

DE BIOGEOGRAFIE VAN DE MESTBEWONENDE SCARABAEIDAE

Tim Struyve

1 Inleiding

Slechts een deel van de familie Scarabaeidae is coprofaag, namelijk de subfamilies Scarabaeinae (5000 soorten), Geotrupinae (150 soorten) en de Aphodiinae (1850 soorten). Verder kunnen ook nog enkele soorten uit de Hybosorinae, Chironinae, Troginae en Cetoniinae aangetroffen worden in de mest, maar deze zijn veel minder belangrijk en worden dus verder niet besproken.

De familie Scarabaeidae bevat de typische mestkevers. Een goede Nederlandse naam voor deze familie bestaat niet, vaak wordt de naam Bladsprietkevers gebruikt. De Bladsprietkevers bevatten ook de familie Lucanidae (Vliegende Hertten), die trouwens ook in de systematiek binnen de Scarabaeidae geplaatst worden. Om de fylogenie met de systematiek te laten overeenkomen wordt de familie Scarabaeidae vaak opgesplitst in aparte families, die wij als subfamilies erkennen naar Machatschke (1969). In onze streken vormen de Coprinae, Geotrupinae en Aphodiinae de belangrijkste subfamilies. De subfamilie Coprinae (volgens Machatschke) komt overeen met de Scarabaeidae s.s. volgens Baraud (1992) en Hanski & Cambefort (1991), die opgesplitst wordt in de Coprinae (Coprini volgens Baraud) en Scarabaeinae.

De Geotrupinae hebben harde bijtende monddelen, terwijl de Aphodiinae en Scarabaeinae zachte, filterende monddelen hebben, deze twee worden vaak als de "echte" mestkevers s.s. beschouwd. De filterende monddelen zorgen ervoor dat enkel de nutriëntenrijkere, kleine partikels geconsumeerd worden.

Deze drie subfamilies vormen de belangrijkste mestbewonende vertegenwoordigers van de familie Scarabaeidae, en een groot aantal hebben in de evolutie een complexe broedzorg ontwikkeld. Het genus *Aphodius* (belangrijkste genus van de Aphodiinae met in Europa ongeveer 200 soorten, 1650 wereldwijd) zijn de "dwellers", dit wil zeggen dat de larvale ontwikkeling in de mest zelf plaatsvindt. Het zijn kleinere dieren, meestal kleiner dan 10 mm, met een hoge fecunditeit (veelal honderd of meer eieren, soms minder). Zij zetten hun eieren rechtstreeks af in de mest, in groepjes of apart. De broedzorg beperkt zich tot het feit dat het vrouwtje het juiste substraat kiest. De mannetjes sterven kort na de paring, terwijl de vrouwtjes nog lange tijd samen met de larven te vinden zijn. Enkele soorten vormen duidelijke, maar nog steeds primitieve nesten. De Belgische soorten hebben één of twee generaties per jaar, waarbij de adulten van de tweede vaak overwinteren.

De Geotrupinae en de Coprinae vormen nesten: men noemt ze dan ook "nesters". Zij begraven de mest als voedsel voor de larven direct onder ("tunnelers") of op een afstand ("rollers") van de vindplaats. De belangrijkste vertegenwoordigers van de "tunnelers" in België zijn de genera *Geotrupes*, *Typhoeus* (Geotrupinae), *Onthophagus* en *Copris* (Coprinae). Er wordt een onderscheid gemaakt in de kleine "tunnelers" (vb. *Onthophagus*) en de grote "tunnelers" (vb. *Geotrupes*, *Typhoeus* en *Copris*). De kleine zijn meestal dagactief en vormen vele broedkamers, alhoewel hun fecunditeit gereduceerd is tegenover de "dwellers". De grote "tunnelers" (meer dan 13 mm) vormen minder broedkamers, zijn in regel nocturn en leven veel langer. De broedkamers worden gewoonlijk door de vrouwtjes gemaakt, met enkele uitzonderingen bij sommige Geotrupinae. De *Onthophagus*-soorten graven gangen van 5 tot 20 cm diep. Meestal is er een hoofdgang, waaruit verscheidene nevangangen ontspringen die als broedkamers dienen. De vorm is soortspecifiek en kan ook intraspecifiek verschillen afhankelijk van de omgevingsvariabelen. Onze soorten hebben larven die zich in ongeveer 30 dagen ontwikkelen, met een popstadium van ongeveer 14 dagen (Harde & Severa, 1983). De kevers overwinteren en verschijnen het volgende jaar. Het verwante genus *Oniticellus* is functioneel een dweller aangezien hij nesten vormt in de mesthoop zelf

