

„Jen trochu blíže, Hrdobci...“ aneb ne každý hovnivál válí

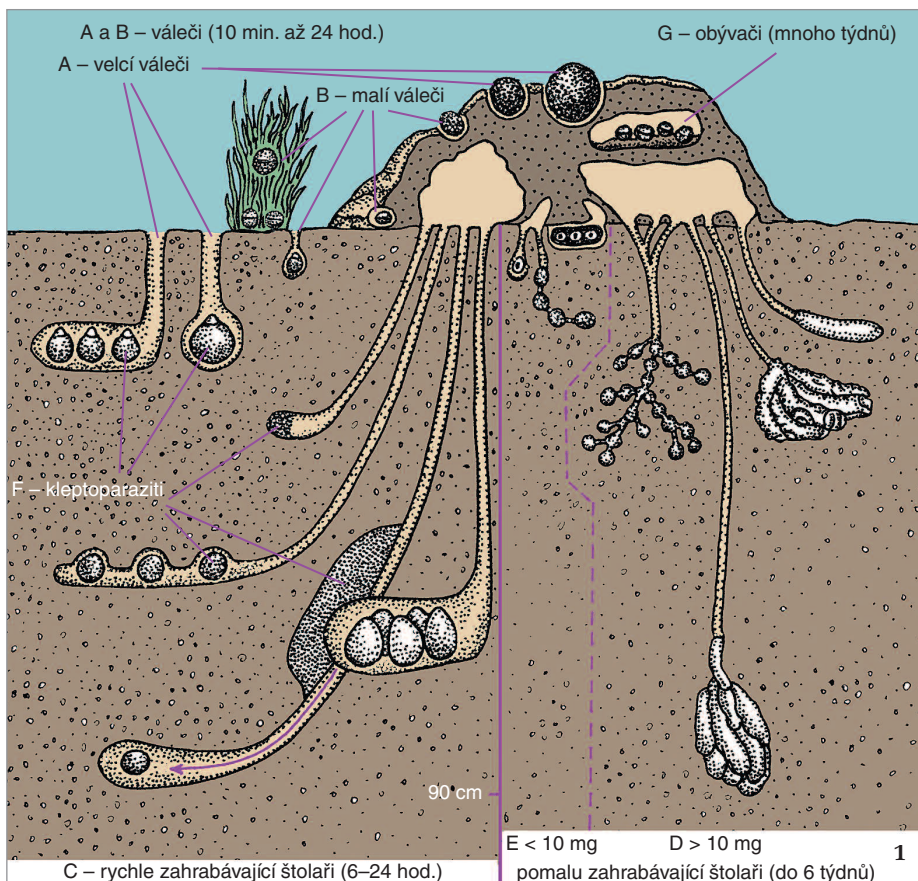
Ačkoli se exkrement stal v naší společnosti synonymem pro něco nepříjemného, z hlediska ekologie jde o zajímavý habitat obývaný značným počtem druhů (až 150 i více druhů hmyzu na lokalitu), ale také enormním počtem jedinců (až k 1 000 kusů hmyzu/1,5 litru substrátu v jednom časovém úseku, viz Sládeček a kol. 2013). Trus, společně s mršinami, hniječnými houbami a ovocem patří mezi tzv. efemérní stanoviště. Ta vznikají náhodně, bodově a nabízejí svým kolonizátorům obrovské množství, byť časově omezené energie. Z hlediska druhového a početního zastoupení představují v exkrementech nejvýznamnější skupiny bakterie, houby a hmyz, přičemž nejvíce pozornosti bylo prozatím věnováno hmyzu – nejpočetnější jsou brouci a dvoukřídlí. Velká část druhů dvoukřídlých, jejichž larvy se vyvíjejí v trusu, patří v dospělosti mezi trapiče dobytka nebo přímo škodí sáním krve (Skidmore 1985). Jinak je ekologie koprofilních (v trusu se vyskytujících) dvoukřídlých relativně jednotvárná. Se zajímavější ekologií a etologií se můžeme setkat u koprofilních brouků.

