

**UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE  
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA  
KATEDRA ZOOLOGIE**



**Alometrie sekundárních pohlavních znaků u listorohých brouků  
(Coleoptera: Scarabaeoidea)**

**Bakalářská práce**

Tomáš Vendl

**Vedoucí práce: RNDr. David Král, PhD.  
Konzultant: Mgr. Petr Šípek**

**Praha 2008**



## ABSTRAKT

Sekundární pohlavní znaky často vykazují extrémní morfologii a velikost. Jejich relativní velikost není pro všechny velikosti těla stejná, ale větší jedinci vytvářejí disproporčně větší znaky. Závislost velikosti excesivních struktur na velikosti těla popisuje statická alometrie. Ta u listorohých brouků může být buď lineární s kontinuální řadou morfotypů samců, nebo sigmoidální a diskontinuální se dvěma diskrétními skupinami samců odlišné morfologie a reprodukčního chování. Samci rohatých brouků užívají rohy výhradně jako zbraně v soubojích o možnost páření. Ačkoliv není jejich velikost dědičná, ale zcela závislá na vnějších podmínkách, mechanismy jejich vývoje dědičné jsou a mohou tak hrát důležitou roli v makroevolučních procesech. Tato práce shrnuje poznatky o alometrii sekundárních pohlavních znaků u listorohých brouků. Problematiku diskutuje především na základě poznatků o rodu *Onthophagus*, jenž se stal v poslední době jedním z nejzajímavějších evolučních modelů.

**Klíčová slova:** sekundární pohlavní znaky, alometrie, samčí dimorfismus, listoroží brouci

## Obsah

<b>Úvod</b> .....	<b>5</b>
<b>1. Fenotypová plasticita</b> .....	<b>6</b>
<b>1.1 Norma reakce</b> .....	<b>6</b>
<b>1.2 Polyfénismus</b> .....	<b>7</b>
<b>1.3 Alometrie</b> .....	<b>8</b>
<b>1.3.1 Alometrie sekundárních pohlavních znaků</b> .....	<b>9</b>
<b>2. Alometrie sekundárních pohlavních znaků nadčeledi Scarabaeoidea</b> .....	<b>13</b>
<b>2.1 Sekundární pohlavní znaky nadčeledi Scarabaeoidea</b> .....	<b>13</b>
<b>2.2 <i>Onthophagus taurus</i> (Schreber, 1759)</b> .....	<b>14</b>
<b>2.3 Evoluce alometrie</b> .....	<b>19</b>
<b>2.3.1 Labilita alometrie</b> .....	<b>19</b>
<b>2.3.2 Vývoj rohů a regulace jejich exprese</b> .....	<b>20</b>
<b>2.3.3 Důvody pozice a tvaru alometrické křivky</b> .....	<b>24</b>
<b>Závěr</b> .....	<b>27</b>
<b>Použitá literatura</b> .....	<b>28</b>

## Úvod

Listorozí brouci (Coleoptera, Scarabaeidae) udivují přírodovědce a entomology již celá staletí. Je to především díky jejich morfologii, díky neobyčejné různosti a pestrosti tvarů jejich těl. Dospělí brouci řady skupin této nadčeledi mají povrch těla opatřen bohatou škálou tvarů rohů, trnů, hrbolů či prohlubní, častá jsou také zvětšená kusadla nebo prodloužené nohy. První pokus o vysvětlení funkce těchto excesivních struktur poskytl zřejmě Charles Darwin. Ten je považoval za ornamenty, znaky indikující samčí kvalitu. Od té doby bylo navrženo několik dalších alternativních hypotéz, vysvětlujících význam těchto struktur. Ovšem až v 80. letech minulého století bylo navrženo, že slouží jako prostředky boje (*weapons*). Tato domněnka byla postupem doby stále potvrzována.

Zajímavým aspektem je variabilita závislosti velikosti těchto sekundárních pohlavních znaků na celkové velikosti těla. U listorohých brouků může být plynulá řada velikostí samců doprovázena kontinuální řadou velikostí excesivních struktur. Pozoruhodnější situací je však zapojení vývojového „přepínače“ mezi alternativními fenotypy – samci nad určitou velikostí těla vytvářejí rohy, samci pod touto velikostí nikoliv. V populaci pak koexistují 2 formy samců, z nichž každá využívá jinou reprodukční strategii. Působící disruptivní výběr vede k sigmoidální až zlomené závislosti délky rohů na velikosti těla.

Ve své práci se zabývám především silami, které mají vliv na vývoj rohů a závislost jejich velikosti na celkové velikosti těla u listorohých brouků. Bakalářská práce je pojata jako literární rešerše, čerpající informace především z poznatků provedených na rodu *Onthophagus*, jenž se stal v poslední době modelovým organismem pro studium evoluce a vývoje extrémního samčího dimorfismu u hmyzu.

# 1. Fenotypová plasticita

Fenotypová plasticita je schopnost genotypu vytvořit jeden z několika různých fenotypů v závislosti na environmentálních podmínkách (West-Eberhard, 1989). Je to primitivní vlastnost většiny, ne-li všech, částí fenotypu, ať morfologických, fyziologických či behaviorálních, od virů po mnohobuněčné organismy (Nijhout, 1999). Vývojové, fyziologické a metabolické procesy, podléhající zákonům chemie a fyziky, musejí být nutně citlivé k takovým vlastnostem prostředí, jako je teplota, pH, iontová síla nebo dostupnost živin. Jestliže fenotypová senzitivita snižuje fitness organismu, evolucí bude redukována jeho citlivost k vnějšímu prostředí (Nijhout, 2003). Tato insenzitivita, nebo kanalizace, vede k produkci stejného fenotypu bez ohledu na proměnlivost prostředí (např. prostřednictvím proteinů teplotního šoku). V opačném případě může být fenotypová plasticita využívána jako mechanismus k adaptaci organismu na dvě či více různá prostředí, bez nutnosti evoluce genetického polymorfismu. Organismy pak mohou vytvářet alternativní fenotypy, z nichž každý je optimálně přizpůsobený různému prostředí. Fenotypová plasticita tedy může být dána prostou absencí homeotických mechanismů, které tlumí účinky prostředí, a která pravděpodobně není adaptivní, a nebo může být adaptací na konkrétní soubor prostředí (Nijhout, 2003).

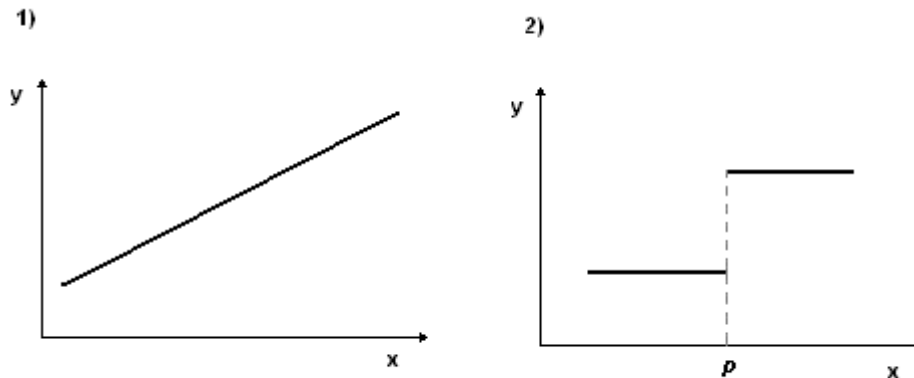
## 1.1 Norma reakce

Fenotypová plasticita může být spojitá nebo diskrétní. Řada fenotypů produkovaných jedním genotypem, mezi nimiž jsou jen nepatrné rozdíly závislé na gradientu prostředí jsou nazývány norma reakce („*reaction norm*“). Kromě této kontinuální řady fenotypů vytvářejí některé organismy dva nebo více diskrétních forem. Tento jev se nazývá polyfénismus („*polyphenism*“).

## 1.2 Polyfénismus

Extrémní, nicméně vcelku běžný, případ adaptivní fenotypové plasticity je polyfénismus, tedy jev, kdy fenotypy netvoří kontinuální řadu v závislosti na gradientu prostředí, ale genotyp vytváří jeden nebo více diskrétních fenotypů bez přechodných forem (Nijhout, 1999). Toho lze dosáhnout v zásadě dvěma způsoby. Buď skutečností, že různí členové druhu jsou vystaveni odlišným environmentálním podmínkám, jako je tomu v případě bivoltinního hmyzu se dvěma generacemi v roce. Druhý způsob je zprostředkován zabudováním vývojového „přepínače“ („*switch*“) mezi jednotlivými fenotypy. Ten je v určitém časovém období vývoje jedince indukován překročením prahové hodnoty („*threshold*“) některé z vlastností prostředí [např. teplota, množství nebo kvalita potravy, fotoperioda, koncentrace feromonů (viz obr. 1)]. Zajímavý je fakt, že prostředí, na které je daný fenotyp adaptován, není to samé, které spouští vývojovou dráhu vedoucí k tomuto fenotypu. Například sezónní polyfénismus, jakožto adaptace na chlad či nedostatek potravy, je indukován změnou fotoperiody (Nijhout, 2003). Zrovna tak délka rohů některých vrubounovitých brouků je ovlivněna kvalitou či kvantitou potravy, která má vliv na velikost dospělého jedince a je tedy dobrým prediktorem toho, jakým relativním sociálním podmínkám v intrasexuální kompetici bude jedinec vystaven (tj. bude-li obklopen menšími nebo většími soupeři). U všech doposud zkoumaných polyfénismů jsou vývojové přepínače, vedoucí k expresi alternativních fenotypů, regulovány hormony (Nijhout, 2003) (viz kap. 2.3.2)

Mezi nejznámější příklady polyfénismu patří sociální kasty blanokřídlých a termitů, sezónní polyfénismus motýlů, sedentární a migratorní fáze sarančí, sexuální a asexuální fáze mšic a alternativní samčí morfologie třásněnek a brouků. Kromě hmyzu lze jmenovat heterofylii rostlin, predátorem navozený polyfénismus perlooček či potravní polyfénismus pulců blatnic (Pfennig, 1990).



