

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**  
Biologie



**Bc. David Sommer**

Potravní strategie chrobákovitých brouků (Coleoptera: Geotrupidae)

Feeding strategies in geotrupids (Coleoptera: Geotrupidae)

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. David Král, Ph.D.

Praha, 2017

## Abstrakt

Práce shrnuje dosud známé poznatky o biologii zástupců podčeledi Geotrupidae. Historické poznatky jsou zde konfrontovány s aktuálním poznáním biologie zástupců čeledi Geotrupidae. Práce je zaměřena především na potravní strategie v rámci čeledi Geotrupidae, jejich evoluční vznik, odlišnosti napříč taxony v rámci čeledi a existenci určitých trendů v rámci různých taxonů i čeledi jako celku. Srovnány jsou potravní strategie dospělců i larev, a také jaké podmínky mohou vést ke změně potravních strategií. Obecné části jsou věnovány taxonomii a fylogenezi podčeledí v rámci čeledi Geotrupidae, morfologii dospělců a larev a jejich geografickému rozšíření. V oddíle věnujícímu se biologii jednotlivých podčeledí jsou kromě potravních strategií uvedeny také habitatové nároky jednotlivých taxonů, přítomnost či absence parentální péče a poznatky o hnízdním chování jednotlivých druhů.

Primární potravní strategií čeledi je koprofágie, avšak ke změně potravních strategií došlo v této čeledi několikrát nezávisle na sobě. Nebyl vysledován žádný trend v rámci čeledi. K změně potravní strategie z koprofágie na fytofágií došlo v evoluci pouze jednou to u dospělců podčeledi Lethrinae. Obligátní i fakultativní saprofágie vznikla v evoluci této skupiny několikrát nezávisle na sobě u larev i dospělců.

**Klíčová slova:** Coleoptera, Geotrupidae, ekologie, potravní strategie, parentální péče, hnízdní chování.

## **Abstract**

The work summarizes the biology (life histories) of the family Geotrupidae. Historical findings are confronted with current knowledge. The study is focused mainly on food strategies within the family Geotrupidae, their evolutionary origin, differences across taxa within the family and the existence of certain trends within different taxa and family as a whole. The nutritional strategies of adults and larvae are compared, as well as the conditions that can lead to a change in feeding strategies. The general section parts are devoted to taxonomy and phylogeny of the subfamilies within the family Geotrupidae, adult morphology and larvae and their geographical distribution. In the section part dedicated to the biology of individual subfamily, in addition to the feeding strategies, the biotopes of individual taxa, the presence or absence of parental care, and the knowledge of nesting behavior of beetles are listed.

The primary nutritional strategy of the family is coprophagy, but the change in food strategies has occurred in this family several times independently. No trend within the family was traced. Changing the feeding strategy from cognition to phytophagy occurred only once in evolution, and in adults of the subfamily Lethrinae. Both obligatory and facultative saprophagies have evolved in the evolution of this group several times independently of each other in both larvae and adults.

**Key words:** Coleoptera, Geotrupidae, ecology, feeding strategy, parental care, nesting behaviour.

## **Prohlášení**

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

V Sušici, dne 23.8.2017

## Poděkování

Rád bych poděkoval všem, kteří mi byli během studia oporou nebo jakkoliv přispěli k vypracování této bakalářské práce. Hlavní poděkování patří Davidu Královi, vedoucímu této bakalářské práce, za ochotu, trpělivost, poskytnutí mnoha literárních pramenů, drahocenného času a bohatých zkušeností. Dále bych chtěl poděkovat Kláře Farkačové (knihovna České společnosti entomologické) a Lukáši Sekerkovi (knihovna Entomologického oddělení Národního muzea v Praze) za pomoc při vyhledání prací, uložených v těchto knihovnách.

Je mi také milou povinností zde poděkovat celé mé rodině. Především mamince, která mneve studiu podporuje všemi možnými prostředky a bez níž by mé studium patrně nebylo možné. Dále bych chtěl poděkovat dědovi a tatškovi, kteří ve mně již od útlého věku pěstovali lásku k přírodě, která přetrvala až do dnešních dnů. Zvláštní dík patří především tatškovi, jelikož mne již od mala podporoval v zájmu o entomologii a přírodu obecně. Entomologie se mu nakonec stala také životním koníčkem.

A nakonec bych chtěl poděkovat každému, který se na mě třeba jen usmál v metru a zlepšil mi tak náladu a povzbudil chuť do života.

# Obsah

1	Úvod.....	1
2	Geotrupinae.....	3
2.1	Taxonomie a fylogeneze.....	3
2.2	Morfologie.....	3
2.3	Geografické rozšíření.....	3
2.4	Biologie, potravní strategie a hnízdní chování.....	4
2.4.1	<i>Anoplotrupes</i> Jekel, 1865.....	4
2.4.2	<i>Cnemotrupes</i> Jekel, 1866.....	6
2.4.3	<i>Geohowdenius</i> Zunino, 1984.....	7
2.4.4	<i>Geotrupes</i> Latreille, 1796.....	8
2.4.5	<i>Jekelius</i> López-Colón, 1989 a <i>Thorectes</i> Mulsant, 1842.....	10
2.4.6	<i>Mycotrupes</i> LeConte, 1866.....	12
2.4.7	<i>Peltotrupes</i> Blanchard, 1888.....	13
2.4.8	<i>Trypocopris</i> Motschulsky, 1859.....	14
2.4.9	<i>Typhaeus</i> Leach, 1815.....	15
2.4.10	Ostatní rody podčeledi Geotrupinae.....	16
3	Lethrinae.....	18
3.1	Taxonomie a fylogeneze.....	18
3.2	Morfologie.....	19
3.3	Geografické rozšíření.....	19
3.4	Biologie, potravní strategie a hnízdní chování.....	19
4	Taurocerastinae.....	23
4.1	Taxonomie a fylogeneze.....	23
4.2	Morfologie.....	23
4.3	Geografické rozšíření.....	23
4.4	Biologie, potravní strategie a hnízdní chování.....	23
5	Diskuse.....	25
5.1	Primární potravní strategie – koprofágie.....	25
5.2	Preference druhů trusu a jejich změny.....	25
5.3	Od koprofágie k saprofágii.....	26
5.4	Nekrofílie nebo nekrofágie?.....	26
5.5	Evoluční trendy v potravních strategiích.....	26
5.6	Enoplotrupini a Geotrupini.....	27
5.7	Dosud známé poznatky o biologii zástupců čeledi Geotrupidae.....	27
6	Závěr.....	31
7	Literatura.....	32

# 1 Úvod

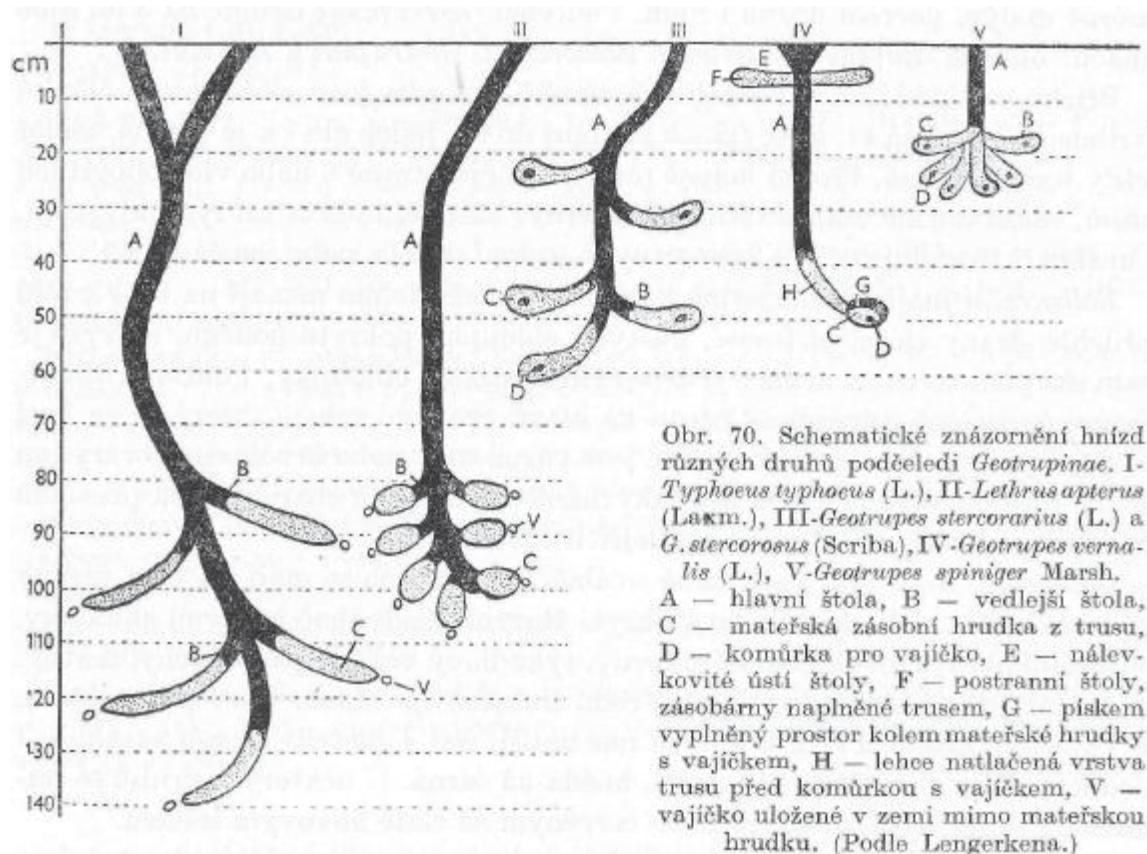
Brouci (Coleoptera) jsou druhově nejpočetnějším řádem hmyzu, zahrnujícím dnes přibližně čtyři sta tisíc formálně popsáných druhů, což je skoro 40 % všech dosud známých druhů hmyzu (např. Resh & Cardé 2003). Chrobákovití (Geotrupidae) jsou jednou z 12 čeledí patřících do nadčeledi Scarabaeoidea, která zahrnuje více než 38 000 formálně popsáných druhů (např. Scholz & Grebennikov 2005, Bouchard et al. 2011, Schoolmeesters 2017). Čeleď Geotrupidae patří mezi méně početné skupiny s přibližně 400 popsánými druhy (Schoolmeesters 2017). Tato čeleď je dnes klasifikována na tři samostatné podčeledi: Geotrupinae, Lethrinae a Taurocerastinae (např. Scholz & Grebennikov 2005). Podčeleď Taurocerastinae je však některými autory považována za vnitřní skupinu podčeledi Geotrupinae (např. Paulian 1949, Howden 1982, Howden & Peck 1987). Fylogenetické vztahy uvnitř čeledi jsou dosud založeny pouze na morfologii dospělců a larev a zůstávají nadále sporné (Scholtz & Browne 1996, Verdú et al. 2004, Scholz & Grebennikov 2005, Smith et al. 2006). Dalším dosud nevyjasněným taxonomickým problémem je postavení skupiny Bolboceratidae respektive Bolboceratinae, která je některými autory považována za samostatnou čeleď (např. Grebennikov & Scholtz 2004, Scholz & Grebennikov 2005, Scholtz & Browne 1996, Ahrens et al. 2014) a jinými za další podčeleď čeledi Geotrupidae (např. Boucomont 1902, 1912, Grebennikov et al. 2004, Bouchard et al. 2011, Gunter et al. 2016). Status taxonu Bolboceratidae tak stále není přesvědčivě vyřešen. Do pojednání této bakalářské práce není tato skupina zařazena.

Zástupci čeledi Geotrupidae jsou středně velcí brouci, oválného tvaru a robustního vzhledu (Scholz & Grebennikov 2005). Brouci jsou většinou tmavého zbarvení, černí nebo hnědí s častým barevným kovovým leskem (např. Scholz & Grebennikov 2005, Tesař 1957). Dospělci některých skupin jsou nápadní výrazným sexuálním dimorfismem, samci zpravidla disponují různými výrůstky v podobě rohů na hlavě či štítu (např. rody *Enoplotrupes* P. H. Lucas, 1869, *Ceratophyus* Fischer von Waldheim, 1824 nebo *Typhaeus* Leach, 1815) nebo abnormálně vyvinutými mandibulami (podčeleď Lethrinae) (Tesař 1957, Scholz & Grebennikov 2005). Přední končetiny jsou uzpůsobené hrabání (Martín-Piera & López-Colón 2000).

Chrobákovití jsou rozšířeni ve třech zoogeografických oblastech, v tropech téměř chybí. Podčeleď Geotrupinae zahrnuje asi 270 formálně popsáných druhů rozšířených především v palearktické a nearktické oblasti s centrem druhové diversity v střední a východní Číně (Nikolajev et al. 2016, Schoolmeesters 2017). Čtyři rody nacházíme také ve Střední Americe (neotropická oblast) (Schoolmeesters 2017). Podčeleď Lethrinae zahrnuje 130 známých druhů rozšířených ve třech samostatných areálech v rámci palearktické oblasti, s centrem druhové diversity ve Střední Asii (Bagaturov & Nikolajev 2015, Nikolajev et al. 2016). Podčeleď Taurocerastinae zahrnuje pouze tři druhy známé z Jižní Ameriky (neotropická oblast) (např. Zunino 1984a, Krajčík 2012).

Po stránce biologie čeledi je velice zajímavé hnízdní chování a tedy jakýsi druh parentální péče o potomstvo (např. Lengkerken 1954, Hanski & Cambefort 1991, Scholz & Grebennikov 2005).

Brouci pro své larvy vyhloubí hnízdo, do něhož pár zatáhne potravu, ze které pro larvu vytvoří jakousi potravní kouli, kterou poté larva pojídá (Lengerken 1954). Stavební plán hnízda je u jednotlivých taxonů značně rozdílný (Obr. 1). V rámci této méně početné skupiny se vytvořilo několik potravních strategií – koprofágie, saprofágie, fytofágie, fungivorie (Lengerken 1954, Hanski & Cambefort 1991, Zunino 1991, Nikolajev 2003, Scholz & Grebennikov 2005). Některé koprofágní druhy jsou také fakultativně saprofágní (např. Pérez-Ramon et al. 2007, Verdú et al. 2007).



**Obr. 1:** Schématické znázornění hnízd středoevropských zástupců čeledi Geotrupidae (převzato z práce Tesař (1957) i s originálním popisem).

Chrobákovití se dají relativně snadno chovat v laboratorních podmínkách. Takto lze poměrně snadno, rychle a levně získat důležité poznatky o biologii jednotlivých zástupců, jejichž získávání v přírodě, vzhledem ke skrytému způsobu života těchto brouků, by bylo velice obtížné. Biologii zástupců čeledi Geotrupidae se zabývají především historické práce, např. Tarnani (1900), Ohaus (1904, 1909), Schreiner (1906), Fabra (1907, 1914, 1925), Lengerken (1954), Howden (1952, 1955), Teichert (1955, 1956, 1957, 1959) a mnoho dalších. Bohužel často chybí nové poznatky a pozorování, snad s výjimkou práce Nikolajeva (2003) o podčeledi Lethrinae. Historické poznatky se často nekriticky opisují.



## Cíle práce

1. Shrnout dosud známé poznatky o biologii zástupců čeledi Geotrupidae, především o potravních strategiích a hnízdním chování.
2. Podrobit kritice historické poznatky a srovnat je s aktuálním poznáním biologie čeledi.
3. Nalézt trendy a společné znaky u potravních strategií v rámci jednotlivých skupin.

## 2 Geotrupinae

### 2.1 Taxonomie a fylogeneze

Tato skupina dle různého pojetí autorů zahrnuje 22–26 rodů (Krajčík 2006, 2012, Schoolmeester 2017). Rozdíly jsou způsobeny rozdílným taxonomickým pojetím některých rodů (srovnej např. Krajčík 2006, 2012, Nikolajev et al. 2016, Schoolmeesters 2017). Podčeleď Geotrupinae je charakterizována unikátní stavbou samčích pohlavních orgánů a tvarem středohrudních a zadečkových spirakul (Zunino 1983, Scholz & Grebennikov 2005). Podčeleď je považována za monofyletickou na základě morfologických i molekulárních dat (Verdú et al. 2004, Cunha et al. 2011, Lawrence et al. 2011). Některými autory je do podčeledi Geotrupinae zahrnuta podčeleď Taurocerastinae (např. Paulian 1949, Howden 1982, Howden & Peck 1987). Čeleď se formálně dělí na dva triby, Enoplotrupini a Geotrupini (Bovo & Zunino 1983, Zunino 1984b).

### 2.2 Morfologie

Zástupci podčeledi Geotrupinae jsou robustní brouci větších rozměrů (10–45 mm) (Scholz & Grebennikov 2005). Většina zástupců jsou létavé formy oválného tvaru těla. Převládají u nich tmavé barvy, černá či hnědá, často s různým barevným kovovým leskem (Tesař 1957, Scholz & Grebennikov 2005). Hlava nese silné mandibuly, tykadla jsou jedenáctičlanková zakončená vějířovitou paličkou, oči široce až zcela rozděleny lícním výběžkem (Scholz & Grebennikov 2005). Přední končetiny jsou uzpůsobené hrabání, holeně nesou na vnějších stranách několik zubů, jejichž tvar, počet a velikost jsou často dobrými taxonomickými znaky (Baraud 1992, Martín-Piera & López-Colón 2000). U rodů *Enoplotrupes* P. H. Lucas, 1869, *Ceratophyus* Fischer von Waldheim, 1824 a *Typhaeus* Leach, 1815 je vyvinut výrazný sexuální dimorfismus (Tesař 1957).

### 2.3 Geografické rozšíření

Těžiště areálu rozšíření je v holarktické oblasti (Smith 2002, 2009, Nikolajev et al. 2016, Schoolmeesters 2017). Výjimku tvoří jen rody *Halffterius* Zunino, 1984, *Haplogeotrupes* Nikolajev, 1979, *Megatrupes* Zunino, 1984 a *Onthotrupes* Howden, 1964 známé se Střední Ameriky, tedy z neotropické oblasti (Schoolmeesters 2017), rod *Phelotrupes* Jekel, 1866 zasahující na jih až do středního Vietnamu (Kráľ 2016) a rod *Geotrupes* Latreille, 1796 zasahující v Jemenu na hranice oblasti afrotropické (Ziani et al. 2015). Většina rodů, respektive druhů má areály rozšíření buď v palearktické, nebo nearktické oblasti. Za holarktický druh můžeme považovat jen druh *Geotrupes stercorarius* (Linnaeus, 1758), který byl zavlečen z Evropy do Severní Ameriky (Howden 1955). Za centrum

druhové diversity lze označit horské oblasti střední a východní Číny (Kráal et al. 2001, Nikolajev et al. 2016).

## **2.4 Biologie, potravní strategie a hnízdní chování**

Biologie zástupců podčeledi Geotrupinae je relativně dobře známa. Obsáhlejší práce o střeoevropských zástupcích podčeledi Geotrupinae jsou většinou historické, např.: Ohaus (1904, 1909), Fabra (1907, 1914, 1925), Lengerken (1954), Teichert (1955, 1956, 1957, 1959) a další. Poznatky o biologii severoamerických zástupců podčeledi Geotrupinae nabízí především rozsáhlá práce Howdena (1955).

### **2.4.1 *Anoplotrupes* Jekel, 1865**

Rod *Anoplotrupes* obsahuje pouze jediný palearktický druh, *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba, 1791), a dva semeroamerické zástupce, *A. balyi* (Jekel, 1866) a *A. hornii* (Blanchard, 1888) (např. Smith 2009, Nikolajev et al. 2016).

Druh *A. stercorosus* je rozšířen téměř po celé Evropě, areál rozšíření zasahuje až do západní části Ruska a také do Turecka (Nikolajev et al. 2016). Druh dává přednost lesním biotopům a jen zde tvoří svá hnízda (Barbero et al. 1999, Byk 2004, Byk & Semkiw 2010, Borowski et al. 2016). Na složení půdy pravděpodobně nezáleží, hnízda hloubí jak v písčítých, tak v těžkých jílovitých půdách (Byk & Semkiw 2010). Biologií druhu se zabývá především práce Lengerkena (1954) a Tesaře (1957), ze kterých vychází následující text o biologii druhu, není-li uvedeno jinak.

