

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
Fakulta životního prostředí
Katedra ekologie



Bakalářská práce

**Systematika a ekologie afrotropických mrchožroutů
(Coleoptera: Silphidae)**

**Systematics and ecology of Afrotropical carrion beetles
(Coleoptera: Silphidae)**

Vedoucí práce: Doc. Mgr. Jan Růžička, Ph.D.
Autor: Ondřej Tureček, 3. ročník, FŽP, BEKOL
Praha 2015

1. Zadání bakalářské práce

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra ekologie

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Ondřej Tureček

Aplikovaná ekologie

Název práce

Systematika a ekologie afrotropických mrchožroutů (Coleoptera: Silphidae)

Název anglicky

Systematics and ecology of Afrotropical carrion beetles (Coleoptera: Silphidae)

Cíle práce

Mrchožrouti jsou početně menší čeledí brouků, s nedořešenou rodovou klasifikací (Růžička & Schneider 2004, Sikes 2005, 2008). V afrotropické oblasti je zastoupena jen podčeleď Silphinae, reprezenována dvěma rody (Newton & Thayer 2005). K dispozici jsou starší údaje o rozšíření a systematice afrických zástupců (Schawaller 1987), a údaje o larvální morfologii obou rodů (Prins 1984). V poslední době jsou jihoafričtí mrchožrouti rodu *Thanatophilus* využíváni ve forenzní entomologii (např. Ridgeway et al. 2014). Taxonomie afrotropických zástupců rodu *Silpha* je pravděpodobně složitější, ve středoafričtém riftu se vyskytují další, zatím patrně nepopsané taxony (J. Růžička, nepubl.).

Rešeršní část BP by měla shrnout dosavadní znalosti o systematice a ekologii subsaharských druhů mrchožroutů, a zasadit je do kontextu celé čeledi. Praktická část BP se pokusí o předběžné zhodnocení systematiky rodu *Silpha*.

Metodika

Praktická část bude studovat materiály afrotropických zástupců mrchožroutů, půjčené ze sítě evropských a afrických muzeí. Pokusí se georeferencovat dostupný materiál, včetně historických sběrů a části typového materiálu, srovnat morfologickou variabilitu dospělců jednotlivých populací, hledat stabilní rozdíly vnější morfologie a graficky je dokumentovat. Rozšíření jednotlivých taxonů bude vymapováno v programu ArcGIS.

Doporučený rozsah práce

cca 30 stran

Klíčová slova

Coleoptera, Silphidae, taxonomie, synonymie, ekologie, afrotropická oblast

Doporučené zdroje informací

- NEWTON A.F. & THAYER M.K. 2005: Catalog of higher taxa, genera and subgenera of Staphyliniformia [online]. Chicago: Field Museum of Natural History [last updated 27 August 2005]. Available from URL: http://www.fieldmuseum.org/peet_staph/db_1a.html
- PRINS A. 1984: Morphological and biological notes on some South African arthropods associated with decaying organic matter. Part 2. The predatory families Carabidae, Hydrophilidae, Histeridae, Staphylinidae and Silphidae (Coleoptera). *Annals of the South African Museum* 27: 295-356.
- RIDGEWAY J.A., MIDGLEY J.M., COLLETT I.J. & VILLET M.H. 2014: Advantages of using development models of the carrion beetles *Thanatophilus micans* (Fabricius) and *T. mutilatus* (Castelneau) (Coleoptera: Silphidae) for estimating minimum post mortem intervals, verified with case data. *International Journal of Legal Medicine* 128: 207-220.
- RŮŽIČKA J. & SCHNEIDER J. 2004: Family Silphidae Latreille, 1807, pp. 229-237. In: LÖBL I. & SMETANA A. (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 2: Hydrophiloidea – Histeroidea – Staphylinoidea*. Apollo Books, Steensrup, 942 pp.
- SCHAWALLER W. 1987: Faunistische und systematische Daten zur Silphiden-Fauna Südafrikas (Coleoptera, Silphidae). *Entomofauna* 8: 277-287.
- 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 Gruyter, Berlin & New York, 632 pp.
- SIKES D.S. 2008: Carrion beetles (Coleoptera: Silphidae), pp. 749-758. In: CAPINERA J.L. (ed.): *Encyclopedia of Entomology*. Springer, Berlin, 4346 pp.
- ŠUSTEK Z. 1981: Mrchožroutovití brouci Československa (Coleoptera: Silphidae). Klíče k určování hmyzu. *Zprávy Československé Společnosti Entomologické při ČSAV* 2: 1-46.
-

Předběžný termín obhajoby

2015/06 (červen)

Vedoucí práce

doc. Mgr. Jan Růžička, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 1. 4. 2014

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 1. 4. 2014

prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.

