

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE  
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA  
KATEDRA ZOOLOGIE



**Excesivní struktury a pohlavní dimorfismus listorohých brouků  
(Coleoptera: Scarabaeoidea)**

**Bakalářská práce**

Ondřej Kouklík

**Vedoucí práce: Mgr. Petr Šípek, Ph.D.**

**Praha 2014**



Prohlašuji, že tato bakalářská práce byla vypracována pouze s použitím uvedené literatury  
a nebyla použita k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 20.8.2014

Ondřej Kouklík

## **Abstrakt**

Vznik pohlavní dimorfismusu je úzce spojený se vznikem pohlavnosti a tedy oddělených pohlaví. Nejvýraznější rozdíly mezi pohlavími jsou v morfologických strukturách, které nazýváme sekundárními pohlavními znaky. Jedná se o různé ornamenty a zbraně, které často dosahují extrémních rozměrů a zvyšují šance jedince na úspěšné rozmnožení. U sekundárních pohlavních struktur listorohých brouků se projevuje pozitivní statická alometrie, která má za následek vznik několika morfologických. V rámci skupiny Scarabaeoidea dosahují tyto zbraně nepřehledného počtu tvarů a velikostí, což činí listorohé brouky z tohoto hlediska jedněmi z nejzajímavějších živočichů na světě. Tato práce shrnuje poznatky o této skupině brouků a o jejich excesivních strukturách.

**Klíčová slova:** listoroží brouci, pohlavní dimorfismus, sekundární pohlavní struktury, alometrie

## **Abstract**

Sexual dimorphism is closely related to the first occurrence of different sexes. The most significant differences between males and females are in their secondary sexual traits. These structures are ornaments and weapons of sexual selection, thus they are increasing the chances of the individual who posses them to reproduce. Among the Scarab beetles, the ontogeny of excessive structers is affected by several treshold mechanisms. This leads into the size of the trait positive dependence on the total size of the body. This positive allometry is the reason for the occurrence of many morphological forms of the male sex in population. Among the Scarab beetles these structures evolved to many shapes and sizes, which makes this group very interesting. This work summarizes the known facts about these beetles and about their excessive structures.

**Keywords:** Sexual dimorphism, Scarab beetles, excessive structures, allometry

Na tomto místě bych chtěl poděkovat několika lidem, díky kterým tato práce mohla vzniknout. V první řadě chci poděkovat svému školiteli Petrovi Šípkovi za jeho rady a pomoc s psaním téhle práce, ale také za jeho neuvěřitelnou trpělivost. Stejně díky patří i mému kolegovi Tomášovi Vendlovi. Chci zde poděkovat i svým rodičům, kteří mi byli po celý život oporou a podporovali mě ve všech zoologických aktivitách. A nakonec bych rád poděkoval své babičce, která mě od malička vedla k lásce k přírodě a zvířatům a bez které by tahle práce možná nikdy nevznikla. Díky Vám všem!

## **Obsah**

<u>Abstrakt</u> .....	4
<u>Abstract</u> .....	5
<u>Obsah</u> .....	7
<u>Úvod</u> .....	8
<u>Pohlavní dimorfismus</u> .....	9
<u>Excesivní struktury</u> .....	10
Polymorfismus excesivních struktur .....	11
Alometrie .....	12
Alometrie excesivních struktur .....	13
<u>Listoroží brouci a jejich excesivní struktury</u> .....	15
Klasifikace nadčeledi Scarabaeoidea .....	16
Přehled a charakteristika čeledí .....	22
Lucanidae (roháčovití) .....	22
Passalidae (vrzounovití) .....	23
Trogidae (hlodáčovití) .....	23
Glaresidae .....	24
Pleocomidae .....	24
Bolboceratidae .....	25
Diphyllostomatidae .....	25
Geotrupidae (chrobákovití) .....	26
Belohinidae .....	27
Ochodaeidae .....	27
Ceratocanthidae .....	27
Hybosoridae .....	28
Glaphyridae .....	28
Scarabaeidae (vrubounovití) .....	29
Excesivní struktury listorohých brouků .....	31
<u>Závěr</u> .....	36
<u>Použitá literatura</u> .....	37

## Úvod

Pohlavní dimorfismus představuje významný fenomén, který se stal jedním ze základních modelů evoluční biologie. Vyvinul se u mnoha skupin organismů v několika různých formách. Od různého zbarvení, velikosti těla, chování či ekologických preferencí samic a samců po různé excesivní struktury. Pověštinou se u zvířat vyskytuje společně s teritoriálním chováním samců, např. u rypoušů sloních (*Mirounga leonina* Linnaeus, 1758), kde samci bojují o nejlepší místa na pláži a o přístup k mnohem menším samicím. Opačnou situaci najdeme u některých bezobratlých, například u křižáků nebo pavouků rodu *Nephila* Leach, 1815. Zde je samec mnohonásobně menší než samice a jeho jediným posláním je rozmnožit se. Po spáření často poslouží samici jako kořist. Jinak funguje pohlavní dimorfismus u živočichů, kde jsou samci na rozdíl od samic pestře zbarvení. Pestré barvy fungují jako ukazatel kondice samců a samice si pak vybírají nejpestřeji zbarvené samce jako partnery. K upoutání pozornosti samice slouží u obratlovců i různé excesivní struktury. Dobře známé příklady jsou třeba dlouhá ocasní pera rajek, velké, sytě rudé hrdelní vaky fregatek nebo krční laloky anolisů.

Excesivní struktury najdeme i u několika skupin bezobratlých. Asi nejznámější skupinou vykazující úžasné morfologické struktury jsou listoroží brouci (Coleoptera: Scarabeoidea). Najdeme u nich nepřeborné množství výrůstků, rohů, hřebenů či prohlubenin. Speciálním případem jsou pak zvětšené mandibuly samců roháčů (Lucanidae). Tyto struktury se vyskytují hlavně u samců a již dlouho vzbuzují zájem přírodovědců. První, kdo se pokusil vysvětlit jejich funkci, byl Charles Darwin. Ten je považoval za zvláštní ornamenty značící dobrou fyzickou kondici jedince, který je nese. Postupně se objevovaly nové teorie, ale až v 80. letech 20. století se objevil názor, že tyto struktury mají funkci zbraní. Tato teorie byla postupem času stále více potvrzována a dnes je považována za jedinou pravdivou.

Velice zajímavá je i variabilita závislosti velikosti těchto struktur vzhledem k velikosti těla nebo existence evolučního prahu mezi jednotlivými fenotypy. Jedinci nad určitou prahovou velikostí těla vytvářejí rohy, zatímco samci menší než je tato prahová velikost rohy nemají. V populaci pak najdeme dvě formy samčího fenotypu. Listoroží jsou velice oblíbení brouci díky jejich velikosti, pestrým barvám a bohaté kulturní historii. Egypťané je uctívali jako božstvo, Jean Henri Fabre studoval jejich etologii a Charles Darwin využil poznatků z pozorování listorohých brouků ve své teorii pohlavního výběru (Darwin 1871).



## **Pohlavní dimorfismus**

Vznik pohlavního dimorfismu u organismů je úzce spjat se vznikem pohlavnosti a pohlavního rozmnožování (Williams & Carroll 2009). U živočichů s oddělenými pohlavími jsou reprodukční orgány samce i samice rozlišené a označujeme je jako primární pohlavní znaky (Darwin 1871; Andersson 1994). Časem se u těchto živočichů vyvinuly i struktury, které přímo nesouvisí s aktem reprodukce, nicméně jejich role v souvislosti s rozmnožováním je poměrně důležitá. Tyto struktury označujeme jako sekundární pohlavní znaky (Andersson 1994). U některých struktur není zcela jednoznačné, jestli to jsou spíše primární pohlavní znaky, či už se jedná o sekundární struktury. Jsou to například přívěsky na zadečku samců u většiny zástupců hmyzu (Andersson 1994).

Jednoznačnými sekundárními strukturami jsou větší tělesné rozměry, pestré zbarvení nebo různé zbraně, např. paroží nebo rohy (Darwin 1871). Obě pohlaví se od sebe mohou lišit i morfologickými strukturami, které nesouvisí s rozmnožováním, ale s odlišným způsobem života. Příkladem nám může být komár pisklavý, *Culex pipiens* Linnaeus, 1758, u kterého se samec a samice liší odlišným ústním ústrojím v důsledku různých potravních preferencí. Za tento „ekologický“ dimorfismus je zodpovědný přírodní výběr a dědičnost omezená na jedince jednoho pohlaví (Darwin 1871). Za vývoj sekundárních pohlavních znaků, čili struktur, které neslouží přímo k rozmnožování nebo získávání potravy, je zodpovědný pohlavní výběr (Darwin 1871; Andersson 1994). Důležitým faktorem pohlavního výběru je to, že samice mají vysokou rozlišovací schopnost a jsou často vybíravé, což vedlo k vývoji ornamentálních excesivních struktur hlavně u samců. Na excesivní struktury, které slouží jako zbraně při soubojích (Eberhard 1979; Emlen 2008) tento fakt nemá vliv a samice se páří s prvním samcem, který se k ní dostane. Neznamená to ale, že u samic se žádné excesivní struktury nevyskytují. Často u nich najdeme alespoň rudimenty rohů nebo nízké příčné lišty. Známý jsou i případy obráceného dimorfismu (Andersson 1994; Emlen et al. 2005b; Emlen 2008; Chobot 2008).

Směr a intenzita pohlavního výběru se může u obou pohlaví značně lišit, což vede mimo jiné k rozdílné evoluci morfologických znaků, ke vzniku sekundárních (epigamních) pohlavních znaků a tedy ke vzniku často velmi nápadného pohlavního dimorfismu (Flegr 2005). Působením přírodního výběru vznikají morfologické struktury a vzorcechování s pozitivní adaptivní hodnotou, tedy takové, které přímo či nepřímo zlepšují šance organismů na přežití. Pohlavním výběrem vznikají struktury a chování, které sice nositeli těchto struktur dávají větší šanci na úspěšné páření, ale celkově jsou pro něj spíše škodlivé. Pestré zbarvení a jeho předvádění či obrovské morfologické struktury jsou nápadné nejen pro opačné pohlaví,

ale i pro různé predátory. Přírodní a pohlavní výběr tedy působí proti sobě a míra exprese sekundárních struktur je výslednicí těchto dvou selekčních tlaků (Knell et al. 2004).

### **Excesivní struktury**

Excesivní struktury u živočichů úzce souvisí s námluvami a rozmnožováním. Jejich funkcí je buď udělat dojem na opačné pohlaví a dokázat, že jejich nositel je v nejlepší kondici (ornamenty) a tudíž ideální partner pro zplození zdravého a silného potomstva, nebo jako zbraně samců v soubojích o samice (Andersson 1994; Darwin 1871; Emlen et al. 2007). Jako zbraně slouží u listorohých brouků, u kterých mají tyto struktury podobu různých výrůstků, rohů, hřebenů nebo prohlubenin, u čeledi Lucanidae jsou to zvětšené mandibuly samců (Emlen 2008), u některých zástupců čeledi Scarabaeidae, např. podčeledi Euchirinae, zase prodloužený přední pár nohou. Vítězný samec získá právo pářit se s přítomnou samicí, poražený musí hledat štěstí jinde (Emlen et al. 2007).

Teorii o funkci rohů bylo mnoho. Jako první se jimi zabýval Charles Darwin, který je považoval za ukazatel kondice jedince (Darwin 1871). Domníval se, že samice si podle nich vybírají nejvhodnějšího partnera. Poté následovaly hypotézy, které usuzovaly, že rohy slouží jako ochrana před predátory, nástroj k vynášení odpadu z nor a narušování rostlinných pletiv, kterými se brouci živí, nebo že rohy nemají žádnou funkci a jsou jen vedlejším produktem zvýšeného tělesného růstu (Arrow 1951). Tyto teorie ovšem vyvrátila skutečnost, že samice potřebují ochranu před predátory stejně jako samci, ozdoby jsou zbytečné v prostředích bez světla a investice tak velkého množství tělesného materiálu do těchto struktur má velice nepravděpodobně neutrální charakter. Jediná funkce rohů ověřená pozorováním je tedy jako zbraň při vnitrodruhových soubojích samců (Eberhard 1979; Brown & Bartalon 1986; Emlen 2008). Řada druhů vykazuje vnitrodruhový dimorfismus ve velikosti rohů – malí samci s malými nebo žádnými rohy a velcí samci s velkými rohy. Velikost rohu je pro samce důležitým faktorem z hlediska rozmnožování (Brown & Bartalon 1986).