Stavba hnízda začíná ihned po páření během května až června (Byk 2004). Toto platí pro oblast Střední Evropy, konkrétně práce Byka (2004) popisuje poměry v Polsku. Brouci jsou aktivní především v pozdních odpoledních hodinách (Plewińska 2007). Hlavní štola je hluboká 35–60 cm (Byk & Semkiw 2010). V začátku klesá zcela svisle, v polovině se její směr mění v šikmý (Tesař 1957). Průměr štoly je 1,75–2 cm. Postranní chodbičky odbočují z hlavní štoly v různých výškách i směrech. Jsou dlouhé 15–18 cm a na konci se kapkovitě rozšiřují do mateřské komůrky s průměrem 3–3,5 cm. Postranní štola je skoro celá vyplněna potravou pro larvičku. Vajíčko je dlouhé asi 14 mm a je uloženo na konci mateřské komůrky v materiálu potravní koule (Rembalkowska 1982). Nakladeno je začátkem června, na konci měsíce se z vajíčka klube larvička. Tapojídá potravní kouli až do příchodu prvních mrazů, a poté upadá do hibernace. Následující rok se v červnu až červenci kuklí. Na podzim se z kukly líhne dospělec, který jako sexuálně nezralý přezimuje. Jde tedy o dvouletý vývojový cyklus. Na jaře poté brouk vylézá z hnízda, páří se a takto se cyklus uzavírá. V přírodě lze během roku potkat jak starou generaci, která má nejvyšší aktivitu na jaře, tak poté generaci novou, aktivní především v pozdním létě (Burakowski et al. 1983, Henry et al. 1986, Bunalski 1999, Byk 2004, Marczak 2013).

K vytvoření potravní koule využívají brouci jak exkrementů různých druhů býložravých savců, tak i exkrementů lidských a výkalů prasat, tedy všežravců (Teichert 1955, Warnke 1931, Bunalski 1999). Z býložravců je doloženo využití trusu srnčí, jelení a dančí zvěře, králíků a také

hovězího dobytka či koní (Ohaus 1904, 1909, Spaney 1910, Warnke 1931, Teichert 1955, 1956, Tesař 1957, Byk 2004, Holter 2004, Kuhn 2010). Bylo pozorováno, že brouci jsou schopni využít různých rostlinných materiálů, jako např. jehličí, listí či kousků kůry (Spaney 1910, Lengerken 1954, Bunalski 1999, Byk 2004). Jde patrně o reakci na nedostatek dostupného trusu. Spaney (1910) dokonce uvádí, že v okolí Berlína nacházel hnízda, kde jako potrava pro larvy sloužil novinový papír znečištěný lidskými exkrementy. Jako potravu mohou dospělci využít i zahnívajících plodnic hub či lesních plodů (Ohaus 1904, Weber 1916, Tesař 1957, Bunalski 1999). Błażejewski (1956) uvádí jako druh houby hadovku smrdutou (*Phallus impudicus*). Imaga byla pozorována i na mršinách (Błażejewski 1956, Tischler 1976, Nabaglo 1973, Erbeling & Erbeling, 1984, Kočárek 2003, Matuszewski et al. 2010, Jarmusz & Bajerlein 2015).

Severoameričtí zástupci rodu, *A. balyi* a *A. hornii*, mají areál rozšíření na severovýchodě USA. Druh *A. hornii* preferuje spíše otevřenou prérijní krajinu bez stromů nebo jen s řídkým stromovým patrem, naproti tomu druh *A. balyi* nalézáme spíše v lesích (Howden 1955). Oba druhy mají obdobnou biologii, kterou popisuje práce Howdena (1955), z níž vychází následující řádky, není – li uvedeno jinak.

Brouci jsou aktivní především v brzkém jaře, kdy také probíhá páření (Smith 2002). Po spáření vyhrabávají brouci mateřská hnízda, která tvoří jedna hlavní chodba hluboká 25–60 cm. Na konci hlavní štolý odbočuje paralelně s povrchem několik (nejvíce pět) postranních chodeb, dlouhých asi 10 cm. Mateřská chodbička je umístěna o několik centimetrů níže než předcházející, avšak v některých hnízdech byli všechny chodbičky umístěny až na dně hlavní štolý. Samice naklade vajíčko přímo do potravní koule těsně před koncem mateřské komůrky. Kladení probíhá během května a června. Po vyklubání začíná larvička požírat potravní kouli a před příchodem zimy je již ve třetím instaru, ve kterém přezimuje. V časném létě se larva zakuklí a dospělci se líhnou v červenci a srpnu, kdy jako imatruní vylézají ven. Aktivní jsou až do října a během této doby si vyhrabou přechodné hnízdo, hluboké 12,5–15 cm, v němž se ukrývají před predací a nepřízní počasí, a ve kterém poté přezimují. Tato hnízda jsou často umístěna v těsné blízkosti plodnic různých druhů hub. Na jaře příštího roku se z přechodného hnízda vyhrabou již pohlavně dospělí jedinci, kteří se účastní páření a následné stavby mateřských hnízd. Životní cyklus je uzavřen.

U druhu *A. hornii* zjistil Howden (1955) v hnízdech především kravský trus, dále také lidské exkrementy a hnilíčí listy. U druhu *A. balyi* není potrava larev známa, lze však předpokládat, že bude stejná jako u předchozího druhu. Za potravu dospělcům obou druhů slouží plodnice různých druhů hub (Howden 1955, Dilling 2007, Dilling et al. 2007). Forst (1929) uvádí u druhu *A. hornii* druh ryzce, pravděpodobně *Lactarius piperatus*. Stejný druh houby uvádí pro druh *A. balyi* Moennich (1939). Howden (1955) uvádí pro druh *A. hornii* i další druhy hub – *Leucopaxillus giganteus* a *Russula emetica*. U druhu *A. hornii* uvádí Dilling et al. (2007) jako potravu imag trus, bez bližší specifikace. U druhu *A. balyi* byli dospělci pozorováni často na lidských exkrementech a hnilíčím ovoci (vodní meloun) (Manne 1908).

## 2.4.2 *Cnemotrupes* Jekel, 1866

V současné době je známo deset taxonů tohoto rodu (Schoolmeesters 2017). Jejich areál rozšíření zahrnuje USA, především oblast jihovýchodu (Woodruff 1973). Nejvíce poznatků o biologii druhů rodu *Cnemotrupes* nabízejí především práce Howdena (1955), Richtera (1966) a Woodruffa (1973), ze kterých následující pojednání vychází, není – li uvedeno jinak. Za typického představitele rodu byl vybrán druh *Cnemotrupes blackburnii* (Fabricius, 1781), o jehož biologii je v literatuře uvedeno nejvíce poznatků.

Druh *C. blackburnii* je rozšířen v USA od Floridy po Vermont, na západě je jeho areál zhruba ohraničen tokem řeky Mississippi. Na severu svého areálu je daleko běžnější než na jihu. Obývá křovinaté lokality s písčitém podložím.

Již koncem zimy začíná stavba hnízda a páření. Páření probíhá přímo v hnízdě. Dospělci jsou aktivní především dopoledne a v pozdním odpolední. Hnízdo je vyhloubeno často přímo pod hromádkou trusu, tvoří jej hlavní chodba hluboká v průměru okolo 10 cm v závislosti na struktuře půdy. Nejméně však 7,5 cm, nejvíce pak 22,5 cm. Hlavní štola je zakončena oválnou mateřskou komůrkou s rozměry 5–8 cm na délku a průměrem okolo 2,25 cm. Mateřská komůrka je umístěna na konci hlavní chodby rovnoběžně s povrchem země. V hnízdě je vždy pouze jedna mateřská komůrka, ve které je uloženo jedno vajíčko. Vajíčko je umístěno přímo do potravní koule zhruba 1,25 cm od konce komůrky. Samice kladou vajíčka v období od ledna do května. Čerstvě vylíhlá larva začíná pojídat potravu a zároveň stěny komůrky vymazávat trusem, který poté utvoří okolo larvy tuhý obal. Vývoj probíhá následovně. Během deseti dní se líhne larvička prvního instaru, za 20–30 dní přechází do druhého instaru. Druhý instar trvá dalších asi 20 dní, třetí poté 90 až 120 dní. Na podzim se larvička zakuklí a během dalších 20 dní se klube dospělec. Dospělec přezimuje, pohlavně dospívá a koncem zimy se vyhrabává z hnízda a cyklus se opakuje.

Za potravu larvám i dospělcům slouží především kravský trus, ale v hnízdech byly nalezeny i hnilý zbytky různých travin a listů (Howden 1955, Davis 1966, Richter 1966, Woodruff 1973, Bertone et al. 2005). Howden (1955) pozoroval dospělé také na různých mršinách, hnilých plodnicích hub a trusu různých druhů savců (např. kočky, skot).

U ostatních druhů je biologie obdobná. Stavba hnízda, hnízdní chování, aktivita dospělců a další aspekty života se u různých druhů vzájemně příliš neliší. Zmíním tedy pouze v literatuře uváděnou potravu.

Druh *C. splendidus* (Fabricius, 1775) je rozšířen téměř po celém východě USA až po jihovýchodní státy Kanady. Za potravu dospělců tohoto druhu jsou považovány plodnice různých druhů hub (Christie 1930, Howden 1955, Downie & Arnett 1996, Kriska & Young 2002). Park (1931) uvádí druh *Climacodon septentrionalis*. Moennich (1939) nacházel dospělé na kuřátkách (*Ramaria aurea*). Imaga byla pozorována také na kravském a koňském trusu, trusu prasat a taktéž na lidských exkrementech (Mohr 1943, Howden 1955, Downie & Arnett 1996, Kriska & Young 2002, Webster et al. 2012). Dospělci byli pozorováni na mršinách různých obratlovců (Howden 1955, Kriska & Young

2002). Webster et al. (2012) sbíral imagana hníjících zbytků kukuřice. V hnízdech našel Howden (1955) hníjící listí (především dubu) a další tlející rostlinný materiál, sloužící jako potrava larev. Dawson (1922) uvádí čerstvá stébla travin. Mnohem méně bylo hnízd, ve kterých byl nalezen kravský trus (Howden 1955).

U druhu *C. ulkei* (Blanchard, 1888) byly v hnízdech nacházeny hníjící zbytky listí, sloužící larvám jako potrava (Loding 1935). Dospělci byli nalezeni na plodnicích hub (Blanchard 1888). Taktéž imaga druhu *C. semiopacus* (Jekel, 1865) byla nacházena na plodnicích hub (Howden 1955). Frost (1915) pozoroval dospělé pod starším trusem, ale druh trusu blíže nespecifikuje. Kriska & Young (2002) uvádí lidské exkrementy a trus prasat.

### **2.4.3 *Geohowdenius* Zunino, 1984**

Rod *Geohowdenius* zahrnuje pouze dva druhy, a to *G. egeriei* (Germar, 1824) a *G. opacus* (Haldeman, 1853). Druh *G. opacus* se vyskytuje v USA, jeho areál rozšíření je ohraničený státy Jižní Dakota na severu až po Texas na jihu a Ohio na východě až po Colorado na západě (Howden 1955, James 1989). Lokality jsou zpravidla v suchých oblastech s písčitém podložím, často se jedná o pastviny (Howden 1955). Brown (1927) uvádí, že sbíral imaga na různých lokalitách v Oklahomě v období od srpna do května. Knaus (1916) sbíral dospělé v květnu. Jones (1886) našel v prosinci imaga pod kravským trusem. Trus hovězího dobytka bude pravděpodobně potravou jak dospělců, tak larev.

Více informací o biologii a životě přináší práce Howden (1955) o druhu *G. egerieri*, ze které vychází následující pojednání, není – li uvedeno jinak. Druh je v USA rozšířen na východ od řeky Mississippi od New Hampshire na severu až po Floridu na jihu (Hamilton & Schmitt 1895, Leng 1910, Howden 1955, Blume 1985, Beucke 2009a, Hinson 2011, Price et al. 2012, Guarnieri & Harpootlian 2013). Obývá suché písčité biotopy (Howden 1963). Dospělci jsou aktivní od dubna do listopadu (Staines 1984). Nejvyšší aktivita brouků je od konce června do září (Price et al. 2012). V tuto dobu také probíhá páření a pár poté počíná stavět hnízdo. Hnízdo tvoří hlavní vertikální chodba, hluboká dle druhu půdy a prostředí od 12 do 100 centimetrů. Průměr hlavní chodby je asi 2,5 cm. Vchod do hnízda je typicky umístěn přímo pod kravincem. Na konci hlavní chodby je umístěna mateřská komůrka, zhruba 6 cm dlouhá a 2,5 cm široká, která je samicí naplněna trusem. Je pravděpodobné, že takovýto hnízdo postaví pár za svůj život několik. Samička klade vajíčko přímo do potravní hrudky, zhruba 2 cm od jejího konce. Po vylíhnutí z vajíčka, které je počátkem srpna nakladeno, začíná larvička požídat předloženou potravu. Koncem září se zakuklí a přezimuje. Dle Howdena (1955) je ovšem možné, že pokud je vajíčko nakladeno později než v červnu, přezimuje poslední instar larvy a ta se poté kuklí až na jaře následujícího roku. Na konci jara vylézá ze země nová generace. Howden (1955) se domnívá, že v horských studenějších oblastech může být životní cyklus dvouletý, tedy že první rok přezimuje larva, následující jaro se zakuklí a v létě se vyklube

dospělec. Tento přezimuje a až druhého jara opouští hnízdo. Mezi brouky z hor a brouky z jihu Floridy je ve vývoji posun i o několik měsíců.

Hnízda brouků bývají na pastvinách skotu, jehož trus slouží jako potrava dospělcům i larvám (Howden 1955, Guarnieri & Harpootlian 2013) Jako potravu ovšem dospělci využívají i různý rostlinný materiál v rozkladu (často ovoce, např. vodní meloun) nebo plodnicehub (Hamilton & Schmitt 1895, Howden 1955, Guarnieri & Harpootlian 2013). Druh byl například pozorován na plodnicích hub *Leucopaxillus giganteus* *Russula emetica* (Howden 1955).

#### **2.4.4 *Geotrupes* Latreille, 1796**

Rod *Geotrupes* je rozšířen téměř v celé palearktické oblasti (Nikolajev et al. 2016). Nacházíme zde 20 druhů v rámci tří podrodů (Nikolajev et al. 2016). Brouci nemají zvláštní nároky na prostředí, setkáváme se s nimi jak v lesích, tak v otevřených biotopech od nížin do hor. Upřednostňují především pastviny s dostatkem čerstvého trusu, který slouží jako potrava jak dospělcům, tak larvám. Biologie středoevropských zástupců je dobře známa díky pracím Fabra (1907), Lengerkena (1954) a Teicherta (1955). Z těchto prací vychází následující pojednání, není – li uvedeno jinak. Za typického zástupce byl vybrán druh *G. stercorarius* (Linnaeus, 1758), o němž je v známo nejvíce poznatků stran jeho života.

Druh *G. stercorarius* je rozšířen po celé střední a severní Evropě, od nížin do hor (Tesař 1957). Byl také introdukován do Severní Ameriky, kde žije na východě Kanady (Howden 1955). Nacházíme jej především na otevřených lokalitách, především pastvinách. V září až říjnu (v podmínkách Střední Evropy) začíná pár stavět hnízdo (Ohaus 1904). Vchod do hnízda je buď přímo pod hromádkou trusu či v jejím bezprostředním okolí (Ohaus 1904). Brouci však dokáží do hnízda dopravit trus i ze vzdálenosti několika metrů. Vchod do hnízda lze dobře najít, díky valu čerstvé zeminy, který vznikl při vyhrabání hlavní štolý. Hlavní štola je téměř svislá, někdy lehce zakřivená chodba o průměru 2–2,5 cm a hloubce 35–60 cm. Dle Spaneyho (1910) pozorování poté začne samička v hloubce 15–20 cm hloubit postranní štoly. Štoly jsou dlouhé 15–18 cm, lehce vzhůru obloukovitě zahnuté. Na konci se lehce rozšiřují v mateřskou komůrku, která má v nejširším místě průměr 3–3,5 cm. Na konci komůrky je vytvořena malá prohlubeň, asi 8–10 mm hluboká, v níž je poté uloženo vajíčko. Lengerken (1954) toto tvrzení zpochybňuje. Dle jeho soudu začíná samice hloubit první komůrku v nejspodnější části hnízda a pokračuje dalšími směrem vzhůru, jako je tomu u jiných druhů rodu, například u druhu *G. mutator* (Marsham, 1802). V postranní štole je umístěna potravní koule. Postranní štola není vyplněna celá, potravní koule je dlouhá 10–12 cm. Brouci trus přinášejí v předních nohách a couvají. Poté je trus pomocí předních končetin pýchován do postranní štoly. Po naplnění postranní štoly je ta poté samicí uzavřena jakýmsi víčkem. Tato adaptace slouží patrně proti parazitismu a predaci. Teprve po dokončení a uzavření jedné postranní štoly začíná samice hloubit další. Ta je o několik centimetrů výše (nebo níže) než předchozí. Někdy také odbočují z hlavní chodby dvě (i tři) štoly ve stejné výšce. Pokud se tak stane, jsou v prostoru orientovány proti sobě. V jednom

hnízdě bývají zpravidla dvě až osm takovýchto postranních štol, průměrně 3–6. Počet postranních štol závisí především na dostupnosti a kvalitě trusu a také na tvrdosti půdy. Jeden pár během svého života postaví více takovýchto hnízd. Vajíčko přezimuje a na jaře v průběhu dubna se líhne larvička. Po pozření chorionu počiná požírat potravní hrudku. Trus roztírá pomocí análních článků na stěnu komůrky. Počátkem zimy již skoro dospělá larva upadá do hibernace a přezimuje (Spaney 1910). Potravníkoule bývá zřídka spotřebována celá. V květnu až červnu následujícího roku se zakuklí a koncem června a počátkem července se líhnou noví dospělci. Ti však ještě hnízdo neopouštějí, pohlavně dospívají a až na jaře příštího roku vylézají ze země.

Druh *G. mutator* má velice podobnou biologii druhu *G. stercorarius*. Liší se pouze uložením vajíčka. Samice *G. stercorarius* klade vajíčko přímo do potravní koule, kdežto samička *G. mutator* na konci postranní štoly vyhloubí malou komůrku, kam naklade vajíčko a poté ji uzavře zeminou. Vajíčko je tak uloženo mimo potravní hrudku. Nejjemnější materiál je uložen na konci potravní hrudky, nejbliže k nevyhláhlému vajíčku a směrem k hlavní štole je stále hrubší. Ostatní druhy mají hrudku utvořenu tak, že nejjemnější materiál je ve středu hrudky, kde je také uloženo vajíčko, a směrem k okrajům je materiál hrubší.

Dalším druhem, u kterého známe podrobně jeho biologii je druh *G. spiniger* (Marsham, 1802). Jedná se spíše o druh nížin a středních poloh, vyskytující se ve většině států Evropy (Tesař 1957, Nikolajev et al. 2016). Za zmínku stojí jeho introdukce do Austrálie (Lawrence & Slipinski 2013). Od předcházejících druhů se liší stavebním plánem svého hnízda. Jako předešlé druhy i tento hloubí hnízda v blízkosti hromádek trusu či přímo pod nimi. Vyhrabanou zeminu ukládá pod hromádku trusu nebo po jejím obvodu, lze tak hnízdo snadno objevit. Hnízdo je však oproti příbuzným druhům mělčeji uloženo, často hluboké jen 15 cm a průměr štoly je vzhledem k velikosti brouků větší, okolo 3 cm. Hnízdo však může být i ve větší hloubce, Landin (1955) uvádí hloubku 20–30 cm. Z hnízda často vybíhají dva postranní vchody, oddělující se od hlavní chodby těsně před jejím koncem a ústící na povrchu několik centimetrů od hlavního vchodu. V nejhlubším místě z hlavní štoly paprskovitě odstupuje několik postranních štol. Chodby směřují lehce šikmo vzhůru, jsou asi 10 cm dlouhé s průměrem 2,5 cm. V hnízdě bývají zpravidla čtyři až osm takovýchto chodeb. Konec chodbičky je lehce rozšířen v mateřskou komůrku, kde je poté do potravní koule uloženo vajíčko (Klemperer 1978, 1979). Kühne (1995) uvádí, že samička za sezonu může naklást až 20 vajíček. Je tedy pravděpodobné, že pár postaví více hnízd. Landin (1955) uvádí, že v hnízdech nacházel dva typy postranních štol. Klasické pro uložení vajíček a sloužících tedy jako mateřské komůrky a štoly zásobní. Zásobní štoly jsou kratší než mateřské, mají tvar koule nebo oválu o velikosti 4–8 cm na délku. V hnízdě jich může být několik a slouží k uchování a úpravě trusu. Mateřská chodba je potravou vyplněna skoro celá. Potravní koule je uvnitř složena z nejjemnějšího materiálu, který slouží jako první potrava pro jemné ústní ústrojí právě vylíhlé larvy, a směrem k okrajům koule je materiál hrubší.