Dosud nejlépe prostudovanou, a dá se říci i nejzajímavější koprofilní skupinou vůbec jsou brouci, a to zvláště tzv. dung beetles. Tento anglický termín je jakžtakž synonymem pro současné pojetí českého slova hovnivál, které sice nebylo moc šťastně zvoleno (a po zbytek článku ho nahradím souslovím koprofágní brouk), ale momentálně označuje chrobáky (*Geotrupi-*

dae, ca 150 koprofágních druhů), hnojníky (podčeleď *Aphodiinae* čeledi vrubounovití – *Scarabaeidae*, ca 1 500 koprofágních druhů) a vrubouny (podčeleď *Scarabaeinae*, více než 5 000 koprofágních druhů; Hanski a Cambefort 1991). Obecně se dospělci a larvy těchto tří skupin v drtivé většině živí přímo trusem (koprofagie). Ostatní skupiny koprofilních brouků jsou



1 Diverzita hnízdních typů koprofágních brouků. Písmeno značí funkční skupinu – detailnější dělení tří hlavních skupin, blíže v textu. Čas udává maximální délku pobytu a práce dospělců na potravním zdroji. A – velcí váleči (>400 mg suché hmotnosti dospělého), např. rod vruboun (*Scarabaeus*), B – malí váleči (<400 mg suché váhy dospělého), např. výkalník vrubounovitý (*Sisyphus schaefferi*, obr. 5 na str. 229), C – rychle zahrabávající štoláři, např. výkalník pečlivý (*Copris lunaris*), D – velcí pomalu zahrabávající štoláři (>10 mg), např. rod chrobák (*Geotrupes*), E – malí pomalu zahrabávající štoláři (<10 mg), např. rod lejnožrout (*Onthophagus*), F – kleptoparaziti, např. hnojník rudonohý (*Aphodius rufipes*, syn. *Acrossus rufipes*, viz obr. 4), G – obývači, např. většina zástupců rodu hnojník (*Aphodius*). Kresbila a upravila M. Chumchalová podle: I. Hanski a Y. Cambefort (1991)
2 Váleči – styl válení v rodu *Kheper*. Provincie Limpopo, Jihoafrická republika. Foto F. X. J. Sládeček



omnivorní (všežraví) suchozemští vodmilové (*Hydrophilidae* – dospělec je koprofágní, larva dravá) a draví drabčáci (*Staphylinidae*) a mršníci (*Histeridae*), kteří na exkrementech loví larvy jiného hmyzu.

Hnízdění

Koprofágní brouci (nebo lépe většina jejich druhů) vynikají ve světě hmyzu značnou investicí do potomstva, při níž často samec a samice spolupracují. Tato investice spočívá v zajištění dostatku trusu pro larvální vývoj a také ve stavbě většinou podzemních hnízd (Halffter a Edmonds 1982). V těchto hnízdech, která mají tvary od jednoduché komory po rozvětvenou síť chodeb, připraví samice z trusu plodové útvary, do nichž naklade vajíčka (obr. 1). Tyto útvary mohou být vejčité až hruškovité (plodová koule, anglicky brood ball) nebo samice pouze nacpe trus do slepé chodby, a tak vznikne útvar podobný páruku (plodová masa, brood mass). Tvar hnízda a útvarů v něm samozřejmě závisejí na druhu, nebo spíše rodu brouka. Samice některých druhů zůstává v hnízdě do ukončení vývoje larev a o tyto plodové

útvary pečuje, např. je čistí od plísni. Při napadení hnízda dokonce stridulací varuje larvy.

V plodových koulích žije vždy pouze jedna larva (omezení konkurence), v plodových masách jich může být více, ale zůstávají oddělené. Larvy koprofágních brouků si nejprve ve svém útvaru vykusují komůrku, v níž se pohybují za přispění nápadného hrbu na dorzální straně těla. V případě poškození stěny plodového útvaru si ho umějí vyspravit pomocí vlastních výměšků.

