorro-Florescano a Favila 2009 navrhuje, že mechanismus funguje přes odhalení modifikací v kutikulárních sloučeninách, které jsou spojené s aktivitou vaječníku po páření. Nicméně, není vyloučeno, že sperma a semenné proteiny přenesené během páření, přímo ovlivňují samičí kutikulární složení či jejich vliv na vaječnickový vývoj. Je možné, že jsou samci schopni přizpůsobit četnost páření podle samičího reprodukčního statusu (Chamorro-Florescano a Favila 2009).

4.3. Rodičovská investice

Rodičovská investice zvyšuje šanci na přežití potomků (Thornhill 1976). Samci předávají samicím mikrogamety v podobě ejakulátu či v některých případech ve formě spermatoforu. Samice během kopulace obdrží nadměrné množství spermií, což může celkem často sloužit jako svatební dar (Sivinski 1979). Samice využívá bílkoviny, které vstřebává a tím se vyživuje (Thornhill 1976).

4.4. Samičí volba *versus* intrasexuální selekce

Jak bylo popsáno výše, je u většiny studovaných sexuálně dimorfních listorohých brouků úspěšnost páření odvislá od velikosti, ať již celkové velikosti těla či velikosti rohů, kusadel či předních končetin. Tedy vesměs struktur selektovaných intrasexuální selekcí.

Na druhou stranu byla u některých druhů prokázána tzv. samičí volba, „female choice“. Samice druhu *Onthophagus sagittarius*, u kterých jsou přítomné rohy, preferují velké atraktivní samce, pokud má ale samice k dispozici pouze menší samce volí takového u který vykazuje internzivnější namlouvací rituály (Watson a Simmons 2010). Samičí preference velkých samců může mít své výhody například pozitivní efekt na hmotnost kuličky trusu pro potomstvo (Watson a Simmons 2010).

5. Závěr

Selekce se může klasifikovat podle různých aspektů do jednotlivých skupin. Nejdůležitější však je rozdělení na pohlavní a přírodní selekci. Přírodní výběr selektuje jedince s vysokou viabilitou a fertilitou. Pohlavní výběr ovlivňuje průchod genů na základě preference fenotypu. Sexuální selekce funguje pomocí intrasexuální a intersexuální selekce. Intrasexuální výběr je kompetice mezi jedinci stejného pohlaví. Většinou si konkurují samci, aby získaly samici(e) ke kopulaci. Jedinci soupeří pomocí kutikulárních externitů či může fungovat kompetice na úrovni spermií. Intersexuální selekce funguje díky samičím preferencím. Existuje několik různých hypotéz, kvůli kterým kritériím si samice volí své partnery. Sexuální selekce je významná u polygamně žijících živočichů.

Sexuální dimorfismus je velice rozšířený. Samci mají sekundární pohlavní rysy, které využívají k získání samice. U skupiny hmyzu jsou samice větší než samci až na pár výjimek, mezi které patří právě skupina listorohých brouků. Brouci mohou mít rohy různých tvarů a velikostí, které se mohou vyskytovat na různých místech na štítu a hlavě. Výrůstky jsou používány jako zbraně v konkurenčních soubojích. Výrazně vyvinuté rohy, mají negativní dopad na vedlejší orgány. Různá kvalita prostředí a ontogenetické faktory mohou být důvodem několika jednotlivých morfologických typů rohu v rámci jedné populace či jednoho druhu. Samci jednoho druhu mající dvě různé morfologie výrůstků bývají označovány jako „longhorn“ a „shorthorn“ samci. Podle toho zda mají malý nebo velký roh používají také odlišné behaviorální taktiky. Majoritní samci používají „guarding“ chování. Střeží v tunelech samici a odráží případné konkurenční samce. Samci bezrozí užívají „sneaking“ chování, aby se dostali k samici, vytváří si nové vedlejší tunely navazující k hnízdu samice, kde s ní kopulují. Samice zpravidla neupřednostňuje ani jednoho ze samců (samičí volba většinou chybí). Brouci tzv. „rollers“ vytváří kuličku trusu a následně ji valí od zdroje, aby omezili konkurenci.