Jako potrava dospělců i larev slouží především trus různých druhů býložravců. Jedná se tak o klasické koprofágy. Brouci preferují především trus koní a skotu (Lengerken 1954, Teichert 1955).

Přípojená tabulka (Tab. 1) ukazuje, který trus jednotlivé druhy využívají. Tabulka vychází z těchto prací: Ohaus (1904, 1909), Lengerken (1954), Teichert (1955), Tesař (1957), Bunalski (1999), Martín-Piera & López-Colón (2000), Dormont et al. (2007). Ke středoevropským zástupcům byl ještě zařazen druh *Geotrupes ibericus* Baraud, 1958 z Pyrenejského poloostrova (Martín-Piera & López-Colón 2000).

**Tab. 1:** Známé potravní zdroje jednotlivých druhů rodu *Geotrupes*

Druh trusu	<i>Geotrupes ibericus</i>	<i>Geotrupes mutator</i>	<i>Geotrupes spiniger</i>	<i>Geotrupes stercorarius</i>
kůň ( <i>Equus</i> )	+	+	+	+
tur ( <i>Bos</i> )	+	+	+	+
ovce ( <i>Ovis</i> )		+		+
koza ( <i>Capra</i> )		+		+
člověk ( <i>Homo</i> )		+		+
jelen ( <i>Cervus</i> )		+		+
srnec ( <i>Capreolus</i> )		+		+
králík ( <i>Oryctolagus</i> )		+		+
prase ( <i>Sus</i> )		+		+

#### 2.4.5 *Jekelius* López-Colón, 1989 a *Thorectes* Mulsant, 1842

Tyto dva rody jsou záměrně uvedeny společně, jelikož taxony druhové úrovně dnes klasifikované do rodu *Jekelius* byli historicky řazeny do rodu *Thorectes*. Na základě práce López-Colón (1989) bylo několik druhů z rodu *Thorectes* přesunuto do nového rodu *Jekelius*. Na základě molekulárních dat bylo potvrzeno, že taxon *Jekelius* je monofyletický (Cunha et al. 2011, Lobo et al. 2015). Rod *Jekelius* zahrnuje 21 formálně popsáných druhů a poddruhů v rámci tří podrodů rozšířených ve Středomoří s těžištěm rozšíření na Iberském poloostrově (Nikolajev et al. 2016, Schoolmeesters 2017). Rod *Thorectes* zahrnuje 22 druhů a poddruhů s obdobným areálem rozšíření jako má rod *Jekelius* (Nikolajev et al. 2016, Schoolmeesters 2017). Další druhy jsou známé z Tádžikistánu (1) a Himálaje (5) (Krikken 1981, Carpaneto & Mignani 1999, Lobo et al. 2015, Nikolajev et al. 2016). Tyto druhy však patrně náležejí do dosud nepopsaných rodů (D. Král *pers. comm.*). Mnoho zástupců obou rodů vykazuje vysokou míru endemismu, především pro Iberský poloostrov (Baraud 1992, Verdú & Galante 2000). Brouci upřednostňují především otevřené nelesní biotopy písčitém podloží (Verdú et al. 2010). Řada druhů je vázána i na lesní stanoviště (Verdú et al. 2010).

Jako typický zástupce rodu *Thorectes* byl vybrán druh *Thorectes lusitanicus* (Jekel, 1866), o jehož biologii máme dostatek informací především díky výsledkům těchto studií: Klemperer & Lumaret (1985), Pérez-Ramos et al. (2007) a Verdú et al. (2007). Z nich vychází následující pojednání, není – li uvedeno jinak. *T. lusitanicus* je endemitem Iberského poloostrova (López-Colón 1995). Brouci obývají suché řídké doubravy na písčitém podloží s porosty dubů *Quercus subera* *Q. canariensis*. Aktivita brouků se počíná na podzim (září – listopad), kdy začínají vyhrabávat mateřská hnízda. Hnízda jsou hluboká 10–15 cm. Tvoří je svislá hlavní štolá, na jejímž konci je umístěna



mateřská komůrka kulovitého až eliptického tvaru o délce 2,5 cm a průměru 2 cm. Komůrka je poté vyplněna trusem a do potravní koule je samicí nakladeno jediné vajíčko. Celý vývoj od vajíčka po dospělého trvá zhruba 6–7 měsíců. Po 14 dnech se z vajíčka klube larvička a začíná požídat potravní kouli. První instar trvá 11 až 15 dní, druhý 14 až 19 dní a třetí instar poté 4 až 5 měsíců. Na jaře následujícího roku jsou tak v zemi již hotoví brouci, kteří se poté vyhrabávají na povrch. Během horkých letních dnů dospělci upadají do estivace.

Jako potrava dospělců i larev slouží trus býložravých savců: ovcí, skotu, koz, ale také jelenů a divokých králíků (Martín-Piera & López-Colón 2000). V případě nedostatku trusu jsou brouci schopni využít jako potravu žaludy dubů *Quercus suber* a *Q. canariensis* (Pérez-Ramon et al. 2007, Verdú et al. 2007). Žaludy jsou zatahovány do hnízd i jako potrava pro larvy (Pérez-Ramon et al. 2007). Shodná strategie byla pozorována i u dalších druhů, tak např. *Jekelius nitidus* Jekel, 1866 a *Thorectes baraudii* López-Colón, 1981 (Verdú et al. 2010). Tyto druhy za běžných podmínek konzumují trus různých býložravých savců (López-Colón 1989, Martín-Piera & López-Colón 2000, Verdú & Galante 2004, Verdú et al. 2010). Výsledky těchto pozorování byly následně potvrzeny i v laboratorních podmínkách (Pérez-Ramos et al. 2007, Verdú et al. 2007, 2010). Druhy *Thorectes baraudia* a *Jekelius lusitanicus* dokonce upřednostňovaly žaludy před nabízeným trusem (Verdú et al. 2007, 2010).

U druhu *Jekelius intermedius* (O. G. Costa, 1839) je v práci Palestrini & Zunino (1985) jako potrava larev uveden trus králíků a jelenů. Dospělci však byli pozorováni také na mršinách, hnilým ovoci a jiném hnilým materiálu rostlinného původu. Autoři práce dokonce zpochybňují, že by se dospělci tohoto druhu živili exkrementy. Dospělci druhů *Jekelius brullei* (Jekel, 1866) a *Thorectes laevigatus* (Fabricius, 1798) byli pozorováni na hnilém ovoci (hrušky, jablka, hroznové víno), kravinách a hnilých houbách (Palestrini & Zunino 1985). Jednalo se o druhy hub: ryzec pepřný (*Lactarius piperatus*), *Hydnum* sp. a hlíva ústřičná (*Pleurotus ostreatus*) (Palestrini & Zunino (1985). Tato pozorování byla učiněna na Apeninském poloostrově.

Potravu zástupců rodu *Jekelius* a *Thorectes* shrnuje připojená tabulka (Tab. 2). Tabulka obsahuje pouze druhy, u kterých bylo možno v literatuře dohledat potravu. Tabulka vychází z těchto prací: López-Colón (1981, 1989, 1995), Klemperer & Lumaret (1985), Palestrini & Zunino (1985), Sánchez-Piñero & Ávila (1991), Martín-Piera & López-Colón (2000), Verdú & Galante 2004, Pérez-Ramos et al. (2007), Verdú et al. (2007, 2010).

**Tab. 2:** Potrava jednotlivých druhů rodu *Jekeliusa Thorectes*

DRUH	DRUH TRUSU							ŽALUDY
	tur ( <i>Bos</i> )	ovce ( <i>Ovis</i> )	koza ( <i>Capra</i> )	jelen( <i>Cervus</i> )	králík( <i>Oryctolagus</i> )	kůň( <i>Equus</i> )	člověk( <i>Homo</i> )	
<i>J. albarracinus</i> (Wagner, 1928)	+	+	+		+	+		
<i>J. balearicus</i> (López-Colón, 1985)		+	+		+			
* <i>J. brullei</i> (Jekel, 1866) + ssp.	+							
<i>J. castillanus</i> (López-Colón, 1985)					+			
<i>J. catalonicus</i> (López-Colón, 1991)		+	+		+			
<i>J. chalconotus</i> (Chevrolat, 1840)		+	+		+			
<i>J. chersinus</i> (Delabie, 1954)	+	+						
<i>J. hernandezii</i> (López-Colón, 1988)		+	+		+			
<i>J. hispanus</i> (Reitter, 1892)	+	+			+	+	+	
* <i>J. intermedius</i> (O. G. Costa, 1839)				+	+			
<i>J. juengeri</i> (Romero-Samper, 1995)					+			
<i>J. nitidus</i> (Jekel, 1866)	+	+	+	+	+			+
<i>J. punctatolineatus</i> (François, 1904)					+			
<i>J. sardous</i> (Erichson, 1847)						+		
<i>J. sericeus</i> (Jekel, 1866)					+			
<i>T. baraudi</i> López-Colón, 1981	+	+	+	+	+			+
<i>T. ferreii</i> López-Colón, 1983	+							
* <i>T. laevigatus</i> (Fabricius, 1798)	+							
<i>T. lusitanicus</i> (Jekel, 1866)	+	+	+	+	+		+	+
<i>T. valencianus</i> (Baraud, 1966)		+	+		+			

\* – utěchto druhů je uvedenjen majoritní zdroj potravy.

#### 2.4.6 *Mycotrupes* LeConte, 1866

Rod *Mycotrupes* zahrnuje dnes pět formálně popsaných druhů (Smith 2009). Druhy jsou rozšířené na jihu USA, v křovinatých habitatech s absencí stromového patra (Woodruff 1973). Obývají zde lokality, s hlubokými horizonty písčitých půd, kde žijí v jakýchsi koloniích (Woodruff 1973, Harpootlian 2001). Od toho se odvíjí i životní cyklus a též adaptace proti místním podmínkám v prostředí, viz. následující text. Veškeré známé poznatky o biologii, taxonomii, fylogenezi, morfologii a geografickém rozšíření o rodu *Mycotrupes* shrnul Beucke (2009b) ve své disertační práci. Následující pojednání se odvíjí od biologie druhu *Mycotrupes gagei* Olson & Hubbell, 1954 popsané v práci Olson et al. (1954), Howden (1955) a Beucke (2009b), z nichž následující pojednání vychází, není-li uvedeno jinak.

Dospělci vylézají již koncem zimy ze země. Páří se, a poté se počíná stavba hnízd. Brouci jsou aktivní hlavně přes den a s přicházejícím večerem jejich aktivita pomalu ustává, v noci již neaktivují vůbec. Na povrchu je vedle vchodu do hnízda malý kopeček vyhrabané zeminy. Hnízdo tvoří hlavní štola dlouhá 135–200 cm (Harpootlian 2001). Z hlavní štoly odbočují v kolmém směru mateřské komůrky dlouhé okolo 5 cm a v průměru široké 1 cm. V jednom hnízdě je takovýchto komůrek několik. Komůrka je poté volně naplněna trusem. Doložen je kravský trus, ale zřejmě bude využíván i trus jiných velkých býložravců. V případě nedostatku vhodného trusu je buňka naplněna listím, kousky kůry, jehlicemi borovic, žaludy a podobným materiálem. Larva žere, postupně se svléká a tvoří během života okolo sebe obal z vlastního trusu, jehož tloušťka je přibližně 1 mm. Po zkonzumování veškeré potravy se larva koncem podzimu kuklí. V brzkém jaře se poté z hnízd vyhrabává nová generace. Na jaře jsou nalézány samice nesoucí známky opotřebení. Jedná se patrně o kusy, které přezimovaly.

Dospělci se živí trusem, plodnicemi houb, žaludy a nejspíše také dalším rostlinným materiálem (Blanchard 1888, Howden 1955, Woodruff 1973, Harpootlian 1995, Beucke & Choate 2009). Byl pozorován i jedinec chycený do pastí, který se živil na mrtvé housence (Beucke & Choate 2009). V laboratorních podmínkách bylo pozorováno, že brouci požírali kromě jiného arašídů, kešu ořechy a dokonce i krmivo pro psy (Beucke & Choate 2009). Tuto potravu brouci i zahrabávali do hnízd. V případě housenky šlo patrně o stav vysoké nouze nedostatku potravy, avšak i tak můžeme zástupce rodu *Mycotrupes* označit za značné potravní oportunisty.

#### **2.4.7 *Peltotrupes* Blanchard, 1888**

Oba, zatím známé druhy rodu *Peltotrupes*, *P. profundus* (Howden, 1952) a *P. youngi* Howden, 1955, se vyskytují v křovinatých biotopech jihu USA na hlubokých písčitéch půdách (Howden 1963, Woodruff 1973, Smith 2009). Žijí zde v jakýchsi koloniích. V těchto oblastech jsou přes den extrémní teploty a po většinu roku je to velmi suchá oblast s minimem srážek, proto se u tohoto druhu vyvinuly zajímavé adaptace proti těmto podmínkám, viz. následující text. O biologii obou druhů, která je prakticky totožná, pojednávají práce Younga (1950), Younga et al. (1955) a Howdena (1952, 1955), z nichž vychází následující pojednání.

Aktivita dospělých brouků začíná v brzkém jaře, někdy dokonce již koncem zimy. Imaga jsou aktivní především ve večerních hodinách. Po spáření začíná stavba hnízda, které je dokončeno počátkem března. Brouci si vybírají místa s hlubokou vrstvou písku, kde je hrabání nejsnazší. Vyhrabaná zemina tvoří na povrchu typický kopeček vysoký okolo 10 cm a v průměru široký asi 15 cm. Vchod do nory je uprostřed kopečku. Hlavní chodba je dlouhá 122–363 cm, průměrně okolo 274 cm. Během hloubení hnízda je toto celou dobu uzavřeno slabou vrstvou písku. Po vyhrabání asi dvou třetin hnízda samička začne od shora chodbu pomalu ucpávat vlhkým pískem. Uzavření hnízda slouží jako obrana před vysycháním. Tato zátka může být dlouhá až 90 cm. Samička se tak v hnízdě sama uvězní a po naklazení vajíček zde umírá. Hloubka nory, ucpávka při hloubení nory i její následné definitivní ucpání se vyvinuly jako adaptace proti suchému klimatu a predaci hnízd.

Hlavní chodba se na konci ostře láme a dále pokračuje krátkou chodbičkou dlouhou 15–17,5 cm, která běží vodorovně s terénem a dále se rozšiřuje. Na konci je široká 3,7–5 cm a slouží jako potravní komůrka, na jejímž konci je uloženo vajíčko. Pouze výjimečně se v hníždě nacházejí dvě komůrky, které jsou pak uloženy naproti sobě. Komůrka je vyplněna volně uloženou potravou sestávající se z jehlic a šišek borovice, listů dubů, žaludů, kousků kůry a větviček obou dřevin, fragmentů trávy a dalším obdobným materiálem (Young et al. 1955).

Vývoj probíhá velice rychle. Týden po naklazení se z vajíčka klube larvička a již za tři týdny se svléká do posledního instaru, v němž zůstává 6 až 8 měsíců. Během této doby žere zásoby a roste. S postupným ubýváním zásob začíná hrozit zborcení stěn komůrky, vůči kterému si larva vytvořila speciální adaptaci. Jak postupně spotřebovává potravu, larva tvoří okolo svého těla slabou, avšak pevnou rourku z exkrementů, která má za úkol zabránit zhroucení stěn komůrky. Po spotřebování všech zásob se larva zakuklí a zhruba za dva měsíce již nalézáme na povrchu první mladé dospělce. Životní cyklus se tak uzavírá.

Jakou potravou se živí dospělci, není zatím známo. Young (1950) předpokládá jako potravu rozkládající se houby či lišejníky, které jsou v oblasti výskytu brouků dostupnou pravděpodobnou potravou. Vylučuje exkrementy, ba dokonce uvažuje, že brouky odpuzují (Young 1950). Howden (1955) naproti tomu nevylučuje jako potravu ani trus, ale rovněž se přiklání spíše k plodnicím hub.

#### **2.4.8 *Trypocoprismotschulskyi*, 1859**

Rod *Trypocoprismotschulskyi* zahrnuje 16 druhů ve třech podrodech (Nikolajev et al. 2016). Nejvíce informací o biologii máme o druhu *Trypocoprismotschulskyi vernalis* Linnaeus, 1758. Žije téměř v celé Evropě, zasahuje až do Turecka (Nikolajev et al. 2016). Druh *Trypocoprismotschulskyi vernalis* je stejně jako *Anoplotrupes stercorosus* považován za sylvikolní druh, avšak ne tak striktně jako *Anoplotrupes* (Tesař 1957, Byk 2005, Byk 2011). Vyskytuje se i na suchých otevřených lokalitách (Ohaus 1904, Bunalski et al. 1999, Byk 2005). Následující řádky o biologii druhu vycházejí z práce Lengerken (1954), není – li uvedeno jinak.

Brouci jsou aktivní pouze ve dne, s příchodem noci se zahrabávají do země (Tesař 1957). Nejvyšší aktivitu brouci vykazují od června, kdy se líhne nová generace, až do září, přičemž v srpnu a září dochází k páření (Byk 2005, Vrezec et al. 2005). Poté začíná stavba hnízda. Hnízdo je hloubeno buď přímo pod hromádkou trusu, nebo v její těsné blízkosti. Stavební systém hnízda se však od ostatních zástupců Geotrupinae značně liší. Ústní hlavní štoly je trychtýřovitého tvaru, hluboké asi 5 cm a v nejširším místě o průměru 4 cm (Ohaus 1904). Ze dna trychtýře odbočuje kolmo několik asi 20 cm dlouhých, chodeb, sloužících jako zásobárna potravy. Zde je také potrava brouky dále zpracovávána a rozměňována, aby mohla sloužit jako potrava pro larvičky. Jeden z páru vždy přináší trus a druhý ho přejímá v ústí trychtýře. Lengerken (1954) pozoroval, že brouk při přinášení trusu z větší vzdálenosti někdy zastaví, odpočívá, často se i nažere ze svého nákladu a až poté pokračuje v cestě dále. Také pozoroval, že někdy brouk, který zůstal ve hníždě, svého partnera vyhlídí z okraje

trychtýře, ale nikdy mu nejde pomoci. Brouci se v této práci střídají. Po naplnění postranních chodeb trusem dochází na dně trychtýře k páření.

Po spáření je vchod do trychtýře zavalen zeminou a brouci začínají z ústí trychtýře hrabat kolmou chodbu, dlouhou několik desítek centimetrů, na jejímž konci je vytvořena mateřská komůrka (Ohaus 1904). Komůrka je oválného tvaru, dlouhá 4–5 cm a široká 2 cm (Ohaus 1904). V této komůrce je z trusu ze zásobáren vytvořena potravní hrudka. Na rozdíl od ostatních zástupců Geotrupinae však brouci nevyplní celou komůrku trusem. Pouze vytvoří potravní kouli, která se nedotýká stěn a jejíž stěny jsou pěkně uhlazené. Samička naklade vajíčko do konce hrudky. Až poté, co je koule hotová a vajíčko nakladeno, je volný prostor komůrky vyplněn zeminou. Z vajíčka se asi po měsíci líhne larvička, která požírá potravní kouli. Larvička se kuklí na začátku příštího roku a v červnu hnízdo opouští nová generace brouků.

Jako materiál pro vytvoření potravní koule slouží především koňský a kravský trus (Stebnicka 1976, Burakowski et al. 1983, Bunalski et al. 1999, Byk 2005). Ohaus (1904) uvádí jako potravu též trus ovcí a koz. Brouci však byli nalézáni i na mršínách malých savců (Błażejowski 1956, Matuszewski et al. 2010, Jarmusz & Bajerlein 2015).

O biologii ostatních zástupců rodu *Trypocopris* není nic známo. Pouze u druhu *Trypocoprispyrenaesus* T. Charpentier, 1825 je v literatuře uvedena jako potrava trus skotu a koní, vzácněji ovcí a koz (Martín-Piera & López-Colón 2000, Dormont et al. 2007).

