

## De biogeografie van de mestbewonende Scarabaeidae (deel 2)

---

### 2.2.1 De Scarabaeinae in Amerika

#### De oude fauna

De twee originele tribussen van de *Scarabaeinae*: *Canthonini* en *Dichotomiini* zijn respectievelijk rollers en tunnelers. De *Canthonini* zijn enkel goed vertegenwoordigd in tropisch Amerika, Australië en Madagaskar

De *Canthonini* zijn in de Neotropische regio de enige rollers naast de *Eucraniini* (intermediaire fauna) in Argentinië en twee *Sisyphus*-soorten (moderne fauna). Deze *Canthonini* komen over het grootste deel van Zuid-Amerika voor, zowel op grasland, bos en gebergtes. Het is mogelijk dat er reeds *Canthonini* in Noord-Amerika voorkwamen voordat Noord- en Zuid-Amerika splitsten. De noordelijke, modernere rollers zouden via de Beringstraat vanuit Azië zijn binnengekomen. Deze invasie was weinig succesvol, met tegenwoordig enkel nog twee relictten van het genus *Sisyphus*. Doordat de *Canthonini* al lange tijd de enige rollers waren, waren de *Canthonini* waarschijnlijk te sterk vertegenwoordigd om zich weg te laten concurreren.

De tweede oude tribus *Dichotomiini* is enkel nog in Zuid-Amerika goed vertegenwoordigd, elders in de wereld bestaan er enkel nog relictten. Ook zij zijn naar Noord-Amerika gemigreerd, na de vereniging van Noord- en Zuid-Amerika, maar zij hebben een sterke concurrentie met de moderne kleine tunnelers *Onthophagus*, en de grote tunnelers *Copris*. Toch hebben ze enkele succesvolle genera in Noord-Amerika: de grotere *Dichotomius*, en de kleinere *Ateuchus*.

#### Endemische tribussen

Amerika heeft drie endemische tribussen. Hun ontstaan is vaak onduidelijk, het zijn relictten van Gondwana, of het zijn nieuwe, jongere groepen. Zij zijn in volledige isolatie geëvolueerd.

De *Eucraniini* zijn rollers (intermediaire) en zijn beperkt tot droge gebieden in Zuid-Amerika waar zij gespecialiseerd zijn op mest van *Lagomorpha*. De *Eurysternini* zijn succesvoller en komen voor in de tropische Zuid-Amerikaanse wouden tot in het zuiden van Mexico. Ze zijn Noord-Amerika binnengedrongen na de hereniging van de twee continenten. Het zou een nieuwe groep zijn ontstaan uit rollers, maar ze hebben het rolgedrag secundair verloren.

De derde groep is de *Phanaeini* die tunnelers zijn. Over hun afkomst bestaan verschillende theorieën. Een eerste theorie stelt dat de afstammelingen net voor de splitsing van Afrika en Amerika naar Afrika migreerden en daar de *Onitini* vormen. De meest waarschijnlijke

theorie stelt dat deze kevers zoals de apen vanuit Afrika op vloten Amerika konden bereiken. Er zijn geen fossiele apen gekend van voor het Oligoceen, de oversteek over de zee zou de enige verklaring zijn van de gelijkaardige aanwezigheid van apen in Afrika en Zuid-Amerika. In het late Eoceen was de afstand nog een stuk kleiner, en de equatoriale wind kwam uit het oosten. De *Phanaeini* zouden succesvol Zuid-Amerika gekoloniseerd hebben ondanks de aanwezigheid van de autochtone tunnelers de *Dichotomiini*. De *Dichotomiini* zijn normaal bosdieren, terwijl de *Phanaeini* graslandbewoners zijn, zoals de *Onitini*. Op deze graslanden waren zij betere competitors, waardoor ze zich konden vestigen. Later zijn zij het bos binnengekomen door over te schakelen van coprofagie naar necrofagie (vb: *Megaphanaeus*). Ook de *Phanaeini* zijn Noord-Amerika binnengetrokken, en als de theorie van de late aankomst in Zuid-Amerika klopt zou dit samen met de *Dichotomiini* gebeurd zijn.

### De holarctische of nieuwe fauna

Na de fusie van Noord- en Zuid-Amerika in het midden tot late Pliocene begonnen de genera van Eurazië en Noord-Amerika zuidwaarts te migreren. Tot nu toe zijn er slechts twee tribussen succesvol naar Zuid-Amerika gemigreerd: de *Coprini* en *Onthophagini*. Twee andere bereiken de Mexicaanse overgangszone: de *Sisyphini* en *Oniticellini*.