De *Geotrupes*-soorten maken gelijkaardige gangen, maar dieper (40 tot 60 cm) en met slechts vier tot zes dwarsgangen. Deze dwarsgangen worden volgepropt met mest en voorzien van telkens één ei. Soms worden ook ondiepe voorraadgangen aangelegd als voedsel voor de volwassen dieren. De ontwikkeling duurt meerdere maanden, en vaak is de generatietijd twee jaar. *Typhoeus typhoeus* vormt gelijkaardige gangen van één tot anderhalve meter diep. Soorten van het genus *Lethrus* vullen hun gangen niet met mest maar met verse bladeren die er gisten en als voedsel voor de larven dienen. *Copris* graaft één grote hoeveelheid mest in die dan verdeeld wordt tot enkele ballen die vrij in een ondergrondse kamer liggen.

In België is er slechts één soort roller, namelijk *Sisyphus schaefferi*. Deze soort is zeldzaam op de kalkgronden in het zuidoosten van ons land (Janssens, 1960), hij bereikt in België dan ook zijn noordgrens. Bekender zijn de genera *Scarabaeus* en *Gymnopleurus*. Meestal neemt het mannetje een deel van de mest en bewerkt die tot een bal. Deze pil wordt dan met de lange achterpoten achterwaarts voortgerold, terwijl het wijfje op de bal zit of het mannetje kop aan kop volgt. Vaak gebeurt het dat een pil door een andere kever afgenomen wordt. De bal wordt ingegraven en ligt vrij in een ondergrondse ruimte. De bal wordt omgevormd tot een peer met aan het smalle uiteinde een holte voor het ei. Sommige soorten *Neosisyphus* laten de bal op de oppervlakte liggen of bevestigen deze aan de vegetatie. Er zijn ook waarnemingen van *Typhoeus typhoeus*, *Geotrupes niger* en *G. stercorosus* die mestballen van konijn en schaaap voortrollen maar deze ballen zijn uiteraard niet door deze kevers zelf gemaakt (Janssens, 1960).

De ondergrondse nesten worden soms belaagd door kleptoparasieten, behorende tot de Coprinae en Aphodiinae. Zij dringen nesten van andere soorten binnen en ontwikkelen zich

daarin. Zo zijn er waarnemingen gekend van *Aphodius porcus* die de eieren op de broedballen van *Geotrupes* vernietigde en er zijn eigen eieren legde.

Er zijn ook evolutielijnen die van coprofagie afgestapt zijn en zich gaan voeden zijn met plantaardig afval of paddestoelen. Enkele groepen zijn waarschijnlijk nooit coprofaag geworden, maar zijn toch verwant en dezelfde bouw hebben als hun verwanten zoals bijvoorbeeld *Bolbelasmus*.

2 De biogeografie op wereldschaal

2.1 Algemeen overzicht

Fossiele kevers zijn al bekend van 250 miljoen jaar geleden. De oudste fossielen van mestkevers behoren tot de primitievere subfamilies Geotrupinae en Hybosorinae uit respectievelijk het Jura en het Onder-Krijt. Tijdens het Eoceen vindt men *Bolboceras*, *Aegialia* en *Saprosites* (Aphodiinae). De "echte" mestkevers worden slechts gevonden vanaf het Onder-Oligoceen (40 miljoen jaar geleden): *Aphodius*, *Scarabaeus*, *Sisyphus*, *Onthophagus* en de eerste mestballen in nesten. Uit het Mioceen zijn er vele huidige genera gevonden.