#### **2.4.9 *Typhaeus* Leach, 1815**

Rod *Typhaeus* zahrnuje v současném pojetí čtyři druhy, které jsou rozšířené pouze v palearktické oblasti (Nikolajev et al. 2016). Nejvíce poznatků stran biologie je známo u druhu *Typhaeus typhoeus* (Linnaeus, 1758). Druh *T. typhoeus* má široký areál rozšíření v celé Evropě a evropské části Ruska, vyjma Balkánského poloostrova a zasahuje až do Maroka (Nikolajev et al. 2016). Jako ostatní zástupci Geotrupidae, upřednostňují druhy rodu *Typhaeus* písčité půdy, především černozemě, porostlé zpravidla borovicemi (*Pinus* sp.) (Fabre 1914, Brussaard 1983). Naproti tomu druhy *T. lateridens* Guérin-Méneville, 1838 a *T. fossor* Waltl, 1838 upřednostňují spíše vápenité podloží (Brussaard 1983). O biologii druhu *T. typhoeus* pojednává především práce Fabra (1925), Lengerkeny (1954), Tesaře (1957) a několik prací Brussaarda: Brussaard (1983, 1987), Brussaard & Hijdra (1986), Brussaard & Visser (1987), Brussaard & Slager (1986). Následující pojednání vychází z těchto prací, není-li uvedeno jinak.

Stavbu hnízda zahajuje pár již brzy na jaře (Main 1917). Spaney (1910) nacházel již počátkem března napůl postavená hnízda. Za mírných zim bez sněhové pokrývky brouci aktivují i v zimních měsících. Pár vyhloubí hnízdo, jehož hloubka dosahuje až 150 cm s průměrem štolý okolo 16 mm (Teichert 1959, Kuijten 1960). Běžná hloubka hnízda se ovšem pohybuje mezi 50 a 90 cm (Teichert 1957). Mimo jiné hloubku ovlivňuje struktura půdy a také hladina spodní vody. Štola je svislá a často má více vchodů (běžně dva až tři), které se v hloubce asi 15 cm spojují do jediné hlavní štolý. Vchody

jsou buď přímo pod hromádkou trusu, nebo velice blízko ní. Brouci jsou však schopni na kratší vzdálenost trus do hnízda přepravit. Mezi samcem a samicí dochází k dělení práce, kdy samice štolu hloubí a samec vynáší vyhrabanou půdu ven ze štoly. Samec vyhrabanou půdu ukládá do okolí vchodu. Pokud samec uhyne, je samice schopná zvládnout celou stavbu hnízda sama (Spaney 1910). Stavba celého hnízda trvá asi měsíc. Z hlavní štoly odbočuje několik chodeb v různých hloubkách a směrech. Počet mateřských chodeb v hnízdě se značně liší v závislosti na dostupnosti potravy, kolísá mezi 3 až 19 chodbami. Pokud samice hnízdo naplní a má k dispozici ještě dostatek trusu, začíná pár stavět další. Postranní chodby jsou hloubeny odspodu, tedy nejnížší je nejstarší. Chodbičky jsou dlouhé 10–18 cm, široké stejně jako hlavní štola. Na konec štoly samice naklade jediné vajíčko, které je od potravní koule odděleno vrstvičkou půdy široké 1–2 cm. Zástupci rodu *Typhaeus* ukládají vajíčka mimo potravní zdroj. Postranní štola je poté celá vyplněna trusem, který po vylíhnutí larvičky slouží jako její potrava. Trus do hnízda dopravuje samec a na dně štoly jej mandibulami drtí. Samice poté vybírá vhodné kousky, které dále upravuje a jimi plní postranní mateřské štoly. Okraje potravní koule jsou z hrubšího materiálu než vnitřek. Larvička tedy začíná potravní kouli pojídat zevnitř, jelikož její jemné ústní ústrojí není připraveno na hrubší části trusu. Po spotřebování potravy se larva kuklí, v září až říjnu téhož roku a za asi čtyři týdny se líhne dospělec, který přezimuje a na jaře opouští hnízdo.

Brouci využívají jako potravu pro larvy různý trus býložravých savců. Dle pozorování se jednalo především o divoké králíky, zajíce, ovce a dále srnčí, jelení a dančí zvěř (Fabre 1914, 1925, Ohaus 1909, Weber 1916, Lengerken 1952, Teichert 1955, Brussaard 1983, Brussaard & Visser 1987, Bunalski et al. 1999, Verdú & Galante 2004, Byk 2011, D. Sommer *observ.* (2015), *NP České Švýcarsko*). Méně často brouci využívají koňský, kravský nebo kozí trus (Teichert 1955, Brussaard 1983, Burakowski et al. 1983, Hetmański et al. 2009). Trusem se živí i dospělí brouci. Byk (2011) uvádí, že imaga také nalézal pod mršinami různých obratlovců.

#### **2.4.10 Ostatní rody podčeledi Geotrupinae**

O následujících rodech je v literárních pramenech známo jen minimum informací, proto jim nebyl věnován samostatný oddíl. Především chybí zmínky o hnízdním chování a potravních strategiích. Uvedeny jsou tedy pouze počty druhů, rámcové rozšíření a jednotlivé dostupné informace o biologii rodu s citovanou literaturou. Jednotlivé rody následují v abecedním pořadí. U následujících rodů je biologie zcela neznámá: *Allotrypes* François, 1904, *Megatrupes* Zunino, 1984 a *Zuninoeus* López-Colón, 1989.

***Baraudia* López-Colón, 1996** – rod zahrnující pouze typový druh *Baraudiageminata* (Gené, 1839) rozšířený na ostrovech Sardínie, Korsika a Menorca (Nikolajev et al. 2016). Koprofágní druh, potravou dospělců i larev je trus divokých králíků, koz a ovcí (López-Colón 1995, Martín-Piera & López-Colón 2000). Dospělci jsou aktivní od pozdního léta do zimy (Martín-Piera & López-Colón 2000).

***Enoplotrupes* P. H. Lucas, 1869** – rod obsahující 14 druhů a poddruhů v rámci dvou podrodů (Nikolajev et al. 2016). Areál rozšíření rodu se nachází ve Východní Asii s centrem druhové diversity v Číně (Nikolajev et al. 2016). Koprofágní rod, využívající trus býložravých savců a lidské exkrementy, částečně také nekrofágní (D. Král *pers. comm.*).

***Ceratophyus* Fischer von Waldheim, 1824** – rod zahrnující 12 druhů (Nikolajev et al. 2016, Schoolmeesters 2017). Areály rozšíření jednotlivých druhů v Evropě, severní Africe a střední a východní Asii a taktéž jeden nearktický druh s areálem rozšíření v Kalifornii (USA) (Zunino 1973, Nikolajev et al. 2016, Schoolmeesters 2017). Koprofágní druh *C. hoffmannseggii* (Fairmaire, 1856), larvy i dospělci se živí trusem koní, ovcí, koz, skotu, divokých králíků a taktéž lidskými exkrementy (Sánchez-Piñero & Ávila 1991, Martín-Piera & López-Colón 2000). Brouci tvoří hnízda hluboká 15–25 (60) cm (Martín-Piera & López-Colón 2000). Druh *C. martinezi* Lauffer, 1909 se živí především koňským trusem, méně často kravským a zřídka kdy ovčím a kozím (Martín-Piera & López-Colón 2000).

***Chelotrupes* Jekel, 1866** – rod zahrnující devět druhů rozšířených na Iberském poloostrově a Sardinii (Nikolajev et al. 2016). Druh *C. momus* (Olivier, 1789) je klasickým koprofágem, využívající jako potravu larev i dospělců trus ovcí, skotu, divokých králíků, divokých prasat a lidské exkrementy (Sánchez-Piñero & Ávila 1991, Hidalgo et al. 1998, Martín-Piera & López-Colón 2000, Verdú & Galante 2004). Dospělci jsou aktivní v listopadu a prosinci a poté v brzkém jaře (Hidalgo et al. 1998). Brouci tvoří přechodná hnízda hluboká 10–15 cm a mateřská hnízda hluboká až 1 m (Hidalgo et al. 1998). Výskyt v lesních biotopech (Hidalgo et al. 1998).

***Halffterius* Zunino, 1984** – endemický rod pro Mexiko, zahrnující jediný typový druh *Halffterius rufoclavatus* (Jekel, 1865) (Schoolmeesters 2017). Potrava dospělců i larev je patrně trus savců (Hanski & Cambefort 1991). Imaga přitahována kravským trusem (Trotta-Moreu et al. 2007).

***Haplogeotrupes* Nikolajev, 1979** – rod zahrnující tři taxony s areálem rozšíření v Mexiku a Guatemale (Schoolmeesters 2017). U druhu *H. reddelli* (Howden, 1980) bylo uskutečněno zajímavé pozorování ohledně biologie druhu v práci Halffter & Deloya (2007). Tento druh hnízdil v jeskyni, kde vyhrabával přechodná hnízda 3–16 cm hluboká. Bylo objeveno i mateřské hnízdo o hloubce 50 cm, na jehož konci byly proti sobě umístěny paralelně s povrchem dvě postranní chodby, ve kterých byly umístěny potravní koule tvořené směsí trusu netopýrů a hlodavců. Uvnitř jedné z těchto koulí bylo nalezeno vajíčko.

***Odontotrupes* Fairmaire, 1887** – rod zahrnující 69 druhů a poddruhů v rámci dvou podrodů s areálem rozšíření ve východní Číně, Kazachstánu, Bhútánu a Nepálu (Nikolajev et al. 2016). Centrum druhové diversity ve střední a východní Číně (Nikolajev et al. 2016). Primárně koprofágní, využívají trus různých býložravých savců a také lidské exkrementy (D. Král *pers. comm.*).

***Onthotrupes* Howden, 1964** – rod zahrnující osm druhů s areálem rozšíření ve Střední Americe s centrem druhové diversity v Mexiku (Schoolmeesters 2017). Jako potrava druhu *O. herbeus* (Jekel, 1865) byl určen trus jelenů (Rivera-Cervantes & García-Real 2015).

***Phelotrupes* Jekel, 1866** – východoasijský rod zahrnující 44 druhů v rámci 4 podrodů (Nikolajev et al. 2016). Čínské druhy jsou primárně koprofágní, využívají trus různých býložravých savců a lidské exkrementy (D. Král pers. comm.). U druhu *P. bicolor* (Fairmaire, 1888) byla pozorována fakultativní nekrofágie (D. Král pers. comm.).

***Renaudtrupes* López-Colón, 2006** – rod zahrnující jediný typový druh *Renaudtrupes distinctus* (Marseul, 1878) s areálem rozšíření v Alžírsku a Maroku (Nikolajev et al. 2016). V Maroku (Mamora forest) bylo pozorováno, že dospělci zatahovali suché bobky ovcí a koz a žaludy (*Quercus suber*) do mělkých předem vyhloubených chodeb (D. Král pers. comm.).

***Sericotrupes* Zunino, 1984** – rod zahrnující pouze typový druh *S. niger* (Marsham, 1802) s areálem rozšíření v Severní Africe a jižní a západní Evropě (Nikolajev et al. 2016). Koprofágní druh využívající jako potravu koňský a kravský trus a také lidské exkrementy (Martín-Piera & López-Colón 2000). V práci Hidalgo et al. (1998) uveden trus psa a ovcí.

***Silphotrupes* Jekel, 1866** – endemický rod Iberského poloostrova zahrnující čtyřitaxony (Nikolajev et al. 2016). Druhy preferují zalesněné vlhčí biotopy (López-Colón 1995). Potravu druhu *S. punctatissimus* (Chevrolat, 1840) tvoří trus ovcí, skotu, koní, jelenů, divokých králíků a také lidské exkrementy (López-Colón 1992, 1995, Martín-Piera & López-Colón 2000). U druhu *S. escorialensis* (Jekel, 1866) tvoří potravu pouze trus skotu a koní (López-Colón 1995, Martín-Piera & López-Colón 2000).

## 3 Lethrinae

### 3.1 Taxonomie a fylogeneze

Tato skupina původně zahrnovala pouze nominotypický rod *Lethrus* Scopoli, 1777. Postupně se objevily různé práce, které některé druhy z tohoto rodu vyčlenily a zařadily je jako další podrody či samostatné rody např. *Ceratodirus* Fischer von Waldheim, 1845 (Fischer von Waldheim 1845, Jakovlev 1890, Reitter 1890, 1893, Semenov 1892, 1894). V monografické skupiny – Semenov-Tian-Shanskij & Medvedev (1936), najdeme klasifikaci do osmi podrodů. Nikolajev (1968, 1987) následně popsal dva nové podrody a řada druhů byla přesunuta do jiných podrodů. Podčeleď Lethrinae dnes zahrnuje deset podrodů (*Abrognathus* Jakovlev, 1890, *Autolethrus* Semenov, 1892, *Ceratodirus* Fischer von Waldheim, 1845, *Heteroplistodus* Jakovlev, 1890, *Lethrus* Scopoli, 1777, *Mesoleturus* Nikolajev, 2003, *Neoleturus* Nikolajev, 1987, *Paraleturus* Nikolajev, 2003, *Sceloleturus* Semenov, 1892 a *Teratoleturus* Semenov, 1894) v rámci jediného nominotypického rodu *Lethrus* (Nikolajev 1968, 1987, 2003, Král & Nikolajev 2006, Nikolajev et al. 2016). Popsáno je dnes necelých 130 druhů (Bagaturov & Nikolajev 2015, Nikolajev et al. 2016). Taxonomie této skupiny byla doposud



zkoumána téměř pouze klasickými metodami (např. Nikolajev 2003, Král et al. 2001, Král & Olexa 1996, Hillert 2004, Pittino 2011). První pokusy o molekulární analýzy přinášejí až studie Drožové (Drožová 2011, Drožová et al. *in prep.*). Podčeleď je považována za monofyletickou (Scholz 2004, Verdú et al. 2004).

### 3.2 Morfologie

Zástupci podčeledi Lethrinae jsou brouci větších rozměrů (8–24 mm), robustního charakteru (Nikolajev 2003). Jsou bezkřídlí, zpravidla černé barvy, někdy s kovovým leskem. Hlava a hrud' jsou nápadně veliké, přizpůsobené k hrabání. Mandibuly samců jsou výrazně vyvinuté a struktury na nich slouží jako dobré taxonomické znaky k určení jednotlivých druhů (Baraud 1992, Král et al. 2001, Nikolajev 2003, Král & Hillert 2013). Vyvinuté mandibuly a maxily dospělců jsou sexuálně dimorfním znakem, u samic jsou velice málo vyvinuté, úzké a bez výrůstků (např. Nikolajev 2003). U samců jsou mandibuly často asymetrické (Král & Hillert 2013). Jsou považovány za autapomorfii skupiny (Scholz & Grebennikov 2005). Dalšími znaky využívanými k taxonomii podčeledi je především tvar a velikost pronota, mandibul a vnějších samčích genitálií (paramery). Toto platí především pro samce. Samice jsou u většiny druhů značně uniformní a jen velmi obtížně určitelné. Také někteří méně vyvinutí samci mají tyto znaky málo znatelné a determinace je u nich obtížná (např. Nikolajev 2003, Král & Hillert 2013).

### 3.3 Geografické rozšíření

Tato skupina je endemická pro palearktickou zoogeografickou oblast a její zástupci mají disjunktní areál rozšíření (Nikolajev 2003, Král & Nikolajev 2006, Krajčák 2006, 2012, Bagaturov & Nikolajev 2015, Nikolajev et al. 2016). Areály rozšíření jednotlivých druhů lze rozdělit do tří geograficky oddělených částí. První část je na území Evropy a Malé Asie, zaujímá Balkánský poloostrov, jižní část východní Evropy a severozápad Turecka (Nikolajev 2003). Areály jednotlivých druhů jsou často velmi malé, výjimku tvoří rozsáhlý areál druhu *L.(Lethrus) apterus* (Laxmann, 1770), který zasahuje na západě svého areálu i do Střední Evropy a na východě na území Ukrajiny až po řeku Don (Král et al. 2013). Druhy v této oblasti vykazují striktně alopatrické areály rozšíření (Nikolajev 2003, Král et al. 2001, Drožová 2011, Král & Hillert 2013). Druhou oblast nalézáme jihovýchodním směrem od Kaspického moře a ve Střední Asii (Nikolajev 2003). Zde se také nachází největší druhová diverzita podčeledi, především na území Tádžikistánu (Semenov-Tian-Shanskij & Medvedev 1936, Nikolajev 1987, Král & Olexa, 1996, Nikolajev 2003). Třetí areál je omezen na území Mongolska a přilehlé oblasti Číny (Nei Mongol, Ningxia, Gansu) (Nikolajev 2003).

### 3.4 Biologie, potravní strategie a hnízdní chování

Zástupci podčeledi Lethrinae tvoří nápadnou výjimku v rámci čeledi Geotrupidae. Většina zástupců této čeledi se jako dospělci i larvy živí zpravidla trusem, a to převážně trusem býložravých kopytníků. Příslušníci podčeledi Lethrinae však využívají jako potravní zdroj čerstvé části rostlin.

Bionomií této skupiny se zabývá pouze několik málo historických prací např. Schreiner (1906) a Tarnani (1900). Tyto poznatky jsou shrnuty v práci Lengerkena (1954) a jsou opakovány v řadě dalších prací a učebnic, z českých autorů můžeme jmenovat např. dílo Tesaře (1957). Dále se také bionomií této skupiny věnovali především ruští autoři např. Medvedev (1974), Nikolajev (2003). Následující pojednání vychází z těchto prací, a pokud není uvedeno jinak, je věnováno druhu *L. apterus*, o kterém je známo nejvíce informací.

Životní aktivita brouků se počíná brzy na jaře (březen – duben), kdy se ze země vyhrabávají první jedinci. Každý jedinec bez rozdílu pohlaví si na začátku vyhloubí vlastní obytnou noru dlouhou zhruba 15 cm, kde se ukrývá před predací a nepřízní počasí. Vchod do nory je okrouhlého tvaru, jen o málo větší než velikost štítu brouka, aby ji ten mohl efektivně bránit proti případným vetřelcům. V těchto norách také jedinci konzumují potravu, kterou si sem zatahují z blízkého okolí.

S blížící se dobou páření začínají být brouci více aktivní. Samci se celý den aktivně pohybují po povrchu země a vyhledávají nory samic, se kterými se chtějí pářit. Jsou značně lhostejní ke všem rušivým vlivům, na které jsou mimo dobu páření velice citliví. Během hledání samice dochází často k urputným soubojům samců, které však nikdy nekončí smrtí nebo poraněním protivníků, slabší jedinec pozná, že prohrál a dá se na útěk. Pokud samec objeví obsazenou noru, často se snaží majiteli nory i se samicí přebrat. Samec (majitel) brání noru vlastním tělem, sedí ve vchodu, který zatarasí hlavou a proti případnému vetřelci může z nory útočit tak, že se ho snaží kusadly vyhodit ven z nory. Pokud je samec (vetřelec) neodbytný, samec (majitel) opustí vchod nory a dochází k souboji před vchodem. Samec (majitel) je při souboji méně aktivní a spíše si hájí svou výhodnou pozici u vchodu do nory. Nikolajev (2003) píše, že souboje jsou u různých druhů vedeny jinými strategiemi. Samci druhů bez velkých výrůstků na mandibulách (např. podrod *Abrognathus*) se perou pouze u vchodu do nory, kdy majitel nory se snaží protivníka vyhodit z nory pohybem hlavy ze spodu na horu. U samců druhů s velkými výrůstky (např. podrody *Lethrus*, *Scelolethrus*) naopak k soubojům dochází mimo noru, často i poměrně daleko od vchodu. Souboje připomínají např. souboje říjných jelenů, kdy protivníci pozvednou hlavu a pomocí mandibul se přetlačují a odstrkávají stejně jako jeleni pomocí paroží. Často výsledek souboje závisí na velikosti mandibul, i zde se nabízí paralela s životem jelenovitých. Jiný typ souboje se vyskytuje u skupin, které mají mandibuly namířené dopředu (např. podrody *Ceratodirus*, *Furcilethrus*). Tyto druhy vrážejí do protivníka jen levým přídatným výrůstkem a snaží se zasáhnout krční rýhu. U druhu *L.(Teratolethrus) sieversi* D. Koshantschikov, 1894 je popsán typ souboje, kdy samec spojí mandibuly k sobě a využívá je jako radlici, snaží se protivníka podebrat a odhodit. Lengerken (1954) uvádí, že ve výjimečných případech může docházet k souboji mezi samcem a samicí o prázdnou noru, pokud její předchozí majitel uhynul.