Děkan

V Praze dne 10. 04. 2015

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci na téma "Systematika a ekologie afrotropických mrchožroutů (Coleoptera: Silphidae)" vypracoval samostatně za použití odborné literatury uvedené v této práci a pod vedením Doc. Mgr. Jana Růžičky, Ph.D.

V Praze dne 12. 4. 2015

Podpis

Poděkování

Na tomto místě bych rád poděkoval především Doc. Mgr. Janu Růžičkovi, Ph.D. za vedení mé bakalářské práce za cenné rady a materiály, ochotu a trpělivost při konzultacích a za vynikající spolupráci. Dále bych chtěl poděkovat mé rodině a přátelům, kteří mi byli po dobu studia vždy oporou.

Abstrakt

V obecné části práce se věnuji literární rešerši zaměřené na čeleď *Silphidae*. Zejména na její dvě podčeledi *Nicrophorinae* a *Silphinae*. Na ekologii a rozšíření mrchožroutů z této čeledi. Na sociální chování a rodičovskou péči, která je velmi významným znakem podčeledi *Nicrophorinae*. Také jsem se zaměřil na využití brouků z čeledi *Silphidae* při forenzní entomologii.

V praktické části se poté věnuji literární rešerši zaměřené na jihoafrické zástupce čeledi *Silphidae*. Konkrétně na dva rody patřící do podčeledi *Silphinae*, na rod *Thanatophilus* a rod *Silpha*. Z rodu *Thanatophilus* se zde nachází tři druhy, *Thanatophilus micans*, *Thanatophilus capensis* a endemit Madagaskaru *Thanatophilus metallescens*. Z rodu *Silpha* se zde nachází pouze jeden validní druh, *Silpha punctulata*. Je však velice pravděpodobné, že se v subsaharské oblasti nachází i další zatím nerozpoznané druhy rodu *Silpha*. Zkoumal jsem taxonomické řazení těchto taxonů a jejich rozšíření po jižní Africe. O ekologii jihoafrických mrchožroutů toho je publikováno jen minimálně.

klíčová slova: Coleoptera, *Silphidea*, taxonomie, synonymie, ekologie, afrotropická oblast

Abstract

The general section of my work is devoted to a literature search focused on the family *Silphidae*. In particular, on its two subfamilies, *Nicrophorinae* and *Silphidae*. Ecology and distribution of carrion beetles from this family. Social behavior and parental care, which is a very important feature of the subfamily *Nicrophorinae*. I also focused on the use of beetles from the family *Silphidae* in forensic entomology.

The practical part is devoted to a review focused on the South African representatives of the family *Silphidae*. Specifically, two genera belonging to the subfamily *Silphidae*, genus *Thanatophilus* and genus *Silpha*. There are present three species of *Thanatophilus*, *Thanatophilus micans*, *Thanatophilus capensis* and Madagascar endemit *Thanatophilus metallescens*. There is presently recognized only

a single valid species from the genus *Silpha*, *Silpha punctulata*. However, it is very likely that in sub-Saharan region are occurring also some other, presently unrecognized species of the genus *Silpha*. I have studied the taxonomic status of these taxa and their distribution in southern Africa. Only very limited information is available concerning ecology of Afrotropical carrion beetles.

key words: Coleoptera, *Silphidae*, taxonomy, synonymy, ecology, Afrotropical region,