**Obr. 1:** Grafy znázorňující 1) normu reakce a 2) polyfénismus. Na ose x je vynesena gradient prostředí, na ose y míra exprese znaku.  $p$  vyjadřuje prahovou hodnotu vlastnosti prostředí, při níž ontogenetický přepínač přehodí výhybku na vývojovou dráhu vedoucí k alternativnímu fenotypu.

### 1.3 Alometrie

Termín alometrie poprvé použili Julian Huxley a Georges Teissier ve společné práci z roku 1936 (Huxley & Teissier, 1936) jako označení změny relativní velikosti části těla, která je korelována se změnou celkové velikosti těla organismu. V této práci taktéž uvedli alometrickou rovnici:

$$y = bx^{\alpha},$$

kde  $y$  je velikost orgánu,  $x$  velikost těla,  $b$  růstová alometrická konstanta určité struktury u určitého druhu a  $\alpha$  alometrický exponent. Pokud  $\alpha = 1$ , pak relativní velikost struktury je stejná pro všechny velikosti těla a hovoříme o izometrii. Pokud  $\alpha < 1$ , relativní velikost struktury se s velikostí těla zmenšuje (negativní alometrie) a pokud  $\alpha > 1$ , relativní velikost struktury se s velikostí těla zvětšuje (pozitivní alometrie). Poslední typ je příklad excesivních sekundárních pohlavních znaků. Obdobu alometrické rovnice však použilo několik autorů



ještě před nimi. Vztah velikosti části těla k jeho velikosti celkové byl znám již dříve. Zřejmě první, kdo dal příklad takové souvislosti, byl Frédéric Cuvier, jenž si všiml, že u blízce příbuzných druhů savců má větší druh relativně menší mozek. Nicméně první rovnice zachycující tento jev byla navržena až koncem 19. století, kdy roku 1897 Eugène Dubois publikoval článek o vztahu mezi hmotností mozku a těla savců. V polovině minulého století se alometrii věnoval také Stephen Jay Gould, jehož práce byly významné pro moderní evoluční biologii (Gayon, 2000).

Termín alometrie poukazuje přinejmenším na tři různé jevy: (1) ontogenetickou alometrii jakožto poměr velikosti orgánu vzhledem k velikosti těla jednotlivce během jeho vývoje; (2) evoluční (nebo fylogenetickou) alometrii, jakožto poměr velikostí orgánů mezi různými druhy; (3) statickou alometrii, jakožto poměr velikosti orgánu k velikosti těla mezi jedinci ve stejné vývojové fázi (Stern & Emlen, 1999).

Recentně historii a pojetí alometrie shrnuje práce Jeana Gayona (Gayon, 2000).

### **1.3.1 Alometrie sekundárních pohlavních znaků**

Působením pohlavního výběru mohou vznikat struktury či vzorce chování, které jsou pro své nositele škodlivé, tj. snižující jejich viabilitu (životaschopnost). Pohlavní výběr v tomto případě působí opačným směrem než výběr přírodní (Flegr, 2005). Výsledkem působení těchto dvou složek přirozeného výběru je pak míra exprese sekundárního pohlavního znaku, co nejvíce zvyšující celkovou fitness. Směr a intenzita pohlavního výběru působícího na obě pohlaví se může velmi nápadně lišit, což vede ke vzniku pohlavního dimorfismu (Owens & Hartley, 1998). Vybíravějším pohlavím jsou zpravidla samice, což má za následek, že intenzivnějším pohlavnímu výběru jsou vystaveni samci, a tak se právě u nich vyvíjejí nápadné sekundární pohlavní znaky. Je to dáno tím, že samice do rozmnožování investují obvykle více energie než samci [produkce makrogamet, případně výživa embryí, péče o potomstvo (Flegr, 2005)]. Navíc samice na rozdíl od samců nemají možnost zvýšit svou biologickou zdatnost větším množstvím mláďat díky většímu počtu pohlavních partnerů, a tak musejí upřednostňovat kvalitu potomků výběrem co nejlepšího samce.

Sekundární pohlavní znaky mohou vzniknout na základě kompetice mezi příslušníky stejného pohlaví (nejčastěji samců) a hrají tak roli zbraní k poražení či zastrašení protivníka, a nebo na základě výběru prováděného příslušníky opačného pohlaví (nejčastěji samic). Tyto znaky pak hrají roli ornamentů.

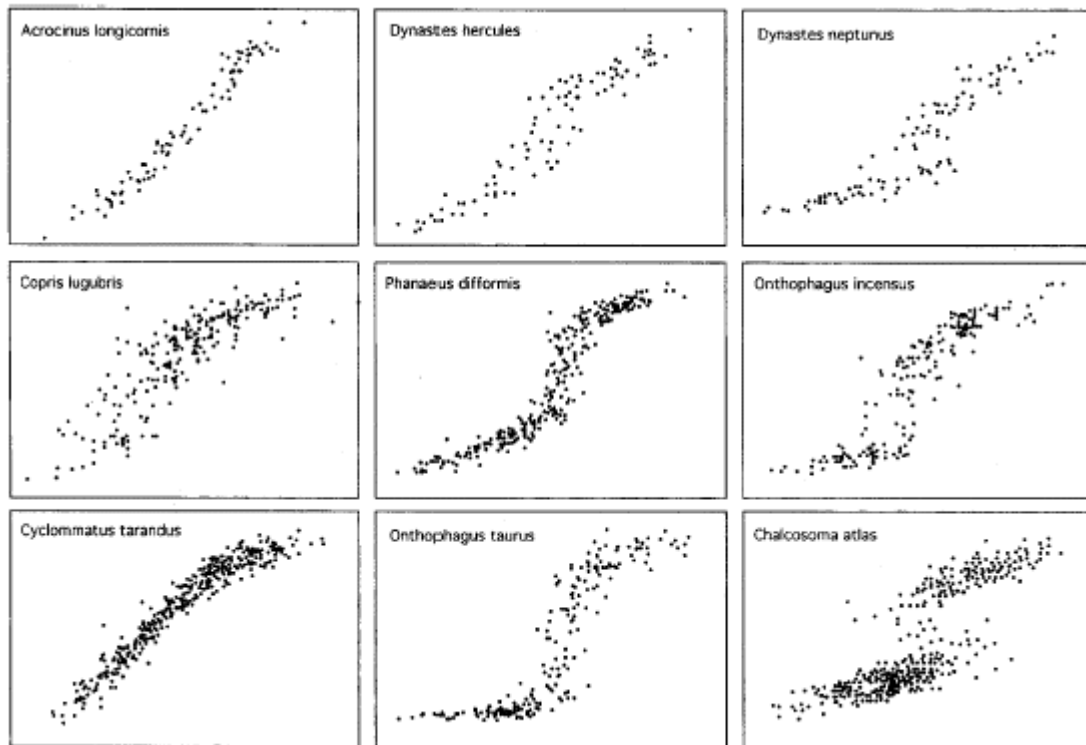
Znaky vzniklé působením pohlavního výběru často vykazují neobyčejnou mezidruhovou i vnitrodruhovou diverzitu, nabývají různých tvarů, barev, velikostí. Druhy s mimořádným rozměrem těchto znaků se vyznačují nápadnou variabilitou v jejich expresi, takže různí jedinci vytvářejí znaky rozdílné velikosti. Obecným názorem je, že sekundární pohlavní znaky jsou téměř univerzálně pozitivně alometrické, tedy že v rámci druhu má větší jedinec disproporčně větší znak než jedinec menší (exponent  $\alpha$  ze zmíněné alometrické rovnice je větší než 1). Vnitřní pohlavní orgány vykazují nižší strmost alometrické křivky patrně proto, že jsou pod vlivem stabilizujícího pohlavního výběru (Eberhard et al., 1998). Naopak většina nepohlavních znaků (včetně homologů samčích sexuálních znaků u samic) je negativně alometrická ( $\alpha < 1$ ), případně izometrická ( $\alpha = 1$ ). Green (2000) tak došel k závěru, že statická alometrie může posloužit k rozlišení pohlavních a nepohlavních znaků.