Po vytvoření komůrky zahájí larvy cyklus vylučování nestrávených zbytků, jež opět požírají. Jelikož mají bakteriální symbionty, kteří jim pomáhají štěpit celulózu, je původní trus s každým průchodem střevem obohacován dusíkem. Velké larvy dokáží úspěšně dokončit vývoj na poměrově výrazně menším množství potravy než srovnatelné velké larvy např. zlatohlávků (*Cetoniinae*) nebo nosorožníků (*Dynastinae*; Hanski a Cambefort 1991), které mají sice rovněž střevní symbionty, ale svůj peletovitý trus již nekonzumují, takže se dusíkem opakovaně nedotují.

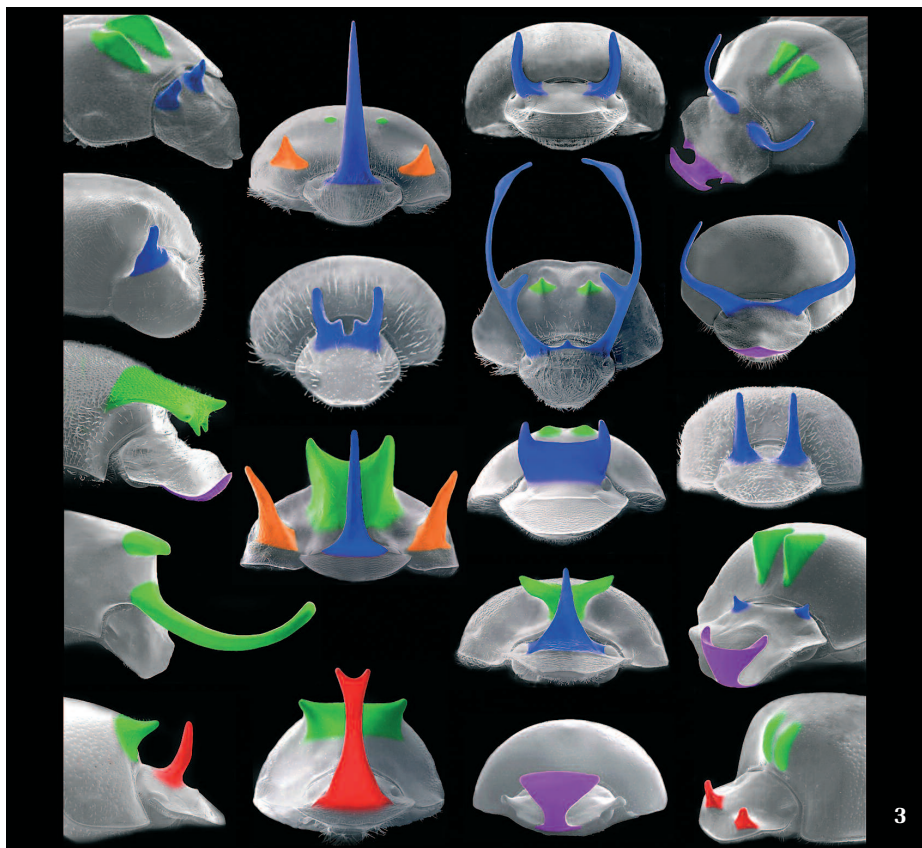
Vývoj koprofágních brouků probíhá ve srovnání s ostatními vrubouny také nesmírně rychle, trvá nejvýše jeden rok. Za tuto rychlost platí dospělec nutností vlastního výkrmu k dokončení vývinu gonád, než může začít s hnízděním.

Válející a neválející „hovniváli“

Jelikož brouci tvoří hnízda ve většině případů mimo exkrement, je nutné trus přemístit (relokovat) tam, kde hnízda stavějí. Tímto přesunem brouci jednak odeberou potřebnou potravu pro larvy, ale trus i jemu vysuší, protože vysoká vlhkost čerstvého trusu je pro jejich larvy letální.

Podle metodiky relokace se koprofágní brouci dělí do tří skupin, které nemají v české literatuře ustálená jména. Pokusím se tedy o překlady.