Excesivní struktury přitahují pozornost vědecké veřejnosti nejen svým neobyčejným zjevem, ale i z hlediska jejich evolučního vývoje. Fylogenetická studie rodu *Onthophagus* Latreille, 1802 odhalila, že v rámci 48 testovaných druhů se tyto struktury objevily nebo zmizely celkem 25krát. Jedná se tedy o evolučně velice labilní fenomén (Emlen et al. 2005b). Excesivní struktury ale nejsou výhradní výsadou samců. U řady druhů, např. *Onthophagus sagittarius* (Fabricius, 1781), se vyvinuly i u samic, které za jejich výskyt vděčí nejspíše zhoršené dostupnosti potravních zdrojů, kdy o ně musí mezi sebou bojovat (Emlen et al. 2005a). Recentní molekulárně fylogenetické studie se snaží za pomoci sekvencí jaderných



Obr. 1: Souboj samců roháče *Cyclommatus metallifer* (Boisduval, 1835).

i mitochondriálních genů rekonstruovat evoluci broučích rohů (Emlen et al. 2007). Autoři studie ukázali, že není těžké rohy získat, neboť vše, co je potřeba, je iniciace aktivační kaskády vývoje imaginárního disku pro růst rohů (Emlen et al. 2007). Zároveň není těžké ani rohy ztratit („vypnout“), existují pro to mnohé regulační mechanismy, jejichž náhlé selhání může vést ke znovuzískání rohů. Čeledi a podčeledi listorohých brouků s nejvyšším počtem druhů nesoucím tyto struktury (Geotrupidae, Scarabaeinae, Dynastinae) jsou z fylogenetického hlediska v rámci skupiny široce odděleny. To znamená, že rohy se musely vyvinout několikrát u různých skupin nezávisle na sobě, ale také, že předek listorohých brouků byl nejspíše také majitelem excesivních struktur (Emlen et al. 2007).

### **Polymorfismus excesivních struktur**

U excesivních struktur můžeme pozorovat celkem tři druhy dimorfismu (respektive polymorfismu): 1) mezidruhový dimorfismus, kdy tvar a velikost těchto struktur je často jedním z determinacních znaků jednotlivých druhů, 2) pohlavní (intersexuální) dimorfismus, kdy samec vlastní tyto morfologické struktury a samice ne (u některých druhů může být i naopak) a 3) vnitrodruhový samčí (intrasexuální) dimorfismus (polymorfismus), kdy různě velcí samci stejného druhu mají různě velké sekundární struktury. Ty se tedy většinou vyvíjí u samců a často pouze u jedinců velkého věku. Intrasexuální a intersexuální pohlavní dimorfismus jsou výsledkem endokrinního prahového mechanismu, který koordinuje zvýšený růst buněk na konci larválního stadia. Je tu tedy možnost, že společná evoluce pohlavního

a intrasexuálního polymorfismu vyplývá spíše z podobného endokrinního regulačního mechanismu než z historie společných selekčních tlaků (Emlen et al. 2005a).

U intrasexuálního polymorfismu závisí velikost rohů imaga na celkové velikosti imaturního stadia. U dimorfních, respektive trimorfních druhů, kde existují dvě nebo tři formy samců, potom existuje práh ve velikosti larvy, který určuje fenotyp dospělého. Tato závislost velikosti struktury na velikosti těla se nazývá alometrie. Na konečnou velikost brouka má velký vliv prostředí, ve kterém se larva vyvíjí, a to zejména množství a kvalita potravy v něm obsažené (Emlen & Nijhout 2001). Tyto faktory mají totiž vliv i na regulaci růstu rohů u samců. Signálním hormonem tohoto mechanismu je juvenilní hormon, jehož úroveň odráží kvalitu přijímané potravy i rychlost růstu larvy. Z hlediska vývoje sekundárních pohlavních znaků je nejdůležitější titer juvenilního hormonu v haemolymfě larvy během senzitivního období prepupálního stadia (Gotoh et al. 2011; Shelby et al. 2007). U samic se juvenilní hormon vyskytuje stejně jako u samců, narozdíl od nich ale u samic nespouští kaskádu vedoucí k tvorbě rohů, nebo nedosahuje požadované úrovně v praepupálním stadiu (Emlen et al. 2005a). Během senzitivního období pro růst rohů produkují samičí larvy ecdysteroidy, které způsobují zánik buněk tvořících rohy (Emlen et al. 2005a).

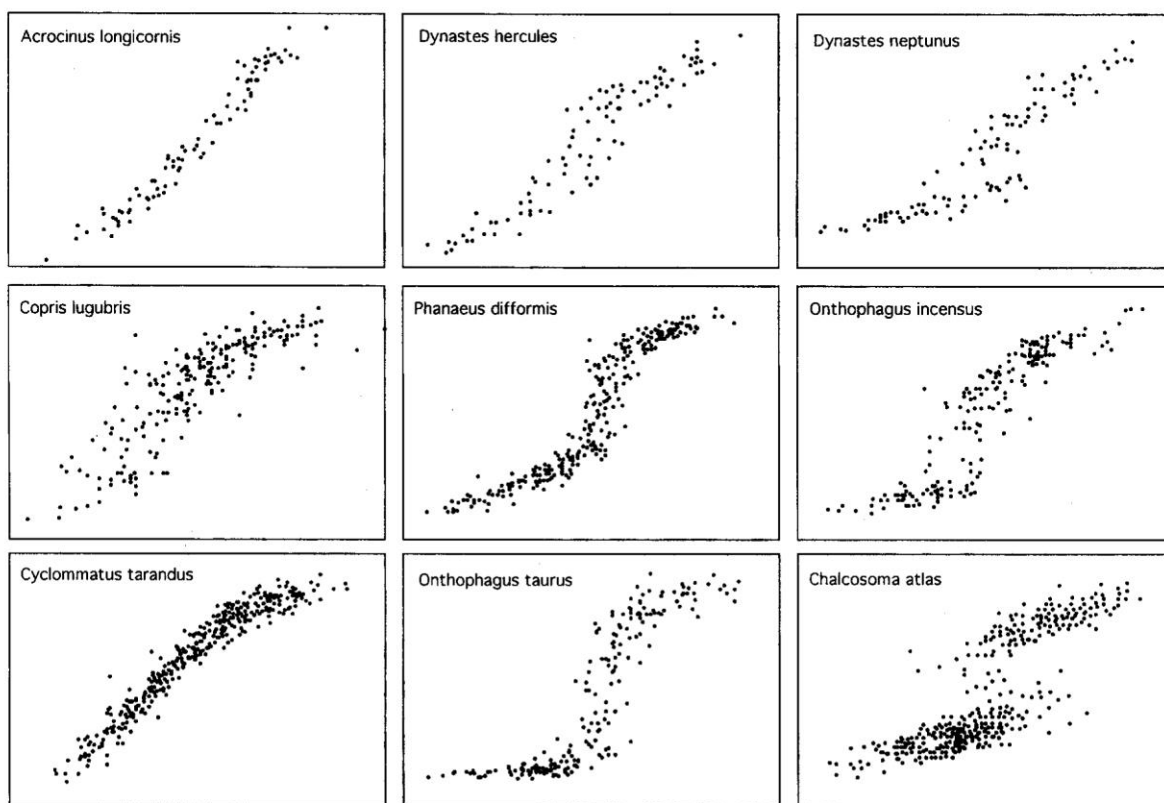
S extrémním růstem excesivních struktur je spjat i trade-off mezi těmito strukturami a jinými částmi těla (House & Simmons 2012; Moczek & Nijhout 2004). Například brouci s obrovskými rohy mají mnohem menší oči a křídla v poměru k velikosti těla, než brouci s menšími rohy (Emlen & Nijhout 2000). Díky trade-off mezi rohem a nejbližší strukturou se dá predikovat pozice rohu podle ekologie každého druhu. Například brouci s noční letovou aktivitou nemají rohy poblíž očí a podobně (Emlen et al. 2005b).

## **Alometrie**

Alometrie je závislost velikosti struktury na celkové velikosti těla. Tento termín poprvé použili Huxley a Teissier ve společné práci z roku 1936, ve které zároveň uvedli alometrickou rovnici (Gayon 2000):

$$y = bx^a,$$

kdy  $y$  je velikost struktury,  $x$  značí velikost těla,  $b$  je růstová alometrická konstanta určité struktury u určitého druhu a  $a$  je alometrický exponent. Pro ten platí, že pokud je  $a = 1$ , velikost struktury je stejná pro všechny velikosti těla. Jedná se tedy o izometrii. Pokud je



Obr. 2: Závislost velikosti excesivních struktur na velikosti těla na příkladu devíti druhů listorohých brouků. Křivka přechází od lineární, zakřivené, sigmoidální až po zcela zlomenou. Na ose X je velikost těla, na ose Y velikost excesivních struktur. Převzato z Emlen & Nijhout (2000).

$a < 1$ , pak se jedná o negativní alometrii a relativní velikost struktury se s velikostí těla zmenšuje. Pokud je  $a > 1$ , pak mluvíme o pozitivní alometrii a relativní velikost struktury se s velikostí těla zvětšuje (Huxley & Teissier 1936). S pozitivní alometrií se setkáme právě u excesivních struktur, které jsou zároveň příkladem statické alometrie, která vyjadřuje poměr velikosti orgánu či struktury k velikosti těla mezi jedinci ve stejné vývojové fázi. Dále rozlišujeme ještě alometrii ontogenetickou jako poměr velikosti orgánu vzhledem k velikosti těla během vývoje a alometrii evoluční jakožto poměr velikosti orgánů a struktur mezi různými druhy (Stern & Emlen 1999).

### **Alometrie excesivních struktur**

Sekundární pohlavní znaky vykazují pozitivní statickou alometrii, čili velikost těchto struktur roste spolu s velikostí těla. Tato závislost může být lineární, sigmoidální nebo diskontinuální. Většina morfologických struktur roste vzhledem k velikosti těla se stále stejnou intenzitou, čili lineárně (Emlen & Nijhout 2000). U struktur s extrémním růstem je tato závislost více variabilní a projevuje se zakřivenými a zlomenými alometrickými křivkami.



Obr. 3: Příklad intrasexuálního dimorfismu v expresi rohů u druhu *Onthophagus nigriventris* d'Orbigny, 1902. Vlevo samec, forma major, uprostřed samec, forma minor, vpravo samice. Převzato z Moczek (2006).

U druhů s diskontinuální závislostí se pak v populaci objevují dvě formy samců, malí samci bez rohů (minor) a velcí samci s rohy (major) (Eberhard 1982). U těchto forem se zároveň vyvinulo i rozdílné chování a reprodukční strategie. Malí bezrozí samci vzhledem k absenci rohů nepodstupují souboje s velkými, ozbrojenými samci, ale používají nenásilné strategie k získání přístupu k samicím, například se k samici čekající uvnitř tunelu, který u vchodu hlídá rohatý samec, prokopou bočním tunelem (Moczek & Emlen 2000).

Zajímavým aspektem intrasexuálního polymorfismu je trimorfismu samců, kdy se v populaci vyskytují tři morfologické formy. Je za to zodpovědná existence dvou různých prahů, které se samostatně vyskytují i u dimorfních druhů (Rowland & Emlen 2009). Výsledkem prvního prahového mechanismu jsou samci kompletně bez rohů a samci rohatí, druhý prahový mechanismus ústí v přítomnost velkých samců s velkými rohy a menších samců s malými rohy. Bylo zjištěno, že u některých druhů čeledi Lucanidae nebo tribu Phanaeini, např. u druhu *Phanaeus triangularis* Say, 1823, se vyskytují oba druhy prahového mechanismu (Rowland & Emlen 2009). To má za následek výskyt tří morfologických forem samců v jedné populaci. Jsou to velcí samci s velkými, mohutnými strukturami (alfa), středně velcí samci s malými strukturami (beta) a malí samci bez sekundárních pohlavních znaků (gama) (Rowland & Emlen 2009).

Jelikož jsou sekundární pohlavní znaky vystaveny sexuální selekci, zvětšení jejich proporcí znamená zvýšení kompetitivní zdatnosti o možnosti páření. Pozitivní statická alometrie excesivních struktur je výsledkem toho, že exprese sekundárních pohlavních znaků u malých samců je omezena potřebou směřovat energii a živiny do velikosti těla (Kodric-Brown et al. 2006). Jestliže nějaká struktura nese informaci o velikosti těla jedince a působí na ni pozitivní alometrie, platí za dobrý indikátor celkové velikosti. To značně usnadňuje odhadnout jedincům velikost a zdatnost ostatních zvířat v populaci, ať jde o samičí výběr nejlepšího partnera, nebo o samčí souboje (Emlen & Nijhout 2000).