Za předpokladu, že je sekundární pohlavní znak vystaven sexuální selekci, pak zvětšení jeho relativní velikosti vede ke zvýšení kompetitivní zdatnosti o možnost páření. Exprese sekundárního pohlavního znaku je však u malých jedinců omezena potřebou alokovat energii a živiny do viability (tedy velikosti těla), což má za následek pozitivní alometrii (Kordic-Brown et al., 2006). Protože fitness často závisí na velikosti těla, jedinec potřebuje odhadnout relativní velikost ostatních členů v populaci (ať jde o samičí volbu či samčí souboje). Jestliže určitá morfologická struktura nese informaci o velikosti jedince a je pozitivně alometrická, je dobrým indikátorem celkové velikosti těla. Čím větší je její přírůstek za každou jednotku velikosti těla, tím více zesiluje rozdíly ve velikosti těla mezi jedinci a usnadňuje tak její ohodnocení (Emlen & Nijhout, 2000). K potvrzení tohoto obecně přijímaného názoru o univerzální pozitivní alometrii sekundárních pohlavních znaků provedli Kordic-Brown et al. (2006) analýzu 9 taxonů (rohy nosorožníků, mandibuly roháčů, hřbetní ploutev živorodek, ocas mečovek, ocasní hřeben čolků, krční lalok anolisů, klepeta krabů, parohy jelenů, rohy antilop). Alometrický exponent  $\alpha$  byl ve většině případů 1,5 – 2,5, takže většina znaků byla pozitivně alometrická. Bonduriansky (2007) naproti tomu namítá, že použitý soubor znaků není reprezentativní, náhodný. Jedná se totiž o znaky extrémní, pozoruhodné, a ty se vskutku pyšní pozitivní alometrií. Naopak pohlavním znakům s obyčejnou morfologií se dostává jen malé pozornosti, a tak jsou naše poznatky o alometrii sekundárních pohlavních znaků

zkreslené a předpojaté. Bonduriansky & Day (2003) vytvořili model trade-off alokace, který prezentuje optimální charakter alometrie pod různými selektivními režimy. Ukazuje, že sekundární pohlavní znaky jsou často negativně alometrické či izometrické a pozitivní alometrie tedy není obecným jevem, vzniká jen za určitých podmínek. To je například tehdy, když zvětšení relativní velikosti znaku přináší větší zisky větším jedincům než menším. Naopak, když větší relativní velikost znaku kompenzuje kompetitivní znevýhodnění malých jedinců, pak u nich pohlavní výběr může selektovat na zvětšení tohoto znaku (negativní alometrie). Zrovna tak za situace, kdy pohlavní výběr favorizuje malou velikost těla u malých jedinců a velkou u velkých, ale jeho vliv na pohlavní znak je podobný u obou velikostí těla, velcí samci budou mít tento znak relativně menší. Model dále naznačuje, že k pozitivní alometrii dochází snáze, jsou-li jsou ztráty viability závislé na velikosti těla. Výdaje životaschopnosti na zvětšení znaku se s velikostí těla mohou zmenšovat, jestliže je velikost těla korelována s kondicí, jako je tomu u hmyzu. Stejně tak alokace zdrojů do zvětšení pohlavního znaku se dotkne větších jedinců méně, protože většina nepohlavních znaků je negativně alometrická. Pokud má znak na přímou sexuální selekci odpovídat pozitivně alometricky, neměl by plnit žádnou jinou funkci, neboť pak na něj působí opačným směrem přírodní výběr (Bonduriansky, 2007). Tuto problematiku nebudu hlouběji diskutovat, není to ani účelem této práce.

Většina morfologických znaků se mění s velikostí těla se stále stejnou intenzitou, alometrická křivka je tedy lineární (Emlen & Nijhout, 2000). Nicméně skupina znaků s neobyčejnou, extrémní morfologií, tedy často znaky sexuální, se s velikostí těla mění více variabilně. Jejich alometrické křivky jsou lineární, zakřivené, sigmoidální, až úplně zlomené (viz obr. 2).

Z čeho vyplývá tato diverzita? Jaké síly mění tvar a sklon alometrické křivky a jak je tomu u listorohých brouků? Na to se pokusíme nalézt odpovědi v dalších kapitolách. Začneme konkrétním příkladem, závislostí délky rohů na velikosti těla u vrubounovitého brouka *Onthophagus taurus*.



**Obr. 2:** Příklady alometrie sekundárních pohlavních znaků u 9 druhů Isitorohých brouků. Přejíždí od lineární, zakřivené až po sigmoidální a kompletně zlomenou. Na ose X je velikost těla, na ose Y velikost znaku. Převzato z Emlen & Nijhout (2000).

## 2. Alometrie sekundárních pohlavních znaků nadčeledi Scarabaeoidea

### 2.1 Sekundární pohlavní znaky nadčeledi Scarabaeoidea

Brouci listoroží (Scarabaeoidea) jsou monofyletickou skupinou brouků (Crowson, 1981), která je poměrně bohatá na rody i druhy – čítá okolo 30 700 druhů (Jameson & Ratcliffe, 2001). Udivovali a udivují přírodovědce a entomology svou rozmanitou morfologií. Jejich exoskelety se honosí množstvím různých trnů, rohů, výčnělků či zvětšených kusadel. Ty oplývají obrovskou rozmanitostí jak mezidruhovou, tak i v rámci jednoho druhu (takže nezřídka byli považováni odlišní zástupci jednoho druhu za různé druhy). Tyto nápadné struktury se vyskytují například u samců roháčů (Lucanidae) v podobě zvětšených mandibul, brouků podčeledi Euchirinae jako prodloužené přední nohy, u některých zástupců Hopliinae či Rutelinae jako prodloužené nohy zadní. Výrůstky na hlavě či štítu lze nalézt u skupin Passalidae, Geotrupidae, Bolboceratidae, Rutelinae, Pleocomidae, Orphninae, Pachypodinae či podčeledi roháčů Sinodendrinae, zejména však u druhů podčeledí Scarabaeinae, Dynastinae a Cetoniinae (Chobot, 2008).

V průběhu času bylo navrženo několik hypotéz vysvětlujících funkci těchto excesivních struktur listorohých brouků. Darwin je považoval za indikátory kvality samců (*ornaments*), sloužících k upoutání pozornosti samic (Darwin, 1871). Wallace navrhoval, že by mohly sloužit k ochraně před predátory (Wallace, 1895). Dalším vysvětlením bylo, že rohy můžou sloužit jako pracovní nástroje k hloubení tunelů (Lameere, 1904). Nejdůkladněji se tématu rohů a výrůstků u brouků věnoval Gilbert Arrow, jenž shrnuje, že rohy nemají původně žádnou funkci a vznikají jako vedlejší produkt selekce na zvětšení těla. Některé z nich později mohly získat nějaký účel a být pozměněny pro lepší výkon určité funkce (Arrow, 1951). Až v 80. letech minulého století podává William Eberhard vysvětlení rohů jako prostředků boje (*weapons*) v samčích zápasech (Eberhard, 1982). Tento závěr byl potvrzen v několika následných studiích, zejména na rodu *Onthophagus* Latreille, 1802.

## 2. 2 *Onthophagus taurus* (Schreber, 1759)

Brouk z čeledi vrubounovitých (Coleoptera, Scarabaeidae) *Onthophagus taurus* se stal v podstatě modelovým organismem pro studium evoluce a vývoje extrémního samčího dimorfismu u hmyzu (Moczek, 2006), a to zejména díky pracím Emlena a Moczeka z konce minulého století, zaměřených zpočátku hlavně na popis alternativních taktik chování samců (např. Emlen, 1994, 1996, 1997a, Moczek & Emlen, 1999) a vlivu environmentálních faktorů na samčí morfologii (např. Emlen, 1994, 1997b, Hunt & Simmons, 1998, Moczek, 1998).

Rod *Onthophagus* Latreille, 1802 (Scarabaeidae, Onthophagini) je s více než 2000 druhy (Moczek & Nijhout, 2002a) nejpočetnějším rodem podčeledi Scarabaeinae, a jedním z nepočtenějších rodů celé živočišné říše (Balthasar, 1964).



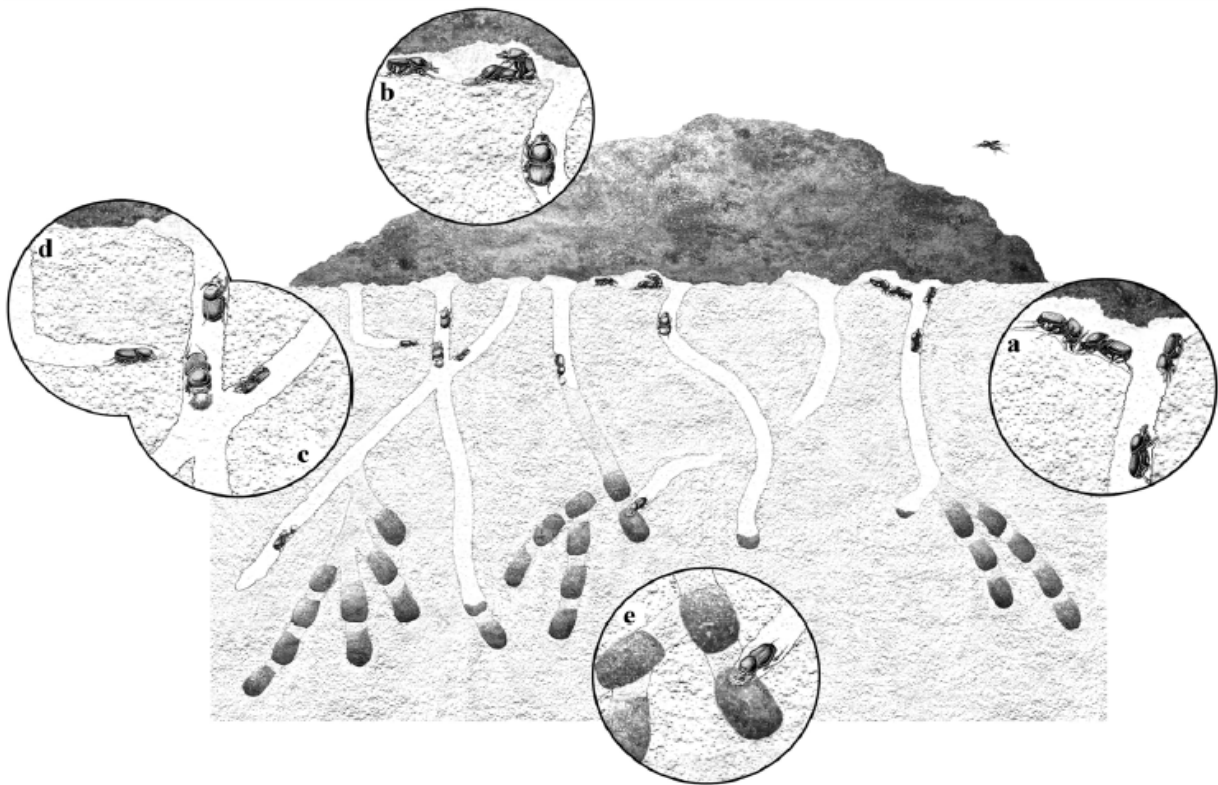
**Obr. 3:** Alternativní morfologie samců *Onthophagus taurus*. Jedinci nad určitou kritickou velikostí těla nesou na hlavě pár rohů, jedinci pod touto hranicí jsou bezrozí. Vlevo: převzato z Hunt & Simmons (2001), vpravo: převzato z Moczek & Emlen (2000).