Er zijn veronderstellingen dat de Scarabaeinae ontstaan zijn op het einde van het Mesozoicum. Tijdens de opkomst van de zoogdieren zouden zij een nieuwe niche van zoogdiermest ingenomen hebben en coprofaag geworden zijn in plaats van saprofaag, waarschijnlijk tegelijk met de verandering van hard voedsel naar kleine partikels als voedsel.

De continentendrift heeft een belangrijke rol gespeeld in de biogeografie van de mestkevers. Pangaea was één continent tot in het Trias. Ongeveer 200 miljoen jaar geleden begon dit continent zich te splitsen in Laurazië en Gondwana. Het is waarschijnlijk dat de oudere Geotrupinae ontstaan is voor de splitsing. De mycethophage Bolboceratini binnen de Geotrupinae zijn ook te vinden in de tropische regio's, terwijl de meestal coprofage Geotrupini enkel in de gematigde regio's (Noord-Amerika, Europa, Azië) voorkomen omdat ze de concurrentie met de soorten uit warmere regio's niet aankunnen (zie verder). Een analoge situatie vinden we bij de Aphodiinae: de saprofage Eupariini komt zoals bij de Bolboceratinae voornamelijk een zuiderse groep, terwijl de Aphodiinae voornamelijk in de gematigde regio's voorkomen, maar ook in mindere mate in de tropen.

Aangezien de Geotrupinae een oude groep is, is het ook niet verwonderlijk dat verscheidene (sub-)genera relictarealen hebben (alhoewel relictsituaties niet altijd naar een grote ouderdom verwijzen zoals *Sisyphus* in Amerika). We geven hier drie Europese voorbeelden. *Cerathophyus* komt voor in Azië (5 soorten) en in Europa enkel op het Iberisch schiereiland en

Italië (3 soorten), één soort komt voor in Noord-Amerika. Het subgenus *Thorectes* van het genus *Geotrupes* (soms als apart genus) heeft talrijke soorten in het Middellandse Zee gebied en een kleinere groep soorten in Turkestan en Nepal. Het genus *Bolbelasmus* komt voor in Centraal Amerika, Middellandse Zee gebied en het verre oosten.

De Aphodiinae zijn "dwellers" en kunnen enkel overleven waar de mestbegravende Scarabaeinae niet dominant zijn. Vooral in de savannes komen zij nauwelijks voor, tenzij als kleptoparasieten. Verder komen zij over de gehele wereld voor met een vrij groot aantal soorten, waarvan een aantal saprofaag in plaats van coprofaag is. Het belangrijkste genus is *Aphodius* dat dominant is in de noordelijke gebieden van Noord-Amerika en Europa. Toch is er een verschil tussen deze twee werelddelen: van de 75 soorten in Noord- en Centraal-Europa zijn er 48 soorten typisch voor weilanden en 5 voor bossen. Er zijn 15 soorten met een sterk gespecialiseerde niche, vaak in weilanden. In het oosten van Noord-Amerika zijn van de 50 soorten 20 soorten typisch voor weilanden, 20 voor bossen en 10 soorten zijn specialisten. Van de 20 weilandsoorten zijn er twaalf exoten afkomstig van Europa en één van het verre oosten. Deze uitheemse soorten zijn meestal in veel groter aantal vertegenwoordigd. Aan de westkant van de VS zijn de klimaatsomstandigheden minder vergelijkbaar met die van Europa, hier zijn de meeste soorten specialisten. Dit verschil is waarschijnlijk te wijten aan de veel langere menselijke invloed in Europa, dit zorgde voor het omzetten van bos naar weiland voor de gedomesticeerde dieren, waarop de soorten zich aanpassen.