## **Listoroží brouci a jejich excesivní struktury**

Nadčeleď Scarabaeoidea, neboli listoroží, je monofyletická (Crowson 1981), velice diverzifikovaná skupina brouků s kosmopolitním rozšířením, která obsahuje 14 čeledí, okolo 2500 rodů a cca 35000 druhů (Scholtz & Grebennikov 2005). Její zástupci jsou adaptovaní k obývání většiny habitatů a jsou široce rozšířeni, žijí dokonce i v arktických oblastech v savčích norách. Najdeme u nich široké spektrum potravních preferencí – mykofágové, koprofágové, saprofágové, keratinofágové, nekrofágové, herbivoři a někteří dokonce i karnivoři (Balthasar 1956). Někteří jsou myrmekofilní, termitofilní (Maruyama 2012) a nebo ektoparazitičtí. U čeledi Passalidae se vyvinula rodičovská péče a socialita (Schuster & Schuster 1997). Některé druhy jsou škůdci zemědělských plodin, zatímco jiní jsou využíváni k likvidaci trusu v místech, kde byl člověkem zaveden intenzivní chov dobytka a chyběli zde koprofágové (Jameson & Ratcliffe 2002). Příkladem nám může být Austrálie, kam byl vysazen např. vruboun *Onthophagus taurus* (Schreber, 1759).

Hlavními poznávacími znaky nadčeledi jsou lamelovité poslední tykadlové články tvořící tykadlovou paličku, otrněné tibie a tělo přizpůsobené hrabavému způsobu života (Scholtz & Grebennikov 2005). Hlava se vyznačuje pevným srůstem klypeu a čela, takže klypeofrontální šev povětšinou zaniká. Oči jsou dobře vyvinuté, většinou částečně rozdělené prodlouženou lícní hranou (canthem). Holeně předních nohou často mají na straně několik ostruh. Křídlo obsahuje vlastní pružinový systém pro skládání křídel, příčné žilky jsou až na výjimky zcela zaniklé. Osmý tergít tvoří pravé pygidium a není zakrytý tergitem sedmým (Jameson & Ratcliffe 2002). Larva je typická ponrava ryjící v živném substrátu nebo hlíně a pátrající po potravě. Tvarem těla připomíná písmeno C nebo U. Na příčném řezu je tělo téměř kruhové. Hrud' a zadeček jsou jen velice lehce sklerotizované, téměř celé jsou membránovité. Články I-VIII jsou často rozděleny na příčné prstence, tzv. subloby, jejich přesné vymezení je ale nejasné (chybí u Passalidae a Lucanidae). Hlavová kapsle je silně sklerotizovaná a tmavší než zbytek těla. Larva během vývoje prochází většinou třemi, u čeledi Pleocomidae i devíti a více instary (Scholtz & Grebennikov 2005). Těsně před zakuklením si vytváří kokon ze substrátu a výměšků střeva, který chrání kuklu před mechanickým poškozením a vyschnutím (Balthasar 1956).

## **Klasifikace nadčeledi Scarabaeoidea**

První pokusy o klasifikaci zástupců nynější skupiny listorohých brouků se datují do stejného období, jako první pokusy o klasifikaci organismů vůbec. Nebyl to nikdo jiný než Carl Linné, zakladatel moderní systematiky, kdo jako první rozeznal základní určovací znak listorohých brouků, tykadlovou paličku, a na jeho základě ustanovil rod *Scarabaeus* Linnaeus, 1758, ke kterému později přibyl ještě rod *Lucanus* Scopoli, 1763. Počátky moderní klasifikace listorohých pocházejí z poloviny 19. století, kdy Erichson (1847) rozdělil dosud popsané druhy na základě pozice abdominálních spirakulí do dvou skupin, Laparosticti a Pleurosticti. Toto rozdělení se stalo základem nynější klasifikace této skupiny. Lacordaire (1856) později zařadil skupiny „Lucanides“ a „Passalides“ do skupiny „Pectinicornes“ a do skupiny „Lamellicornes“ zařadil v rámci „légion Pleurostictiques“ „Mélolonthides“, „Rutélides“, „Dynastides“, „Cétonides“ a v rámci „légion Laparostictiques“ „Coprides“, „Aphodiides“, „Orphnides“, „Hybosorides“, „Géotrupides“, „Trogides“ a „Glaphyrides“ (Kohlmann 2006). Klasifikace listorohých se postupně vyvinula od systému se dvěma velkými skupinami až k nynějšímu pojetí, kdy nadčeď Scarabaeoidea obsahuje 12 – 14 čeledí (Kohlmann 2006; Bouchard et al. 2011; Scholtz & Grebennikov 2005).

Ve druhé polovině 20. století začala do systematiky silně zasahovat zvyšující se znalost genetiky a molekulární biologie. První fylogenetickou analýzu listorohých publikoval Endrödi (1966), nicméně jeho klasifikace obsahující pět čeledí nebyla odbornou veřejností přijata. První všeobecně přijaté fylogenetické studie byly až práce skupiny entomologů okolo profesora Clarka Scholtze (Browne & Scholtz 1995; Browne & Scholtz 1999; Scholtz & Endrody-Younga 1994; Scholtz 2000; Scholtz 1986). Podle jejich posledních výsledků obsahovala nadčeď Scarabaeoidea 14 čeledí a 31 podčeledí (Scholtz & Grebennikov 2005). Později publikoval novou verzi klasifikace listorohých Bouchard (2011). Podle této práce obsahují listorozi 12 čeledí a 36 podčeledí (Bouchard et al. 2011). Monofylie nadčeledi byla v posledních letech opakovaně podpořena mnoha fylogenetickými studiemi. Nicméně klasická představa o vnitřním členění skupiny včetně monofylie některých „nedotknutelných“ skupin dostává stále větší trhliny. Například čeď Scarabaeidae byla tradičně považována za monofyletickou skupinu, recentní práce např. Ahrense (2014) ale nasvědčují, že tomu tak být nemusí (Grebennikov & Scholtz 2004). Na druhou stranu tyto fylogenetické studie potvrdily parafylii čeledi Melolonthidae.

V následujících tabulkách je uveden přehled čeledí a podčeledí podle klasifikací Grebennikova & Scholtze (2005) a Boucharda et al. (2011) a jejich porovnání s recentními fylogenetickými studiemi (Browne and Scholtz 1999; Ahrenset al. 2014; McKenna et al.



2014). Jak můžeme vidět, je zde řada rozporů. Zajímavé je porovnání výsledků např. pro podčeleď Cetoniinae, kdy podle McKenna (2014) vychází tato skupina jako monofyletická, zatímco podle Ahrens (2014) vychází jako parafylum zahrnující i podčeleď Valginae. Stejná situace nastává i u čeledi Geotrupidae. Výsledky Ahrense (2014) zároveň nepodpořily monofilii čeledi Scarabaeidae, zatímco McKenna (2014) ji potvrzuje jako monofyletickou. Další neshody jsou např. u podčeledí Aphodiinae, Rutelinae a Dynastinae. Jak Ahrens (2014) tak McKenna (2014) se naopak shodli na tom, že podčeleď Melolonthinae je silně parafyletická, což ovšem v odborných kruzích není velké překvapení.

**Tab. 1: Porovnání recentních fylogenetických studií (Browne & Scholtz 1999; Ahrens et al. 2014; McKenna et al. 2014) se systémem listorohých použitým v Scholtz & Grebennikov (2005).**

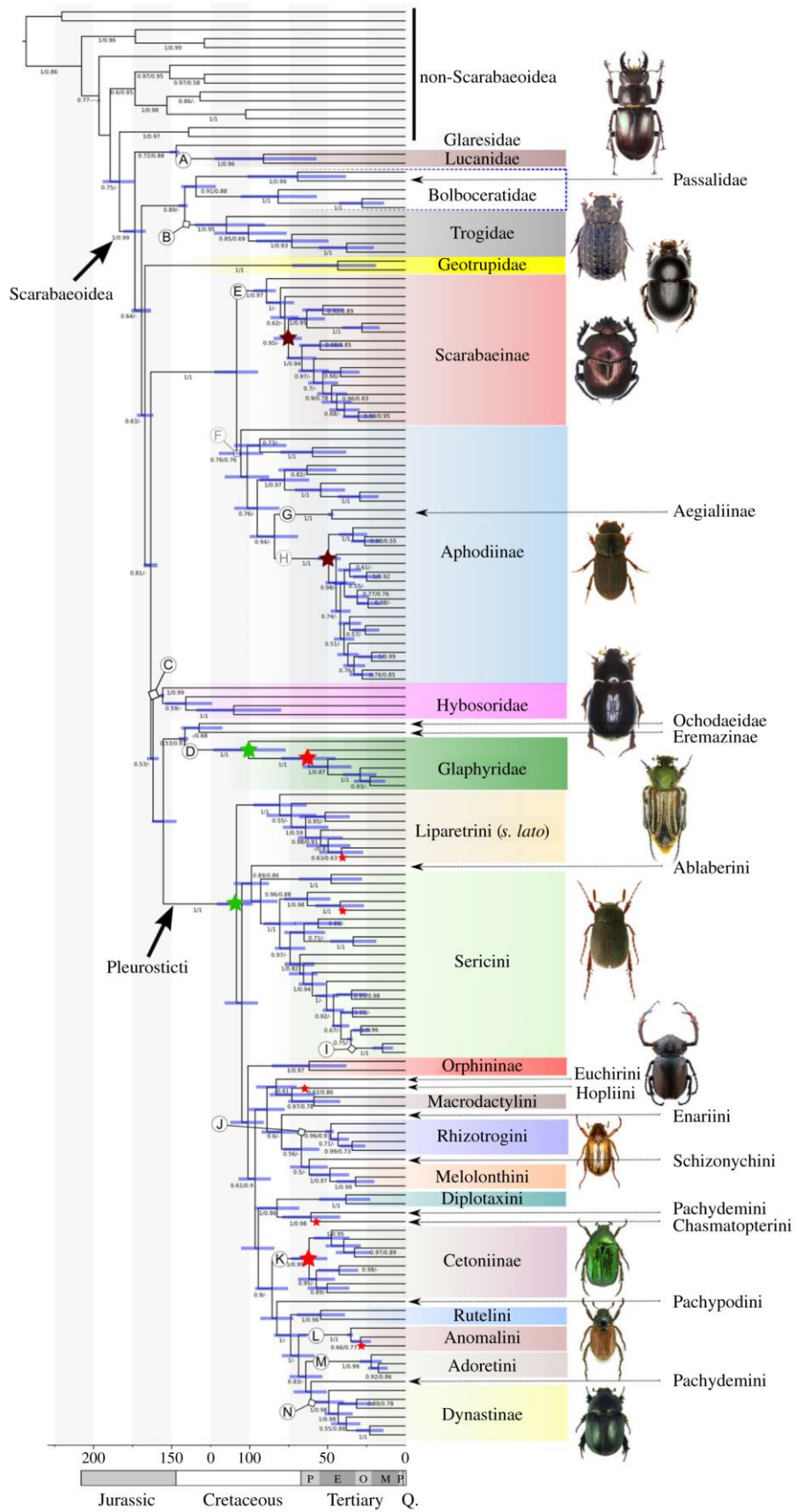
Scholtz & Grebennikov 2005	Browne & Scholtz 1999	Ahrens 2014	McKenna 2014
<b>Lucanidae</b> Latreille, 1804	Y	Y	X
Aesalinae MacLeay, 1819	N/A	N/A	N/A
Nicaginae LeConte, 1861	N/A	N/A	Y*
Syndesinae MacLeay, 1819	N/A	N/A	N/A
Lampriminae MacLeay, 1819	N/A	N/A	N/A
Penichrolucaninae Arrow, 1950	N/A	N/A	N/A
Lucaninae Latreille, 1804	N/A	N/A	Y*
<b>Passalidae</b> Leach, 1815	Y	Y	Y
Aulacocyclinae Kaup, 1868	N/A	N/A	Y*
Passalinae Leach, 1815	N/A	N/A	Y
<b>Trogidae</b> MacLeay, 1819	Y	Y	Y*
<b>Glaresidae</b> Kolbe, 1905	Y	Y	Y
<b>Pleocomidae</b> LeConte, 1861	Y	N/A	Y
<b>Bolboceratidae</b> Mulsant, 1842	Y	X	Y
Bolboceratinae Mulsant, 1842	N/A	N/A	N/A
Athyreinae Howden & Martínez, 1963	N/A	N/A	N/A
<b>Diphyllostomatidae</b> Holloway, 1972	Y	N/A	Y
<b>Geotrupidae</b> Latreille, 1802	Y	Y	Y
Geotrupinae Latreille, 1802	N/A	N/A	Y*
Lethrinae Mulsant & Rey, 1871	N/A	N/A	Y*
Taurocerastinae Germain, 1897	N/A	N/A	Y*
<b>Belohinidae</b> Paulian, 1959	N/A	N/A	N/A
<b>Ochodaeidae</b> Mulsant & Rey, 1871	Y	Y	Y
Ochodaeinae Mulsant & Rey, 1871	N/A	N/A	Y*
Chaetocathinae Scholtz, 1988	N/A	N/A	N/A
<b>Ceratocanthidae</b> Matrínez, 1968	Y	N/A	N/A
<b>Hybosoridae</b> Erichson, 1847	Y	Y	Y
<b>Glaphyridae</b> MacLeay, 1819	Y	Y	Y
Glaphyrinae MacLeay, 1819	N/A	N/A	Y*
Lichninae Chapin, 1938	N/A	N/A	N/A
<b>Scarabaeidae</b> Latreille, 1802	Y	X	Y
Aphodiinae Leach, 1815	N/A	Y	X
Scarabaeinae Latreille, 1802	N/A	Y	Y
Pachypodinae Erichson, 1840	N/A	Y	N/A
Orphninae Erichson, 1847	N/A	Y	N/A
Allidiostomatinae Arrow, 1940	N/A	N/A	Y*
Dynamopodinae Arrow, 1911	N/A	N/A	N/A
Aclopininae Milne-Edwards, 1850	N/A	N/A	N/A
Euchirinae Hope, 1840	N/A	Y	N/A
Phaenomeridinae Erichson, 1847	N/A	N/A	N/A
Melolonthinae Leach, 1819	N/A	X	X
Rutelinae MacLeay, 1819	N/A	Y	X
Dynastinae MacLeay, 1819	N/A	Y	X
Cetoniinae Leach, 1815	N/A	X	Y
Valginae Mulsant, 1842	N/A	Y*	Y