Samci druhu *Onthophagus taurus* jsou polyfémní ve velikosti rohů (viz obr. 3). Malí samci jsou v podstatě bezrozí, zatímco velcí mají na hlavě pár dlouhých zahnutých rohů. Závislost délky rohů na velikosti těla není lineární, nýbrž silně sigmoidální (viz obr. 2), z čehož vyplývá bimodální rozložení velikosti rohů, téměř bez přechodných forem. Oba tyto morfotypy využívají jinou reprodukční strategii (viz obr. 5). Dospělí brouci hloubí pod koňským či

hovězím trusem vertikální tunely, do jejichž slepých konců umístí samice zásobu trusu v podobě chovné koule („*brood ball*“). Každá chovná koule obsahuje jedno vajíčko a představuje celkové množství potravy pro vyvíjející se larvu (Emlen, 1994). Po jejím vyčerpání zahajuje larva metamorfózu. Po dokončení produkce chovných koulí zasype samice tunel hlínou (Moczek 1996, 1999). Kompetice samců o páření bývá tvrdá, vzhledem k efemerní povaze trusu může být na jednom zdroji až 100 jedinců druhu (Hanski & Cambefort, 1991). Samci mohou docílit přístupu k samici dvěma způsoby. Velcí samci nad zemí brání vchod do tunelu a k jeho udržení svádí agresivní souboje (viz obr.4). Bezrozí samci naproti tomu využívají neagresivní strategie a soubojům se snaží vyhnout proklouznutím („*sneaking*“) za zády velkých samců (viz obr. 5). Velikost těla je totiž dobrým indikátorem výsledku souboje – větší brouk téměř vždy porazí menšího. Nicméně při střetnutí dvou samců stejné velikosti vítězí téměř vždy ten s většími rohy (Moczek & Emlen, 2000). Rohy samotné však u *Onthophagus taurus* nejsou prerekvizita k agresivnímu chování – bezrozí samci svádí stejné souboje jako jejich rohatí protějšci, pokud je protivník sám bezrohý (Moczek & Emlen, 2000).



**Obr. 4:** Typický způsob souboje dvou rohatých samců *Onthophagus taurus*. Převzato z Moczek & Emlen (2000).

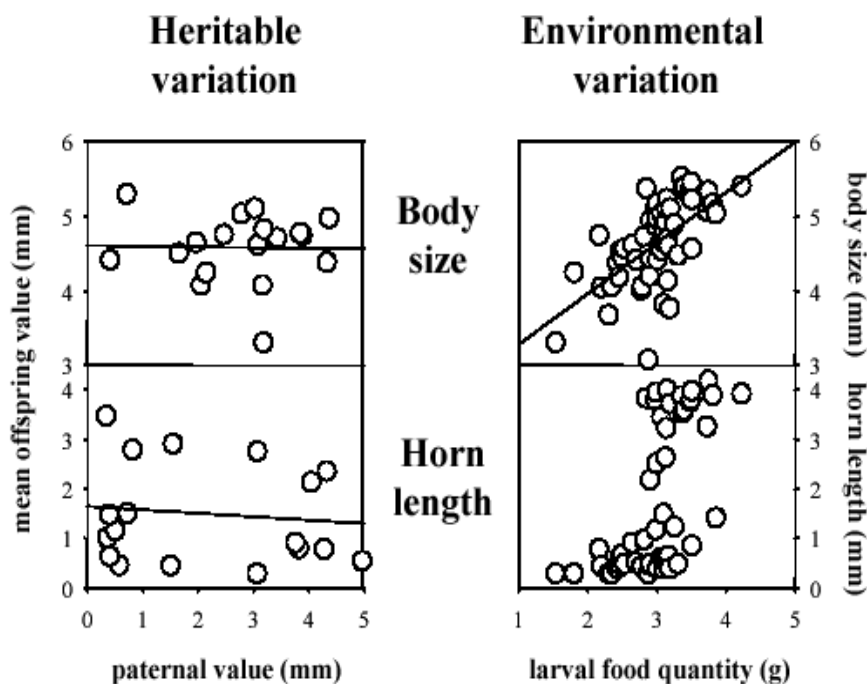


**Obr. 5:** Alternativní reprodukční chování brouků *Onthophagus taurus*. Velcí samci chrání vchod do tunelu, zatímco malí využívají neagresivní strategii k získání přístupu k samici. To je možné **a)** obejitím bránícího samce zabraného do souboje s jiným samcem či **b)** čekáním na samici u vchodu do tunelu, zatímco je velký samec pod zemí. Malí samci se k samici mohou dostat také **c)** využitím již dříve vyhloubeného horizontálního tunelu protínajícího tunel se samicí nebo **d)** aktivním prokopáním horizontálního tunelu. Alternativní reprodukční taktiky užívají též samice **e)**. Když narazí na chovnou kouli jiné samice, nakladou do ní svoje vajíčko, nebo ji využijí jako zdroj potravy. Četnost tohoto kleptoparazitického chování je závislá na rychlosti vysychání chovných koulí (Moczek & Cochrane, 2006).

Velcí samci také pomáhají samicím s hloubením tunelů a vytvářením chovných koulí, bezrozí samci se této činnosti věnují podstatně méně (Moczek, 1999, Hunt & Simmons, 2000). To by mělo vést k samičí preferenci velkých samců. Samice se nicméně páří s kterýmkoliv samcem bez ohledu na jeho morfologii (Moczek, 1996, Hunt & Simmons, 1998). Rozdíly v rodičovské péči samců se zmenšují s nárůstem intrasexuální kompetice. Při zvýšené denzitě se všichni samci věnují výhradně získání příležitosti k páření (Moczek, 1999).



Vzhledem k tomu, že větší samci s většími rohy jsou v přímých soubojích se samci s menší velikostí těla i rohů úspěšnější, dalo by se očekávat, že přirozený výběr bude selektovat na zvětšení těla i rohů. Neděje se tak proto, že velikost těla není dědičná, je zcela závislá na environmentálních faktorech – jmenovitě na množství a kvalitě potravy (Emlen, 1994, Moczek, 1998, Moczek & Emlen, 1999) (viz obr. 6). Po vyčerpání zásob potravy z chovné koule nemá již larva šanci získat nový zdroj potravy a začíná metamorfovat (Schafiei et al., 2001). Alternativní reprodukční taktika dává příležitost ke kopulaci a přenosu genů i samcům, kteří byli náhodou vystaveni horším podmínkám. Evoluce tak favorizuje jedince s lepším vývojovým mechanismem přepínání mezi alternativními rohatými a bezrohými fenotypy v určité, co nejvhodnější, velikosti těla.



**Obr. 6:** Působení dědičných (vlevo) a environmentálních (vpravo) faktorů na fenotyp samčích potomků u *Onthophagus taurus*. Panel vlevo zobrazuje vztah mezi rodičovskou (osa x) velikostí těla (nahore) a velikostí rohu (dole) a příslušných vlastností potomků (osa y). Panel vpravo ukazuje vztah mezi velikostí chovné koule (osa x) a velikostí těla potomků (nahore) a velikostí rohů potomků (dole). Převzato z Moczek & Emlen (1999).

Ačkoliv velikost těla není dědičná a přímo závislá na fenotypu rodičů, můžou se projevit nepřímé aspekty zvětšující míru fenotypové podobnosti mezi rodičem a jeho potomky. Například velikost chovné koule (a tím pádem i velikost potomka) pozitivně koreluje s velikostí samice a tento efekt se může přenášet i přes několik generací (Hunt & Simmons, 2002). Rovněž velcí samci pomáhající samici se zabezpečením potomků mají pozitivní vliv na velikost chovné koule (Hunt & Simmons, 2002).