De aanwezigheid van *Sisyphus* in Zuid-Amerika is een relict. Er is een theorie die zegt dat ze tussen het einde van het krijt en het Cenozoicum de Beringstraat zou overgestoken hebben. Hierbij doen we er goed aan een vergelijking te maken. Ten eerste blijken de Amerikaanse soorten sterk verwant met bepaalde soorten (*costatus-groep*) uit Tropisch Afrika en de Oriëntale regio. Dit vergelijken we met de situatie in Mauritius in de Indische oceaan. Het eiland is slechts ongeveer acht miljoen jaar oud en het heeft een tijd geduurd vooraleer er vertebraten aanwezig waren. Toch is hier een nieuw genus ontstaan verwant aan *Sisyphus*: *Nesosisyphus* (niet verwarren met *Neosisyphus*) met vier endemische soorten. Dit genus kan niet ontstaan zijn voor het Pliocene. De Amerikaanse soorten zijn niet geëvolueerd tot een apart genus, en nauwelijks tot nieuwe soorten. Het is dan ook waarschijnlijk dat zij niet ouder zijn dan het Pliocene of misschien zelfs Pleistoocene. Ze hebben een relictverspreiding hetgeen niet hoeft te wijzen op een grotere ouderdom. De Afrikaanse *costatus-groep* wordt sterk aangetrokken door mest van *Bovidae*. De *Bovidae* zijn slechts recent abundant gekomen en zich gaan verspreiden, maar hebben nooit Zuid-Amerika bereikt. Het is dan ook mogelijk dat *Sisyphus* een kleine, nu uitgestorven *Bovidae* volgde tot in Zuid-Amerika en er nu nog een rest kan overleven.

Hetzelfde geldt waarschijnlijk voor de *Oniticellini*, die ook een relictsituatie kennen in Mexico, California en de gebieden ten oosten van Mexico. In Afrika zijn zij eveneens aangetrokken door mest van *Bovidae*, nog sterker dan *Sisyphus*. Zij hebben echter wel

aanleiding gegeven tot endemische genera (vb: *Anoplodrepanus* in Jamaica). Het is dan ook waarschijnlijk dat zij eerder dan de *Sisyphini* van Azië naar Amerika zijn gemigreerd. De *Coprini* zijn in Amerika enkel vertegenwoordigd door het genus *Coprins*, die er goed vertegenwoordigd is, vooral in de Mexicaanse transitiezone, en bereikt in Zuid-Amerika Ecuador. Het genus is waarschijnlijk relatief recent in Noord-Amerika gekomen, en de oversteek naar Zuid-Amerika in het Pliocene of Pleistoceen heeft gedaan. Het genus is misschien nog steeds aan het migreren.

De *Onthophagini* zijn ook enkel door één genus vertegenwoordigd: *Onthophagus*, een kleine tunneller. Zij zijn succesvoller verspreid in Zuid-Amerika en bereiken de 40° breedtegraad. De kleine mestkevers zijn dan ook betere verspreiders dan de grote. De smalle doorgang naar Zuid-Amerika heeft wel als een filter gewerkt: er zijn ongeveer 38 soorten gekend in de Verenigde Staten, nog veel meer in Mexico en slechts 25 in Brazilië en 3 in Argentinië.

### **2.2.2 De Scarabaeinae in Australië**

De Australische mestbewonende fauna wordt gedomineerd door vliegen. De kevers blijken niet goed in staat de door mensen gevormde graslanden met vee te koloniseren, doordat daar een ander type van mest en een ander microklimaat aanwezig is. Twee vliegen deden wel de stap: *Haematobia irritans* en *Musca vetustissima*, en door een gebrek aan competitors en predatoren werden zij zeer talrijk. Om deze vliegen tegen te werken heeft men enkele exoten binnengebracht (zie verder).