Úspěšné páření souvisí s námluvami. Samci, kteří mají intenzivnější namlouvací rituály jsou více preferováni u samic. Samice dávají přednost kvalitnějším samcům. To znamená ti, kteří mají delší rohy, větší tělesnou velikost, atd. Samci předávají samicím velký objem ejakulátu či velký spermatofor. Tento dar může být myšlený jako tzv. svatební dar. Samci během kopulace mohou také poskytovat kupříkladu sekrety ze žláz. U brouků ze skupiny „rollers“ jsou pro samice více atraktivnější samci, kteří vlastní kuličku trusu a ti kteří se již pářili. Tělesné velikosti nepřikládají význam.

6. Literatura

- Adler, P. H.** (2003): Legs. In: **Resh, V. H. a Cardé, R. T.** (eds): Encyclopedia of insects. *Academic Press, California, USA, London, UK, Massachusetts, USA*, 627-631.
- Andersson, M. B.** (1994): Sexual selection. *Princeton University Press, Princeton, New Jersey*, 599 s.
- Begon, M., Harper, J. L. a Townsend, C. R.** (1997): Ekologie: jedinci, populace a společenstva. *Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc*, 949 s.
- Boughman, J. W.** (2002): How sensory drive can promote speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 571-577. V: **Flegr, J.** (2007): Úvod do evoluční biologie. *Academia, Praha*, 544 s.
- Browne, J. a Scholtz, C. H.** (1999): A phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera). *Systematic Entomology* 24: 51-84.
- Bonduriansky, R.** (2011): Sexual Selection and Conflict as Engines of Ecological Diversification. *The American Naturalist* 178: 729-745.
- Byrne, M., Dacke, M., Nordström, P., Scholtz, C. a Warrant, E.** (2003): Visual cues used by ball-rolling dung beetles for orientation. *Journal of Comparative Physiology A* 189: 411-418.
- Cayetano, L., Maklakov, A. A., Brooks, R. C. a Bonduriansky, R.** (2011): Evolution of male and female genitalia following release from sexual selection. *Evolution* 65: 2171-2183.
- Dale J., Dunn P. O., Figuerola J., Lislevand T., Székely T., Whittingham L. A.** (2007): Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism. *Proceedings of the Royal Society* 274: 2971-2979.
- Daly, H. V., Doyen, J. T. a Purcell, A. H.** (1998): Introduction to Insect Biology and Diversity, *Oxford University Press, New York*, 454-467.
- Darwin, C.** (1859): The Origin of Species by Means of Natural Selection. *John Murray, London*, 502 s. V: **Darwin, C. a Komárek, S.** (2007): O vzniku druhů přírodním výběrem. *Academia, Praha*, 579 s.
- Edvardsson, M. a Canal, D.** (2006): The effects of copulation duration in the bruchid beetle *Callosobruchus maculatus*. *Behavioral Ecology* 17: 430-434.
- Emlen, D. J.** (1994a): Environmental control of horn length dimorphism in the beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings: Biological Sciences* 256: 131-136.
- Emlen, D. J.** (1996): Artificial selection on horn length-body size allometry in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Evolution* 50: 1219-1230.
- Emlen, D. J.** (1997): Alternative reproductive tactics and male dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41: 335-341.

- Emlen, D. J., Marangelo, J., Ball, B. a Cunningham, C. W.** (2005): Diversity in the weapons of sexual selection: Horn evolution in the beetle genus *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Evolution* 59: 1060-1084.
- Emlen, D. J. a Philips, T. K.** (2006): Phylogenetic evidence for an association between tunneling behavior and the evolution of horns in dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Society* 60: 47-56.
- Emlen, S. T. a Oring, L. W.** (1977): Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Fairn, E. R., Schulte-Hostedde, A. I. a Alarie, Y.** (2007): Sexual Selection on Accessory Glands, Genitalia and Protarsal Pads in the Whirligig Beetle *Dineutus nigrior* Roberts (Coleoptera: Gyrinidae). *Ethology* 113: 257-266.
- Favila, M. E., Nolasco, J., Florescano, I. C. a Equihua, M.** (2005): Sperm competition and evidence of sperm fertilization patterns in the carrion ball-roller beetle *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 38-43.
- Fisher, R. A.** (1930): The Genetical Theory of Natural Selection. *Clarendon Press, Oxford*, 272 s.
- V: Flegr, J.** (2007): Úvod do evoluční biologie. *Academia, Praha*, 544 s.
- Flegr, J.** (2007): Úvod do evoluční biologie. *Academia, Praha*, 544 s.
- Frame, A. M.** (2012): The role of sexual preferences in intrasexual female competition. *Evolutionary Biology* 12: 218.
- Gaston, K. J.** (1991): The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology* 5: 283-296.
- Gullan, P. J. a Cranston, P. S.** (2010): The insects: an outline of entomology. *Blackwell Publishing, Oxford, UK*, 584 s.
- Hall, M. D., Busslere, L. F., Hunt, J. a Brooks, R.** (2008): Experimental evidence that sexual conflict influences the opportunity form and intensity of sexual selection. *Evolution* 62: 2305-2315.
- Harvey, D. J. a Gange, A. C.** (2006): Size variation and mating success in the stag beetle, *Lucanus cervus*. *Physiological Entomology* 31: 218-226.
- Honěk, A.** (1993): Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos* 66: 483-492.
- Hernández, M. I. M., Monteiro, L. R. a Favila, M. E.** (2011): The role of body size and shape in understanding competitive interactions within a community of Neotropical dung beetles. *Journal of Insect Science* 11: 1-14.
- Chamorro-Florescano, I. A. a Favila, M. E.** (2009): The reproductive status of both sexes affects the frequency of mating and the reproductive success of males in the ball roller beetle *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behaviour* 146: 1499-1512.