Disruptivní výběr a tedy alternativní exprese sekundárních pohlavních znaků se dá předpokládat, jestliže (1) velcí a malí samci využívají rozdílnou reprodukční taktiku, jestliže (2) je velikost těla dostatečně závislá na přírodních podmínkách a je tak zamezeno genetické specializaci buď jen na velkou nebo na malou velikost těla a jestliže (3) morfologie přinášející největší fitness je rozdílná pro obě velikostní kategorie samců (Moczek & Emlen, 1999). U velkých samců roste fitness s velikostí rohů díky zvýšení kompetitivní zdatnosti v přímých soubojích. Proč u malých samců roste biologická zdatnost naopak se zmenšením rohů? Proč je tlak na to, aby se do určité velikosti těla rohy vůbec nevyvíjely? Může to být tím, že rohy snižují mobilitu samců v tunelech, což jim brání efektivně vykonávat jejich „plíživé“ chování. Samci s menšími rohy se v tunelech pohybují signifikantně rychleji než samci s rohy většími, jinak však stejné velikosti těla (Moczek, 1996, Moczek & Emlen, 1999). Stejný závěr byl učiněn i u druhu *Onthophagus nigriventris* (Madewell & Moczek, 2006). Nicméně analýza na kondici závislé selekce u *Onthophagus taurus*, kterou provedli Hunt a Simmons, ukazuje, že u malých samců délka rohu signifikantně neovlivňuje reprodukční úspěch (Hunt & Simmons, 2001). Vytvoření rohu také prodlužuje larvální vývoj a tak zvyšuje pravděpodobnost úmrtí před dosažením dospělosti (Hunt & Simmons, 1997). Důležitou složkou působící proti vytvoření rohu u malých samců je kompetice mezi jednotlivými částmi těla, například křídel (Kawano, 1995), očí (Nijhout & Emlen, 1998, Emlen, 2001), tykadel (Emlen, 2001), genitálií (Moczek & Nijhout, 2004), testes (Simmons & Emlen, 2006). Poslední trade-off má značný význam, neboť spermie malých samců musejí kompetovat se spermie samců velkých, kteří se samicemi páří mnohem častěji. Tak se malým samcům vyplatí investovat zdroje do produkce spermií. Míra těchto „costs“ může být menší u větších jedinců, neboť závislost velikosti nepohlavních znaků na velikosti těla je většinou negativně alometrická. U hmyzu navíc bývá velikost těla korelována s kondicí (Bonduriansky, 2007).

Tento odlišný selekční tlak na obě velikostní kategorie samců má za následek sigmoidální charakter alometrie rohů.

## 2.3 Evoluce alometrie

### 2.3.1 Labilita alometrie

Ačkoliv je samčí fenotyp nezávislý na fenotypu otce a je zcela ovlivněn vnějšími podmínkami, vývojové mechanismy exprese rohů jsou dědičné a mohou tak být pod vlivem selekce (Moczek, 2003). Srovnání dvou izolovaných populací *Onthophagus taurus* například ukázalo, že kritická velikost těla („*threshold, switch point*“), která odděluje rohaté samce od bezrohých, se vyvíjela u obou populací opačným směrem (Moczek, 2003). Ke konci šedesátých let minulého století byli brouci druhu *Onthophagus taurus* z oblasti Španělska, Řecka a Turecka introdukováni do západní Austrálie, aby pomáhali s odstraňováním hovězího trusu. Přibližně ve stejné době se náhodně dostali i na východ Spojených států. Srovnání obou těchto populací ukázalo, že divergence v kritické velikosti těla, jež odděluje dva alternativní typy samců, je recentně (tedy přibližně po 40 letech) srovnatelná s rozdílem normálně pozorovaným mezi různými druhy. Příčinou tohoto posunu alometrické křivky od původního stavu u ancestrální Evropské populace může být náhodný genetický drift (Moczek & Nijhout, 2003). Významnějším důvodem této divergence je však nejspíš rozdílné selektivní prostředí, jemuž jsou populace vystaveny (Moczek & Nijhout, 2003)(viz kap. 2.3.3) Tyto mezipopulační vývojové rozdíly mohou být významné, když geograficky izolované populace obnoví kontakt. Hybridi mohou přepínat mezi alternativními samčími fenotypy v suboptimální kritické velikosti těla a mít tak sníženou fitness oproti členům mateřských populací. To může vést ke vzniku reprodukčně izolačních mechanismů mezi oběma populacemi (Moczek 2003). I když je tento scénář zatím spekulativní, připomeňme, že rod *Onthophagus* je s více než 2000 druhy jedním z nejpočetnějších rodů celé živočišné říše (Balthasar, 1964).

Statická alometrie může sloužit jako charakteristika druhu, pokud jsou blízké příbuzné druhy nerozeznatelné morfologicky, ale již se u nich vyvinuly reprodukčně izolační mechanismy (Emlen & Nijhout, 2000).

Pozice alometrické křivky a tedy i kritická velikost těla, vymežující expresi rohů a tedy i reprodukční chování, se může měnit dokonce v rámci jedné populace v závislosti na

přírodních podmínkách. Tuto fenotypovou plasticitu kritické velikosti těla zjistil Emlen (1997) u samců druhu *Onthophagus acuminatus*. Ti o samice kompetují stejným způsobem jako samci *Onthophagus taurus*. Samci *Onthophagus acuminatus* reagují na kvalitu potravy změnou průměrné velikosti těla, při níž přestávají užívat „plíživého“ chování a začínají bránit vchod, zatímco na množství potravy nikoliv. Je to dáno zřejmě tím, že kompetice mezi samicemi o trus je proměnlivá a množství, jímž zaopatří potomky, je víceméně náhodné. Proto, ačkoliv množství potravy ovlivní absolutní velikost brouka, nemůže mu říci nic o jeho relativní velikosti vzhledem k ostatním členům populace. Kvalita potravy se na druhou stranu mění postupně, sezónně, podle jídelníčku vřešťanů, jejichž trusem se brouci živí, a ovlivňuje celou populaci současně. Proto kvalita potravy může nést informaci o pravděpodobných velikostech jiných samců. Zda se budou „plížit“ nebo bránit závisí na jejich relativní velikosti těla: ti větší než většina jejich konkurentů budou bránit, ti menší naopak. Nízká kvalita potravy tedy snižuje průměrnou velikost samců a posouvá alometrickou křivku doleva, vysoká kvalita potravy ji posouvá doprava (Emlen, 1997).

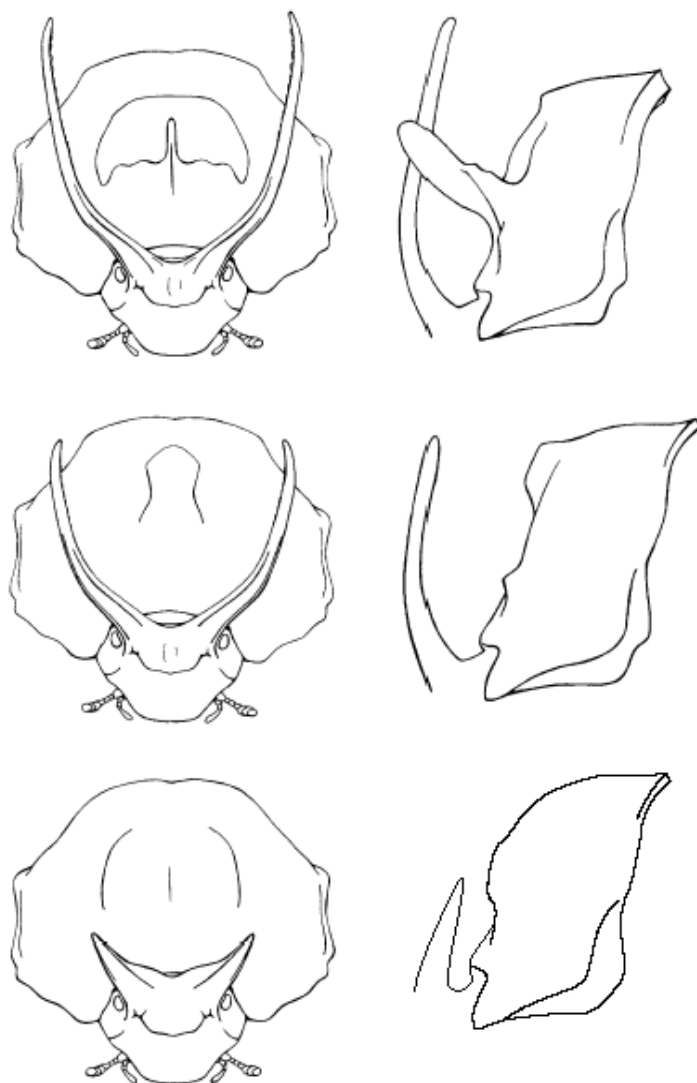
Abychom pochopili, jakým způsobem může larva odhadnout svou budoucí adultní velikost a přizpůsobit podle toho morfologii, a abychom pochopili, jakým způsobem může docházet k posunu kritické velikosti těla, je třeba nahlédnout na vývojové mechanismy exprese rohů.

### **2.3.2 Vývoj rohů a regulace jejich exprese**

Rohy brouků (a to především opět u rodu *Onthophagus*) jsou zkoumány na úrovni fylogenetické, morfologické i vývojově fyziologické. Jsou používány jako zbraně v samčích soubojích o přístup k samici. Tyto souboje mají tendenci uskutečňovat se o fyzikálně omezené, nebo obhájitelné zdroje nebo substráty, jako například tunely v zemi (Emlen et al., 2007). Podle recentně provedené fylogenetické analýzy podčeledi *Scarabaeinae* (Philips et al., 2004) ukázali Emlen a Philips spojitost mezi budováním tunelů a expresí rohů (Emlen & Philips, 2006).