● První skupinou jsou váleči (anglicky rollers). Tito brouci vytvoří na potravním zdroji více či méně sférický objekt a odvalí ho pryč (válejí pozpátku zadními nohama, obr. 2), přičemž cestu určují pomocí polarizovaného světla (slunečního nebo hvězdného; Dacke a kol. 2013). Tvorba koule na potravním zdroji probíhá buď drolením a slepováním odrolených kousků trusu, nebo vykrojením velkého kusu a následnou úpravou do finální podoby. Válení často iniciuje samec, aby přilákal potenciální partnerku, která se pak na vytvořené kouli veze. U některých druhů naopak při válení spolupracují obě pohlaví. O hotovou kouli bývá často sveden urputný boj, někdy i mezi příslušníky dvou různých druhů. V rámci jednoho druhu probíhá boj mezi jedinci stejného pohlaví, čili pokud válejšího samce přemůže jiný samec, tak s tímto vítězem samice na kouli pokračuje dál. Pokud ji porazí jiná samice, samec neprotestuje a pokračuje s novou partnerkou. Jak je patrné, brouci neodmítanou cizí, i ručně vytvořenou kouli, pouze si ji upraví do dokonale kulatého tvaru. Koule váží vždy několiknásobek hmotnosti brouka (rekordně 72násobek). V jisté vzdálenosti brouci svou kouli zahrabou a spáří se. Samec následně vznikající hnízdo opustí a samička tvoří v podzemí jednu



až několik plodových koulí, do kterých klade vajíčka. Tyto plodové koule mívají většinou tvar hrušky (klade se do úzké špičky). Poté samička hnízdo opouští také, nebo i několika druhů zůstává a pečuje o plodové koule. Z našich druhů se mezi váleče řadí výkalkník vrubounovitý (*Sisyphus schaefferi*, obr. 5), jinak sem patří legendární vruboun posvátný (*Scarabaeus sacer*).

● Druhou skupinou jsou štoláři (tunnelers – sice bychom mohli použít i překlad tuneláři, nicméně tento pojem je v naší kultuře už spjat s jinou, na rozdíl od aktivity brouků nekalou činností). Hlubí chodby a stavějí hnízda přímo vertikálně pod exkrementem (přičemž jeden pár brouků přemístí někdy až 1 kg trusu). Podle postupu při tvorbě hnízda se dělí na dvě podskupiny: rychle zahrabávající štoláře (fast-burying tunnelers) a pomalu zahrabávající štoláře (slow-burying tunnelers), viz dále. Spárování iniciuje většinou samice, když začne vyhrabávat chodbu a samec se k ní připojí. Samec pracuje v podzemí a samec přináší trus z povrchu. Když zrovna nenosí trus, tak hlídá samici před ostatními samci. U štolářů došlo k evoluci bohatého spektra nádherných samčích zbraní (rohů, obr. 3), které využívají při přetlačování v chodbách (Emlen a kol. 2005). Tyto rohy vedly k vývoji druhé strategie, kdy se samice s podřadnými rohy prohrabávají do hnízd bokem (mimo hlídajícího samce), spáří se se samicí a stejnou cestou hnízdo opouští (Rasmussen 1994). O potomstvu rozhodne množství spermií vpravených do samičky. Taktika hlídajícího samce je pak naprosto neúčinná a vzácná ve velmi hustých populacích. Jde tady o obdobu strategie hlídajícího samce/plíživý znásilňovač.

Rychle zahrabávající štoláři nejprve nashromáždí všechnen trus potřebný ke stavbě hnízda. Poté započnou s vyhrabá-

3 Diverzita samčích rohů štolářů rodu lejnožrout (*Onthophagus*). Stejnou barvou jsou vyznačeny rohy vyrůstající ze stejného místa (homologie).