Net zoals in Zuid-Amerika bestaat de inheemse fauna uit vertegenwoordigers van verschillende tribussen: de oude *Canthonini* en *Dichotomiini* afkomstig van het vroegere Gondwana en de moderne holarctische fauna met de *Coprini* en de *Onthophagini*

#### De oude fauna

De *Canthonini* zijn nog talrijk vertegenwoordigd, en het zijn rollers. Sommige primitievere soorten kunnen mestballen voortrollen, maar ze niet zelf maken. De *Canthonini* zijn ook wijd verspreid op de andere eilanden buiten Australië. Er zijn endemische genera in Nieuw Guinea, Nieuw Caledonië en Nieuw Zeeland. Op de twee laatstgenoemde komen er oorspronkelijk behalve vleermuizen geen zoogdieren voor. De mestkevers van Nieuw Caledonië zijn goed gekend en bevat acht genera en minstens 25 soorten. Zij zijn alle saprofaag of gebruiken mest van vogels. Sommige gebruiken nu ook mest van ingevoerde zoogdieren.

De andere oude groep, de *Dichotomiini* heeft in Australië slechts één genus: *Demarziella*. Deze groep is veel minder vertegenwoordigd dan de *Canthonini*. Dit komt omdat deze

weggeconcurrereerd worden door de *Onthophagini* die ook kleine tunnelers zijn. De *Dichotomiini* komen niet voor op de eilanden rond Australië.

### De Holarctische fauna

De *Coprini* zijn afkomstig van het noorden en hebben in Australië twee genera verwant aan *Copris*. Een oudere groep van de *Coprini* heeft Australië gekoloniseerd en is nu nog vertegenwoordigd door het genus *Thyregis*. Dit genus heeft vier zeer zeldzame soorten (waarschijnlijk één uitgestorven) die kleine tunnelers zijn. Zij hebben sterk te lijden onder de concurrentie met de competitief betere *Onthophagus*-soorten. Het genus *Thyregis* is waarschijnlijk de oorsprong van het voor Australië endemische genus *Coptodactyla*, die grote tunnelers zijn.

Het tweede moderne tribus dat Australië heeft gekoloniseerd is de *Onthophagini*. Zij zouden de meest recente immigranten zijn en in meerdere golven zijn toegekomen. Er is slechts één genus namelijk *Onthophagus*, met 190 soorten in Australië en 90 soorten in Nieuw Guinea.

### De Exoten

In Australië wordt door het ingevoerde vee veel mest geproduceerd. Van de oorspronkelijke fauna zijn hoofdzakelijk vliegensoorten de nieuwe bron gaan exploiteren. De belangrijkste vliegen zijn *Haematobia irritans*, die vee infecteert en *Musca vetustissima*, die heel vervelend kan zijn voor de mens en het vee. Om deze vliegen tegen te gaan en de mest sneller te laten verdwijnen zijn er mestkevers ingevoerd. De ingevoerde kevers zijn soorten die snel grote hoeveelheden mest ingraven zoals *Euoniticellus intermedius* en *Digitonthophagus gazella* die eveneens in Noord-Amerika zijn ingevoerd. In Australië werd de eerste soort met opzet in 1968 geïntroduceerd, nu zijn het er ongeveer 40, waarvan 22 zich met succes uitbreiden, anderen blijven lokaal of sterven uit. Voor 1900 was *Onthophagus depressus* al per ongeluk geïntroduceerd, vele andere soorten (ook *Aphodius*-soorten) volgden, en vestigden zich met succes. De klimatologisch meest gelijkaardige regio's vinden we in Afrika en Zuid-Europa. Het tropisch deel van het zuiden van Afrika was brongebied voor het noorden van Australië, terwijl de Zuid Afrika en het zuiden van Europa het zuiden van Australië van soorten voorziet. De soorten werden volgens het CSIRO programma eerst gekweekt in kooien en later massaal losgelaten. Een deel van deze soorten vermenigvuldigde zich snel en verspreiden zich. Het gaat om één *Geotrupes*-soort (*Geotrupinae*), vijf van het genus *Onthophagus* (*Onthophagini*), zes van *Onitis*, één *Bubas* (*Onitini*), één *Liatongus*, vier *Euoniticellus* (*Oniticellini*), één *Copris* (*Coprini*) en drie *Neosisyphus* (*Sisyphini*).

De meeste inheemse soorten leven in de bossen, slechts enkele op de open gebieden. Een deel

van de inheemse soorten leeft nu ook van rundermest. De meeste exoten leven in de open gebieden en kunnen er zeer abundant zijn. Het effect op de inheemse fauna is nog slecht gekend.