Excesivní struktury rohatých brouků vykazují ohromnou míru variability. Objevují se na pěti různých oblastech hlavy a štítu, přičemž ztráty či exprese rohu v každém regionu jsou na sobě nezávislé a druhy tak můžou mít rohy ve všech těchto možných kombinacích (Emlen et al., 2005). Na různých lokacích mohou být dokonce řízeny odlišnými regulačními

mechanismy. Tuto vzájemnou nezávislost rohů na těle jednoho jedince dokládá příklad druhu *Onthophagus watanabei*. Velcí samci tohoto druhu mají pár dlouhých rohů na hlavě a jeden roh na štítu. Zatímco závislost velikosti hlavových rohů na velikosti těla je lineární, alometrie rohu na štítu je silně sigmoidální – rohy exprimují jen jedinci nad určitou velikostí těla (Mozek et al., 2004) (viz obr. 7). Rohy jsou také bohaté na množství tvarů a relativních velikostí vzhledem k velikosti těla. Další složku diverzity rohů představuje pohlavní dimorfismus (exprese rohů je omezena jen na samce) a samčí dimorfismus (exprese rohů je omezena jen na velké samce). U překvapivě velkého počtu druhů mají rohy samci i samice (Emlen et al. 2005). Jen ve výjimečných případech však mají samice delší rohy než samci. Tak je tomu například u druhu *Onthophagus sagittarius*. Samice tohoto druhu používají rohy v soubojích s jinými samicemi uvnitř tunelů (Emlen & Philips, 2006). Obecný pattern pohlavního dimorfismu je, že kdykoliv mají rohy malí samci, mají je i samice. Tento fakt je dán spíše společným endokrinním mechanismem exprese rohů, než stejným selekčním tlakem, jemuž jsou malí samci a samice vystaveni (Emlen et al., 2005). Některé podmínky prostředí mají na obě pohlaví dokonce opačný vliv. Zvýšená populační denzita vytváří tlak na zvětšení rohů u samic a velkých samců, u malých samců na zmenšení. Sdílené endokrinní regulační mechanismy spojují osud samic a malých samců. Adaptivní změny jednoho pohlaví tak mohou ovlivňovat pohlaví druhé, ačkoliv pro něj nejsou tyto změny výhodné (Emlen et al., 2005). Působí-li například selekce dostatečně silně na zvětšení rohů u samic, pak rohy budou vytvářet i malí samci, což vede k linearizaci almetrické křivky a ztrátě polyfénismu.

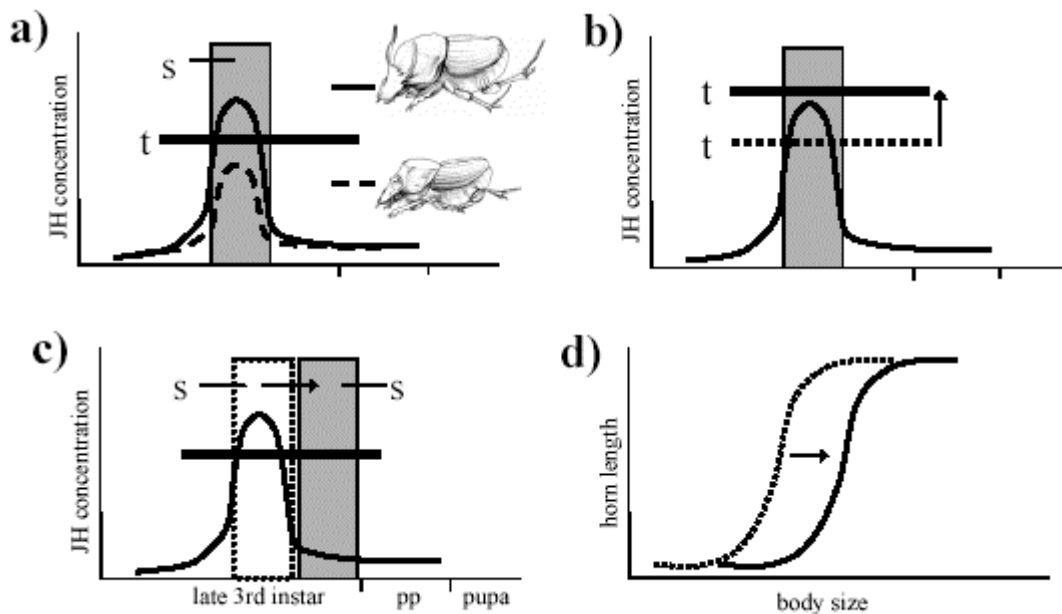


**Obr. 7:** Morfologie rohů na hlavě a štítu u *Onthophagus watanabei*. Seshora dolů: velký samec, malý samec, velká samice. Převzato z Moczek et al. (2004).

Rohy se vyvíjejí ze shluku buněk, které jsou během téměř celého larválního vývoje v dormantním stavu. Tyto shluky buněk se nazývají „imaginální disky“ a jsou uloženy pod kutikulou larvy. Ke konci třetí larválního instaru, v době, kdy již larva nepřijímá potravu, začíná vyprazdňovat střevo a připravuje se na metamorfózu, tyto shluky buněk prodělávají rychlou proliferaci v dutině těla (Emlen & Nijhout, 1999). Když je larva připravena ke kuklení a svlékne kutikulu, tato tkáň se teleskopicky vysune a dá vznik budoucímu rohu (Emlen & Nijhout, 1999). V tomto se růst rohů podobá například končetinám, křídům nebo částem ústního ústrojí (Fristrom & Fristrom 1993). Zásadní význam pro alometrii má to, že tkáň imaginálních disků rostou jinou rychlostí než ostatní larvální tkáň (Stern & Emlen, 1999).

Důležitým endokrinním regulátorem vývoje rohů je juvenilní hormon (JH), který má u hmyzu vliv na širokou škálu vývojových procesů (Emlen & Nijhout, 1999, Moczek & Nijhout, 2002). Jeho množství cirkulující v hemolymfě je závislé na podmínkách, jimž je jedinec během vývoje vystaven, a tak jsou díky tomuto hormonu vnější podmínky překládány na vnitřní prostředí těla. Koncentrace juvenilního hormonu závisí na velikosti těla – větší jedinci disponují větším množstvím hormonu než menší (Emlen & Nijhout, 1999). Byly zjištěny dvě krátké senzitivní periody, během nichž se na základě koncentrace juvenilního hormonu rozhoduje o budoucí morfologii jedince (Emlen & Nijhout, 2001). První senzitivní perioda nastává koncem třetího instaru, v době kdy larva přestává přijímat potravu. Během této doby aplikace analogu JH methoprenu způsobila potlačení vývoje rohu a samci tak zůstali bezrozí. Během druhé periody, na počátku prepupální fáze, měla aplikace metoprenu opačný efekt (Moczek and Nijhout 2002). Prezence nebo absence koncentrace JH nad prahovou hladinou během těchto dvou senzitivních period tedy určuje, v jaký morfotyp se larva vyvine. Inkorporace tohoto mechanismu odpovědi imaginálních disků na prahovou hodnotu JH má za následek bimodální rozložení samčích forem.

Na základě těchto zjištění vytvořili Emlen a Nijhout (1999) model endokrinního řízení exprese rohů během druhé senzitivní periody. Podle tohoto modelu mají malí samci množství JH pod prahovou hodnotou a zůstávají tak bezrozí, koncentrace JH velkých samců je naopak nad touto hodnotou a tak vytvářejí rohy (Emlen & Nijhout, 1999). Tento model naznačuje dvě hlavní vývojové cesty, kterými se může měnit kritická velikost těla oddělující oba alternativní samčí fenotypy. První spočívá ve změně *sensitivty* buněk imaginálních disků na JH. To může nastat například expresí menšího počtu receptorů imaginálních buněk na JH, nebo jejich sníženou afinitou k JH. Druhou možností je změna *načasování senzitivní periody*, během níž jsou buňky budoucích rohů citlivé na JH. Během této posunuté senzitivní doby nedosahuje koncentrace JH maximální hodnoty (Emlen & Nijhout, 1999). Obě tyto skutečnosti vedou k posunu kritické velikosti těla na vyšší hodnotu (viz obr. 8). Pro tyto hypotézy našli Moczek & Nijhout (2002) podporu u výše zmíněných exotických populací *Onthophagus taurus* (kap. 3.1). populace s větší kritickou velikostí těla opravdu měla nižší senzitivitu k JH než populace, u níž exprimovali rohy menší samci. Stejně tak měla posunutou senzitivní periodu blíže ke konci larvální fáze (Moczek & Nijhout, 2002). Zpoždění této senzitivní periody může podle Moczeka a Nijhouta způsobit zpoždění dalších senzitivních period na JH ve vývoji jedince. To může vést k prodloužení larvální fáze (Moczek & Nijhout, 2002) a tedy větší pravděpodobnosti, že larva bude napadena parazity (Hunt & Simmons, 1997).