K páření dochází v noře, výjimečně na povrchu v trsech travin. Pár poté společně prohloubí a přestaví původní noru samice tak, aby zde samice mohla naklást vajíčka. Brouci mají k hloubení nor perfektně uzpůsobené přední nohy, pomocí nichž noru hloubí a pomáhají si také hlavou. Nejprve prohloubí hlavní chodbu do hloubky zhruba 50cm, velké druhy až jeden metr. Hloubka nory závisí na

vlhkosti půdy a obsahu půdního skeletu. Ve Střední Asii upřednostňují brouci suché černozemě s hlinitým podložím, vápenaté nebo písčité s minimálním podílem skeletu, ve kterých se nory snadno vyhrabávají (Schneider 1920). Jsou však schopni noru vyhloubit i v poměrně tvrdých půdách. To jim umožňují silné mandibuly s velkými výrůstky, velká hlava a extrémně masivní svalstvo uložené v prothoraxu. Nora má poté typický tvar. Po prvních asi 20cm, které se mírně svažují, se chodba prudce láme až do vertikálního směru. Pokud brouk narazí na překážku, může nora měnit směr víckrát. Vyhrabaná hlína tvoří u vchodu typický kopeček. Ve spodní části dělá samice komůrky. Nejspodnější vzniká jako první, a poté postupuje nahoru. Chodbičky vybíhají kolmo od hlavní chodby do všech směrů s odstupem několika centimetrů a jsou zakončeny komůrkou o velikosti holubího vejce (Nikolajev 2003). Samice vytvoří pět až sedm takovýchto komůrek, maximálně však deset. Na konci komůrky samice vyhloubí 8mm dlouhou chodbičku, do které naklade 4mm vajíčko a ucpe ji tenkou vrstvou jemné zeminy. Vajíčko tak není přímo u zdroje potravy, larva se po vylíhnutí tedy k němu musí dostat přes zátku. Schreiner (1906) se domnívá, že samice postaví za život pouze jedno hnízdo.

Samec se hrabání nory účastní méně. Jeho úkolem je úklid okolí nory, a poté přinášení materiálu pro vyplnění komůrek. Dochází tak k dělbě práce mezi pohlavími. V klasických dílech se uvádí, že samice se přinášení potravy neúčastní (např. Lengerken 1954, Schreiner 1906). Nicméně práce Kosztolányi et al. (2015) ukazuje, že navzdory dlouhodobě popisovaným poznatkům, není dělba práce tak striktní a i samice se účastní přinášení listů na vyplnění komůrek. Samec uklízí okolí nory pomocí mandibulárních výrostků. Z blízkého okolí odhrnuje kamínky, větvičky a jiné předměty, které by mu mohli překážet při přinášení potravy (Lengerken 1954). Samice se úklidu neúčastní, „chybí jí k tomu instinkt i velké mandibuly“ (Lengerken 1954). Zde lze uvažovat o směru kauzality.

Po přestavbě nory a dokončení úklidu začnou brouci plnit vaječné komůrky čerstvými částmi rostlin, jako jsou výhonky, poupata a čerstvé listy, které využívají jako potravu (Boucomont 1902, Frantsevich et al. 1977). U druhů *L. (Heteroplistodus) korshinskii* Semenov, 1899 v jižním Tádžikistánu a *L.(Heteroplistodus) potanini* Jakovlev, 1889 v Mongolsku byly v noře objeveny také nevelké kousky trusu kopytníků (Ulykpan 1984). K naplnění jedné komůrky musí brouk vykonat až padesát cest pro materiál (Frantsevich et al. 1977). Brouci potravu shánějí v blízkosti nory, jen vzácně dále než 1m od vchodu, aby se vyhnuli predaci. Brouci mohou vyšplhat pro potravu až do výšky 80cm, jak popisuje Nikolajev (2003) u případu vinné révy. Zde se patrně jedná o druh *L.(Teratolethrus) acutangulus*Ballion, 1871. Brouk vyleze na rostlinu, kusadly odstříhne listy, které nechá padat na zem. Až po odstřížení více listů se vrací na zem a přenáší je všechny do hnízda (Nikolajev 2003). Brouk si pamatuje cestu a k bohatému zdroji potravy se opakovaně vrací nejkratší možnou trasou (Frantsevich et al. 1977).

Samice u vchodu přebere od samce materiál., který poté v noře stříhá na menší kousky a pěchuje jej do komůrky (Wilson 1971). Plnou komůrku poté uzavře tenkou hliněnou zátkou. Další komůrku plní až po naplnění předchozí. Po naplnění všech komůrek samec odchází do své původní obytné nory, kde záhy hyne. Samice umírá v hnízdě (Tesař 1957). Někteří pozorovatelé ovšem

nasvědčují i tomu, že by ve vzácných případech mohli dospělci znovu přezimovat a příští rok opět založit nové hnízdo (Andrijevskaia 1950, Kovaleva 1935, Šípek et al. 2015). Tuto teorii potvrzuje výskyt odřených brouků s odřenými chodidly pozorovanými již brzy na jaře (Nikolajev 2003).

Potrava v komůrce dle Tarnaniho (1900) nebo Schreiner (1906) prochází podobnými procesy jako siláž. Jiní autoři toto zpochybňují (např. Medvedev & Nikolajev 1972). Nedospělá stádia brouků čeledi Lethrinae, lze tedy označit za saprofágní, oproti dospělčům, kteří požírají čerstvé části rostlin a jsou tedy pravými fytofágy. Po 10–12 dnech se z nakladeného vajíčka líhne larva. Ta sežere vaječné obaly, poté prokouše zátku a dostává se k potravě. Během tří až čtyř týdnů larva potravu zcela spotřebuje (Tesař 1957). V této době dosahuje již 4cm délky. Vývoj larvy odpovídá rodu *Scarabaeus* Linnaeus, 1758, z toho lze předpokládat, že i larvy brouků podčeledi Lethrinae roztrájejí výkaly po stěnách komůrky na rozdíl od larev podčeledi Geotrupinae a rodu *Onthophagus* Latreille, 1802 (Lengerken 1954). Larva má 3 instary, 2x tedy svlékne exuvii, kterou pozdě vyjma hlavové kapsule a poté se zakuklí v kokonu připomínajícím žalud (Schreiner 1906). K stavbě kokonu využívá larva jemných částeczek země a vlastních exkrementů a lepí ho pomocí slin (Emich 1884). Před svlékáním do kukly larvy často hynou na bakteriální onemocnění (Tarnani 1900). Dalším častým důvodem úmrtí bývá parazitace např. z řádu Diptera: Fungivoridae nebo z řádu Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae (Nikolajev 1980). Po čtrnácti dnech se líhne imago, které přezimuje jako dospělec a na povrch vylézá až příštího jara.

Zástupci podčeledi Lethrinae jsou také často považováni za významné škůdce v zemědělství. Vzhledem k jejich potravnímu generalismu si příliš nevybírají a značnou část potravního spektra tvoří zemědělské plodiny. Nikolajev (2003) uvádí jako potravu až 100 druhů rostlin. Druh *L. apterus* způsobuje škody hlavně na vinicích. Škodí zde okusem mladých výhonků révy (Tesař 1957). Problémy s ním jsou ovšem i v jiných státech Evropy, jako např. Slovinsko (Kovačević 1929). Škody na vinicích jsou logické, jelikož přirozená stanoviště druhu *L. apterus*, tedy teplé stráně stepního charakteru, jsou často osazovány právě vinou révou (*Vitis vinifera*), které se zde nejlépe daří (Slavík 1997). *Lethrus apterus* byl v různých zemích zaznamenán jako škůdce i na jiných polních plodinách jako např. kukuřici (*Zea mays*) (Chiang 1978). I jiné druhy rodu *Lethrus* mohou být považovány za škůdce jako například *L. (Scelolethrus) rosmarus* Ballion, 1871 nebo *L. (Abrognathus) pygmaeus* Ballion, 1871 škodící na pšenici (*Triticum* sp.), ječmeni (*Hordeum* sp.), hrachu (*Pisum sativum*) nebo hořčici (*Sinapis* sp.) (Tilavov & Khamraev 2000). Ve Střední Asii a Mongolsku bylo na seznam škůdců zařazeno přes 20 druhů (Medvedev 1974, Ulykpan 1984). Přesto, že jsou chrobáci rodu *Lethrus* považováni za významné škůdce, jejich globální význam je ve srovnání s jinými hmyzími škůdci v zemědělství zanedbatelný.

## 4 Taurocerastinae

### 4.1 Taxonomie a fylogeneze

Postavení podčeledi Taurocerastinae zůstává zatím problematické. Některými autory je tato skupina považována za samostatnou podčeď (např. Boucomont 1912, Zunino 1984a, Conti et al. 1993), jiní ji řadí do podčeledi Geotrupinae (Paulian 1949, Howden 1982, Howden & Peck 1987). Crowson (1955) uvádí, že pozice této skupiny je nejistá. Fylogenetické vztahy uvnitř čeledi byly zatím prakticky řešeny jen prostředky klasické taxonomie (Zunino 1984a, Scholtz & Browne 1996, Scholz & Grebennikov 2005, Smith et al. 2006, Verdú et al. 2004). Práce Cunha et al. (2011) založená na molekulárních datech potvrdila, že Taurocerastinae jsou samostatnou skupinou a klasifikují ji na úrovni podčeledi. Podčeď zahrnuje pouze dva rody se třemi známými druhy. Rod *Taurocerastes* Philippi, 1866 s nominotypickým druhem *T. patagonicus* Philippi, 1866 a rod *Frickius* Germain, 1897 s druhy *F. costulatus* Germain, 1897 a *F. variolosus* Germain, 1897 (Philippi 1866, Germain 1897, Zunino 1984a, Krajčák 2006, 2012).

### 4.2 Morfologie

Jedná se o středně velké brouky, zavalitého vzhledu, kteří jsou nelétaví (Howden & Peck 1987). Zástupci Taurocerastinae jsou nápadně podobní zástupcům rodu *Typhaeus*. U obou taxonů je pronotum v předních krajích protaženo v dlouhé přímé rohy (Tesař 1957, Howden 1982, Zunino 1984a, Howden & Peck 1987). Howden (1982) má však za to, že jde o konvergenci. Morfologie je podobná zástupcům Geotrupinae. Odlišuje se od zbylých pouze v postavení spiracul. Taurocerastinae mají I.–VII. spiraculum v pleurální membráně a VIII. v tergitu zadečku, naproti tomu u Geotrupinae a Lethrinae je I. spiraculum na ventritu zadečku a ostatní v pleurální membráně (Scholz & Grebennikov 2005). Další rozdíly najdeme i u larev. Relevantním diagnostickým znakem je přítomnost frontoclypeální švy u Taurocerastinae na rozdíl od ostatních podčeledí (Howden 1982, Scholz & Grebennikov 2005).

### 4.3 Geografické rozšíření

Taurocerastinae na rozdíl od Lethrinae a Geotrupinae jsou rozšířeny na jižní polokouli v neotropické oblasti. Lze je tedy považovat za endemity Patagonie (např. Pisano 1981, Domínguez et al. 2006). Druh *T. patagonicus* Philippi, 1866 je rozšířen v jižní Argentíně a v Chile (Zunino 1984a, Scholz & Grebennikov 2005). Rod *Frickius* Germain, 1897 je pak endemitem oblasti Valdivia v regionu Los Ríos nacházejícím se v centrálním Chile (Scholz & Grebennikov 2005). Reliktní rozšíření podčeledi Taurocerastinae lze vysvětlit vikariantní událostí při rozpadu Gondwany ve spodní křídě (Cunha et al. 2011).

### 4.4 Biologie, potravní strategie a hnízdní chování

Zástupci podčeledi Taurocerastinae se vyskytují ve vyšších polohách Jižní Ameriky (Peña 1968, Ranz et al. 2017). Žijí v koloniích v pampách či lesostepních lokalitách s řídkým křovinným a

stromovým patrem (Howden 1982, Howden & Peck 1987, Zunino & Barbero 1993, Domínguez et al. 2006). Tyto oblasti jsou místními obyvateli hojně využívány k pastvě hovězího dobytka, ovcí a koní, jejichž trus slouží broukům jako potrava (Howden 1982).

Aktivita začíná v prosinci a lednu (Zunino 1984a). Brouci jsou aktivní ve dne, s přestávkou v čase nejvyšších teplot okolo poledne (Howden 1982, Zunino 1894a, Conti et al. 1993). Dospělci nové generace vylézají po přezimování a začínají budovat své nory. Nory se nacházejí blízko hromádek trusu, jsou hluboké asi 15–20 cm a slouží broukům jako úkryt před predátory a nepřízní počasí (Peña 1968, Howden 1982, Zunino 1984a, Conti et al. 1993). Tyto nory obývají brouci individuálně a zatahují si do nich čerstvý trus, který jim poté slouží jako potrava. Poté začínají brouci vytvářet mateřská hnízda. Pod hromadou trusu, či je v jeho bezprostřední blízkosti, pár vyhrabe hnízdo. Hlavní štola je asi 10–35 cm hluboká, skoro vertikálního směru (Howden 1982, Howden & Peck 1987). U rodu *Frickius* vypadá hnízdo následovně. Na konci hnízda odbočují mateřské chodby v kolmém směru. V jednom hnízdě jsou dvě až tři takovéto mateřské chodbičky (Howden 1982). Mateřská komůrka je 7–10 cm dlouhá a 1,6–2,1 cm široká (Howden 1982). Brouci poté do hnízda pomocí předních končetin začínají přemísťovat kousky trusu (Howden & Peck 1987). Na konci chodbičky je vyhloubena malá komůrka, ve které je uloženo vajíčko (Howden 1982). Howden & Peck (1987) neznali podobu hnízda u rodu *Taurocerastes*, ale předpokládali, že je odlišná od rodu *Frickius*. Larvy, které Howden a Peck (1987) našli, byli volně v zemi bez náznaku mateřské komůrky nebo zbytků potravy. Podoba hnízda a umístění vajíčka je popsána až v práci Conti et al. (1993). Hnízda brouků z rodu *Taurocerastes* tvoří hlavní chodba dlouhá 1,5–25 cm, průměrně hluboká 7 cm, která se zanořuje do země v úhlu 15–45°. Vchod má šířku 10–18 mm. Jediné vajíčko je umístěno v postranní štole dlouhé 5–7 cm se stejným průměrem jako má hlavní nora. Je nakladeno přímo dopotravní koule, kterou je vedlejší chodba zcela vyplněna. Je pravděpodobné, že pár postaví více takovýchto hnízd. Brouci dokáží přinést trus ze vzdálenosti 1,5 m od vchodu do hnízda. Shánění trusu se účastní samec i samice.

Jako potravu využívají brouci koňský, ovčí nebo kravský trus (Howden 1982, Zunino 1984, Howden & Peck 1987, Conti et al. 1993). Howden (1982) si zároveň pokládá otázku, čím se brouci živili před příchodem člověka, který do Jižní Ameriky dovezl většinu hospodářských zvířat, kteří se zde dříve nevyskytovali ve svých divokých formách. Howden (1982) uvažuje o změně potravních preferencí. Dle něj se dříve brouci museli živit trusem jiných obratlovců. Nabízejí se především lamy nebo divocí králíci (Howden & Peck 1987). Zunino (1984) uvádí druh jihoamerického hlodavce, mara stepní (*Dolichotis patagonum*). Howden (1982) se domnívá, že se dokonce brouci dříve neživilí trusem obratlovců, ale např. mršinami, rostlinami či hnilým organickým materiálem různého druhu.

## 5 Diskuse

### 5.1 Primární potravní strategie – koprofágie

Primární potravní strategií dospělců i larev čeledi Geotrupidae je koprofágie (Hanski & Cambefort 1991). Tato potravní strategie je známa i u jiných taxonů v rámci nadčeledi Scarabaeoidea. Tak například převážná většina zástupců podčeledí Scarabaeinae a Aphodinae jsou koprofágové (např. Halffter & Matthews 1966, Hanski & Cambefort 1991, Finn & Gittings 2003). Celkem tyto skupiny zahrnují přes 7000 formálně popsanych druhů (Schoolmeesters 2017). V evoluci se však u různých taxonů vyvinuli i jiné potravní strategie (Scholz & Grebennikov 2005).

Koprofágie dospělců i larev je zachována u podčeledi Taurocerastinae a většiny druhů podčeledi Geotrupinae. I zde však došlo k různým změnám v potravních strategiích. U velké většiny druhů je využíván pouze trus velkých býložravých savců, především koní, skotu, ovcí a koz. U volně žijících savců jde především o různé zástupce jelenovitých (Cervidae). Z menších savců je brouky využíván hojně především trus divokých králíků (např. Verdú & Galante 2004). V žádném dosud známém případě nemůžeme označit některý druh za potravního specialistu na úrovni využívání pouze trusu jediného druhu savce. Vždy se jedná o využívání trusu několika druhů savců, avšak u některých druhů mohou vzniknout určité preference jednoho druhu trusu. Tato preference je však většinou způsobena dostupností daného potravního zdroje v dané lokalitě a často se tak překrývá i s biotopovými preferencemi jednotlivých taxonů. Krystalickým případem jsou severoameričtí zástupci rodu *Anoplotrupes*. Druh *A. hornii* preferuje především otevřené biotopy, kdežto *A. balyi* se vyskytuje v zapojených borových lesích (Howden 1955). Dospělci druhu *A. hornii* se často živí na kravském trusu a ten využívají i jako potravu pro larvy, kdežto u druhu *A. balyi* nebylo nikdy pozorováno, že by se v trusu krav vyskytoval (Howden 1955). Tento fakt ovšem patrně není způsoben tím, že by druh *A. balyi* nebyl schopen využít jako potravu kravský trus, ale spíše tím, že dobytek se paství zpravidla v otevřených biotopech, nikoliv v lesích.

### 5.2 Preference druhů trusu a jejich změny

Důsledkem absence vhodného trusu je změna druhu vyhledávaného trusu. Příkladem mohou být zástupci podčeledi Taurocerastinae, kteří dnes využívají jako potravu zpravidla trus koní, skotu či ovcí (Howden 1982, Zunino 1984, Howden & Peck 1987, Conti et al. 1993). Všechny tyto druhy hospodářských zvířat však byli do Jižní Ameriky, domoviny zástupců Tarocerastinae, dovezeni až s příchodem člověka. U této skupiny brouků tak zákonitě došlo k změně potravní strategie velice nedávno. Jako původní potravní zdroj patrně sloužil trus jiných obratlovců, nabízejí se především lamy a divocí králíci (Howden & Peck 1987). Brouci však mohou provést i výraznější změnu potravy. Trus býložravého savce může být nahrazen trusem všežravce. Tak například u některých druhů byl jako potravu u imag zjištěn trus divokých prasat nebo lidské exkrementy (např. druhy *Anoplotrupes stercorosus*, *Cnemotrupes semiopacus*) (Teichert 1955, Kriska & Young 2002).

### 5.3 Od koprofágie k saprofáгии

Nedostatek vhodného trusu však může vést až k úplné změně potravní strategie, druhy jsou pak fakultativně koprofágní. Fakultativní saprofágie byla pozorována u druhů *Jekelius nitidus*, *J. lusitanicus* a *Thorectes baraudi* (Pérez-Ramon et al. 2007, Verdú et al. 2007, 2010). Dospělci těchto druhů při nedostatku trusu přecházeli na využívání žaludů z dubů *Quercus suber* a *Q. canariensis*. Žaludy sloužily jako potrava nejen dospělcům, ale byly zahrabávány i do hnízd jako budoucí potrava larev. S touto potravní strategií souvisí i změny anatomie ústního ústrojí a fyziologie zažívacího traktu brouků (Verdú & Galante 2004, Verdú et al. 2013). Podobné chování bylo pozorováno i u druhu *Mycotrupes lethroides* (Beucke & Choate 2009). Tato změna potravní strategie je výjimečná, týká se totiž i larev. U několika druhů se dospělci běžně živí jinou potravou, než je trus, např. plodnicemi hub nebo hniječím rostlinným materiálem různého původu, avšak larvy jsou obligátně koprofágní. Příkladem mohou být zástupci rodů *Anoplotrupes* a *Trypocopris* (např. Lengerken 1954, Teichert 1955).