### **2.2.2 De Scarabaeinae in Afrika en Eurazië**

Alhoewel de mestkevers een vrij oude groep zijn, is hun huidige geografische verspreiding grotendeels een weerspiegeling van de recente gebeurtenissen. In Afrika heeft een grote hoeveelheid en een grote diversiteit aan grote diersoorten. Dit heeft een zeer grote rol gespeeld in de differentiatie van mestkevers. De mestkeverfauna is er dan ook het rijkst, vooral bij de kleine tunnelers met 47 genera en ongeveer 1350 soorten (Tropisch Amerika heeft 21 genera en ongeveer 500 soorten).

In Azië is de diversiteit een stuk lager door de vele barrières, vooral gebergtes. Hetzelfde geldt voor de Palearctische regio waarbij de fauna sterk verarmd is door de ijstijden. De Palearctische regio heeft twee andere belangrijke groepen: de *Aphodiini* (van de *Aphodiinae*) en *Geotrupini* (van de *Geotrupinae*). Deze zijn er al langer aanwezig dan de *Scarabaeinae*, en zouden meer koudetolerant zijn. Doordat de *Scarabaeinae* er slecht vertegenwoordigd zijn hebben de *Aphodiini* en *Geotrupini* het grootste deel van de niche ingenomen, en zijn ze dominant in de noordelijke gematigde regio.

In Afrika en Eurazië vinden we net als in Amerika drie fauna's van de *Scarabaeinae*: de oude afkomstig van Gondwana, de intermediaire, endemische, Afrika-Euraziatische fauna en de moderne Holarctische fauna.

#### **De oude fauna**

Hier zijn eveneens de twee oorspronkelijke tribussen vertegenwoordigd: de *Canthonini* en *Dichotomiini*.

In Afrika en Azië hebben de *Canthonini* een typische relictverspreiding, behalve voor het genus *Anachalcos* in Afrika. In Afrika ligt de grootste diversiteit in het zuiden, met ongeveer 35 soorten in de Kaapprovincie. In het Noordoosten van Zuid-Afrika zijn er 15 soorten, in Zaïre 6, in Soedan en Ivoorkust 5, in Somalië 4 en slechts 2 in Senegal. Madagaskar is het rijkste met 14 genera en 143 soorten in vergelijking met 20 genera en 80 soorten op het Afrikaanse vasteland. In Azië zijn er overal relicten. In de noordelijke gebieden is de concurrentie met de moderne rollers (*Scarabaeini*, *Gymnopleurini* en *Sisyphini*) te groot.

De *Dichotomiini* hebben een gelijkaardige verspreiding met de meeste soorten in het zuiden van Afrika. Er is een tweede plaats met veel soorten in Azië. Tegenwoordig zijn alle soorten van dit tribus savannedieren, enkel het genus *Paraphytus* uit Afrika en Azië leeft van dood hout in het regenwoud. Eén van de succesvollere genera is *Pedaria* met 34 soorten, die niet

geconcentreerd zijn rond het zuiden van Afrika. Dit is waarschijnlijk te wijten aan het feit dat deze soorten kleptoparasieten zijn van grote tunnelers, vooral *Heliocopris*. Dit kan al een zeer oude associatie zijn, aangezien *Heliocopris* eveneens tot de oude *Dichotomiini* behoort. De soorten van *Heliocopris* behoren tot de grootste mestkevers (gemiddeld rond de 47 mm) en waren vroeger waarschijnlijk geassocieerd met megafauna in het Mioceen tot Pleistoceen in Afrika, Eurazië en Noord-Amerika. Er zijn fossiele resten gevonden van *Heliocopris* uit het Mioceen in Japan. Tegenwoordig zijn er 45 soorten in tropisch Afrika en 4 in Tropisch Azië. Ook de primitievere mycetophage *Delopleurus* heeft een relictverspreiding in Afrika en India.

### De intermediaire fauna

Er zijn drie tribussen die enkel in Afrika en Eurazië worden gevonden, namelijk de *Gymnopleurini* en *Scarabaeini* enerzijds en de tunnelers *Onitini* anderzijds.

De *Gymnopleurini* zijn vaak zeer talrijk in de savannes. In Azië is *Paragymnopleurus* de enige grote roller op de Indonesische eilanden. Een soort bereikt Sulawesi, ten westen van de lijn van Wallace. Er zijn geen *Gymnopleurini* in Nieuw Guinea.