N/A – pro tyto taxony nebyla v dané práci uvedena žádná data, Y – monofyletický taxon podle autora systému i podle fylogenetické studie, Y\* - monofyletický taxon ve studii zastoupen pouze jedním zástupcem, X – podle systému monofyletická skupina, podle fylogenetické studie se jedná o parafylum.

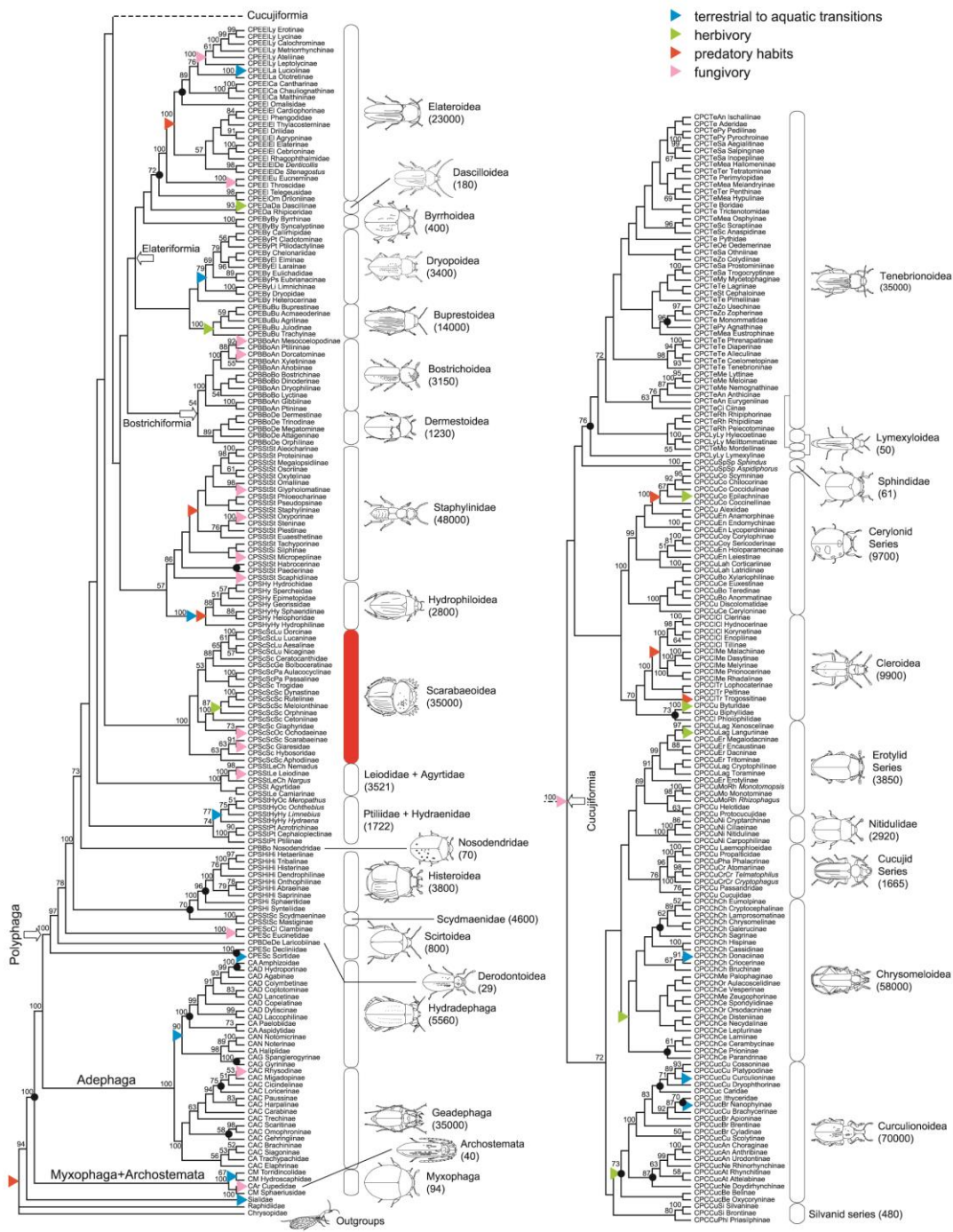
**Tab. 2: Porovnání recentních fylogenetických studií (Browne & Scholtz 1999; Ahrens et al. 2014; McKenna et al. 2014) se systémem listorohých použitým v Bouchard et al. (2011).**

	Bouchard 2011	Browne & Scholtz 1999	Ahrens 2014	McKenna 2014
<b>Lucanidae</b>	Latreille, 1804	Y	Y	X
	Aesalinae MacLeay, 1819	N/A	N/A	N/A
	Syndesinae MacLeay, 1819	N/A	N/A	N/A
	Lampriminae MacLeay, 1819	N/A	N/A	N/A
	Lucaninae Latreille, 1804	N/A	N/A	Y*
<b>Passalidae</b>	Leach, 1815	Y	Y	Y
	Aulacocyclinae Kaup, 1868	N/A	N/A	Y*
	Passalinae Leach, 1815	N/A	N/A	Y
<b>Trogidae</b>	MacLeay, 1819	Y	Y	Y*
	Troginae MacLeay, 1819	N/A	N/A	Y*
	Omorginae Nikolajev, 2005	N/A	N/A	N/A
<b>Glaresidae</b>	Kolbe, 1905	Y	Y	Y
<b>Pleocomidae</b>	LeConte, 1861	Y	N/A	Y
<b>Diphyllostomatidae</b>	Holloway, 1972	Y	N/A	Y
<b>Geotrupidae</b>	Latreille, 1802	Y	X	Y
	Taurocerastinae Germain, 1897	N/A	N/A	Y*
	Bolboceratinae Mulsant, 1842	N/A	X	Y*
	Geotrupinae Latreille, 1802	N/A	N/A	Y*
<b>Belohinidae</b>	Paulian, 1959	N/A	N/A	N/A
<b>Ochodaeidae</b>	Mulsant & Rey, 1871	Y	Y	Y
	Ochodaeinae Mulsant & Rey, 1871	N/A	N/A	Y*
	Chaetocanthinae Scholtz, 1988	N/A	N/A	N/A
<b>Hybosoridae</b>	Erichson, 1847	Y	Y	Y
	Anaidinae Nikolajev, 1996	N/A	N/A	N/A
	Ceratocanthinae Martínez, 1968	N/A	N/A	N/A
	Hybosorinae Erichson, 1847	N/A	N/A	Y*
	Liparochrinae Ocampo, 2006	N/A	N/A	N/A
	Pachyplectrinae Ocampo, 2006	N/A	N/A	Y*
<b>Glaphyridae</b>	MacLeay, 1819	Y	Y	Y
	Glaphyrinae MacLeay, 1819	N/A	N/A	Y*
	Amphicominae Blanchard, 1845	N/A	N/A	N/A
<b>Scarabaeidae</b>	Latreille, 1802	Y	X	Y
	Aphodiinae Leach, 1815	N/A	X	X
	Scarabaeinae Latreille, 1802	N/A	Y	Y
	Orphninae Erichson, 1847	N/A	Y	N/A
	Allidiostomatinae Arrow, 1940	N/A	N/A	Y*
	Dynamopodinae Arrow, 1911	N/A	N/A	N/A
	Aclopininae Blanchard, 1850	N/A	N/A	N/A
	Phaenomeridinae Erichson, 1847	N/A	N/A	N/A
	Melolonthinae Leach, 1819	N/A	X	X
	Rutelinae MacLeay, 1819	N/A	Y	X
	Dynastinae MacLeay, 1819	N/A	Y	X
	Cetoniinae Leach, 1815	N/A	Y	Y
	Chironinae Blanchard, 1845	N/A	N/A	Y*
	Aegialiinae Laporte, 1840	N/A	Y*	Y*
	Eremazinae Iablokoff-Khnzorian, 1977	N/A	Y*	N/A
	Aulonocneminae Janssens, 1946	N/A	N/A	N/A
	Termitotroginae Wasmann, 1918	N/A	N/A	N/A

N/A – pro tyto taxony nebyla v dané práci uvedena žádná data, Y – monofyletický taxon podle autora systému i podle fylogenetické studie, Y\* - monofyletický taxon ve studii zastoupen pouze jedním zástupcem, X – podle systému monofyletická skupina, podle fylogenetické studie se jedná o parafylum.



Obr. 4: Nejnovější fylogenetická studie nadčeledi Scarabaeoidea: čeleď Scarabaeidae zde vychází jako parafyletická skupina. Převzato z Ahrens et al. (2014).



Obr. 5: Červeně vyznačená pozice nadčeledi Scarabaeoidea v rámci vývojového stromu řádu brouků (Coleoptera). Převzato z Hunt et al. (2007).

## Přehled a charakteristika čeledí

### Lucanidae (roháčovití)

Čeď Lucanidae neboli roháci je široce rozšířená skupina rozdělená do šesti podčeďí a čítá okolo 95 rodů a cca 1250 druhů. Je známa ze všech zoogeografických regionů (Lawrence & Slipinski 2013; Scholtz & Grebennikov 2005). Mnoho druhů roháčů je pozoruhodných díky svému extrémnímu pohlavnímu dimorfismu – nápadně zvětšeným mandibulám u samců (Kawano 2000). Nalezeneme ale i druhy, které žádný nápadný pohlavní dimorfismus nevykazují, např. druhy rodu *Figulus* MacLeay, 1819 (Scholtz & Grebennikov 2005). Vývojový cyklus roháčů je silně vázaný na mrtvé dřevo jehličnatých i listnatých stromů. Larvy většiny druhů najdeme v tlejícím dřevě, výjimkou jsou larvy rodu *Colophon* Gray, 1935, které žijí v půdě a živí se humusem a kořínky rostlin (Scholtz & Endrody-Younga 1994). Mnoho druhů je v dospělosti bezkřídých a nejspíše ani nepřijímají potravu (Scholtz 2000), zatímco někteří se živí nektarem z květin nebo mízou stromů (Scholtz & Grebennikov 2005).

Roháčovití brouci patří s velikostí až 90 mm k největším broukům na světě (Lawrence & Slipinski 2013). Nalezneme zde ale i druhy menšího vzrůstu, např. druh *Aesalus scarabaeoides* (Panzer, 1794) s velikostí pouze okolo 5 mm (Balthasar 1956). Hlava je prognátní, u samců často masivní a širší než štít. Tykadla jsou buď lomená nebo rovná, nejčastěji složená z deseti článků, přičemž posledních 3-7 článků tvoří rozvolněnou paličku, jejíž jednotlivé lamely nejsou pohyblivé (Scholtz & Grebennikov 2005). Mandibuly jsou často pohlavně dimorfní, u samců někdy dosahují obrovských rozměrů, zatímco kusadla samic jsou podobná kusadlům čeledi Passalidae. Čelo, klypeus a labrum většinou srůstají v jednotný útvar, od sebe jsou odděleny vystouplými příčnými lištami. U tribu Sinodendronini se místo zvětšených mandibul objevil na hlavě jeden vzhůru namířený roh (Chobot 2008). Čeď Aesalinae nevykazuje žádný pohlavní dimorfismus ani nenese žádné excesivní struktury (Mizunuma & Nagai 1994) Brada (mentum) je lichoběžníkovitého tvaru a jen mírně vyvinutá (Balthasar 1956; Scholtz & Grebennikov 2005). Štít a krovky jsou silně sklerotizované a většinou hladké, občas s jednotlivými setami. Zadeček má pouze pět viditelných sternitů, pygidium je v poměru k rozměrům těla malé a nenápadné. Okřídlené druhy jsou navzdory své velikosti dobří letci. Tělo je za letu ve vzpřímené poloze, krovky jsou široce rozevřené, křídla vykonávají pouze kolem třiceti úderů za vteřinu (Balthasar 1956). Nohy jsou většinou dlouhé a štíhlé.