2.2 De Scarabaeinae

Er zijn geen taxa binnen de Scarabaeinae typisch voor Laurazië, waardoor we kunnen veronderstellen deze waarschijnlijk ontstaan zijn in Gondwana na afsplitsing van Laurazië. De subfamilie heeft zich opgesplitst in twee zuster groepen: Canthonini en Dichotomiini, waarbij enkel de eerste nog een verspreidingsgebied heeft overeenkomstig met Gondwana. Zij leefden vermoedelijk eerst saprofaag, en later coprofaag in de mest van de primitieve kleine bosbewonende zoogdieren. Ook nu nog leven de meeste in mest van kleine zoogdieren. In het begin van het tertiair begonnen de zoogdieren sterk te radiëren en begon vanaf het Eoceen het bos plaats te maken voor grasland. Samen met grazende zoogdieren begonnen de Scarabaeidae te radiëren, vormden nieuwe taxa en veroverden de wereld.

Zuid-Amerika scheidde zich van Afrika ongeveer 105 miljoen jaar geleden, Australië tijdens het einde van het krijt, Zuid-Amerika en Noord-Amerika in het vroege Cenozoicum (64 miljoen jaar geleden) om zich later terug te verenigen, 5 tot 10 miljoen jaar geleden. Er waren ook regelmatige verbindingen tussen Eurazië en Afrika enerzijds en Eurazië en Noord-Amerika anderzijds. Zoals verwacht heeft Australië de meest aparte fauna, terwijl Noord- en Zuid-Amerika vrij gelijk zijn. Europa, Azië en Afrika vormen de derde groep.

In tabel 1 wordt een overzicht gegeven van de Scarabaeinae in de verschillende werelddelen, die we verder zullen bespreken

	Regio	Oude fauna	Intermediaire	Nieuwe
Kleine rollers	Australië	26(26): 150	0	0
	Nearctisch	2(1): 5	0	0
	Neotropisch	20(17): 222	1(1): 1	1(0): 2
	Palaearctisch	1(0): 3	1(0): 6	1(0): 2
	Afrotropisch	26(25): 209	1(0): 36	3(1): 44
	Oriëntaal	8(5): 50	1(0): 10	2(0): 11
Grote rollers	Australië	3(3): 7	0	0
	Nearctisch	2(0): 19	0	0
	Neotropisch	7(6): 96	4(4): 40	0
	Palaearctisch	0	3(1): 24	0
	Afrotropisch	4(4): 15	21(7): 146	0
	Oriëntaal	0	5(1): 32	0
Kleine tunnelers	Australië	1(1): 14	0	2(0): 284
	Nearctisch	1(0): 3	0	3(0): 48
	Neotropisch	15(14): 373	2(2): 26	4(1): 99
	Palaearctisch	0	0	5(5): 272
	Afrotropisch	6(4): 63	0	41(28): 1270
	Oriëntaal	3(1): 14	0	15(4): 448
	Australië	0	0	1(1): 13
	Nearctisch	1(0): 2	1(0): 9	0
	Neotropisch	5(4): 5	10(9): 120	2(0): 18
	Palaearctisch	0	4(1): 22	2(1): 7
	Afrotropisch	2(1): 63	17(15): 163	7(5): 205
	Oriëntaal	2(1): 6	2(0): 26	4(0): 101

Tabel 1: aantal genera (endemen tussen haakjes) en aantal soorten van de Scarabaeinae per type. Kleine dieren zijn gemiddeld kleiner dan 13 mm. Sommige genera zijn klein in de ene streek en groot in de andere. Zo is *Copris* een kleine tunneller in Noord-Amerika (gemiddelde grootte van de negen soorten: 11.5mm) en groot in de andere regio's (gemiddelde per regio varieert van 20 tot 23 mm).

Wordt vervolgd.