Het belangrijkste genus binnen de *Scarabaeini* is *Scarabaeus*, dat over geheel Afrika, het Mediterrane gebied en continentaal Azië voorkomt. Het genus kan opgesplitst worden in twee groepen: een groep dagactieve, kleinere dieren en een groep grotere, meer ochtend- of avonddieren. De eerste groep vertoont hetzelfde relictverspreidingsgebied als de *Canthonini* en *Dichotomiini*. Er zijn ongeveer 18 soorten in de Kaapprovincie, 15 in het noordoosten van Zuid-Afrika, en 10 in de rest van Afrika. Zij kunnen tegen grote droogtes, en zijn in droge omgevingen sterke competitors. De tweede groep binnen *Scarabaeus* is niet gespecialiseerd in droge gebieden. Zij zijn meer verspreid en komen noordwaarts voor tot in Frankrijk en oostwaarts tot in Peking. Het tribus *Scarabaeini* heeft vier vertegenwoordigers in Madagaskar, waarvan er twee vleugelloos zijn.

Het tribus *Onitini* is waarschijnlijk de zustergroep van de *Phanaeini* (zie bij Amerika). Het zijn grote tunnelers die vooral voorkomen in de Afrikaanse savannes. De genera *Onitis* en *Cheironitis* zijn meer verspreid en bereiken ook in Azië en Europa.

### De moderne fauna

Deze groep heeft vier tribussen: *Sisyphini*, *Oniticellini*, *Coprini* en *Onthophagini*.

De *Sisyphini* delen hun niche met de *Gymnopleurini*, die eveneens de enigen zijn die de competitie de *Gymnopleurini* aankunnen, omdat zij meer resistent zijn tegen droogte. We hebben al *Nesosisyphus* vermeld die endemisch is voor Mauritius. Twee van de vier soorten

hebben er extreem kleine verspreidingsgebieden (enkele bergen).

De *Oniticellini* zijn in Madagaskar vertegenwoordigd door het endemische subtribus *Helictopleurina* met twee genera en 54 soorten. Zij zijn er vrijwel de enige grote en kleine tunnelers. De *Oniticellini* zijn ook sterk vertegenwoordigd in een bepaald deel van China, met één endemisch genus en talrijke soorten.

De *Coprini* en *Onthophagini* zijn de belangrijkste en meest verspreide tribussen in Afrika en Eurazië, en zijn uitgeweken tot de andere continenten. De belangrijkste genera binnen de *Coprini* zijn *Copris* en *Catharsius*. *Copris* is minder bestand tegen droogte dan *Catharsius*, maar is wel toleranter tegen koude. Hierdoor is *Copris* sterk verspreid in Noord-Amerika en de Palearctische regio. Het genus *Synapsis* heeft een disjunct areaal in centraal Azië en van oost-China tot Indonesië.

De *Onthophagini* is het tribus met het grootste aantal soorten. Afrika heeft 29 genera en ongeveer 1100 soorten (waarvan 790 van het genus *Onthophagus*). In Azië zijn er 9 genera met 415 soorten en in de Palearctische regio 3 genera en 259 soorten. De meeste zijn kleine tunnelers en coprofaag, enkele zijn saprofaag, mycetofaag of fructivoor. Enkele genera leven bij mieren of termieten, of hun levenswijze is totaal ongekend.

### **3 De biogeografie in Europa**

#### **3.1 De afbakening van de Europese grensgebieden**

Europa behoort tot het Palearctisch gebied, maar is wat de soortensamenstelling betreft toch vrij goed gescheiden van Azië en Noord-Afrika.

Genera van Ethiopische oorsprong hebben eerst het noorden van Afrika gekoloniseerd en verkrijgen de grens van hun verspreidingsgebied in de Zuid-Europese landen (vb *Scarabaeus*, *Gymnopleurus* en *Onitis*). Noord-Afrika bevat ook talrijke soorten die hun centrum van verspreiding in Europa hebben, vooral migranten afkomstig uit het Iberisch Schiereiland maar ook uit Italië. Men mag dus spreken van een Middellandse Zee-fauna met enkele typische groepen voor de mestbewonende *Scarabaeidae*: het genus *Bubas* en subgenus *Thorectes* (met ook enkele soorten uit Nepal).

De Griekse Eilanden hebben in hoofdzaak Europese soorten met veel endemen bij de niet-mestbewonende *Scarabaeidae*. De invloed van Afrika is er zeer gering. Naargelang de eilanden dichter bij het Nabije Oosten liggen wordt de soortensamenstelling gelijkaardiger. Europa en Klein-Azië zijn slechts door twee kleine zeestraten van elkaar gescheiden

(Dardanellen en Bosporus). De situatie is er dezelfde als tussen Spanje en Marokko, met een uitwisseling van soorten, maar hier lijkt de scheiding strikter.