Larva je velice snadno odlišitelná od larev ostatních listorohých brouků. Liší se na první pohled tím, že abdominální tergity nejsou rozděleny prstenci, ale jsou hladké, abdominální

tergit je rozdělen na dvě políčka (Balthasar 1956). Tykadla jsou tří- nebo čtyřčlanková, mandibuly mají velký výrůstek na ventrální straně. Na středních a zadních nohách se nachází stridulační orgány (Scholtz & Grebennikov 2005).

### **Passalidae (vrzounovití)**

Vrzounovití jsou skupinou brouků rozšířenou převážně v tropických oblastech celého světa, v Austrálii, Severní Americe a jižní Africe zasahují i do mírných pásem. Skupina je rozdělena do dvou podčeledí a obsahuje 61 rodů s přibližně 680 popsány druhy (Reyes-Castillo 2002). Jedná se o poměrně velké brouky (18 – 80 mm) většinou černé barvy, s protáhlým a zploštělým tělem. Na hlavě některých druhů se vyskytují drobné hrbolky (Chobot 2008). Tvar těla larvy je oproti ostatním listorohým spíše rovný, jen mírně prohnutý. Tělní články nejsou rozděleny stejně jako u roháčů na subloby, dorsální strana je pokryta dlouhými setami. Třetí pár nohou je redukován pouze na jednočlankové přívěsky (Scholtz & Grebennikov 2005), s pomocí kterých larvy stridulují. Dospělci i larvy žijí především v mrtvém, rozkládajícím se dřevě, ve kterém tvoří systém tunelů.

Známí jsou především svým subsociálním chováním. Vrzouni tvoří malé rodinné kolonie, kdy se zakladatelský rodičovský pár stará o své potomstvo – krmí larvy, staví jim kukelní komůrky a brání je před jedinci stejného druhu i před různými predátory (Schuster & Schuster 1997). Na této péči o larvy a kukly se podílí i čerstvě vylíhlí dospělí potomci, kteří nejsou ještě plně sklerotizováni a nejsou schopni páření. Jejich funkcí je hlavně stavba a opravování kukelních komůrek jejich sourozenců. Všechna vývojová stádia jsou krmena rozmělněným dřevem a trusem rodičovského páru, který obsahuje natrávené dřevo obohacené o bakterie a houby žijící v zažívacím traktu dospělců. Tato výživa urychluje larvální vývoj a umožňuje překrytí rodičovské generace s generací jejich potomků (Schuster & Schuster 1997). Překrytí generací a spolupráce rodičů s potomky na péči o další potomstvo jsou dva ze tří kroků vedoucích k eusocialitě u hmyzu, tak jak ji známe u blanokřídlých (Hymenoptera) a termitů (Isoptera). Třetím krokem, který vrzouni postrádají, je existence sociálních kast (Schuster & Schuster 1985).

### **Trogidae (hlodáčovití)**

Čeleď Trogidae je malá, kosmopolitně rozšířená skupina listorohých brouků. Obsahuje čtyři rody, *Trox*, *Omorgus*, *Phoberus* a *Polynoncus* (Strümpher et al. 2014), a cca 300 druhů. V rámci celé nadčeledi je tato skupina unikátní tím, že dospělci i larvy se živí hlavně keratinem. Najdeme je tedy hlavně na mršinách, kde se objevují jako jedni z posledních

zástupců hmyzu. Můžou se ale živit i starými kožešinami, peřím a jinými živočišnými zbytky (Scholtz & Grebennikov 2005). Samice kladou vejce pod mršiny, kde si vylíhlé larvy budují svíslé tunely, do nichž tahají kousky kůže a srsti. Některé druhy se živí netopýřím guanem v jeskyních a dutých stromech (Lawrence et al. 1999).

Jedná se o poměrně malé brouky s velikostí 5 – 25 mm s tmavým, hnědě až černě sbarveným tělem a krovkami často pokrytými prachem a pískem. Po celém těle vyrůstají žlutě až hnědě zbarvené sety, které často tvoří husté chomáčky či hřebínky. Na klypeu nenajdeme žádné výrůstky či rohy. Tykadla jsou desetičlánková, poslední tři články tvoří malou paličku (Arnett et al. 2002). Larva je typická ponrava s bílým tělem ve tvaru písmene C, hlava je téměř černá. Hrudní a zadečkové články jsou dorsálně rozděleny na tři subloby. Tykadla larev jsou tříčlánková, poslední článek postrádá sensorickou plošku (Scholtz & Grebennikov 2005). Zatímco dospělci poměrně hlasitě stridulují, larvy stridulační orgán postrádají (Scholtz 1986).

### **Glaresidae**

Jedná se o malou a nepříliš známou skupinu brouků, která zahrnuje jediný rod *Glaresis* Erichson, 1848, který obsahuje okolo padesáti druhů. O ekologii je známo velice málo, imaga přilétají v noci na světlo v písčítých a semiaridních oblastech (Scholtz & Grebennikov 2005). Jako potrava nejspíše slouží podzemní plodnice různých hub. Dospělci při manipulaci slabě stridulují (Scholtz et al. 1987). Zástupci čeledi Glaresidae dorůstají velikosti 2,5 – 6 mm, jejich tělo je tmavě zbarveno a pokryto hustými, krátkými setami. Tykadla jsou podobně jako u čeledi Trogidae složena z deseti článků, poslední tři články tvoří tykadlovou paličku (Scholtz & Grebennikov 2005). Larva doposud nebyla objevena ani ve volné přírodě, ani se nepodařilo úspěšně tyto brouky rozmnožit v zajetí (Arnett et al. 2002).

### **Pleocomidae**

Čeď obsahující jediný rod *Pleocoma*, do kterého patří 26 popsáných druhů. Nalézt ji můžeme pouze na západním pobřeží Severní Ameriky (Scholtz & Grebennikov 2005). Imaga jsou aktivní během chladnějších období roku, v pozdním podzimu a na přelomu zimy a jara. Samci aktivně létají během deště a hledají samice, které čekají na zemi nebo ve svých kukelních komůrkách a samce lákají vypouštěnými feromony (Arnett et al. 2002). Dospělci nemají vyvinuté funkční ústní ústrojí a zažívací trakt, nepřijímají tedy žádnou potravu. Larvy jsou dlouholeté (8 - 12 let) a v rámci nadčeledi naprosto unikátní, protože prochází více než devíti vývojovými instary. Žijí v zemi a živí se kořínky rostlin.



U dospělců je poměrně výrazně vyvinutý pohlavní dimorfismus, samice dorůstají mnohem větších velikostí (20 – 45 mm) než samci (15 – 29 mm) a nemají vyvinutá křídla. Obě pohlaví mají vyvinutý vidličnatý výběžek klypeu, u samců s ostrými úhly, u samic obloukovitý. Vrcholek klypeu je opatřen malým hrbolkem nebo růžkem (Arnett et al. 2002). Tykadla jsou jedenáctičlanková, tykadlová palička samců je protažená a složena ze 4 – 8 plně vyvinutých lamelovitých článků. U samic je tykadlová palička kratší a tlustší (Scholtz & Grebennikov 2005). Larva je typická ponrava, krémové barvy s tmavou, silně sklerotizovanou hlavou. Tykadla jsou tříčlanková, terminální článek je nepatrný (Arnett et al. 2002). Články jsou dorzálně rozděleny do tří až čtyř sublobů. Na středním a zadním páru nohou jsou přítomny stridulační orgány (Scholtz & Grebennikov 2005).

### **Bolboceratidae**

Malá, široce rozšířená skupina zahrnující podčeledi Bolboceratinae a Athyreinae, které čítají okolo čtyřiceti rodů a cca 350 druhů. O ekologii většiny druhů této čeledi je známo velice málo. Dospělci kopají až tři metry hluboké tunely (Jameson & Ratcliffe 2002), které vyplňují humusem. Ten slouží jako potrava larvám, které můžeme v jediném tunelu nalézt společně s vajíčky, kuklami i dospělci. Ti jsou aktivní převážně v noci a často přilétají ke zdrojům světla (Scholtz & Grebennikov 2005).

Imaga dosahují velikosti 5 – 40 mm. Tvar jejich těla je oválný až kulatý, barva přechází od žluté po hnědou. Tykadla jsou jedenáctičlanková, poslední tři články tvoří tykadlovou paličku. Pohlavní dimorfismus je u této čeledi značně vyvinut. Samci mají na hlavě jeden dlouhý, pohyblivý roh, nebo více kratších, nepohyblivých výrůstků. Různé růžky a hrbolky často najdeme i na štítě (Tesař 1957). Samice excesivní struktury postrádají, pouze výjimečně nalezneme náznaky příčných hřebenů na štítě, např. u druhu *Bolbaffer sasaki* Gussmann & Scholtz 2001 (Scholtz & Grebennikov 2005). Larva je dosud známa pouze u podčeledi Bolboceratinae a je to typická ponrava (Scholtz & Grebennikov 2005). Hrudní a zadečkové články jsou dorzálně rozděleny na dva subloby. Tykadla jsou tříčlanková bez velkého sensitivního bodu. Stridulační orgány na středním a posledním páru nohou mohou být přítomny nebo chybí (Scholtz & Grebennikov 2005).

### **Diphyllostomatidae**

Malá čeleď listorohých brouků čítající tři druhy náležící k jedinému rodu *Diphyllostoma*. Všechny tři druhy jsou endemické pro západní pobřeží Kalifornie (Jameson & Ratcliffe 2002). Bionomie této skupiny téměř neznámá, dospělci jsou aktivní přes den. Larva doposud

nebyla objevena, ale předpokládá se, že žije v půdě podobně jako u většiny skupin nadčeledi Scarabaeoidea (Arnett et al. 2002). Imaga dorůstají velikosti 5 – 9 mm, tělo je protáhlého tvaru, hnědě zbarveno a pokryto hustými, dlouhými setami. Tykadla jsou složena z deseti článků, poslední tři články tvoří tykadlovou paličku. U čeledi Diphylostomatidae je též vyvinut pohlavní dimorfismus. Samice mají oproti samcům značně redukované oči a mají pouze rudimenty křídel (Scholtz & Grebennikov 2005).

### **Geotrupidae (chrobákovití)**

Chrobákovití jsou velkou skupinou listorohých brouků, která se dělí na tři jasně oddělené podčeledi – Geotrupinae, Lethrinae a Taurocerastinae. Celkově obsahuje 68 rodů a cca 620 druhů, které jsou rozšířeny na všech kontinentech vyjma Antarktidy (Arnett et al. 2002). Imaga hrabají až dva metry hluboké nory, do kterých zatahují zásoby potravy pro larvy. Potravní specializace chrobákovitých přechází od saprofagie přes koprofagii až po mycetofagii, dospělci některých druhů potravu nepřijímají vůbec (Scholtz & Grebennikov 2005).

Jedná se o poměrně velké brouky, dorůstají velikosti 10 – 45 mm. Tvar těla je široce oválný, barva je tmavá, často s kovovým leskem. Podčeledi se od sebe liší počtem tykadlových článků, tvarem a stavbou tykadlové paličky a tvarem těla. Společnými znaky jsou oči úplně nebo téměř rozdělené výběžkem líce (canthem), prognátní hlava, kusadla nekrytá klypeem a výskyt excesivních struktur (Scholtz & Grebennikov 2005; Tesař 1957). U samců podčeledi Geotrupinae najdeme drobné hrbolky na hlavě a dlouhé, dopředu namířené rohy na štítě. Nejvýraznější rohy nalezneme např. u rodů *Typhaeus* Leach, 1815, *Ceratotrupes* Jekel, 1865 či *Chelotrupes* Jekel, 1866. Samci čeledi Lethrinae se vyznačují silně vyvinutými kusadly s dlouhými, dolů směřujícími výrůstky (Tesař 1957). Podčeleď Taurocerastinae je typická dvěma silnými rohy na štítě samců, u samic najdeme na štítě drobné hrbolky. U druhu *Frickius costulatus* Germain, 1897 najdeme ještě krátký roh na čele (Scholtz & Grebennikov 2005). Larva vypadá u všech tří podčeledí velice podobně, je to typická ponrava s hrudními a zadečkovými články rozdělenými dorzálně na dva subloby. Hlava je silně sklerotizovaná, frontoklypeální šev se nachází pouze u larev podčeledi Taurocerastinae, tykadla jsou tříčlávková. Stridulační orgány se nachází na zadních nohách, které mohou být značně redukované (Scholtz & Grebennikov 2005).