- Chamorro-Florescano, I. A., Favila, M. E. a Marcías-Ordóñez, R.** (2011): Ownership, size and reproductive status affect the outcome of food ball contests in a dung roller beetle: when do enemies share? *Evolutionary Ecology* 25: 277-289.
- Iguchi, Y.** (2013): Male mandible trimorphism in the stag beetle *Dorcus rectus* (Coleoptera: Lucanidae), *European Journal of Entomology* 110: 159-153.
- Kawano, K.** (2000): Genera and Allometry in the Stag Beetle Family Lucanidae, Coleoptera, *Annals of the Entomological Society of America* 93: 198-207.
- Kawano, K.** (2006): Sexual dimorphism and the making of oversized male characters in beetles (Coleoptera). *Entomological Society of America* 99: 327-341.
- Kelly, C. D., Bussiere, L. F. a Gwynnel, D. T.** (2008): Natural History Note Sexual Selection for Male Mobility in a Giant Insect with Female-Biased Size Dimorphism. *The American Naturalist* 172: 417-423.
- Kotiaho, J. S.** (2002): Sexual selection and condition dependence of courtship display in three species of horned dung beetles. *Behavioral Ecology* 13: 791-799.
- Laivaux, S. P., Hathway, J., Pomfret, J. a Knell, R. J.** (2005): Horn size predicts physical performance in the beetle *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Functional Ecology* 19: 632-639.
- Leal, W. S.** (1998): Chemical ecology of phytophagous scarab beetles. *Annual Review of Entomology* 43: 39-61.
- Liebherr, J. K. a McHugh, J. V.** (2003): Coleoptera (Beetles, Weevils, Fireflies). In: **Resh, V. H. a Cardé, R. T.** (eds): Encyclopedia of insects, Academic Press, 209-230.
- Mayhew, P. J.** (2007): Why are there so many insect species? Perspectives from fossils and phylogenies. *Biological Reviews* 82: 425-454.
- McLain, D. K. a Vives, S. P.** (1998): Sexual selection and community structure: an island biogeographic analysis with beetles. *Oikos* 82: 271-281.
- Moczek, A. P. a Emlen, D. J.** (2000): Male horn dimorphism in the scarab beetle *Onthophagus taurus*: do alternative reproductive tactics favor alternative phenotypes? *Animal Behaviour* 59: 459-466.
- Møller, A. a Jennions, M.** (2001): How important are direct fitness benefits of sexual selection? *Naturwissenschaften* 88: 401-415.
- Okada, Y. a Hasegawa, E.** (2005): Size-dependent precopulatory behavior as mate-securing tactic in the Japanese stag beetle, *Prosopocoilus inclinatus* (Coleoptera; Lucanidae). *Journal of Ethology* 23: 99-102.
- Palmer, T. J.** (1978): A horned beetle which fights. *Nature* 274: 583-584.
- Panov, A. A.** (2010): Structure of the mushroom bodies in Scarabaeoidea (Coleoptera): 2. Phytophagous Scarabaeidae and general discussion, *Biology bulletin* 37: 585-595.