Verder naar het oosten is er een grote barrière gevormd door de Zwarte Zee, De Kaspische Zee, en met ertussen de Kaukasus. De fauna uit de Kaukasus is rijk en bevat vele endemen. De grens met Azië is complexer. De Oeral en de Kaspische zee vormen een natuurlijke barrière tussen Azië en Europa, maar ertussen is er een grote doorgang met een continu steppegebied. Toch blijft de fauna uit de twee gebieden vrij verschillend.

### **3.2 De mestbewonende Scarabaeidae van Europa**

In Europa zijn er minder *Scarabaeidae* dan in Afrika, maar als men de andere kevers (vooral *Staphilinidae*) en vliegen in de mest zou meerekenen, dan blijkt de coprofiele fauna toch zeer divers, en goed vergelijkbaar is met deze uit Afrika, waar de weinig andere coprofiele insecten zijn.

Zoals al vermeld wordt het noorden van Europa gedomineerd door het genus *Aphodius*, met slechts enkele tunnelers zoals *Geotrupes* en *Onthophagus*. Naarmate men meer naar het zuiden gaat verschuift de dominantie meer naar de *Scarabaeinae*.

Regio	Aphodiinae	Geotrupinae	Scarabaeinae
Noord-Europa	95	5	0
Polen	73	7	20
België	71	9	20
Zuid Frankrijk	56	9	35
Spanje	45	8	47
Marokko	38	5	57

Tabel 2: relatief aantal soorten per regio (in procent) Deze gradiënt is in de eerste plaats een gevolg van de recentere invasie van de *Scarabaeinae* vanuit Afrika. Eveneens zouden de *Aphodinae* meer koude tolerant zijn dan de *Scarabaeinae*.

Er is een recente terugtrekking van de *Scarabaeinae* langs hun noordgrenzen. In Finland worden alle vier de *Onthophagus*-soorten als uitgestorven beschouwd (Bistróm *et al.*, 1991). Ook in Groot-Brittannië zijn *Copris* en twee van de zeven *Onthophagus*-soorten verdwenen (Skidmore, 1991). Dit heeft eerder te maken met de recente veranderingen in de landbouw, waarbij de soorten van open zandige habitats het meest hun habitat zien verdwijnen.

De dominantie van de *Aphodinae* of *Scarabaeinae* heeft een belangrijke invloed op de



diversiteit, omdat de twee groepen een verschillend mechanisme hebben van competitie.

Bij het eerste model, de lotterij-dynamica, vormt de beperktheid van de mest de belangrijkste bron van competitie. In theorie zal de soort die het snelst gebruik kan maken van de bron de andere wegconcurreren. Doordat de omgevingsomstandigheden veranderen kan een andere soort competitief beter zijn, waardoor toch meerdere soorten kunnen coëxisteren. De belangrijkste soorten voor dit model zijn de "nesters" die de mest binnen een korte tijd doen verdwijnen. Er zijn grote aantallen kevers, maar de diversiteit is laag.

Het tweede model is de variantie-covariantie dynamica. Het gevonden aantal van de soorten is hier veel lager dan bij het vorige model, maar er is een grotere diversiteit. Hier treedt enkel competitie op bij grote aantallen in één patch, maar vaak is de competitie om de voedselbron tussen verschillende soorten zwak. Het zijn voornamelijk de constante predatiedruk en de omgevingsvariabelen die zorgen voor de beperking van het aantal individuen, waardoor de intraspecifieke competitie belangrijker wordt ten opzichte van de interspecifieke competitie (Landin 1961). Hierdoor kunnen ook zwakkere soorten coëxisteren met de competitief betere soorten.

Er bestaat een continue overgang in belangrijkheid van de twee modellen binnen de gemeenschappen, waarbij het noorden meer het tweede model. Ook in België is het tweede model het belangrijkste. Dit betekent dat de mest relatief lang blijft liggen, de diversiteit aan kevers en vliegen vrij groot is en het gehalte aan rovers hoog is. Toch kan het gebeuren dat grotere tunnelers (*Geotrupes*) de mest vrijwel volledig begraven, terwijl de rest van de hoop snel wordt verstrooid door regen en wormen. De ontwikkeling van de *Aphodius-soorten* wordt dan verhinderd.