### **Belohinidae**

Do čeledi Belohinidae náleží jediný druh – *Belohina inexpectata* Paulian, 1959, který je endemickým druhem jižní části ostrova Madagaskar (Scholtz & Grebennikov 2005). Dorůstá velikosti 14 – 16 mm, tělo je silně konvexní a celé lysé. Oko není rozděleno lící lištou (canthem). Tykadla jsou složena z deseti článků, poslední tři články tvoří tykadlovou paličku. Křídla jsou silně redukována nebo úplně chybí. Pohlavní dimorfismus u této čeledi není přítomen. Bionomie tohoto druhu je naprosto neznámá, stejně jako se ještě nepodařilo nalézt jeho larvu (Scholtz & Grebennikov 2005).

### **Ochodaeidae**

Čeď Ochodaeidae je malou skupinou rozdělenou na dvě podčeledi – Ochodaeinae a Chaetocanthinae. Celkově čítá deset rodů a cca 80 druhů. Zástupce této skupiny nalezneme po celém světě vyjma Austrálie a Nového Zélandu (Arnett et al. 2002). O bionomii je známo velice málo. Dospělci létají na světlo v semiaridních písčítých oblastech. Některé druhy mají denní aktivitu a jeden druh byl nalezen v detritu hnízd mravenců rodu *Atta* Fabricius, 1804 (Navarrete-Heredia & Cortes-Aguilar 2004).

Dorůstají velikosti 3 -10 mm, tělo je protáhlé a konvexní, barva žlutá, hnědá či černá. Oči nejsou rozděleny lící lištou (canthem), klypeus je jednoduchý nebo s drobnými výrůstky na předním okraji. Tykadla jsou složena z devíti článků u podčeledi Chaetocanthinae a z deseti článků u podčeledi Ochodaeinae, paličku tvoří poslední tři články. Mandibuly nápadně vyčnívají směrem dopředu (Scholtz & Grebennikov 2005). Ani u jednoho pohlaví nenalezneme excesivní struktury (Tesař 1957). Morfologie larev je u této čeledi známa pouze u druhu *Pseudochodaeus estriatus* Schaeffer, 1906. Jedná se opět o klasickou ponravu. Hrudní a zadečkové články jsou dorzálně rozděleny na tři subloby. Tykadla jsou složena ze čtyř článků, předposlední a poslední článek nesou smyslové orgány. Stridulační aparát není u této larvy vyvinut (Scholtz & Grebennikov 2005).

### **Ceratocanthidae**

Malá a doposud málo prozkoumaná skupina čítající okolo 40 rodů a cca 320 druhů (Scholtz & Grebennikov 2005). Vyskytují se po celém světě vyjma Evropy, nejvíce druhů nalezneme v tropických oblastech Jižní Ameriky a Afriky. Dospělci i larvy jsou nejčastěji nalézáni pod kůrou mrtvých stromů, na houbách, v chodbách brouků čeledi Passalidae nebo v hnízdech termitů a mravenců. Dospělci občas přilétají na světlo (Ratcliffe & Paulsen 2008). Podle tvaru

ústního ústrojí se předpokládá, že se dospělci živí houbami a hnijícím dřevem (Nel & Scholtz 1990).

Imaga dorůstají velikosti 2 - 9 mm a jsou většinou tmavé bravy, často s kovovým leskem. Tykadla jsou složena z 8 - 10 článků, přičemž poslední tři články tvoří tykadlovou paličku. Nenalezneme u nich žádné excesivní struktury (Arnett et al. 2002). Larva je typická ponrava bělavé barvy. Hlava je tmavá a silně sklerotizovaná, hrudní a zadečkové články jsou rozděleny na tři subloby. Tykadla jsou čtyřčládková, téměř polovinu terminálního článku pokrývá sensorická ploška. Končetiny jsou složeny ze čtyř článků, na každém páru se nachází stridulační orgán (Grebennikov et al. 2004).

### **Hybosoridae**

Malá, široce rozšířená skupina listorohých brouků, do které patří přes 30 rodů a cca 230 druhů. Nejvíce zástupců obývá tropické deštné lesy (Scholtz & Grebennikov 2005). Dospělci jsou nejčastěji nalézáni na mršinách v časném stadiu rozkladu, na kterých se i živí odumřelým masem. Druh *Hybosorus roei* Westwood, 1845 je jedním z mála predátorů v rámci celé nadčeledi (Scholtz & Grebennikov 2005). Poměrně velké množství druhů můžeme nalézt na výkalech velkých savců. Larvy této čeledi nejčastěji žijí v humusu a půdě.

Imaga dorůstají velikosti 5 – 15 mm, tělo je oválného tvaru, lesklé, hnědé až černého zbarvení. Tykadla jsou složena z deseti článků, poslední tři články tvoří tykadlovou paličku (Arnett et al. 2002). V této skupině se nevyskytují téměř žádné excesivní struktury, pouze u druhu *Pachyplectrus laevis* LeConte, 1874 nalezeneme malý hrbolek na klypeálním švu (Arnett et al. 2002). Larva je typická ponrava bělavé až žlutavé barvy. Hlava je tmavá, silně sklerotizovaná. Tykadla jsou tři nebo čtyřčládková, pokud jsou tříčládková, tak jsou poslední dva články srostlé v jeden. Sensorická ploška je přítomna na terminální článku a pokrývá téměř polovinu jeho povrchu. Končetiny jsou čtyřčládkové, plně vyvinuté. Stridulační orgány jsou přítomny na prvním a prostředním páru končetin (Grebennikov et al. 2004).

### **Glaphyridae**

Malá skupina rozdělená na dvě podčeledi, Glaphyridae a Lichninae. Dohromady obsahuje osm rodů a okolo osmdesáti druhů, které se vyskytují v Evropě, severní Africe a Jižní a Severní Americe (Scholtz & Grebennikov 2005). Zástupci této čeledi jsou dobrými letci. Aktivně létají přes den, kdy se vznášejí nad rozkvetlými rostlinami, na jejichž květy usedají. Většina druhů se vyskytuje v písčitých oblastech. Larvy se pohybují volně v písčitých březích a náplavech, kde se živí detritem (Arnett et al. 2002).

Imaga dorůstají velikosti 6 – 20 mm, jsou často velice pestře zbarvení a tělo mají pokryté hustými chlupy. Připomínají tak zástupce blanokřídlého hmyzu, např. některé druhy čmeláků nebo včel. Tykadla se skládají z 9 – 11 článků, poslední tři články tvoří tykadlovou paličku. Ani u jednoho pohlaví nenalezneme excesivní struktury (Arnett et al. 2002). Larvy jsou typické ponravy krémové barvy. Hlava je tmavá a silně sklerotizovaná. Tykadla jsou čtyřčláneková, terminální článek občas silně redukovaný, vždy bez sensorické plošky. Hrudní a zadečkové články jsou dorzálně rozděleny na tři subloby. Končetiny jsou čtyřčlánekové a postrádají stridulační orgány (Scholtz & Grebennikov 2005).

### **Scarabaeidae (vrubounovití)**

Vrubounovití jsou největší čeledí nadčeledi Scarabaeoidea, obsahují 14 podčeledí, přibližně 1600 rodů a zatím je známo okolo 27000 druhů (Scholtz & Grebennikov 2005). Jedná se o velice diverzifikovanou a kosmopolitně rozšířenou skupinu. Diverzifikace této skupiny je spojena s rozvojem krytosemenných rostlin a savců na přelomu druhohor a třetihor, což poskytlo vrubounovitým mnoho nových potravních i ekologických příležitostí (Chobot 2008). Monofylie této čeledi byla pokládána za téměř jistou (Browne & Scholtz 1995; Browne & Scholtz 1999), nejnovější fylogenetické studie ovšem naznačují, že tomu tak být nemusí (Ahrens et al. 2014). V rámci této skupiny najdeme široké spektrum potravních specializací, od koprofagie (Aphodiinae, Scarabaeinae) a mykofagie (Scarabaeinae) až po druhy živící se mršinami (Aphodiinae), nektarem (Cetoniinae, Valginae), ovocem (Cetoniinae), nebo rostlinnými částmi (Rutelinae, Dynastinae, Melolonthinae) (Arnett et al. 2002). U některých zástupců, např. u rodu *Copris* Müller, 1764, se vyvinula primitivní rodičovská péče (Ratcliffe & Paulsen 2008).

Zástupci vrubounovitých dorůstají velikostí 2 – 160 mm, najdeme zde tedy jedny z největších brouků na světě, např. *Dynastes hercules* (Linnaeus, 1758), *Megasoma elephas* (Fabricius, 1775) nebo *Goliathus goliatus* (Linnaeus, 1771). Tvar, barva i povrch těla je stejně jako velikost velice variabilní. Mnoho druhů, zvláště u podčeledi Cetoniinae, je velice pestře zbarveno. Tykadla jsou složena z 9 – 10 článků, tykadlovou paličku, jejíž lamely můžou být pohyblivé, tvoří poslední 3 – 7 články. Mezi vrubounovitými brouky nalezneme jedny z nejúžasnějších příkladů excesivních struktur v rámci všech živočichů (Chobot 2008). Obrovské rohy na klypeu a štítě nosorožníků (Dynastinae) a zlatohlávků (Cetoniinae), neuvěřitelně variabilní rohy na klypeu a hlavě u rodu *Onthophagus* Latreille, 1802, nebo prodloužené končetiny u podčeledi Euchirinae nebo Rutelinae (Chobot 2008; Arnett et al. 2002; Scholtz & Grebennikov 2005). Larva je typická ponrava bělavé nebo žlutavé barvy.

Hlava je hnědé nebo černé barvy a je silně sklerotizována. Tykadla jsou složena ze čtyř článků. U většiny skupin je larva dorzálně hustě pokryta tuhými setami. Končetiny jsou složeny ze tří (Scarabaeinae) nebo pěti článků a postrádají stridulační aparát (Scholtz & Grebennikov 2005; Arnett et al. 2002).

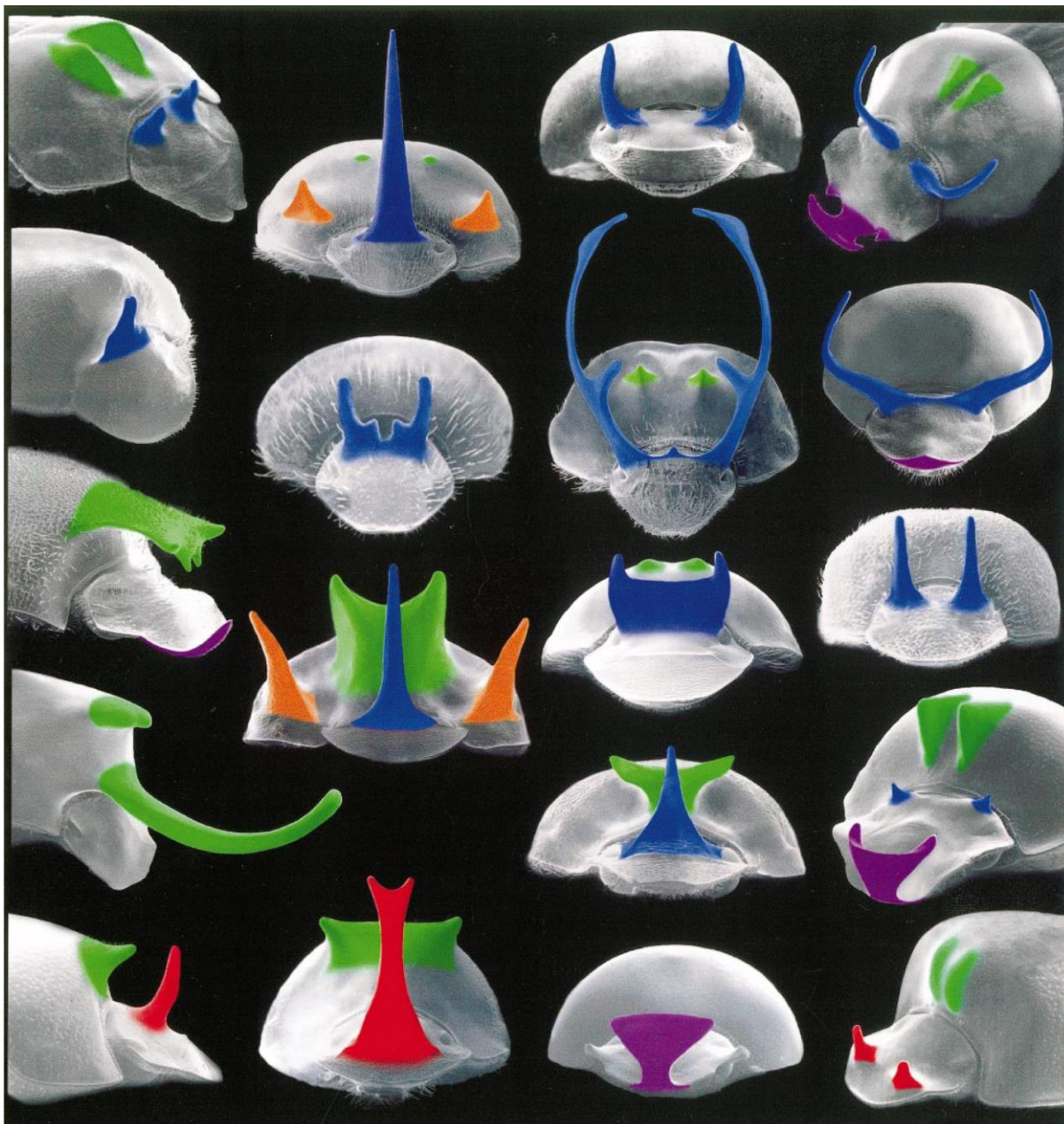
## Excesivní struktury listorohých brouků