Obsah

1. Úvod.....	9
2. Taxonomie mrchožroutovitých.....	10
3. Morfologie <i>Silphidae</i>	11
3.1 Podčeleď <i>Silphinae</i>	13
3.2 Podčeleď <i>Nicrophorinae</i>	14
4. Geografické rozšíření <i>Silphidae</i>	16
5. Ekologie <i>Silphidae</i>	19
5.1 Potravní vztahy	20
5.2 Ekologie podčeledi <i>Silphinae</i>	21
5.3 Ekologie podčeledi <i>Nicrophorinae</i>	22
6. Využití ve forenzní entomologii	27
7. Mrchožroutovití jižní Afriky.....	27
7.1 Taxonomické dělení, morfologie a výskyt afrotropických zástupců	29
8. Diskuse.....	35
9. Závěr	37
10. Seznam literatury	38
11. Přílohy	47
11.1 Seznam příloh	47

1. Úvod

Nad výběrem tématu mé bakalářské práce jsem velice často přemýšlel a stále nemohl na nic přijít. Nakonec mě velmi oslovilo jedno praktické cvičení s Doc. Mgr. Janem Růžičkou, Ph.D. zaměřené na různé metody odchyty hmyzu. A tak jsem si řekl, že by to mohlo být zajímavé téma. Po několika konzultacích jsem se rozhodl, že se budu zabývat velmi zajímavou čeledí *Silphidae*. Brouci v této čeledi jsou důležití hlavně z hygienického významu. Urychlují rozklad a odklízejí mršiny drobných obratlovců. Tímto chováním zamezují šíření různých chorob, způsobených patogeními organismy. Zástupci této čeledi, konkrétně podčeledi *Nicrophorinae*, jsou zajímaví hlavně svým sociálním chováním, což je u hmyzu poměrně vzácné. V mé práci se zaměřím na obecnou morfologii, výskyt a ekologii této čeledi. A konkrétně na jihoafrické zástupce čeledi *Silphidae*. Cílem této práce je shrnout poznatky o systematice, ekologii a rozšíření subsaharských druhů mrchožroutů.

2. Taxonomie mrchožroutovitých

Čeď *Silphidae* Latreille, 1806 patří do nadčeledi *Staphylinoidea* a zahrnuje dvě podčeledi, *Silphinae* Latreille, 1806 a *Nicrophorinae* Kirby, 1837 (Sikes 2005). Čeď *Silphidae* je v současnosti klasifikovaná jako samostatná, monofyletická, a velice podobná čeledi *Staphylinidae*. Grebennikov & Newton (2009) uvádí, že je klasifikována jako sesterská skupina čeledi *Staphylinidae*. Navzájem se od sebe liší pouze počtem dorzálních částí zadečku, *Silphidae* má blanité první tři až čtyři tergity a *Staphylinidae* pouze první dva tergity zadečku (Šustek 1981). Dosud je známo přibližně 183 druhů mrchožroutovitých brouků z čeledi *Silphidae*, kteří jsou řazeni do 13 rodů (Sikes 2008). Ve střední Evropě žije devět rodů obsahujících 45 druhů (Růžička 2007).

Podle Sikese (2005, 2008) by se měla čeď *Silphidae* přehodnotit jako podčeď v rámci *Staphylinidae*. Dříve bylo v této čeledi zahrnuto několik dalších skupin, které jsou nyní již hodnoceny jako samostatné vývojové linie, oddělené v rámci čeledi *Agyrtidae* a *Leiodidae* (Růžička 1993a,b, Švec & Růžička 1993). Patřily tam skupiny jako *Lyrosominae*, *Agyrtinae*, *Catopidae*, *Colonidae*, *Bathysciidae* (Mroczkowski 1955, Šustek 1981). I samotné čeledi *Agyrtidae* a *Leiodidae* byli v minulosti považovány za podčeledi čeledi *Silphidae* (Šustek 1981).

Podčeledi *Silphinae* a *Nicrophorinae* patřící do čeledi *Silphidae* jsou rozdílné v morfologické stavbě, ale i chováním a potravními preferencemi (Sikes 2008). Podle Růžičky (2004) zahrnuje podčeď *Silphinae* šestnáct rodů, podle Sikese (2008) má přibližně 12 rodů, které obsahují přibližně 111 druhů. Patří tam tyto rody: *Aclypea* Reitter, 1885, *Dendroxena* Motschulsky, 1858, *Diamesus* Hope, 1840, *Heterosilpha* Portevin, 1926, *Heterotemna* Wollaston, 1864, *Necrodes* Leach, 1815, *Necrophila* Kirby & Spence, 1828, *Oiceoptoma* Leach, 1815, *Oxelytrum* Gistel, 1848, *Ptomaphila* Kirby & Spence, 1828, *Silpha* Linnaeus, 1758 a *Thanatophilus* Leach, 1815 (Peck 2001). Rozdíl je dán jiným pojetím rodů a podrodů v minulosti a současnosti. Některé mladší názvy rodů čeledi *Silphidae* byly synonymizovány s názvy staršími (Sikes et al. 2002).