**Obr. 8:** Endokrinní řízení samčího dimorfismu rohů **(a)** a možné vývojové mechanismy, kterými je zprostředkována evoluce kritické velikosti těla. **(a)** Samci se liší koncentrací juvenilního hormonu (JH) v závislosti na jejich tělesné velikosti. Pouze velcí samci mají množství JH nad prahovou hodnotou (**t**) během senzitivní periody (**s**) a vytvářejí tak rohy, zatímco malí samci s koncentrací JH pod prahovou úrovní nikoliv. **(b)** Zvýšení prahové hodnoty koncentrace JH (z **t<sub>1</sub>** na **t<sub>2</sub>**) způsobí, že samci s koncentrací JH dříve těsně nad touto prahovou hodnotou se nyní nacházejí pod ní a zůstanou tak bezrozí. **(c)** Stejný efekt má též posunutí senzitivní periody na JH (z **s<sub>1</sub>** na **s<sub>2</sub>**), takže tato perioda se již neshoduje s maximální koncentrací JH v hemolymfě. **(d)** Obě tyto modifikace způsobují na úrovni populace posunutí kritické velikosti těla na větší tělesnou velikost. Převzato z Moczek & Nijhout (2002).

### 2.3.3 Důvody pozice a tvaru alometrické křivky

Kritická velikost těla vymezující alternativní samčí fenotypy není rigidní a může podléhat velmi rychlé evoluci (jak bylo naznačeno v kapitole 2.3.1) Důvody této její nestálosti spočívají zřejmě v ekologických a sociálních kontextech, jimž jsou jednotlivé populace vystaveny (Moczek & Nijhout, 2003). Pro tento jev navrhl Moczek (2003) tři alternativní hypotézy. **Hypotéza intraspecifické kompetice** („*intraspecific competition hypothesis*“) navrhuje, že velikost kritické velikosti těla ovlivňuje míra vnitrodruhové kompetice. Vychází ze skutečnosti, že pravděpodobnost získání a udržení tunelu se samičím rohatým samcem se



snižuje s počtem samců, s kterými má kompetovat (Hunt & Simmons, 2002). Jestliže je denzita samců nízká, bude nižší i frekvence soubojů a v tomto případě mají šanci získat a udržet tunel se samicí i středně velcí samci. Jak ale denzita populace roste, roste i četnost soubojů a středně velkým samcům se vyplatí „přepnout“ na alternativní plíživou taktiku. Za takových podmínek tedy bude selekce posouvat kritickou velikost těla na vyšší hodnoty. Další příčinou posunu kritické velikosti těla může být míra samičí kompetice. Pro úspěšnou reprodukci samic je klíčové zabezpečit potomky zdrojem potravy, tedy trusem. Při nízké denzitě populace se dostatek trusu dostane většině samic, o něž bude kompetovat přibližně stejný počet samců. Při zvýšené denzitě populace se však zdroje potravy pro potomky dostane jen omezenému množství samic, a na jednu samici tak připadne relativně více samců. Díky tomu se zvýší samičí kompetice, což omezí expresi rohů jen na největší samce. Hypotéza intraspecifické kompetice tedy předpokládá pozitivní korelaci mezi kritickou velikostí těla a denzitou populace (Moczek, 2003). Podporu našla tato hypotéza při srovnání hustoty populací tří izolovaných populací *Onthophagus taurus*. Samci všech tří populací, lišících se kritickou velikostí těla, byli vystaveni očekávaným rozdílným kompetičním podmínkám (Moczek, 2003).

**Hypotéza interspecifické kompetice** („*interspecific competition hypothesis*“) spočívá na pozorování, že mnoho druhů kompetuje s jinými druhy o stejný zdroj, v tomto případě o trus. Při nízké úrovni interspecifické kompetice má většina samic šanci získat dostatečné množství zdroje nezbytné pro úspěšné rozmnožení, což opět vede k nízké míře samičí kompetice. Taková situace vede stejně jako v minulém příkladě k relativně nízké kritické velikosti těla. Naopak zvýšená konkurence s jinými druhy vede k posunu kritické velikosti těla díky větší kompetici samců o relativně omezený počet samic. Hypotéza interspecifické kompetice tedy předpokládá pozitivní korelaci mezi kritickou velikostí těla denzitou kompetujících druhů.

**Hypotéza rozdílné velikosti těla** („*differential body size hypothesis*“) je založena na faktu, že úspěšnost samců v soubojích je částečně ovlivněna velikostí těla (Moczek & Emlen, 2000). Kompetitivní status samce tedy záleží na jeho relativní velikosti těla vzhledem k průměrné velikosti samců v populaci. Jestliže se změní průměrná velikost samců (například kvůli změně podmínek prostředí), pak by se měl změnit i kompetitivní statut samce, třebaže se jeho absolutní velikost nezměnila. V populacích s relativně malým průměrem velikosti těla budou rohy vytvářet menší samci, v populacích s relativně velkým průměrem těla bude kritická velikost posunuta na druhou stranu. Hypotéza rozdílné velikosti těla tedy předpokládá pozitivní korelaci mezi kritickou velikostí těla a průměrnou velikostí těla

(Moczek, 2003). Podporu získala tato hypotéza díky korelaci mezi sezónní fluktuací průměrné velikosti těla a kritické velikosti těla u druhu *Onthophagus acuminatus* (Emlen, 1996).

Průměrná velikost těla a míra intra- a interspecifické kompetice ovlivňující pozici alometrické křivky, jsou samy ovlivňovány různými ekologickými faktory prostředí. Může to být například predační tlak, přítomnost parazitů, sezónní a geografické rozdíly v podnebí či dostupnost potravy.

Hodnota kritické velikosti těla na expresi rohů se může měnit díky posunu znaků (*charakter displacement*), jako reakce na koexistenci dvou blízce příbuzných druhů, které si konkurují o stejný zdroj (Futuyma, 1986). U dvou sympatricky žijících blízce příbuzných druhů nosorožika, *Xylotrupes gideon* a *Xylotrupes pubescens zideki*, došlo u jednoho z nich (*X. pubescens zideki*) k posunu alometrické křivky doleva, vzhledem k ostatním populacím bez koexistujícího *X. gideon* (Rowland, 2003).

Faktorem ovlivňujícím tvar alometrické křivky jsou také různá omezení (*constraints*), například trade-off alokace zdrojů do různých částí těla. Velikost rohů například negativně koreluje s velikostí křídel u nosorožiků (Kawano, 1995) a roháčů (Kawano, 1997), tykadel a očí (Emlen, 2000), genitálií (Moczek & Nijhout, 2004) a testes (Simmons & Emlen, 2006) u ontofágů. Maximální velikost rohů je limitována redukcí těchto částí těla, neboť ty mají podstatný vliv na viabilitu. Omezením nemusí být jen kompetice orgánů o živiny během vývoje. U chrobáka *Euoniticellus intermedius* je u malých jedinců vztah délky rohu k velikosti těla pozitivně alometrický, zatímco u velkých je izometrický nebo dokonce negativní, s širokým rozmezím délky rohu. Tento pokles alometrické křivky je dán omezením velikostí těl samců velikostí tunelů, které stavějí samice a ve kterých samci soupeří. Jelikož je tento druh pohlavně dimorfní ve velikosti (samice menší), jsou tunely pro samce relativně malé. Při dosažení určité velikosti tedy mohou samci alokovat zdroje jinam než do velikosti těla, což vede k široké škále délky rohů při této velikosti (Pomfret & Knell, 2006).

## Závěr

Znaky vzniklé pohlavním výběrem jsou často pozitivně alometrické, takže u větších jedinců jsou vzhledem k velikosti těla úměrně větší než u malých. U listorohých brouků se může tato závislost vyjádřit lineární alometrickou křivkou, kdy jedinci jednoho druhu tvoří kontinuální řadu jak ve velikosti těla, tak v míře exprese znaku. Působí-li však na jedince další selektivní faktory, tvar alometrické křivky se mění. Larvy brouků rodu *Onthophagus* se vyvíjejí pod zemí, kde po spotřebování potravy, kterou je zabezpečili rodiče, nemají již šanci získat nový zdroj a musejí se kuklit. Proto velikost těla u tohoto brouka není dědičná. Protože samci, kteří byli vystaveni horším larválním podmínkám, nemají šanci v přímé konkurenci se samci většími, musejí přijmout alternativní reprodukční taktiku. Morfologie přinášející největší fitness je však pro ně odlišná – tj. bezrohá. Tento disruptivní výběr má za následek sigmoidální až zlomený tvar alometrické křivky a vyžaduje zapojení vývojového prepínače (*switch*) do ontogeneze. V této práci jsem nastínil, jak takový mechanismus vývojového prepínače funguje, jaké síly mají vliv na jeho změny a jakou roli tyto změny mohou hrát v makroevolučních procesech.

## Použitá literatura

\* - sekundární citace

- Arrow, G.J.** 1951. Horned Beetles. A study of the Fantastic in the Nature. *Junk, The Hague.*
- \***Balthasar, V.** 1964. Monographie der Untergattung *Metacatharsius* Paul. (Gattung *Catharsius* Hope). *Ent. Abhandl.* 31: 1-48.
- Bonduriansky, R.** 2007. Sexual selection and allometry : A critical reappraisal of the evidence and ideas. *Evolution.* 61:838-849.
- Bonduriansky, R. and Day, T.** 2003. The evolution of static allometry in sexually selected traits. *57:*2450-8.
- Crowson, R.A.** 1981. The biology of the Coleoptera. *Academic Press, London.*
- \***Darwin, C.** 1871. The Descent of Man, and Selection in relation to Sex. *Murray, London.*
- Eberhard, W. G.** 1982. Beetle horn dimorphism: making the best of a bad lot. *American Naturalist*, 119: 420-26.
- Eberhard, W.G.; Huber, B.A.; Rodriguez S, R.L.; Briceno, R.D.; Salas, I.; Rodriguez, V.** 1998. One size fits all? Relationships between the size and degree of variation in genitalia and other body parts in twenty species of insects and spiders. *Evolution.* 52: 415-431.
- Emlen D. J.** 1994. Environmental control of horn length dimorphism in the beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 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: 1219-30.
- Emlen, D. J.** 1997a. Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 141: 335-341.
- Emlen, D. J.** 1997b. Diet alters male horn allometry in the beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 264: 567-574.
- Emlen, D. J.** 2001. Costs and the diversification of exaggerated animal structures. *Science*, 291: 1534-1536.
- Emlen, D. J., and H. F. Nijhout.** 1999. Hormonal control of male horn length dimorphism in the dung beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Insect*

Physiology, 45: 45-53.