U rodů *Cnemotrupes* a *Peltotrupes* došlo k úplné změně potravní strategie. Dospělci i larvy těchto zástupců jsou obligátně saprofágní a trus jako potravu již vůbec nevyužívají. Za potravu larev slouží především tlející listy, fragmenty rostlin, jehličí či kousky kůry (Loding 1935, Howden 1955, Young et al. 1955). Podobná změna proběhla i u všech zástupců podčeledi Lethrinae. Dospělci larvám do mateřských komůrek zatahují čerstvé fragmenty rostlin (např. Lengerken 1954, Nikolajev 2003). Než se z vajíčka vyklubou larvičky, rostliny již částečně zetlí. Larvy tak lze označit za saprofágní. Dospělci se bez výjimky živí čerstvými fragmenty rostlin, jsou tak obligátními fytofágy (Nikolajev 2003).

### 5.4 Nekrofilie nebo nekrofágie?

U několika druhů byli dospělci evidováni také na mršínách, např. druhy *Anoplotrupes stercorosus*, *Cnemotrupes splendidus*, *Trypocopris vernalis*, *Typhaeus typhoeus* (např. Howden 1955, Nabaglo 1973, Matuszewski et al. 2010, Byk 2011). Dospělce těchto druhů lze označit za nekrofilní či nekrofágní. Brouci se pravděpodobně neživí přímo mršinou a ani se na ní nerozmnožují. Pokud je nalezneme na mršíně býložravce, bude to především v zažívacím traktu, kde se živí rostlinnými zbytky požitými uhybnulým zvířetem (D. Král *pers. comm.*). O pravou nekrofágui, jakou známe například u zástupců čeledi Silphidae se tak pravděpodobně nejedná (Sikes 2005, 2008).

### 5.5 Evoluční trendy v potravních strategiích

Ke změně potravních strategií došlo v této čeledi pravděpodobně několikrát nezávisle na sobě. Nebyl vysledován žádný trend v rámci čeledi. K změně potravní strategie z koprofágie na fytofágui došlo v evoluci pouze jedinkrát a to u dospělců podčeledi Lethrinae. Obligátní i fakultativní saprofágie vznikla v evoluci této skupiny pravděpodobně několikrát nezávisle na sobě u larev i dospělců. Dospělci i larvy některých druhů (např. většina zástupců rodů *Jekelius* a *Thorectes*) jsou obligátními koprofágy a lze je tak označit za potravní specialisty. Hanski & Cambefort (1991) uvádí, že je



pravděpodobné, že trus je nezbytný pro vývoj larev, pohlavní dozrání dospělců a možnost kladení vajec. Toto však zřejmě obecně neplatí. Tak například u druhů *Jekelius nitidus*, *J. lusitanicus* a *Thorectes baraudi* se larvy i dospělci živí žaludy a vývoj larev i reprodukce dospělců není nijak ovlivněna (Pérez-Ramon et al. 2007, Verdú et al. 2007, 2010). Pravděpodobně však platí, že u více druhů jsou larvy opravdu obligátními koprofágy, kdežto dospělci jsou pouze fakultativní koprofágové – např. rod *Geohowdenius* (Howden 1955, Guarnieri & Harpootlian 2013). Dospělci druhu *Anoplotrupes stercorosus* využívají jako potravní strategii koprofágií, saprofágií, fungivorii, frugivorii a jsou i nekrofilní, lze je tak označit za potravní oportunisty. Oportunismus jako adaptace je, vzhledem k nelétavosti některých druhů a jejich přirozenému prostředí, které je značně heterogenní a nepředvídatelné, značnou výhodou. Například žaludy se ve větším množství, umožňujícím je využít jako hlavní zdroj potravy, vyskytnou pouze v semenných letech (Whitney et al. 2004). Tato početně chudá skupina brouků je tedy velice bohatá na různé potravní strategie. Chrobákovití jsou také velice adaptabilní a při nedostatku vhodné potravy dokáží pragmaticky využít jiný zdroj potravy, který se nabízí.

## 5.6 Enoplotrupini a Geotrupini

Podčeď Geotrupinae je klasifikována do dvou tribů, Enoplotrupini a Geotrupini (Bovo & Zunino 1983, Zunino 1984b). V obou tribech nalezneme koprofágní zástupce (např. rod *Typhaeus* vs. rod *Geotrupes*) a někteří dospělci obou rodů vykazují sklony k nekrofilnímu (nekrofágnímu) chování (např. rod *Enoplotrupes* vs. druhy *Anoplotrupes stercorosus*, *Trypocopris vernalis*). Avšak saprofágie jako potravní strategie se vyvinula patrně pouze u tribu Geotrupini (např. rody *Cnemotrupes* a *Pelotrupes*). V rámci Enoplotrupini saprofágie jako potravní strategie není dle dostupných literárních zdrojů známa. Biologie zástupců tribu Enoplotrupini je velice málo známá a dostatečné informace máme pouze u druhu *Typhaeus typhoeus*. Informace o potravních strategiích ostatních zástupců tribu Enoplotrupini jsou velice chudé, založené pouze na několika málo terénních pozorováních. Saprofágie přesto může být evoluční novinkou v rámci tribu Geotrupini.

Dalším rozdílem je uložení vajíčka. Zatímco zástupci tribu Geotrupini kladou vajíčka přímo do připravené potravní koule, u tribu Enoplotrupini je vajíčko od potravy odděleno slabou vrstvičkou hlíny a je uloženo v samostatné komůrce. I toto tvrzení patrně nemusí být obecně platné, jelikož je založeno pouze na pozorování u druhu *Typhaeus typhoeus*. U ostatních zástupců tribu Enoplotrupini neznáme podobu hnízda a tedy ani umístění vajíčka v mateřské komůrce. Vajíčko mimo potravní kouli však ukládají také zástupci podčeledi Lethrinae. Je tedy pravděpodobné, že uložení vajíčka přímo do potravní koule je další evoluční novinkou tribu Geotrupini.

## 5.7 Dosud známé poznatky o biologii zástupců čeledi Geotrupidae

Biologie většiny rodů je prozkoumána na základě poznatků o středoevropských nebo severoamerických zástupcích. O biologii ostatních zástupců rodů či samostatných rodech z jiných než výše uvedených oblastí (např. Jižní a Střední Amerika, Asie) jsou známé poznatky v literatuře jen

velmi omezené, u některých chybí zcela. Bylo by vhodné v budoucnu zaměřit výzkum biologie zástupců čeledi Geotrupidae zejména na dosud neprozkoumané druhy, respektive rody. Veškeré známé literární poznatky o biologii zástupců čeledi Geotrupidae shrnuje připojená tabulka (viz. Tab. 3).

**Tab. 3:** Souhrn známých poznatků o biologii zástupců čeledi Geotrupidae

druh	geografické rozšíření	habitat	doba aktivity dospělců	péče o potomstvo	primární potrava dospělců	sekundární potrava dospělců	primární potrava	sekundární potrava larev	počet vaječ (komůrek)	přezimování	přeležování
<b>Geotrupinae</b>											
<i>Chelotrupes monus</i>	SP	les	XI.–III.	?	excr. (B, Ov, Or)	excr. (S, H)	excr. (B, Ov, Or)	excr. (S, H)	?	?	?
<i>Ceratophylus hoffmannseggii</i> , <i>C. martinezi</i>	PT, SP, MO	?	?	?	excr. (B, E)	excr. (Ov, Or, Ca, H, S)	excr. (B, E)	excr. (Ov, Or, Ca, H, S)	?	?	?
* <i>Baraudia</i>	Sardínie, Korsica, Menorca	?	VII.–XI.	?	excr. (Ov, Or, Ca)	?	excr. (Ov, Or, Ca)	?	?	?	?
<i>Anoplotrupes balyi</i>	sv USA	lesy	III.–X.	ano (Bi)	F	excr. (H), hníjící ovoce	?	?	5	larva	?
<i>Anoplotrupes hornii</i>	sv USA	otevřené biotopy	III.–X.	ano (Bi)	F	excr.	excr. (B)	excr. (H), hníjící listy	5	larva	?
<i>Anoplotrupes stercorosus</i>	Evropa, z RU, TR	lesy	IV.–X.	ano (Bi)	excr. (E, B, Ov, Ca, Ce, Cap, D, Or)	excr. (H, S), RP, F, N	excr. (E, B, Ov, Ca, Ce, Cap, D, Or)	excr. (H, S)	1 (více hnízd)	larva	?
* <i>Allotrupes</i>	AG, MO, TU	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?



* <i>Zuninoeus</i>	<i>Typhaeus typhoeus</i>	<i>Trypocopris vermalis</i>	<i>Thorectes</i> spp.	<i>Silphotrupes escorialensis</i>	<i>Silphotrupes punctatissimus</i>	* <i>Sericotrupes</i>	* <i>Renaudtrupes</i>	<i>Phelotrupes</i> spp.	<i>Pelotrupes</i> spp.	<i>Onithotrupes</i> spp.	<i>Odontotrupes</i> spp.
CR, IT, SL	Evr., z RU, MO	Evr., TR	j, jv Evr., s Afr.	PT, SP	PT, SP	s Afr., j a z Evr.	AG, MO	v Asie	j USA	stř. Am.	stř. a v Asie
?	lesy, otevřené biotopy,	lesy, otevřené biotopy	otevřené biotopy, lesy	?	?	?	?	?	otevřené biotopy	?	?
?	III. (II.)–	VI.–IX.	?	?	?	?	?	?	II.–?	?	?
?	ano (Bi)	ano (Bi)	?	?	?	?	?	?	ano (? Bi)	?	?
?	excr. (Ov, Or, Cap, Ce, D, zajič)	excr. (B, Ca, E, Ov)	excr. (Ov, Or, Ca, B)	excr. (B, E)	excr. (B, E, Ov, Or, Ce)	excr. (B, E)	excr. (Ov, Ca)	excr. (býložravců)	? F, ? excr.	excr. (Ce)	excr, (býložravců)
?	excr. (B, E, Ca), N	?	excr. (Ce, E, H), žaludy	?	excr. (H)	excr. (H, Ov)	žaludy	excr. (H), N	?	?	excr. (H)
?	excr. (Ov, Or, Cap, Ce, D, zajič)	excr. (B, E)	excr. (Ov, Or, Ca, B)	excr. (B, E)	excr. (B, E, Ov, Or, Ce)	excr. (B, E)	excr. (Ov, Ca)	excr.	RP, žaludy	?	excr.
?	excr. (B, E, Ca)	excr. (Ov, Ca), N	excr. (Ce, E, H), žaludy	?	excr. (H)	excr. (H, Ov)	žaludy	?	?	?	?
?	3–19 (více hnízd)	?	?	?	?	?	?	?	1–2	?	?
?	dospělec	larva	larva	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

		Lethrinae										
	<i>Lethrus</i> spp.	palearktická oblast	otevřené biotopy	III.-?	ano (Bi)	čerstvé části rostlin	?	RP	excr.	5-10	dospělec	dospělec
		Taurocerastinae										
	<i>Frickia</i> ssp.	j Am.	pampy	XII.-?	ano (Bi)	excr. (B, E, Ov)	excr. (Or, lama), ? RP, ? F	excr. (B, E, Ov)	excr. (Or, lama)	2-3	dospělec	?
*	<i>Taurocerastes</i>	j Am.	pampy	XII.-?	ano (Bi)	excr. (B, E, Ov)	excr. (Or, lama), ? RP, ? F	excr. (B, E, Ov)	excr. (Or, lama)	1	dospělec	?

**Vysvětlivky:** **excr.B** – *Bos* (tur), **Ca** – *Capra* (koza), **Cap** – *Capreolus* (srnec), **Ce** – *Cervus* (jelen), **D** – *Dama* (daněk), **E** – *Eguus* (kůň), **H** – *Homo* (člověk), **Ov** – *Ovis* (ovce), **Or** – *Oryctolagus* (králík), **S** – *Sus* (prase); **F** – Fungi (houby), **RP** – hnojící materiál rostlinného původu, **N** – nekrofilní / nekrofágní, **Bi** – biparentální, **Un** – uniparentální;

\* – rod je monotypický.

## 6 Závěr

Zliterární rešerše o biologii zástupců čeledi Geotrupidae, zaměřené především na potravní strategie taxonů z čeledi Geotrupidae vyplývají následující skutečnosti:

- primární potravní strategií čeledi Geotrupidae je koprofágie;
- koprofágie jako potravní strategie je známa i u jiných taxonů v rámci nadčeledi Scarabaeoidea (např. Scarabaeinae nebo Aphodinae);
- brouci využívají především trus velkých býložravých savců (*Bos*, *Capra*, *Cervus*, *Equus*, *Ovis*);
- v případě nedostatku vhodného trusu brouci využívají i trus menších býložravých savců (např. *Oryctolagus*) nebo všežravců (*Homo*, *Sus*);
- kromě koprofágie se v rámci čeledi vyvinuly i další potravní strategie – např. saprofágie, fytofágie, fungivorie a další;
- některé taxony zůstávají obligátními koprofágy (např. rod *Geotrupes*), jiné díky vlivům prostředí či nedostatku vhodné potravy postupně přešly k fakultativní koprofágii (např. druhy *Jekelius nitidus*, *J. lusitanicus* a *Thorectes baraudi*);

- u některých druhů jsou obligátně saprofágní dospělci i larvy (např. rod *Peltotrupes*), jedná se o sekundární potravní strategii;
- zatímco dospělci často využívají různé potravní strategie, larvy většinou zůstávají obligátně koprofágní (např. rod *Geohowdenius*);
- v rámci celé podčeledi Lethrinae je jako potravní strategie dospělců vyvinuta obligátní fytofágie, larvy jsou saprofágní;
- u některých zástupců podčeledi Geotrupinae (např. druh *Anoplotrupes stercorosus*) je vyvinuta fakultativní fungivorie a fakultativní frugivorie;
- některé taxony jsou nekrofilní či nekrofágní (např. druhy *Anoplotrupes stercorosus*, *Trypocopris vernalis*, rod *Enoplotrupes*);
- ke změně potravních strategií došlo v této čeledi pravděpodobně několikrát nezávisle na sobě;
- fytofágie je známa zatím pouze u dospělců podčeledi Lethrinae;
- saprofágie je známa u několika taxonů v rámci tribu Geotrupini, kdy mohou být saprofágní pouze dospělci, nebo dospělci i larvy a lze ji tak označit jako evoluční novinku tribu;
- většina zástupců využívá saprofágnii pouze jako fakultativní potravní strategii;
- u podčeledi Lethrinae a tribu Enoplotrupini je vajíčko uloženo mimo potravní kouli, u tribu Geotrupini je vajíčko uloženo přímo v potravní kouli, jedná se tak patrně o evoluční novinku tribu.

## 7 Literatura

- Andrijevskaja, N. J. 1950:** K ekologii zhuka-kravchika (*Lethrus apterus* Laxm.) v uslovyakh Dnepropetrovskoy oblasti USSR [To the ecology of the beetle *Lethrus apterus* Laxm. in conditions of the Dnepropetrovsk region of the USSR]. *Trudy Odesskogo Gosudarstvennogo Universiteta*, **3**: 33–35 (in Russian).
- 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 of London B, Biological Sciences*, **281**: 20141470.
- Baraud, J. 1992:** *Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe*. Société Linnéenne de Lyon, Lyon, France, 856 pp.
- Barbero, E., Palestini, C. & Rolando, A. 1999:** Dung beetle conservation: effects of habitat and resource selection (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Insect Conservation*, **3**: 75–84.
- Bertone, M., D. W. Watson, M. Stringham, J. Green, S. Washburn, M. Poore and M. Hucks. 2005:** Dung Beetles of Central and Eastern North Carolina Cattle Pastures. *North Carolina Cooperative Extension, North Carolina State University, Raleigh, NC*. [www.ces.ncsu.edu/depts/ent/notes/forage/guidetondungbeetles.pdf](http://www.ces.ncsu.edu/depts/ent/notes/forage/guidetondungbeetles.pdf).
- Beucke, K., A. & Choate, P. 2009:** Notes on the feeding behavior of *Mycotrupes lethroides* (Westwood) (Coleoptera: Geotrupidae), a flightless North American beetle. *The Coleopterists Bulletin*, **63**: 228–229.
- Beucke, K. A. 2009a:** Beetles (Coleoptera: Geotrupidae, Scarabaeidae, and Silphidae) in Burned and Unburned Pine Barrens in Long Island, New York. *Entomologica Americana*, **115**: 168–171.
- Beucke, K. A. 2009b:** *Phylogenetics, niche modeling, and biogeography of Mycotrupes (Coleoptera: Geotrupidae)*. Unpublished doctoral dissertation. University of Florida, Gainesville, 150 pp.
- Blanchard, F. 1888:** Some account of our species of Geotrupes. *Psyche: A Journal of Entomology*, **5**: 103–110.
- Błażejowski, F. 1956:** Chrząszcze trupożerne rezerwatu cisowego Wierzchlas [Dungbeetles in Wierzchlas reservation]. *Zeszyty Naukowe Uniwersytetu Mikołaja Kopernika w Toruniu*, **1**: 63–88 (in Polish).
- Blume, R. R. 1985:** A checklist, distributional record, and annotated bibliography of the insects associated with bovine droppings on pastures in America North of Mexico. *Southwestern Entomologist*, **9**: 1–55.
- Brown, W. J. 1927:** An annotated list of coprophagus Scarabaeidae in Oklahoma. *Proceeding Oklahoma Academy Science*, **7**: 24–28.

- Borowski, J., Byk, A. & Mokrzycki, T. 2016:** Beetles (Coleoptera) of the Rogów region. Part IX-superfamily Scarabaeoidea: Bolboceratidae, Geotrupidae, Lucanidae, Trogidae and Scarabaeidae. *World Scientific News*, **44**: 123–142.
- Bovo, B. & Zunino, M. 1983:** Nuovi generi di Geotrupini (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae) asiatici. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali Torino*, **1**: 397–416.
- Bouchard, P., Bousquet, Y., Davies, A. E., Alonso-Zarazaga, M. A., Lawrence, J. F., Lyal, C. H., Newton, A. F., Reid, Ch. A. M., Schmitt, M., Ślipiński, S. A. & Smith, A. B. 2011:** Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys*, **88**: 1–972.
- Boucomont, A. 1902:** Coleoptera Lamellicornia, Fam. Geotrupidae. In: **Wytsman, P. (ed.): Genera Insectorum Fascicule VII.** Verteneuil & Desmet, Bruxelles, 20 pp. + 1 pl.
- Boucomont, A. 1912:** *Coleopterorum catalogus: Scarabaeidae: Taurocerastinae, Geotrupinae.* Pars 46. Junk, Berlin, 47 pp.
- Brussaard, L. 1983:** Reproductive behaviour and development of the dung beetle *Typhaeus typhoeus* (Coleoptera, Geotrupidae). *Tijdschrift voor Entomologie*, **126**: 203–231.
- Brussaard, L. & Hijdra, R. D. 1986:** Some effects of scarab beetles in sandy soils of the Netherlands. *Geoderma*, **37**: 325–330.
- Brussaard, L. & Slager, S. 1986:** The influence of soil bulk density and soil moisture on the habitat selection of the dung beetle *Typhaeus typhoeus* in the Netherlands. *Biology and Fertility of Soils*, **2**: 51–58.
- Brussaard, L. 1987:** Kleptocopy of *Aphodius coenosus* (Coleoptera, Aphodiidae) in nests of *Typhaeus typhoeus* (Coleoptera, Geotrupidae) and its effect on soil morphology. *Biology and Fertility of Soils*, **3**: 117–119.
- Brussaard, L. & Visser, W. J. F. 1987:** Dung exploitation by the dung beetle *Typhaeus typhoeus* (Col., Geotrupidae). *Oecologia*, **72**: 21–27.
- Byk, A. 2004:** Zmiany liczebności zuka leśnego *Anoplotrupes stercorosus* (Hartm.) pod wpływem zalesień. (The effect of afforestations on population dynamics of *Anoplotrupes stercorosus* (Hartm.). *Sylvan*, **148**: 28–34 (in Polish, English abstract).
- Byk, A. 2005:** Zmiany liczebności zuka wiosennego *Trypocopris vernalis* (L.) (Coleoptera: Geotrupidae) pod wpływem zalesień (The effect of afforestation on population dynamics of *Trypocopris vernalis* (L.) (Coleoptera: Geotrupidae). *Leśne Prace Badawcze*, **3**: 51–59 (in Polish, English abstract).
- Byk, A. 2011:** Abundance and composition of Geotrupidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) in the developmental cycle of pine stands in Człuchów Forest (NW Poland). *Baltic Journal of Coleopterology*, **11**: 171–186.
- Byk, A. & Semkiw, P. 2010:** Habitat preferences of the forest dung beetle *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba, 1791) (Coleoptera: Geotrupidae) in the Białowieża Forest. *Acta Scientiarum Polonorum Silvarum Colendarum Ratio et Industria Lignaria*, **9**: 17–28.
- Bunalski, M. 1999:** *Die Blatthornkäfer Mitteleuropas (Coleoptera, Scarabaeoidea): Bestimmung. Verbreitung. Ökologie.* František Slamka, Bratislava, 80 pp.
- Burakowski, B., Mroczkowski, M. & Stefańska, J. 1983:** *Chrzęszcze – Coleoptera. Scarabaeoidea, Dascilloidea, Byrrhoidea i Parnoidea [Beetles – Coleoptera. Scarabaeoidea, Dascilloidea, Byrrhoidea and Parnoidea].* Katalog Fauny Polski, Warszawa, XXIII. **9**: 1–251.
- Carpaneto, G. M. & R. Mignani 1999:** A review of the Himalayan Thorectes (Coleoptera: Geotrupidae), with description of a new species from northern India. *Revue Suisse de Zoologie*, **106**: 1005–1012.
- Chiang, H. C. 1978:** Pest management in corn. *Annual Review of Entomology*, **23**: 101–123.
- Christie, J. R. 1930:** Notes on larval nemas from insects. *The Journal of Parasitology*, **16**: 250–256.
- Conti, E., Costa, G., Petralia, A. & Sobral, A. 1993:** Eco-ethological research on the Antarctic and Subantarctic fauna. 4. Biology of *Taurocerastes patagonicus* Phil. (Coleoptera, Geotrupidae). *Anales del Instituto de La Patagonia, Serie Ciencias Naturales, Punta Arenas, Chile*, **22**: 69–78.
- Crowson, R. A. 1955:** *The Natural Classification of the Families of Coleoptera.* Nathaniel Lloyd, London, 187 pp.
- Cunha, R. L., Verdú, J. R., Lobo, J. M. & Zardoya, R. 2011:** Ancient origin of endemic Iberian earth-boring dung beetles (Geotrupidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **59**: 578–586.
- Dawson, R. W. 1922:** A synopsis of the Scarabaeidae of Nebraska. *University Nebraska Studies*, **22**: 1–138.
- Davis, L. V. 1966:** Feeding habits and seasonal distribution of scarab beetles in the North Carolina Piedmont. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, **82**: 212–220.
- Dilling, C. I. 2007:** *Impact of imidacloprid and horticultural oil on non – target phytophagous and transient canopy insects associated with eastern hemlock, Tsuga canadensis (L.) Carrieré, in the southern Appalachians.* Unpublished MSc. thesis. University of Tennessee, Knoxville, 108 pp.