- Pekkala, N., Puurtinen, M. a Kotiaho, J. S.** (2009): Sexual selection for genetic quality: disentangling the roles of male and female behaviour. *Animal Behaviour* 78: 1357-1363.
- Petrie, M. a Roberts, G.** (2007): Sexual selection and the evolution of evolvability. *Heredity* 98: 198-205.
- Pszczolkowski, M. A., Hampton, K. a Johnson, D.** (2008): Sexual characteristics in a Midwestern USA population of *Cotinis nitida* Linnaeus (Coleoptera: Scarabaeidae) and consequences for determining Gender. *The Coleopterists Society* 62: 527-534.
- Reinhold, K.** (2010): Variation in acoustic signalling traits exhibits footprints of sexual selection. *Evolution* 65: 738-745.
- Ridsdill-Smith, J.** (2003): Dung Beetles. In: **Resh, V. H. a Cardé, R. T.** (eds): Encyclopedia of insects, Academic Press, 348-351.
- Ruther, J., Reinecke, A., Thiemann, K., Tolasch, T., Francke, W. a Hilker, M.** (2000): Mate finding in the forest cockchafer, *Melolontha hippocastani*, mediated by volatiles from plants and females. *Physiological Entomology* 25: 172-179.
- Saeki, Y., Kruse, K. C. a Switzer, P. V.** (2005): Male preference for large females and female reproductive condition in the japanese beetle, *Popillia japonica* Newman (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 78: 13-19.
- Sato, H.** (1998): Male Participation in Nest Building in the Dung Beetle *Scarabaeus catenatus* (Coleoptera: Scarabaeidae): Mating Effort Versus Paternal Effort. *Journal of Insect Behavior*, 11: 833-843.
- Scholtz, C. H. a Grebennikov, V. V.** (2005). Scarabaeoidea Latreille, 1802. In: **Beutel, R. a Leschen, R. A. B.** (eds): Handbook of Zoology. A Natural History of the Phyla of the Animal Kingdom. Vol. 4 Arthropoda: Insecta, Part 38. Coleoptera, Beetles Vol. 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyhaga partim. *Walter de Gruyter, Berlin*, 367–425.
- Scholtz, C. H., Harrison, D. G. a Grebennikov, V. V.** (2004): Dung beetle (*Scarabaeus(Pachysoma)*) biology and immature stages: reversal to ancestral states under desert conditions (Coleoptera: Scarabaeidae)?. *Biological Journal of the Linnean Society* 83: 453–460.
- Simmons, L. W. a Ridsdill- Smith, T. J.** (2011): Reproductive Competition and Its Impact on the Evolution and Ecology of Dung Beetles. In: **Simmons, L. W. a Ridsdill-Smith, T. J.** (eds): Ecology and Evolution of Dung Beetles. *Blackwell Publishing, Oxford, UK*, 1-20.
- Sivinski, J.** (1979): Sexual selection and insect sperm. *The Florida Entomologist* 63: 99-111.
- Šípek, P., Král, D. a Jahn, O.** (2008): Description of the larvae of *Dicronocephalus wallichii bourgoini* (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) with observations on nesting behavior and life cycle of two *Dicronocephalus* species under laboratory conditions. *Annales de la Société Entomologique de France*, 44: 409–417.

- Thornhill, R.** (1976): Sexual selection and paternal investment in insects. *The American Naturalist* 110: 153-156.
- Wallace, B.** (1975): Hard and soft selection revisited. *Evolution* 29: 465-473.
- Watson, N. L. a Simmons, L. W.** (2010): Mate choice in the dung beetle *Onthophagus sagittarius*: are female horns ornaments? *Behavioral Ecology* 21: 424-430.
- Watson, P. J., Arqvist, G. a Stallmann, R. R.** (1998): Sexual conflict and the energetic costs of mating and mate choice in water striders. *The American Naturalist* 151: 46–58.
- West-Eberhard, M. J.** (1983): Sexual selection, social competition, and speciation. *The Quarterly Review of Biology* 58: 155-183.
- Whitlock, M. C. a Agrawal, A. F.** (2009): Purging the genome with sexual selection: Reducing mutation load through selection on males. *Evolution* 63: 569-582.
- Wiegmann, D. D. a Nguyen, T.** (2006): Mating system and demographic constraints on the opportunity for sexual selection. *Theoretical Population Biology* 69: 34-47.
- Zahavi, A.** (1975): Mate selection- A Selection for a Handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205-214.