In het zuiden van Europa wordt vooral in de zomer het eerste model benaderd. De mest is snel weg en de *Aphodius-soorten* krijgen geen kans. Plaatselijk kunnen de nesters minder talrijk zijn (vb: op rotsen), waardoor er *Aphodius* en *Oniticellus*-soorten een kans krijgen. Ook op grotere hoogtes in de bergen wordt over het algemeen het tweede model benaderd, omdat de *Aphodius-soorten* meer koudetolerant zijn dan de *Scarabaeinae*.

Als we het aantal endemische soorten bij de belangrijkste genera in Europa bekijken (tabel 3) dan valt onmiddellijk het Iberisch Schiereiland en de Kaukasus op. Deze twee gebieden zijn zeer soortenrijk en er is dus meer kans op endemen. De Kaukasus heeft veel meer endemen dan de andere Europese gebergtes (Alpen samen met het centraal massief: 9 endemen; Pyreneeën: 0 endemen). De Alpen zijn verbonden met andere Oost-Europese gebergtes en met het koudere noorden waardoor er één groot gebied is met ongeveer dezelfde klimatologische omstandigheden, waardoor er waarschijnlijk geen aparte gebergtefauna is

ontstaan. We krijgen dus vaak soorten uit het noordelijke laagland die dan ook in de bergen in het zuiden voorkomen. De Pyreneeën zijn vooral goed verbonden met de Spaanse gebergtes, waardoor we eerder kunnen spreken van een fauna van het Iberisch Schiereiland. De Kaukasus staat in het zuiden ook in contact met andere (minder goed gekende?) gebergtekets, maar is in het Noorden scherp begrensd.

Het Iberisch Schiereiland is groot en vrij goed geïsoleerd van Noord-Afrika en de rest van Europa. De laag gelegen zuidwestelijke gebieden zijn goed van de andere Europese laag gelegen gebieden gescheiden door de bergen in het binnenland en de Pyreneeën, hetgeen ook zijn invloed heeft op het aantal endemen. Vooral het grote aantal endemen van het subgenus *Thorectes* (11 van de endemen van het genus *Geotrupes*) vallen op. Deze soorten zijn voornamelijk beperkt tot kleine gebieden in het zuidwesten.

De geografische isolatie is het duidelijkste op de eilanden. Door isolatie ontstaan hier nieuwe soorten. Een goed voorbeeld is *Typhoeus hiostidius*, de enige soort van het genus op Sardinië, terwijl op het vasteland in geheel West-Europa, Italië en Spanje de soort *Typhoeus typhoeus* voorkomt.

	Italië	Iberisch Schiereiland	Griekenland en omgeving	Kaukasus en omgeving	Alpen	Corsica en Sardinië
<i>Typhoeus</i>		1	1			1
<i>Geotrupes</i>	1	12		2		2
<i>Aphodius</i>	2	13	1	20	8	2
<i>Heptacaulus</i>	1	3				
<i>Onthophagus</i>		3		2	1	
Totaal	4	32	2	24	9	5

Tabel 3: endemische soorten bij de belangrijkste genera; op de belangrijkste plaatsen.

#### **4 literatuur**

De meeste tekst is gebaseerd op Hanski & Cambefort (1991) en Baraud (1992)

- Baraud, J. 1992 Coléoptères Scarabaeoidea d' Europe. Faune de France, Société Linnéenne de Lyon. 1-856
- Bistrdm, O., Silfverberg, H., Rutanen, I. 1991 Abundance and distribution of coprophilous Histerini (Histeridae) and *Onthophagus* and *Aphodius* (Scarabaeidae) in Finland (Coleoptera). Entomologica Fennica 27: 53-66

- Hanski, I. en Cambefort, Y. 1991 Dung beetle ecology. Princeton University Press, New Jersey 1-481
- Harde, K. W., en Severa, F. 1983. Thieme's kevergid. Thieme, Zutphen 1-317
- Jansens, A. 1960 Faune de Belgique: Insectes: Coléoptères Lamellicornes 1-411
- Landin, B.-O. 1961 Ecological studies on dung-beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). Opuscula Entomologica Supplementum 19: 1-228
- Machatschke, J.W., Freude, H., Harde, K.W. en Lohse, G. A. 1969 Die Käfer mitteleuropas band 8: *Teredilia* Heteromera Lamellicornia: 266-366
- Skidmore, P. 1991 Insects of the British cow-dung community. The field studies council 1-166