**Emlen, D. J., and H. F. Nijhout.** 2000. The development and evolution of exaggerated morphologies in insects. *Annual Review of Entomology*, 45:661-708.

**Emlen, D. J., and H. F. Nijhout.** 2001. Hormonal control of male horn length dimorphism in the dung beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae): a second critical period of sensitivity to juvenile hormone. *Journal of Insect Physiology*, 47: 1045-1054.

**Emlen, D. J., Hunt, J. and Simmons, L. W.** 2005. Evolution of Sexual Dimorphism and Male Dimorphism in the Expression of Beetle Horns: Phylogenetic Evidence for Modularity, Evolutionary Lability, and Constraint. *The American Naturalist*. 166:S42-S68.

**Emlen, D. J. and Philips, T. K.** 2006. Phylogenetic Evidence an Association Between Tunneling Behavior and the Evolution of Horns in Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Coleopteran Society Monograph*. 5:47-56.

**Emlen, D. J., Corley Lavine, L., and Ewen-Campen, B.** 2007. On the origin and evolutionary diversification of beetle horns. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104:8661-8668.

**Flegr, J.** 2005. Evoluční biologie. *Academia, Praha*.

**Fristrom, D. and J. W. Fristrom.** 1993. The metamorphic development of the adult epidermis, pp 843-897. In Bate, M. and A. M. Arias. [eds] 1993. The development of *Drosoplila melanogaster*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.

\***Futuyama, D.J.** 1986. Evolutionary biology. 2d ed. *Sinauer, Sunderland, Mass.*

**Gayon, J.** 2000. History of the Concept of Allometry. *Amer Zool*. 40:748-758.

**Green, A. J.** 2000. The scaling and selection of sexually dimorphic characters: an example using the marbled teal. *J. Avian Biol*. 31:345-350.

**Hanski, I. and Cambefort, Y.** 1991. Dung Beetle Ecology. *Princeton University Press, Princeton. New Jersey*.

**Hunt, J. and L. W. Simmons.** 1997. Patterns of fluctuating asymmetry in beetle horns: an experimental examination of the honest signalling hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41: 109-114.

**Hunt, J. and Simmons, L. W.** 1998. Patterns of parental provisioning covary with male morphology in horned beetle (*Onthophagus taurus*) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behav. Ecol. Sociobiol*. 42:447-51.

**Hunt, J. and Simmons, L. W.** 2000. Maternal and Paternal Effects on Offspring Phenotype in the Dung Beetle *Onthophagus taurus*. 54: 936-941.

- Hunt, J. and Simmons, L. W.** 2001. Status-Dependent Selection in the Dimorphic Beetle *Onthophagus taurus*. *Proceedings: Biological Sciences*. 268: 2409-2414.
- Hunt, J. and L. W. Simmons.** 2002. Confidence of paternity and paternal care: covariation revealed through experimental manipulation of a mating system in the beetle *Onthophagus taurus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 15: 784-795.
- Huxley, J. S. and G. Teissier.** 1936a. Terminology of relative growth. *Nature* 137:780-781.
- Chobot, K.** 2008. Excesivní struktury (rohý) brouků vrubounovitých (Scarabaeidae). *Biologie ve službách zjevu. Amfibios*.
- Jameson, M.L. and Ratcliffe, B.C.** 2001. Superfamily Scarabaeoidea. Scarabaeoid beetles. (<http://www-museum.unl.edu/research/entomology/guide/Scarabaeoidea.htm>).
- Kawano, K.** 1995. Horn and wing allometry and male dimorphism in giant rhinoceros beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) of tropical Asia and America. *Annals of the Entomological Society of America*, 88: 92-99.
- Kawano, K.** 1997. Cost of evolving exaggerated mandibles in stag beetles (Coleoptera: Lucanidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 90: 453-461.
- Kordic-Brown, A., Sibly, R. M. and Brown, J.H.** 2006. The allometry of ornaments and weapons. *Proc. Natl. Acad. Sci U.S.A.* 103:8733-8738.
- \***Lameere, A.** 1904. L'Evolution des ornements sexuels. *Bull. Ac. Belgique*. 1904:1327-1364.
- Madewell, R. and Moczek, A. P.** 2006. Horn possession reduces maneuverability in a horn-polyphenic beetle. *Journal of Insect Science* 6.21.
- Moczek, A. P.** 1996. Male dimorphism in the scarab beetle *Onthophagus taurus* Schreber, 1759 (Scarabaeidae, Onthophagini): Evolution and plasticity in a variable environment. Ms-Thesis, Julius-Maximilians-University Würzburg, Germany.
- Moczek, A. P.** 1998. Horn polyphenism in the beetle *Onthophagus taurus*: larval diet quality and plasticity in parental investment determine adult body size and male horn morphology. *Behavioral Ecology*, 9: 636-641.
- Moczek, A. P.** 1999. Facultative paternal investment in the polyphenic beetle *Onthophagus taurus*: the role of male morphology and social context. *Behavioral Ecology*, 10: 641-647.
- Moczek, A. P.** 2003. The behavioral ecology of threshold evolution in a polyphenic beetle. *Behavioral Ecology*. 14: 831-854.
- Moczek, A. P.** 2006. A matter of measurements: challenges and approaches in the comparative analysis of static allometries. *The American Naturalist* 167: 606-611.
- Moczek, A. P. and D. J. Emlen** 1999. Proximate determination of male horn dimorphism

- in the beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 12: 27-37.
- Moczek, A. P. and D. J. Emlen** 2000. Male horn dimorphism in the scarab beetle *Onthophagus taurus*: do alternative reproductive tactics favor alternative phenotypes? *Animal Behavior*, 59: 459-466.
- Moczek, A. P. and H. F. Nijhout**. 2002a. Developmental mechanisms of threshold evolution in a polyphenic beetle. *Evolution and Development*, 4: 252-264.
- Moczek, A. P. and H. F. Nijhout**. 2003. Rapid evolution of a polyphenic threshold. *Evolution & Development* 5: 259-268.
- Moczek, A. P. and H. F. Nijhout**. 2004. Trade offs during the development of primary and secondary sexual traits in a horn dimorphic beetle. *American Naturalist*, 163: 184-191.
- Moczek, A. P., Bruehl, C. B. and Krell F. T. K.** 2004. Linear and threshold dependent expression of secondary sexual traits in the same individual: insights from a horned beetle. *Biological Journal of the Linnean Society* 83: 473-480.
- Moczek, A. P. and Cochrane, J.** 2006. Intraspecific female brood parasitism in the dung beetle *Onthophagus taurus*. *Ecological Entomology* 31: 1-6.
- Nijhout, H. F.** 1999. Control mechanisms of polyphenic development in insects. *Bioscience*, 49: 181-192.
- Nijhout, H. F.** 2003. Development and evolution of adaptive polyphenisms. *Evolution & Development*. 5:1, 9-18.
- Nijhout, H. F. and D. J. Emlen**, 1998. Competition among body parts in the development and evolution of insect morphology. *Proceedings of the National Academy of Science*, 95:3685-3689.
- Owens, I.P.F. and Hartley, I.R.** 1998. Sexual dimorphism in birds: Why are there so many different forms of dimorphism? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*. 265: 397-407.
- \*Pfennig, D.** 1990. The adaptive significance of an environmentally-cued developmental switch in an anuran tadpole. *Oecologia* 85: 101-107.
- Philips, T. K., Pretorius, E., and Scholtz, C. H.** 2004. A phylogenetic analysis of dung beetles (Scarabaeinae: Scarabaeidae): unrolling and evolutionary history. *Invertebrate Systematics*. 18:53-88.
- Pomfret, J. C. and Knell, R. J.** 2006. Sexual selection and horn allometry in the dung beetle *Euoniticellus intermedius*. *Animal Behaviour*. 71:567-576.

- Rowland, J. M.** 2003. Male horn dimorphism, phylogeny and systematics of rhinoceros beetles of the genus *Xylotrupes* (Scarabaeidae: Coleoptera). *Australian Journal of Zoology*. 51: 213-258.
- Schafiei, M., Moczek, A. P. and Nijhout, H. F.** 2001. Food availability controls the onset of metamorphosis in the dung beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Phys. Entomol.* 26:173-180.
- Simmons, L. W. and Emlen, D. J.** 2006. Evolutionary trade-off between weapons and testes. *Proc. Natl. Acad. Sci U.S.A.* 103: 16346-51.
- Stern, D.L. and Emlen D.J.** 1999. The developmental basis for allometry in insect. *Development* 126: 1091-1101.
- \*Wallace, A.R.** 1895. Natural Selection and tropical Nature. *Essays on Descriptive and Theoretical Biology*. MacMillan, London.
- West-Eberhard, M. J.** 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annu. Rev. Ecol. System.* 20:249-278.