- Dilling, C., Lambdin, P., Grant, J. & Buck, L. 2007:** Insect guild structure associated with eastern hemlock in the southern Appalachians. *Environmental Entomology*, **36**: 1408–1414.
- Domínguez, M., Roig-Juñent, S., Tassin, J. J., Ocampo, F. C. & Flores, G. E. 2006:** Areas of endemism of the Patagonian steppe: an approach based on insect distributional patterns using endemism analysis. *Journal of Biogeography*, **33**: 1527–1537.
- Dormont, L., Rapior, S., McKey, D. B. & Lumaret, J. P. 2007:** Influence of dung volatiles on the process of resource selection by coprophagous beetles. *Chemoecology*, **17**: 23–30.
- Downie N. M. & Arnett R. H. Jr. 1996:** *The Beetles of Northeastern North America, Volumes 1 and 2*. Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida, 1721 pp.
- Drožová, D. 2011:** *Speciace rodu Lethrus (Coleoptera: Geotrupidae) ve východním Středomoří (Speciation of the genus Lethrus (Coleoptera: Geotrupidae) in Eastern Mediterranean)*. Unpublished MSc. thesis. Charles University, Praha, 93 pp (In Czech, English abstract).
- Drožová, D., Janšta, P., Šípek, P. & Král, D. in prep.:** Phylogeography of the earth-boring dung beetles of the genus *Lethrus* (Coleoptera: Geotrupidae) in the Eastern Mediterranean region.
- Emich, G. 1884:** Die metamorphose des *Lethrus apterus*. *Mathematische und Naturwissenschaftliche Berichte aus Ungarn*, **2**: 184–188.
- Erbeling, L. & Erbeling, M. 1984:** Faunistische und ökologische Untersuchungen zur Sukzession aasbesuchender Coleopteren im südlichen Eggebirge. *Decheniana*, **139**: 231–240.
- Fabre, I. H. 1907:** Les Géotrupes. *Souvenirs Entomologiques, Études sur l'instinct et les Moeurs des Insectes*, **5**: 168–214.
- Fabre, I. H. 1914:** *Bilder aus der Insektenwelt*. Stuttgart, Kosmos, 104 pp.
- Fabre, I. H. 1925:** Le Minotaure Typhée. *Souvenirs Entomologiques, Études sur l'instinct et les Moeurs des Insectes*, **10**: 1–73.
- Fincher, G. T. 1968:** *Ecological studies of dung beetles (Scarabaeidae: Coprinae) serving as intermediate hosts for nematode parasites of swine in south Georgia (with special reference to beetles of the genus Phanaeus)*. Unpublished doctoral dissertation, University of Georgia, Atlanta, 78 pp.
- Fincher, G. T., Stewart, T. B., & Davis, R. 1970:** Attraction of coprophagous beetles to feces of various animals. *The Journal of Parasitology*, **56**: 378–383.
- Finn, J. & Gittings, T. 2003:** A review of competition in north temperate dung beetle communities. *Ecological Entomology*, **28**: 1–13.
- Fischer von Waldheim, G. 1845:** Additamentum ad: Fr. Gebler, Generis *Lethrus* species russicas. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, **18**: 337–342.
- Frost, C. A. 1915:** June collecting in Maine. – (Coleoptera). *The Canadian Entomologist*, **47**: 141–145.
- Frost, C. A. 1929:** *Geotrupes horni* Blanchard. *Psyche*, **36**: 111.
- Frantsevich, L., Govardovski, V., Gribakin, F., Nikolajev, G., Pichka, V., Polanovski, A., Shevshenko, V. & Zolotov, V. 1977:** Astroorientation in *Lethrus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of Comparative Physiology*, **121**: 253–271.
- Germain, F., 1897:** Apuntes entomológicos. *Anales de la Universidad de Chile*, **3**: 287–300.
- 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**: 524–543.
- Grebennikov, V. V. & Scholtz, C. H. 2004:** The basal phylogeny of Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) inferred from larval morphology. *Invertebrate Systematics*, **18**: 321–348.
- Guarnieri, F. G. & Harpootlian, P. J. 2013:** An Illustrated Key to the Genus *Geotrupes* Latreille (Coleoptera: Geotrupidae) of Maryland Including Notes on *G. ulkei* Blanchard, a Rare Southern Species Recently Discovered in Morgan County, West Virginia. *The Maryland Entomologist*, **6**: 6–13.
- Gunter, N. L., Weir, T. A., Slipinski, A., Bocak, L. & Cameron, S. L. 2016:** If Dung Beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) Arose in Association with Dinosaurs, Did They Also Suffer a Mass Co-Extinction at the KPg Boundary? *PLoS ONE*, **11**: e0153570. doi:10.1371/journal.pone.0153570
- Halffter, G. & Deloya, C. 2007:** Primer caso de nidificación de un geotrupino (Scarabaeoidea: Geotrupidae) en cuevas: un fenómeno excepcional. *Acta Zoológica Mexicana*, **23**: 139–142.
- Halffter, G. & Matthews, E. G. 1966:** The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae. *Folia Entomologica Mexicana*, **12–14**: 1–312.
- Hamilton, J. & Schmitt, P. J. 1895:** Catalogue of the Coleoptera of Southwestern Pennsylvania, with Notes and Descriptions. *Transactions of the American Entomological Society*, **22**: 317–381.



- Hanski, I. & Cambefort, Y. 1991:** *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 481 pp.
- Harpootlian, P. J. 1995:** Notes and records of Scarabaeidae from the southeastern United States. *The Coleopterists' Bulletin*, **49**: 280.
- Harpootlian, P. J. 2001:** Scarab Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) of South Carolina. *Biota of South Carolina*, Clemson University, Clemson, **2**: 1–157.
- Henry, C., Prelle, A. & Drouet, J. 1986:** Population density, biomass and spatial patterns in dung beetles (Geotrupidae) in a deciduous forest of France. *Acta Oecologica. Oecologia Generalis*, **7**: 3–16.
- Hetmański T., Aleksandrowicz O., & Ziolkowski M. 2009:** Bycznik Typhaeus typhoeus L. (Coleoptera, Geotrupidae) w pokarmie sowy uszatej Asio otus L. na Pomorzu Środkowym (Minotaur Beetle Typhaeus L. (Coleoptera, Geotrupidae) in food of Long-eared owl Asio otus L. in the middle part of Pomerania (N Poland). *Chrońmy Przyrodę Ojczyzna*, **65**: 213–218 (in Polish, English abstract).
- Hidalgo, J. M., Bach, C., & Cárdenas, A. M. 1998:** II. Los Scarabaeoidea (Coleoptera) coprófagos de las comarcas naturales de la provincia de Córdoba: II. Trogidae, Geotrupidae y Scarabaeidae. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, **22**: 203–230.
- Hillert, O. 2004:** Lethrus (Paraletyrus) crassus sp. n. from Uzbekistan (Coleoptera: Geotrupidae). *Linzer Biologischer Beiträge*, **36**: 823–839.
- Hinson, K. R. 2011:** *Species diversity and seasonal abundance of Scarabaeoidea at four locations in South Carolina*. Unpublished Doctoral dissertation, Clemson University, Clemson, South Carolina, 102 pp.
- Holter, P. 2004:** Dung feeding in hydrophilid, geotrupid and scarabaeid beetles: Examples of parallel evolution. *European Journal of Entomology*, **101**: 365–372.
- Howden, H. F. 1952:** A new name for Geotrupes (Peltotrupes) chalybaeus LeConte, with a description of the larva and its biology (Scarabaeidae). *The Coleopterists' Bulletin*, **6**: 41–48.
- Howden, H. F. 1955:** *Biology and taxonomy of North American beetles of the subfamily Geotrupinae with revisions of the genera Bolbocerosoma, Eucanthus, Geotrupes and Peltotrupes (Scarabaeidae)*. Smithsonian Institution, United States National Museum, Washington, 187 pp.
- Howden, H. F. 1963:** Speculations on some beetles, barriers, and climates during the Pleistocene and pre-Pleistocene periods in some non-glaciated portions of North America. *Systematic Zoology*, **12**: 178–201.
- Howden, H. F. 1982:** Larval and adult characters of Frickius Germain, its relationship to the Geotrupini, and a phylogeny of some major taxa in the Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera). *Canadian Journal of Zoology*, **60**: 2713–2724.
- Howden, H. F. & Peck, S. B. 1987:** Adult habits, larval morphology, and phylogenetic placement of Taurocerastes patagonicus Philippi (Scarabaeidae: Geotrupinae). *Canadian Journal of Zoology*, **65**: 329–332.
- Jakovlev, V. 1890:** Zametka o rode Lethrus Scop. [Note about genus Lethrus Scop.]. *Trudy Russkago Entomologicheskago Obshchestva*, **24**: 561–569 (in Russian).
- Jameson, M. L. 1989:** Diversity of coprophagous Scarabaeidae (Coleoptera) in grazed versus ungrazed sandhills prairie in western Nebraska. *Papers in entomology, University of Nebraska State Museum*, **17**: 29–35.
- Jarmusz, M. & Bajerlein, D. 2015:** Anoplotrupes stercorosus (Scr.) and Trypocopris vernalis (L.) (Coleoptera: Geotrupidae) visiting exposed pig carrion in forests of Central Europe: seasonality, habitat preferences and influence of smell of decay on their abundances. *Entomologia Generalis*, **35**: 213–228.
- Jones, A. W. 1886.** Notes of Geotrupes opacus Hald. *Ent. Americana*, vol. 2, p. 80 [secondary record from Howden (1955)].
- Klemperer, H. G. 1978:** The repair of larval cells and other larval activities in Geotrupes spiniger Marsham and other species (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, **3**: 119–131.
- Klemperer, H. G. 1979:** An analysis of the nesting behaviour of Geotrupes spiniger Marsham (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, **4**: 133–150.
- Klemperer, H. G. y Lumaret, J. P. 1985.** Life-cycle and behavior of the flightless beetles Thorectes-sericeus Jekel, Thorectes-albarracinus Wagner, and Thorectes-laevigatus-cobosi Baraud (Col., Geotrupidae). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, **21**(4): 425–438 [secondary record from Martín-Piera & López-Colón (2000)].
- Knaus, W. 1916.** Notes on Strategus mormon. *Bull. Brooklyn Ent. Soc.*, vol. 11, pp. 79–83 [secondary record from Howden (1955)].
- Kočárek, P. 2003:** Decomposition and Coleoptera succession on exposed carrion of small mammals in Opava, the Czech Republic. *European Journal of Soil Biology*, **39**: 31–45.
- Kosztolányi, A., Nagy, N., Kovács, T., & Barta, Z. 2015:** Predominant female care in the beetle Lethrus apterus with supposedly biparental care. *Entomological Science*, **18**: 292–294.

- Kovacevic, Z. 1929:** The more important Pests of cultivated Plants in Slavonia and Bacher. *Verhandlungen der Deutschen Gesselschasft für Angewandte Entomologie*, **1929**: 33–41.
- Kovaleva, M. F.** Kravchik ili golobach, i sposoby borby s nim [Lethrus and ways to fight it]. *Nauchnoye plodovodstvo*. 1935. Byp. 4. Voronesh [secondary record from Nikolajev (2003)] (in Russian).
- Král, D. 2016:** Phelotrupes (Sinogeotrupes) annamiticus sp. nov. (Coleoptera: Geotrupidae) from Central Vietnam. *Folia Heyrovskyana*, **24**: 21–24.
- Král, D. & Hillert, O. 2013:** Three new Lethrus species close to *L. raymondi* (Coleoptera: Geotrupidae) from the Balkan Peninsula. *Acta Entomologica Musei Natioalis Pragae*, **53**: 219–244.
- Král, D. Malý, V. & Schneider, J. 2001:** Revision of the genera Odontotrupes and Phelotrupes (Coleoptera: Geotrupidae). *Folia Heyrovskyana Supplementum*, **8**: 1–178.
- Král, D. & Nikolajev, G. V. 2006:** Geotrupidae: Lethrinae. Pp. 93–95. In: **Löbl, I. & Smetana, A. (eds):** *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dasciloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea*. Apollo Books, Stenstrup, 690 pp.
- Král, D. & Olexa, A. 1996:** New and otherwise noteworthy Lethrus species from Central Asia and Afghanistan (Coleoptera: Geotrupidae). *Folia Heyrovskyana*, **4**: 49–65.
- Král, D., Rejsek, J., & Schneider, J. 2001:** Lethrus (Lethrus) ares sp. n. (Coleoptera: Geotrupidae) from Greece. *Klapalekiana*, **37**: 253–260.
- Krajčák, M. 2006:** *Checklist of Scarabaeoidea of the World. Anima.X, Supplement, 3*: 1–189
- Krajčák, M. 2012:** *Checklist of the world Scarabaeoidea. Anima.X, Supplement, 5*: 1–278.
- Krikken J. 1981:** Geotrupidae from the Nepal Himalayas. New flightless species of Geotrupes with a biogeographical discussion. *Senckenbergiana biologica*, **61**: 369–381.
- Kriska, N. A. & Young, D. K. 2002:** An annotated checklist of Wisconsin Scarabaeoidea (Coleoptera). *Insecta Mundi*, **16**: 31–47.
- Kuijten, P. 1960:** Verhaltensbeobachtungen am Dreihornmistkäfer (*Typhoeus typhoeus* L., Col. Scarab.). *Entomologische Zeitschrift*, **70**: 223–233.
- Kuhn, K. 2010:** Kartierung der dungbewohnenden Käferarten im Beweidungsgebiet des NSG Stadtwald Augsburg. *Berichte des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schwaben*, **114**: 102–115.
- Kühne, R. 1995:** Daten zur Biologie ausgewählter Geotrupes-Arten: *G. spiniger* MARSHAM, *G. vernalis* LINNÉ und *G. stercorosus* SCRIBA (Coleoptera, Scarabaeidae, Geotrupini). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, **42**: 343–367.
- Laessle, A. M. 1942:** *The Plant Communities of the Welaka Area: With Special Reference to Correlations Between Soils and Vegetational Succession. Vol. 4, No. 1*. University of Florida under the auspices of the Committee on University publications, Gainesville, 143 pp.
- Landin, B. O. 1955:** Zur Kenntnis der Morphologie und Ökologie der Entwicklungsstadien von *Geotrupes spiniger* Marsham (Col. Scarabaeidae). *Opuscula Entomologica*, **20**: 74–80.
- Lawrence, J. F., Ślipiski, A., Seago, A. E., Thayer, M. K., Newton, A. F. & Marvaldi, A. E. 2011:** Phylogeny of the Coleoptera based on morphological characters of adults and larvae. *Annales Zoologici*, **61**: 1–217.
- Lawrence, J. & Ślipinski, A. 2013:** *Australian beetles volume 1: morphology, classification and keys* (Vol. 1). Csiro Publishing, Collingwood, Australia, 561 pp.
- Leng, C. W. 1910:** Notes on Coleoptera collected in northern Georgia. *Journal of the New York Entomological Society*, **18**: 71–82.
- Lengerken, H.:** Die Instinktäußerungen der Pillendreherkäfer beim Anfertigen und Vergraben ihrer Pillen. *Urania*, **15**, 272–277, 1952 [secondary record from Teichert (1955)].
- Lengerken, H. von 1954:** *Die Brutfürsorge-und Brutpflegeinstinkte der Käfer*. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, 383 pp.
- Lobo, J. M., Jiménez-Ruiz, Y., Chehlarov, E., Guéorguiev, B., Petrova, Y., Král, D., Alonso-Zaragoza, M. Á. & Verdú, J. R. 2015:** The classification and phylogenetic status of *Jekelius* (Reitterius) punctulatus (Jekel, 1866) and *Jekelius* (Jekelius) brullei (Jekel, 1866) (Coleoptera: Geotrupidae) using molecular data. *Zootaxa*, **4040**: 187–203.
- Loding, H. P. 1935:** *Geotrupes ulkei* Blanchard. *Bulletin Brooklyn Entomological Society*, **30**: 108.
- López-Colón, J. I. 1981:** Contribución al conocimiento del género *Thorectes* Mulsant, 1842 (Coleoptera Scarabaeoidea). *Thorectes baraudi*, nueva especie español. *Nouvelle Revue d'Entomologie*, **11**: 277–286.
- López-Colón, J. I. 1989:** Algunas consideraciones sobre la morfología de la armadura genital masculina en el género *Thorectes* Mulsant, 1842 y sus implicaciones filogenéticas (Col. Scarabaeoidea, Geotrupidae). *Boletín del Grupo Entomológico de Madrid*, **4**: 69–82.