Podle: D. Emlen a kol. (2005), s laskavým svolením autorů

4 Strategii kleptoparazitismu využívá také hnojník rudonohý, jeden z našich největších hnojníků, který okrádá hnízda chrobáků rodu *Geotrupes*. Foto F. Trnka

5 Výkalkník vrubounovitý patří mezi malé váleče. V dnešní době je to jediný váleč v naší fauně. Žije na písčitéch lokalitách, především na jižní Moravě. Foto F. Trnka

6 Rychle zahrabávající štolář výkalkník *Copris hispanus*. U nás se vzácně vyskytuje příbuzný výkalkník pečlivý (*C. lunaris*), který se liší tvarem rohu a štítu. Foto P. Šípek

ním podzemní komory, kde tvoří plodové koule, kterých mají vždy konstantní počet – takto pracují třeba zástupci rodu *Copris* (obr. 6), jako u nás žijící výkalkník pečlivý (*C. lunaris*). Pomalu zahrabávající štoláři nejprve vyhloubí chodbu, do níž postupně zatahují a cpou trus (spíš používají plodové masu). Velikost jejich hnízda tedy závisí na množství, které jim v původním potravním zdroji zůstane. Když jsou s tím hotovi, začínají hloubit další chodbu. Jejich hnízda mají rozdílný počet larev v závislosti na množství dostupného trusu – u nás např. zástupci rodu lejnožrout (*Onthophagus*) a chrobáci rodu *Geotrupes*.

● Poslední skupinou jsou obývači (dwellers), kteří trus nepřemísťují a stavějí hnízda přímo v exkrementu, nebo jejich larvy v něm volně žijí (v České republice většina zástupců hnojníků rodu *Aphodius*). Jejich strategie ale musí nutně brát v úvahu vysokou míru kompetice o zdroj (platí pro brouky, kteří se vyskytují spolu s ostatními

relokujícími skupinami). Využívají proto trus starý a suchý (nevhodný pro přemístění), navíc často hnízdí v období, kdy se nevyskytují ostatní relokující brouci.

Mezi štoláři a obývači nacházíme i několik druhů, kteří kradou ostatním jejich relokovaný trus. Většinou tak činí užiráním nashromážděných zásob nebo likvidací vajíčka hostitele a nahrazením vajíčkem vlastním (Martin-Piera a Lobo 1993). Tito brouci jsou někdy vyčleňováni do samostatné skupiny kleptoparazitů. Ačkoli je toto chování rozvinuté u řady druhů, neexistuje patrně žádný primární kleptoparazit a krádeže brouci provádějí jen příležitostně (fakultativně).

Čím se živí koprofágní brouci

Úvodní tvrzení o nesmírné energetické bohatosti trusu dozajista pobouřilo mnohé čtenáře, jelikož trus sám o sobě jsou přece energeticky chudé či nestravitelné deriváty celulózy, nepotřebné zbytky potravy. Nabízí se proto otázka, co koprofágní brouci udržuje při životě.

Koprofágie jako specializace na konzumaci trusu, především savčího, vznikla koncem druhohor ze saprofagie, přičemž původně konzumovaný substrát byl značně podobný humusu rostlinného původu. Ten jsou dosud schopni využívat někteří chrobáci. S příchodem třetihor a masivní radiací savců se objevil nový, relativně neobydlený a hojný potenciální zdroj potravy – savčí trus (Hanski a Cambefort 1991). Trus sám o sobě obsahuje, kromě zpravidla vysokého obsahu vody, dvě hlavní složky – hrubé celulózní částice nestrávené producentem, a malé jemné částice jako epitelální buňky ze střev, bakterie a potažmo producentovy symbionty. Malé částičky jsou bohaté na dusík a díky tomu má trus mnohem menší poměr C/N než rostlinná hmota nebo třeba humus (Holter a Scholtz 2007). Právě tyto částičky konzumují dospělci, jejichž ústní ústrojí je specificky adaptováno na filtraci malých částic z vlhkého trusu (velikost v řádu mikrometrů, lineárně závislá na velikosti brouka). Naopak larvy mají tvrdé kousací ústní ústrojí (podobné jako ostatní larvy vrubounovitých), jelikož se živí trusem většinou již suchým.