Sekundární pohlavní znaky v podobě zbraní sloužících k ritualizovaným soubojům stejného pohlaví o právo k páření či o přístup ke zdrojům dosáhly v rámci hmyzu největšího stupně vývoje právě u listorohých brouků (Emlen 2008). Nejvýrazněji se vyvinuly u čeledí Lucanidae, Geotrupidae a u podčeledí Scarabaeinae, Cetoniinae a Dynastinae v podobě výrazně zvětšených mandibul, prodloužených tibií a tarsů předních, středních i zadních končetin nebo nejrůznějších výrůstků a rohů na hlavě a štítu (Chobot 2008).

Zvětšené mandibuly jsou jedním z poznávacích znaků samců roháčovitých brouků, u kterých dosahují mnohdy až extrémních proporcí. Setkáme se zde s mnoha tvary kusadel, např. chilský roháč *Chiasognathus grantii* Stephens, 1831, přezdíváný též Darwinův brouk (Andersson 1994), má mandibuly relativně úzké, dlouhé téměř jako jeho tělo a po celé délce poseté malými zoubky (Mizunuma & Nagai 1994). V Evropě všeobecně známý roháč obecný, *Lucanus cervus* (Linnaeus, 1758), má oproti tomu kusadla poměrně krátká a silná, zakončená dvěma až třemi velkými zuby (Balthasar 1956; Harvey & Gange 2006). Zástupci tribu Ceruchini mají kusadla krátká, silná a opatřená jedním až dvěma zuby. Samci tribu Sinodendronini jako jediní z roháčů nevládní zvětšené mandibuly, nýbrž se u nich vyvinul růžek na hlavě a drobné výrůstky na štítě (Mizunuma & Nagai 1994). Zvětšené mandibuly najdeme i u samců podčeledi Lethrinae náležející do čeledi Geotrupidae, u kterých se na spodní straně mandibul vyvinuly ještě velké, k zemi mířící výrůstky, či u rodu *Fruhstorferia* Kolbe, 1894, patřícího do podčeledi Rutelinae (Scholtz & Grebennikov 2005).

Prodloužené tarysy a tibie končetin se nejvýrazněji vyvinuly u podčeledi Euchirinae, kde mají samci silně prodloužené přední končetiny (Young 1989). Ty mají méně výrazněji prodloužené i některé druhy tribu Cetoniini, např. u některých druhů subtribu Phaedinina, zejména však u subtribu Goliathina. Zde nejvýrazněji u rodu *Cheirolasia* Westwood, 1843, *Neoscelis* Schoch, 1897 (samci obou rodů mají navíc tarysy ochlupené) a *Jummos* Saunders, 1839, méně výrazně pak u většího množství rodů tohoto subtribu (Sakai & Nagai 1998). U tribu Trichiini se setkáme s prodloužením všech tří párů nohou, u podčeledi Rutelinae, Melolonthinae či u tribu Sisiphini jsou prodloužené končetiny zadní. U tribu Onitini se vyvinuly výrůstky na stehnech předních končetin (Chobot 2008).

Nejrozšířenějším druhem excesivních struktur u listorohých brouků jsou bezesporu nejrůznější výrůstky, rohy a hřebeny na hlavě a štítě (Emlen 2008; Emlen et al. 2005b). Těmito strukturami jsou nejvíce proslulé podčeledi Geotrupinae a Taurocerastinae patřící do čeledi Geotrupidae a v rámci čeledi Scarabaeidae podčeledi Scarabaeinae, Dynastinae



Obr. 6: Variabilita velikosti, tvaru a umístění rohů u rodu *Onthophagus*. Převzato z Emlen et al. (2005b).

a Cetoniinae (Chobot 2008). Nositeli mohutných, vzhůru mířících rohů na hlavě jsou zástupci tribů Coprini či Phanaeini. Drobnými hrbolky a příčnými hřebeny na hlavě se zase vyznačuje podčeleď Aphodiinae. Zlatohlávci (Cetoniini) jsou známí hlavně jednoduchými či rozvětvenými rohy vyrůstajícími z předního okraje klypeu, např. u rodů *Mecynorrhina* Hope, 1837, *Megalorrhina* Westwood, 1847 nebo *Goliathus* Lamarck, 1801, které jsou často doplněné postranními rohy, růžky na čele nebo v případě subtribu Phaedinina i dlouhým rohem na štítě. U rodů *Dicronocephalus* Hope, 1837, *Stephanorrhina* Burmeister, 1842 či *Dicheros* Gory & Percheron, 1833 nalezneme dva stejně dlouhé klypeální rohy bez postranních rohů (Sakai & Nagai 1998; Chobot 2008). Samci rohatých zlatohlávků rovněž



bývají větší než samice. Mohutnými rohy na hlavě a štítě různých velikostí a tvarů se pyšní i velké množství zástupců nosorožníků (Dynastinae), za zmínku rozhodně stojí obrovské rohy na hlavě a štítu u druhů *Dynastes hercules* (Linnaeus, 1758) či *Chalcosoma atlas* (Linnaeus, 1758). Samci nosorožníků jsou podobně jako samci zlatohlávků viditelně větší než samice.

Nejzajímavější a patrně nejstudovanější skupinou listorohých brouků z hlediska excesivních struktur je ovšem rod *Onthophagus* (Scarabaeidae: Scarabaeinae) Latreille, 1802. U tohoto rodu, čítajícího přes 2000 druhů, se vyvinula neuvěřitelná variabilita tvarů, velikostí a umístění rohů a výrůstků (viz obr. 6). Nejzajímavější podoby rohů nesou např. druhy *Onthophagus nigriventris* d'Orbigny, 1902 či *Onthophagus pentacanthus* Harold, 1867. Zatímco u některých druhů se s žádnými rohy nesetkáme, některé druhy vlastní rohy až na třech místech na těle (Emlen et al. 2005b; Emlen et al. 2007; Emlen & Nijhout 2000).

V následující tabulce je uveden přehled čeledí, podčeledí a tribů nadčeledi Scarabaeoidea a projevy pohlavního dimorfismu, které můžeme u jednotlivých skupin nalézt.

**Tab. 3: Excesivní struktury u jednotlivých skupin listorohých brouků.**

druhy dimorfismu			ve velikosti	excesivní struktury na hlavě	excesivní struktury na štítu	délka a tvar končetin	absence křídel	velikost očí	velikost tykadel	tvar a velikost mandibul	kladélko	bd	
čeleď	podčeleď	tribus											
Lucanidae	Aesalinae		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
	Nicaginae		0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
	Syndesinae	Ceruchini		0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
		Synodendronini		0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
		Syndesini		0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
	Lampriminae		1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
	Penichrolucaninae		0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
Lucaninae		1	0	0	0	0	0	0	1	0	0		
Passalidae	Passalinae		0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Aulacocyclinae		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Trogidae	Troginae		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Glaseridae	Glaserinae		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Pleocomidae	Pleocominae		1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	
Hybosoridae	Hybosorinae		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Bolboceratidae	Bolboceratinae		0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
	Athyreinae		0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
Diphyllostomatidae	Diphyllostomatinae		1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	
Geotrupidae	Geotrupinae		0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
	Lethrinae		0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
	Tauroceratinae		0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
Belohinidae	Belohininae		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Ochodaeidae	Ochodaeinae		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
	Chaetocanthinae		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Ceratocanthidae	Ceratocanthinae		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Glaphyridae	Glaphyrinae		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Scarabaeidae	Aphodiinae		0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Scarabaeinae	Canthonini		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
		Coprini		0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
		Dichotomiini		0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
		Eucraniini		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
		Eurysternini		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
		Gymnopleurini		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
		Oniticellini		0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
		Ontophagini		0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
		Onitini		0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
		Phanaeini		0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
	Scarabaeini		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
	Sisyphini		0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
	Pachypodinae		0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Orphninae		0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Allidiostomatinae		?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
	Dynemopodinae		?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
	Aclopininae		?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
	Euchirinae		0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
	Phaenomeridinae		?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
	Melolonthinae		1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	
	Rutelinae		0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	
	Dynastinae	Pentodontini		0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Oryctini			0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
Phileurini			0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
Agaocephalini			0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
Dynastini			0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
Hexodontini			0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Oryctoderini			0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
Cyclocephalini		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1		
Cetoniinae	Trichiini		0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
	Cetoniini		1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	
Valginae		0	0	0	0	0	0	0	0	1	0		

bd – bez dimorfismu, systém převzat z Scholtz & Grebennikov (2005).



Obr. 7: Příklady pohlavního dimorfismu u konkrétních druhů. A) pár nosorožíka *Dynastes hercules* (Linnaeus, 1758), B) pár dlouhonožce *Euchirus dupontianus* Burmeister, 1841, samec vlevo, C) pár roháče *Homoderus gladiator* Jakowlew, 1895, samec vlevo, D) samec *Phaneus vindex* MacLeay, 1919, E) samice a F) samec chrousta mlynaříka *Pollyphyla fullo* (Linnaeus, 1758), G) pár křivonožce polokřídleho *Valgus hemipterus* (Linnaeus, 1758), samec vlevo

## Závěr

Se vznikem pohlavnosti je nutně spojen vznik morfologických rozdílů mezi pohlavími, tedy vznik pohlavního dimorfismu. Znaky, ve kterých se od sebe samci a samice liší, dělíme na primární a sekundární pohlavní struktury. Zatímco primární struktury jsou přímo spojené s aktem kopulace, sekundární struktury slouží ke zvýšení šancí jedince k rozmnožení.

Sekundární pohlavní znaky se dělí na ornamenty, podle kterých si jedno pohlaví, většinou samice, vybírá nejvhodnějšího partnera, a zbraně, s pomocí kterých spolu jedinci, kteří takové zbraně nesou, bojují o zdroje. U těchto struktur se projevuje pozitivní závislost velikosti znaku na celkové velikosti těla, čili pozitivní alometrie. U listorohých brouků se může projevat buď lineární nebo sigmoidální a zlomenou závislostí, při kterých vzniká v populaci více morfologických forem jednoho pohlaví.

Listoroží brouci jsou odpradáвна předmětem lidského zájmu, a to především díky své velikosti, často pestrému zbarvení a hlavně přítomnosti různých excesivních struktur, které zde slouží téměř výhradně jako zbraně samců v soubojích o samice. V rámci této celosvětově rozšířené skupiny se vyvinulo široké spektrum tvarů a velikostí excesivních struktur, například obrovské mandibuly roháčů, prodloužené končetiny chroustů a zdobenců nebo nejrůznější rohy na hlavě a štítu nosorožníků, zlatohlávků či vrubounů. Bohužel zatím neexistuje žádná kompletní revue, které by se zabíralo tímto fenoménem u listorohých brouků. Celkově jsem dimorfní struktury rozdělil na devět druhů, které jsem shrnul do jedné tabulky. Z ní je vidět, že excesivní struktury a pohlavní dimorfismus se vyskytují napříč celou skupinou a bez dimorfismu je jen velká menšina skupin. Informace o některých skupinách jsou nicméně ještě neúplné, např. co se týče dimorfismu ve velikosti těla, takže toto shrnutí nemůže být úplné a v budoucnu se bude měnit.