- López-Colón, J. I. 1992:** Notas taxonómicas y distrución geográfica de los representantes circumediterráneos del los *Thorectes* Muls. pertenecientes al subgénero *Silphotrupes* Jekel, 1866 (Coleoptera, Scarabaeoidea, Geotrupidae). *Giornale italiano di entomologia*, 6: 53–66.
- López-Colón, J. I. 1995:** El género *Thorectes* Mulsant, 1842 (Coleoptera: Scarabaeoidea, Geotrupidae) en la fauna europea. *Giornale Italiano di Entomologia*, 7: 355–388.
- Main, H. 1917:** Pupation of *Geotrupes typhoeus*. *Transactions of the Entomological Society of London, Proceedings*, 65: 90–91.
- Manne, A. H. 1908a.** Some observations at Southern Pines. *N. C. Ent. News*, vol. 19, pp. 286–289 [secondary record from Howden (1955)].
- Marczak, D. 2013:** Habitat selection by two species of dung beetle, *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba) and *Trypocopris vernalis* (L.) (Coleoptera: Geotrupidae), changes with stand age in a fresh pine forest. *Forest Research Papers*, 74: 227–232.
- Martín-Piera, F. & López-Colón, J. I. 2000:** Coleoptera, Scarabaeoidea I. In: **M. A. Ramos and J. L. Nieves-Aldrey eds.**: *Fauna Ibérica*, vol. 14, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 526 pp.
- Matuszewski, S., Bajerlein, D., Konwerski, S. & Szpila, K. 2010:** Insect succession and carrion decomposition in selected forests of Central Europe. Part 2: Composition and residency patterns of carrion fauna. *Forensic Science International*, 195: 42–51.
- Medvedev, S. I. 1974:** Sem. Scarabaeidae – Plastinchatousye [Family Scarabaeidae]. *Nasekomye i Kleschi – Vrediteli Selskokhoziaistvennykh Kultur*, 2: 18–60 (in Russian).
- Medvedev, S. I. & Nikolajev, G. V. 1972:** Opisaniye preimaginalnykh stadiy zhukov rodov *Trox* F. i *Lethrus* Scop. (Coleoptera: Scarabaeidae) i zametki po ikh biologiyi [Description of the preimaginal stage of the beetles *Trox* F. and *Lethrus* Scop. (Coleoptera: Scarabaeidae) and notes on their biology]. *Entomologicheskoye Obozreniye*, 3: 617–624 (in Russian).
- Moennich, H. 1939.** List of Coleoptera found living in and on various fungi. *Bull. Brooklyn Ent. Soc.*, vol. 34, pp. 155–157 [secondary record from Howden (1955)].
- Mohr, C. O. 1943:** Cattle droppings as ecological units. *Ecological Monographs*, 13: 275–298.
- Nabaglo, L. 1973:** Participation of invertebrates in decomposition of rodent carcasses in forest ecosystems. *Ekologia Polska*, 21: 251–270.
- Nikolajev, G. V. 1968:** Reviziya podroda *Ceratodirus* Fisch.-W. (Coleoptera: Scarabaeidae) [Revision of subgenus *Ceratodirus* Fisch.-W. (Coleoptera: Scarabaeidae)]. *Entomologicheskoye Obozreniye*, 48: 528–540 (in Russian).
- Nikolajev, G. V. 1975:** Neue und wenig bekannte Scarabaeiden-Arten aus dem palearktischen Faunengebiet (Coleoptera). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 67: 147–149.
- Nikolajev, G. V. 1980:** Opisaniye lichinok trech vidov plastinchatousykh (Coleoptera, Scarabaeidae) iz Kazakhstana [Description of larvae of three species of Scarabaeidae (Coleoptera) from Kazakhstan]. *Trudy Instituta Zoologiyi AN KazSSR Alma-Ata*, 39: 64–66.
- Nikolajev, G. V. 1987:** *Plastinchatousye zhuki (Coleoptera: Scarabaeoidea) Kazakhstana i Srednei Azii.* [Scarabaeoid beetles (Coleoptera) of Kazakhstan and Central Asia]. Izd. Nauka KazSSR, Alma-Ata, 232 pp (in Russian).
- Nikolajev, G. V. 2003:** *Zhuki-kravchiki (Scarabaeidae, Geotrupinae, Lethrini): biologiya, sistematika, rasprostraneniye, opredelitel* [Coleoptera (Scarabaeidae, Geotrupinae, Lethrini): biology, taxonomy, distribution, key]. Kazak universiteti, Almaty, 254 pp.
- Nikolajev, G. V., Král, D. & Bezděk A. 2016:** Family Geotrupidae Latreille, 1802. In: **Löbl, I. & Löbl, D. (eds):** *Catalogue of Palaearctic Coleoptera: Volume 3. Scarabaeoidea Scirtoidea Dascilloidea Buprestoidea - Byrrhoidea*. Brill, Leiden & Boston, 983 pp.
- Ohaus, F. 1904:** Zur Biologie des *Geotrupes vernalis* L. *Verhandlungen des Vereins für Naturwissenschaftliche Unterhaltung*, 12: 103–108.
- Ohaus, F. 1909:** Beiträge zur Kenntnis unserer einheimischen Roßkäfer. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 1909: 105–111.
- Olson, A. L., Hubbell, T. H., & Howden, H. F. 1954:** *The Burrowing Beetles of the Genus Mycotrupes (Coleoptera: Scarabaeidae)*. University of Michigan Press, Ann Arbor, 84 pp.
- Palestrini, C. & Zunino, M. 1985:** Osservazioni sul regime alimentare dell'adulto di alcune specie del genere *Thorectes* Muls. *Bolletino Del Museo Regionale Di Scienze Naturali Di Torino*, 3: 183–190.
- Park, O. 1931:** Studies in the Ecology of Forest Coleoptera. *Ecology*, 12: 188–207.

- Paulian, R. 1949:** Famille des Geotrupidae. Pp. 1013–1015. *In: Grassé, P. P. (ed.):* Traité de Zoologie. Tome 9. Insectes (Paléontologie, Géonémie, Insectes in ferieures et Coléoptères). Masson et Cie. Éditeurs, Paris, 1117 pp.
- Peña, L. E. 1968:** El Frickius costulatus Germain 1897, (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revista Universitaria Santiago*, **53**: 95–96.
- Pérez-Ramos, I. M., Marañón, T., Lobo, J. M. & Verdú, J. R. 2007:** Acorn removal and dispersal by the dung beetle *Thorectes lusitanicus*: ecological implications. *Ecological Entomology*, **32**: 349–356.
- Philippi, R. A., 1866:** Einige Insekten von Chile. *Stettiner Entomologische Zeitung*, **27**: 109 – 117.
- Pisano, E. 1981:** Bosquejo fitogeográfico de fuego-patagonia. *Anales del Instituto de la Patagonia*, **12**: 159–171.
- Pittino, R. 2011:** *Lethrus* (*Lethrus*) *liviaen.* sp. from European Turkey (Coleoptera: Geotrupidae). *Giornale Italiano di Entomologia*, **12**: 381–394.
- Plewińska B., 2007:** The effect of food odour on food preference, activity and density of dung beetle *Geotrupes stercorosus* (Scriba, 1791) in a mixed coniferous forest. *Polish Journal of Ecology*, **55**: 495–509.
- Price, D. L., Brennen, L. M. & Johnston, R. E. 2012:** Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae and Geotrupidae) communities of eastern Maryland. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **114**: 142–151.
- Ranz, R. R., Jiménez, R. G., Donoso, M. E., Millanao, R. P., Meza, V. M. & Schencke, M. R. 2017:** Dung Beetles of Chile, with Emphasis in La Araucania Region. *Insect Physiology and Ecology*. Downloaded from: <http://www.intechopen.com/books/insect-physiology-and-ecology>
- Reitter, E. 1890:** Analytische Uebersicht der bekannten *Lethrus*- Arten. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, **1890**: 289–295.
- Reitter, E. 1893:** Bestimmungs-Tabelle der Lucaniden und coprophagen Lamellicornen des palaearktischen Faunengebietes. *Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn*, **31**: 3–109.
- Rembialkowska, E. 1982:** Energy balance of the developmental period of *Geotrupes stercorosus* Scriba (Scarabaeidae, Coleoptera). *Ekologia Polska*, **30**: 393–427.
- Resh, V. & Cardé, R. 2003:** *Encyclopedia of Insects (Second Edition)*. Academic Press, Burlington, San Diego & London, xxxvi + 1132 pp.
- Richter, P. O. 1966:** *White grubs and their allies*. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, 219 pp.
- Rivera-Cervantes, L. E. & García-Real, E. 2015:** Primer registro de *Onthotrupes herbeus* (Jekel, 1865) (Coleoptera: Geotrupidae), para Jalisco, México (First new record of *Onthotrupes herbeus* (Jekel, 1865) (Coleoptera: Geotrupidae) for Jalisco, Mexico). *Dugesiana*, **22**: 267–269.
- Sánchez-Piñero, F. y Ávila, J. M. 1991:** Análisis comparativo de los Scarabaeoidea (Coleoptera) coprófagos de las deyecciones de conejo [*Oryctolagus cuniculus* (L.)] y de otros mamíferos. Estudio preliminar. *Eos*, **67**: 23–34 (in Spanish) [secondary record from Martín-Piera & López-Colón (2000)].
- Scholtz, C. H., & Browne, D. J., 1996:** Polyphyly in the Geotrupidae (Coleoptera: Scarabaeoidea): a case for a new family. *Journal of Natural History*, **30**: 597–614.
- Scholz, C. H. & Grebennikov, V. V. 2005:** Scarabaeiformia. Pp. 345–365. *In: Beutel, R. G. & Leschen, R. A. B. (eds): Coleoptera, Beetles, Volume 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adepaga, Myxophaga Polyphaga partim). Handbuch der Zoologie. Eine naturgeschichte der Stämme des Tierreichs. Band IV. Arthropoda: Insecta, Teilband 38.* Walter de Gruyter, Berlin – New York, 567 pp.
- Schoolmeesters P. 2017:** Scarabs: World Scarabaeidae Database (version Jan 2016). In: Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2016 Annual Checklist (Roskov Y., Abucay L., Orrell T., Nicolson D., Flann C., Bailly N., Kirk P., Bourgoin T., DeWalt R. E., Decock W., De Wever A., eds). Digital resource at [www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2016](http://www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2016). Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. ISSN 2405-884X.
- Schreiner, J. 1906:** Die Lebensweise und Metamorphose des Rebenschneider oder großköpfigen Zwiebelhornkäfers (*Lethrus apterus* Laxm.). *Trudy Russkago Entomologicheskago Obshchestva*, **37**: 197–208.
- Semenov, A. 1892:** Note sur la subdivision du genre *Lethrus* Scop. et description de deux especes nouvelles. *Trudy Russkago Entomologicheskago Obshchestva*, **26**: 232–244.
- Semenov, A. 1894:** Fragmenta monographiae generis *Lethrus* Scop. *Trudy Russkago Entomologicheskago Obshchestva*, **28**: 475–525.
- Semenov-Tian-Shanskij, A. & Medvedev, S. I. 1936:** Opredelitel zhukov-kravchikov (triba Lethrini sem. Scarabaeidae). Synopsis des genres et especes de la tribu Lethrini (fam. Scarabaeidae). Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemiye zoologicheskim institutom akedemiya nauk 18 [Keys to identification of the USSR fauna,

- published by the Institute of Zoology 18]. Moskva-Leningrad: Izd. ANSSR, 104 pp (in Russian, French title).
- Sikes, D. S. 2005:** Silphidae Latreille, 1807. Pp. 288-296. In: **Beutel, R. G. & Leschen, R. A. B. (eds): Handbook of Zoology, Volume IV: Arthropoda: Insecta, Part 38: Coleoptera, Beetles. Volume 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim).** Walter de Gruyer, Berlin & New York, 632 pp.
- Sikes, D. S. 2008:** Carrion beetles (Coleoptera: Silphidae). Pp. 749-758. In: **Capinera, J. L. (ed.): Encyclopedia of Entomology, 2nd Edition.** Springer, Berlin, 4346 pp.
- Slavík, B. 1997:** *Vitis vinifera* L. *Květena ČR*, **5**: 442–444.
- Smith, A. B. 2003:** *Checklist of the Scarabaeoidea of the Nearctic Realm. Papers in Entomology, Volume 3.* University of Nebraska State Museum, Lincoln, 74 pp.
- Smith, A. B. 2009:** *Checklist and nomenclatural authority file of the Scarabaeoidea of the Nearctic Realm.* Canadian Museum of Nature, Ottawa, 97 pp.
- Smith, A. B. T., Hawks, D. C. & Heraty, J. M., 2006:** An overview of the classification and evolution of the major scarab beetle clades (Coleoptera: Scarabaeoidea) based on preliminary molecular analyses. *The Coleopterists' Bulletin*, **60**: 35–46.
- Smith, A. E. 2002:** *Saprophytic Scarabaeidae (Coleoptera) as generalists or specialists: community structure and the volatile chemical profile of decomposing dung, carrion and fungi.* Unpublished doctoral dissertation, The Ohio State University, Columbus, 101 pp.
- Smith, A. E. & Horn, D. J. 2001:** Response of selected saprophytic Scarabaeidae to natural and synthetic odors found in decomposing dung, carrion, and fermented fungi.
- Spaney, A. 1910:** Beiträge zur Biologie unserer einheimischen Roßkäfer. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, **1910**: 625–634.
- Staines, C. L., Jr. 1984:** An annotated checklist of the Scarabaeoidea (Coleoptera) of Maryland. *Maryland Entomologist*, **2**: 79–89.
- Stebnicka, Z. 1976:** *Žukowate – Scarabaeidae. Grupa podrodzin: Scarabaeidae laparosticti. Klucze do oznaczania owadów Polski. Część XIX. Zeszyt 28 a [– Scarabaeidae. Group of subfamilies: Scarabaeidae laparosticti. Key to identification of Polish insects. Part XIX. Issue 28 a].* Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, 139 pp (in Polish).
- Šípek, P., Drožová, D., Janšta, P. & Král, D. 2015:** Jak dlouho žije chrobák? Neobvyklé pozorování z jednoho neúspěšného pokusu. [How long does a dung beetle live? Unusual observations from one unsuccessful attempt]. *Živa*, **1**: 30–31 (in Czech).
- Tarnani I. 1900:** Kravchik (Lethrus apterus Laxm.) [Lethrus apterus Laxm.]. *Zapiski Novo Aleksandriyskogo Instituta Selskogo Khozyastva i Lesovodstva*, **13**: 1–45.
- Teichert, M. 1955:** Biologie und Brutfürsorgemaßnahmen von Geotrupes mutator Marsch. und Geotrupes stercorarius L. (Col. Scarab.) *Wissenschaftliche Zeitschrift der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg*, **5**: 187–217.
- Teichert, M. 1956:** Nahrungsspeicherung von Geotrupes vernalis L. und Geotrupes stercorosus Scriba (Coleopt. Scarab.). *Wissenschaftliche Zeitschrift der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg*, **5**: 669–672.
- Teichert, M. 1957:** Soziale Instinkthandlungen einheimischer Geotrupini bei der Anlage ihrer Brutbauten. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg*, **6**: 1045–1048.
- Teichert, M. (1959):** Die bodenbiologische Bedeutung der coprohagen Lamellicornier. *Wiss. Z. Univ. (Halle-Wittenberg) Math.-Naturwiss. Reihe* **8**: 879–882. [secondary record from Kühne 1995].
- Tesař, Z. 1957:** *Brouci listoroží, Lamellicornia. Díl II. Scarabaeidae – vrubounoviti, Laparosticti. Fauna ČSR 11.* [Beetles, Lamellicornia. Part II. Scarabaeidae - scarabs, Laparosticti. Fauna of the Czechoslovak Republic 11.]. NČSAV, Praha, 326 pp (in Czech).
- Tilavov, T. & Khamraev, A. S. 2000:** Lethrus beetles – dangerous pests of field crops in the south of Uzbekistan. *Zashchita i Karantin Rastenii*, **5**: 36–37.
- Tischler, W. H. 1976:** Untersuchungen über die tierische Besiedlung von Aas in verschiedenen Strata von Waldökosystemen. *Pedobiologia*, **16**: 99–105 [secondary record from Marczak (2013)].
- Trotta-Moreu, N., Montes de Oca, E. & Martínez, I. M. 2007:** Ecological and Reproductive characteristics of Geotrupes (Halffterius) rufoclavatus Jekel 1865 (Coleoptera: Geotrupidae: Geotrupinae) on the Cofre de Perote Volcano (Veracruz, Mexico). *The Coleopterists Bulletin*, **61**: 435–446.
- Ulykpan, K. 1984:** Khozyaystvennoye znacheniyе pochvoobitayushchikh byespozvonochnykh sukhikh i pustinnykh styepyye Mongol'skoy narodnoy respubliky [The economic importance of soil-inhabiting

- invertebrates of the dry and desert steppes of the Mongolian People's Republic]. *Nasekomiye Mongolii*, **9**: 7–20 (in Russian).
- Verdú, J. R., Casas, J. L., Cortez, V., Gallego, B. & Lobo, J. M. 2013**: Acorn consumption improves the immune response of the dung beetle *Thorectes lusitanicus*. *PLoS ONE*, **8**: e69277. doi:10.1371/journal.pone.0069277.
- Verdú, J. R. & Galante, E. 2000**: Taxonomía y biogeografía de los *Thorectes* Mulsant del subgénero *Silphotrupes* Jekel. Descripción de una especie nueva (Scarabaeoidea, Geotrupidae, Geotrupinae) (. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, **24**: 195–206.
- Verdú, J. R. & Galante, E. 2004**: Behavioural and morphological adaptations for a low-quality resource in semi-arid environments: dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) associated with the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Journal of Natural History*, **38**: 705–715.
- Verdú, J. R., Galante, E., Lumaret, J. P. & Cabrero-Sañudo, F. J. 2004**: Phylogenetic analysis of Geotrupidae (Coleoptera, Scarabaeoidea) based on larvae. *Systematic Entomology*, **29**: 509–523.
- Verdú, J. R., Lobo, J. M., Numa, C., Pérez-Ramos, I. M., Galante, E. & Marañón, T. 2007**: Acorn preference by the dung beetle, *Thorectes lusitanicus*, under laboratory and field conditions. *Animal Behaviour*, **74**: 1697–1704.
- Verdú, J. R., Numa, C., Lobo, J. M. & Pérez-Ramos, I. M. 2011**: Acorn preference under field and laboratory conditions by two flightless Iberian dung beetle species (*Thorectes baraudi* and *Jekelius nitidus*): implications for recruitment and management of oak forests in central Spain. *Ecological entomology*, **36**: 104–110.
- Vrezec, A., Kapla, A., Pirnat, A. & Ambrožič, Š. 2005**: Primerjava številčnosti govnačev (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae) v Sloveniji: uporaba popisne metode za hrošče z zemeljskimi pastmi na širšem območju [Relative activity abundances of the dor beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae) in Slovenia: A large – scale application of the survey method using pitfall traps]. *Acta Entomologica Slovenica*, **13**: 145–164 (in Slovenian).
- Webster, R. P., Sweeney, J. D. & DeMerchant, I. 2012**: New Coleoptera records from New Brunswick, Canada: Geotrupidae and Scarabaeidae. *ZooKeys*, **179**: 27–40.
- Whitney, E. N., Means, D. B. & Rudloe, A. 2004**: *Priceless Florida: natural ecosystems and native species*. Pineapple Press Inc., Atlanta, Georgia, 423 pp.
- Warnke, G. 1931**: Experimentelle Untersuchungen über den Geruchssinn von *Geotrupes silvaticus* Panz. und *Geotrupes vernalis* Lin. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, **14**: 121–199.
- Wilson, E. O. 1971**: *The insect societies*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 398 pp.
- Woodruff, R. M. 1973**: The scarab beetles of Florida (Coleoptera: Scarabaeidae). Part I. The Laprostiti (Subfamilies: Scarabaeidae, Aphodiinae, Hybosoridae, Codeinae, Geotrupidae, Acanthoceras). *Arthropods of Florida and Neighboring Land Areas*, **8**: 1–220.
- Young, F. N. 1950**: Notes on the habits and habitat of *Geotrupes chalybaeus* LeConte in Florida. *Psyche: A Journal of Entomology*, **57**: 88–92.
- Young, F. N., Hubbell, T. H., & Hayne, D. W. 1955**: Further notes on the habits of *Geotrupes* (Coleoptera: Geotrupidae). *Psyche*, **62**: 53–54.
- Ziani, S., Bezděk, A., Branco, T., Hillert, O., Jákl, S., Král, D., Mantič, M., Rößner, E. & Sehnal, R. 2015**: New country records of Scarabaeoidea (Coleoptera) from the Palaearctic Region. *Insecta Mundi*, **0409**: 1–36.
- Zunino, M. 1973**: Il genere *Ceratophyus* Fisch. (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Bollettino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, **1973**: 9–39.
- Zunino, M. 1984a**: Analisi sistematica e zoogeografica della sottofamiglia Taurocerastinae Germain [Systematic and zoogeographic analysis of the subfamily Taurocerastinae Germain]. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, **2**: 445–464.
- Zunino, M. 1984b**: Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche [Systematics of genus of Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae), fylonesis of subfamily and biogeographic considerations]. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, **2**: 9–162 (in Italian, English abstract).
- Zunino, M. 1991**: Food relocation behaviour: a multivalent strategy of Coleoptera. *Advances in Coleopterology*, **1991**: 297–314.
- Zunino, M. & Barbero, E. 1993**: Beetles, cattle, grasslands: Some deontological considerations. *Folia Entomologica Mexicana*, **87**: 95–101.