Vzhledem k nutnosti výkrmu před započtením hnízdění se u koprofágních brouků



často vyskytuje změna v preferenci trusu v průběhu jejich života. V době, kdy se vykrmují, dospělci s oblibou navštěvují trus omnivorů nebo predátorů bohatý na dusík, zatímco v období hnízdění upřednostňují trus býložravců – hlavně kvůli velikosti exkrementů (velké množství potravy pro larvy).

Kromě obvyklé kolonizace trusu kopytníků najdeme u koprofágních brouků řadu specializací na jiné typy trusu. Příkladem mohou být brouci držící se srsti lenochodů a využívající jejich chování, kdy zhruba jednou za týden vyloučí trus a následně ho zahrabou, nebo brouci přizpůsobující se v odpadních norách hlodavců (většina původních druhů prérií Severní Ameriky). „Nejpikantnější“ je však pro člověka tzv. scarabiasis (Karthikeyan a kol. 2008), kdy brouk zalézá a žije (naštěstí jen fakultativně) v lidském rektu, což se stává v indických venkovských oblastech.

Egyptské úvahy o nesmrtelnosti brouka

Výjma obskurního výskytu scarabiasis jsou koprofágní brouci lidem spíše prospěšní, ba až nepostradatelně užiteční. Jde především o schopnost většiny druhů odstraňovat trus. Díky tomu jsou koprofágové schopni výrazně snižovat počty dvoukřídlých, kteří se vyvíjejí v trusu.

Naši laické veřejnosti neznámý, nicméně názorný příklad užitečnosti koprofágních brouků lze pozorovat na australském kontinentě. V Austrálii neexistovala do příchodu člověka fauna schopná zpracovávat trus dobytka. Místní společenstva koprofágních brouků byla specializovaná

na peletovitý typ trusu vačnatců, navíc populační hustoty místních brouků byly nízké. Člověk začal do Austrálie dovážet početná stáda dobytka, jehož exkrementy neměl kdo odklízet a začínaly se hromadit. Následkem toho se s každým rokem zmenšovala pastevní plocha. Aby toho nebylo málo, spolu s dobytkem došlo k zavlečení much (zvláště *Musca autumnalis*) a bodalek (především b. malá – *Haematobia irritans*), jejichž larvy se vyvíjejí v trusu a dospělci značně škodí na dobytku i lidech. Bez jakékoli redukce ze strany koprofágních brouků počaly roje dvoukřídlých narůstat. Nakonec bylo rozhodnuto čelit oběma problémům vysazením koprofágních brouků pocházejících převážně z Afriky a broučích predátorů z Evropy. Hlavní roli hrál původem maďarský entomolog a ekolog G. F. Bornemissza (1979). V mnoha pokusech se ukázali být účinnějším řešením koprofágní brouci, a tak se po jejich vysazení situace stabilizovala a začala zlepšovat.

Obecně je však známo, že koprofágní brouci silně ovlivnili jednu z nejvyspělejších předhelénských kultur – Egypt. Na závěr proto v krátkosti shrnu vliv koprofágních brouků na egyptskou mytologii. Ve starém Egyptě dali vzniknout slavnému kultu „hovnivála“ pozorováním dvou druhů válečů – vrubouna posvátného a druhu *Kheper aegyptiorum*. Ranní a večerní aktivity těchto brouků dozajista nastartovala asociaci válené koule s pohybem slunce. U obou druhů znali Egyptané vývojový cyklus, a to až na pár omylů. Předpokládali, že koule z trusu představuje broučí vajíčko (a tudíž všichni, co válejí, jsou samci), a také, že brouk unikající z kukly je ten, který původně válel kouli k vytvoření hnízda. Z toho vznikla představa, že brouk proděláním stadia larvy a kukly znovu obživne, i když vypadá na první pohled mrtvý. Proto možná vznikla mumifikace (podobnost s kuklou) a užívaly se sarkofágy (podobnost s plodovou koulí v hníždě). V tomto případě by pyramidy představovaly imitaci obřích exkrementů a síť chodeb pod nimi by napodobovala chodby štolářů pod exkrementem. Rozluštění přenecháme kolegům egyptologům.

Citovanou a doporučenou literaturu uvádíme na webové stránce Živý.