## Použitá literatura

\*sekundární citace

- Ahrens, D., Fabrizi, S., Sipek, P. & Lago, P. K. 2013. "Integrative Analysis of DNA Phylogeography and Morphology of the European Rose Chafer (*Cetonia Aurata*) to Infer Species Taxonomy and Patterns of Postglacial Colonisation in Europe." *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69 (1): 83–94.
- Ahrens, D., Schwarzer, J. & Vogler, A. P. 2014. "The Evolution of Scarab Beetles Tracks the Sequential Rise of Angiosperms and Mammals." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281 (1791). Published online. doi:10.1098/rspb.2014.1470
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press.
- Arnett, R. H., Thomas, M. C., Skelley, P. E. & Frank, H. J. 2002. *American Beetles: Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. CRC Press.
- Arrow, G. J. 1951. *Horned Beetles*.
- Balthasar, V. 1956. "Brouci Listorozí - Lamellicornia. Díl 1, Lucanidae - Roháčovití. Scarabaeidae - Vrubounovití. Pleurosticti." *Fauna ČSR* 8, Nakladatelství ČSAV Praha
- Bouchard, P., Bousquet, Y., Davies, A., Alonso-Zarazaga, M., Lawrence, J., Lyal, C. & Newton, A. 2011. "Family-Group Names In Coleoptera (Insecta)." *ZooKeys* 88 (0): 1-972
- Brown, L. & Bartalon, J. 1986. "Behavioral Correlates of Male Morphology in a Horned Beetle." *The American Naturalist* 127 (4): 565–70.
- Browne, D. J. & Scholtz, C. H. 1995. "Phylogeny of the Families of Scarabaeoidea (Coleoptera) Based on Characters of the Hindwing Articulation, Hindwing Base and Wing Venation." *Systematic Entomology* 20 (3): 145–73.
- Browne, D. J. & Scholtz, C. H. 1999. "A Phylogeny of the Families of Scarabaeoidea (Coleoptera)." *Systematic Entomology* 24 (1): 51–84.
- Chobot, K. 2008. "Excesivní Struktury (rohy) Brouků Vrubounovitých (Scarabaeidae)." pp. 209-252. In: Kleisner, K.: *Biologie ve Službách Zjevu*. Amfibios.
- Crowson, R. A. 1981. "The Biology of the Coleoptera." Glasgow: Academic Press.
- Darwin, C. 1871. *The Descent of Man*. Digireads.com Publishing.
- Eberhard, W. G. 1979. "The Function of Horns in *Podischnus Agenor* (Dynastinae) and Other Beetles" 1979. 231-257. In: Blum, M. S. & Blum, N. A.: *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. New York: Academic Press.
- . 1982. "Beetle Horn Dimorphism: Making the Best of a Bad Lot." *The American Naturalist* 119 (3): 420–26.
- Emlen, D. J., & Nijhout, H. F. 2001. "Hormonal Control of Male Horn Length Dimorphism in *Onthophagus Taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae): A Second Critical Period of Sensitivity to Juvenile Hormone." *Journal of Insect Physiology* 47 (9): 1045–54.
- Emlen, D. J., Hunt, J. & Simmons, L. W. 2005a. "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 Suppl 4: S42–68.
- Emlen, D. J., Marangelo, J., Ball B. & Cunningham, C. W. 2005b. "Diversity in the Weapons of Sexual Selection: Horn Evolution in the Beetle Genus *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae)." *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 59 (5): 1060–84.
- Emlen, D. J. 2008. "The Evolution of Animal Weapons." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* Vol. 39: 387-413
- Emlen, D. J., Lavine L. C. & Ewen-Campen, B. 2007. "On the Origin and Evolutionary Diversification of Beetle Horns." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (suppl 1): 8661–68.

- Emlen, D. J. & Nijhout, H. F. 2000. "The Development and Evolution of Exaggerated Morphologies in Insects." *Annual Review of Entomology* 45 (1): 661–708.
- \*Flegr, J. 2005. *Evoluční Biologie*. Praha: Academia.
- Gayon, J. 2000. "History of the Concept of Allometry." *American Zoologist* 40 (5): 748–58.
- Gotoh, H., Cornette, R., Koshikawa, S., Okada, Y., Lavine, L. C., Emlen, D. J. & Miura, T. 2011. "Juvenile Hormone Regulates Extreme Mandible Growth in Male Stag Beetles." *PLoS One* 6 (6): e21139.
- Grebennikov, V. V., Ballerio, A., Ocampo, F. C. & Scholtz, C. H. 2004. "Larvae of Ceratocanthidae and Hybosoridae (Coleoptera: Scarabaeoidea): Study of Morphology, Phylogenetic Analysis and Evidence of Paraphyly of Hybosoridae." *Systematic Entomology* 29 (4): 524–43.
- Grebennikov, V. V. & Scholtz, C. H. 2004. "The Basal Phylogeny of Scarabaeoidea (Insecta : Coleoptera) Inferred from Larval Morphology." *Invertebrate Systematics* 18 (3): 321–48.
- Harvey, D. J. & Gange, A. C. 2006. "Size Variation and Mating Success in the Stag Beetle, *Lucanus Cervus*." *Physiological Entomology* 31 (3): 218–26.
- House, C. M. & Simmons, L. W. 2012. "The Genetics of Primary and Secondary Sexual Character Trade-Offs in a Horned Beetle." *Journal of Evolutionary Biology* 25 (9).
- Hunt, T., Bergsten, J., Levkanicova, Z., Papadopoulou, A., St John, O., Wild, R., Hammond, P. M. et al. 2007. "A Comprehensive Phylogeny of Beetles Reveals the Evolutionary Origins of a Superradiation." *Science* 318 (5858): 1913–16.
- Huxley, J. S. & Teissier, G. 1936. "Terminology of Relative Growth." *Nature* 137, 780-781
- Jameson, M. L. & Ratcliffe, B. C. 2002. Introduction. Series Scarabaeiformia Crowson 1960 (=Lamellicornia), Superfamily Scarabaeoidea Latreille 1802. 1–5. In: Arnett, R. H., Thomas, M. C., Skelley P. E. & Frank, J. H. (eds) *American Beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. Volume 2 CRC Press. New York.
- Kawano, K. 2000. "Genera and Allometry in the Stag Beetle Family Lucanidae, Coleoptera." *Annals of the Entomological Society of America* 93 (2): 198–207.
- Knell, R. J., Pomfret, J. C. & Tomkins, J. L. 2004. "The Limits of Elaboration: Curved Allometries Reveal the Constraints on Mandible Size in Stag Beetles." *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society* 271 (1538): 523–28.
- Kodric-Brown, A., Sibly, R. M. & Brown, J. H. 2006. "The Allometry of Ornaments and Weapons." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (23): 8733–38.
- Kohlmann, B. 2006. "History of Scarabaeoid Classification." *Coleopterists Society Monographs. Patricia Vaurie Series*, 5: 19–34.
- Lawrence, J. F., Hastings, A. M., Dallwitz, M. J., Paine, T. A. & Zurcher, E. J. 1999. *Beetles of the World*. CSIRO publishing.
- Lawrence, J. & Slipinski, A. 2013. *Australian Beetles Volume 1*. CSIRO publishing.
- Maruyama, M. 2012. "Termitotrox Cupido Sp. N. (Coleoptera, Scarabaeidae), a New Termitophilous Scarab Species from the Indo-Chinese Subregion, Associated with *Hypotermes* Termites." *ZooKeys*, 254: 89–97.
- McKenna, D. D., Farrell, B. D., Caterino, M. S., Farnum, C. W., Hawks, D. C., Maddison, D. R., Seago, A. E., Short, A. E. Z., Newton, A. F. & Thayer, M. K. 2014. "Phylogeny and Evolution of Staphyliniformia and Scarabaeiformia: Forest Litter as a Stepping Stone for Diversification of Nonphytophagous Beetles." *Systematic Entomology*. Published online. doi: 10.1111/syen.12093
- Mizunuma, T. & Nagai, S. 1994. *The Lucanid Beetles of the World*. Tokyo: Mushi-Sha.
- Moczek, A. P. & Nijhout H. F. 2004. "Trade-Offs during the Development of Primary and Secondary Sexual Traits in a Horned Beetle." *The American Naturalist* 163 (2): 184–91.

- Moczek, A. P. & Emlen, D. J. 2000. "Male Horn Dimorphism in the Scarab Beetle, *Onthophagus Taurus*: Do Alternative Reproductive Tactics Favour Alternative Phenotypes?" *Animal Behaviour* 59 (2): 459–66.
- Navarrete-Heredia, J. L. & Cortes-Aguilar, J. 2004. "Beetles (Coleoptera) Associated with the External Debris of *Atta Mexicana* (F. Smith) (Hymenoptera: Formicidae) from Ojuelos, Jalisco, México." *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 106: 481–82.
- Nel, A. & Scholtz, C.H. 1990. "Comparative Morphology of the Mouthparts of Adult Scarabaeoidea (Coleoptera)." *Entomology memoirs*. 80: 1-84.
- Ratcliffe, B. C. & Paulsen, M. J. 2008. *The Scarabaeoid Beetles of Nebraska*. Bulletin of the University of Nebraska State Museum, 22: 1-569
- Reyes-Castillo, P. 2002. "'Passalidae.' pp. 467-483. In: Bousquets, J. L. & Morrone, J. J.: *Biodiversidad, Taxonomía Y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia Una Síntesis de Su Conocimiento 3*." Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rowland, M. J. & Emlen, D. J. 2009. "Two Thresholds, Three Male Forms Result in Facultative Male Trimorphism in Beetles." *Science* 323 (5915): 773–76.
- Sakai, K. & Nagai, S. 1998. *The Cetoniine Beetles of the World*. Tokyo: Mushi-Sha.
- Scholtz, C. H. 1986. "Phylogeny and Systematics of the Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea)." *Systematic Entomology* 11 (3): 355–63.
- . 2000. "Evolution of Flightlessness in Scarabaeoidea (Insecta, Coleoptera)." *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 47 (1): 5–28.
- Scholtz, C. H. & Grebennikov V. V. 2005: 12. Scarabaeiformia Crowson, 1960, pp. 345-425. In: Beutel R. G. & 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, Polyphaga partim*. Walter de Gruyter, Berlin - New York
- Scholtz, C. H., D'hotman D. & Nel, A. 1987. "Glaresidae, a New Family of Scarabaeoidea (Coleoptera) to Accommodate the Genus *Glaresis* Erichson." *Systematic Entomology* 12 (3): 345–54.
- Scholtz, C. H. & Endrody-Younga, S. 1994. "Systematic Position of *Colophon* Gray (Coleoptera: Lucanidae), Based on Larval Characters." *African Entomology* 2, 13-20.
- Schuster, J. C. & Schuster, L. B. 1985. "Social Behavior in Passalid Beetles (Coleoptera: Passalidae): Cooperative Brood Care." *The Florida Entomologist* 68 (2): 266.
- Schuster, L. B. & Schuster, J. C. 1997. "The Evolution of Social Behavior in Passalidae (Coleoptera)." Pp. 260-269. In: Choe, J. C. & Crespi, B. J.: *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press
- Shelby, A. J., Madewell, R. & Moczek, A. P. 2007. "Juvenile Hormone Mediates Sexual Dimorphism in Horned Beetles." *Journal of Experimental Zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution* 308 (4): 417–27.
- Stern, D. L. & Emlen, D. J. 1999. "The Developmental Basis for Allometry in Insects." *Development* 126 (6): 1091–1101.
- Strümpher, W. P., Sole, C. L., Villet, M. H. & Scholtz, C. H. 2014. "Phylogeny of the Family Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) Inferred from Mitochondrial and Nuclear Ribosomal DNA Sequence Data." *Systematic Entomology*, 39: 548–562.
- Tesař, Z. 1957. Brouci Listoroží - Lamellicornia. Díl 2, Scarabaeidae - Vrubounovití. Laparosticti /." *Fauna ČSR* 11. Nakladatelství ČSAV Praha.
- Williams, T. M. & Carroll, S.B. 2009. "Genetic and Molecular Insights into the Development and Evolution of Sexual Dimorphism." *Nature Reviews. Genetics* 10 (11): 797–804.
- Young, R. M. 1989. "Euchirinae (Coleoptera: Scarabaeidae) of the World: Distribution and Taxonomy." *The Coleopterists Bulletin* 43 (3): 205–36.