Podčeď *Nicrophorinae* je známá spíše z hlediska péče o potomstvo, kdy o potomky pečují oba rodiče, což je u brouků obecně velmi vzácné (Sikes 2008). Tato čeď je zastoupena rodem *Nicrophorus* Fabricius, 1775, asijskými rody

Ptomascopus Kraatz, 1877 a *Eonecrophorus* Kurosawa, 1985, kde rod *Nicrophorus* obsahuje 61 druhů v holoarktické oblasti, rod *Ptomascopus* tři existující druhy a rod *Eonecrophorus* pouze jeden druh (Sikes et al. 2002).

3. Morfologie *Silphidae*

Čeď *Silphidae* zahrnuje většinou středně velké brouky. Udávaná velikost se liší podle oblastí, kde žijí a podle autora, který je popisuje. Šustek (1981) uvádí velikost dospělců od 5 mm do 40 mm, tento údaj je však zkreslený, tím, že Šustek do něj zahrnuje i v současnosti samostatnou čeď *Agyrtidae*. Většina *Silphidae* má však střední velikost 10 – 25 mm. Sikes (2005) uvádí velikost dospělců o něco větší a to 7 – 45 mm, nejčastěji ale 12 – 25 mm. Mezi největší zástupce patří rod *Diamesus* s velikostí dosahující až 45 mm, vyskytující se v Asii a Austrálii (Sikes 2005). Mezi nejmenší zástupce patří rod *Thanatophilus* dosahující pouze 9 mm (Mroczkowski 1955, Šustek 1981).

Většina druhů má oválný, plochý nebo mírně klenutý tvar těla. Spodní strana těla bývá většinou hustě zarostlá dlouhými setami. Vrchní strana těla bývá naopak holá. Zbarvení má většina druhů, až na několik druhů z podčeledi *Nicrophorinae*, tmavé. Nejčastěji šedé, černé, hnědé a jen velmi ojediněle kovové (Šustek 1981, Ratcliffe 1996). Řada hrobaříků z podčeledi *Nicrophorinae* má velmi výrazné zbarvení krovek. Nejčastěji oranžově, červeně či žlutě zbarvená kresba má za úkol chránit jedince před predátory, slouží jako výstražné zbarvení, chránící hlavně před ptáky (Jones 1932).

Štít má nejčastěji oválný, polokruhový nebo čtvercový tvar, zřídka kdy srdčitý. Má různě tvarovaný, někdy jemně ochlupený povrch.

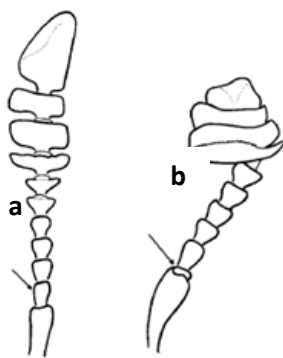
Štítek je poměrně velký, shora dobře viditelný, bývá troj- nebo pětiúhlý a často stejně široký jako hlava, jeho šířka může dosáhnout až čtvrtiny šířky krovek (Šustek 1981, Sikes 2005).

V rámci podčeledi *Silphinae* krovky u většiny druhů pokrývají celý zadeček, u rodů *Diamesus*, *Nicrodes* a *Nicrophorinae* jsou krovky zkrácené a odhalují 1 – 5 abdominálních článků. Většina z těchto rodů má na krovkách oranžové nebo načervenalé skvrny nebo pásy. *Silphinae* mají často vyvinuty až tři podélná žebra na každé krovce. U *Nicrophorinae* jsou také tři žebra, nejsou však dobře zřetelná.

Některým druhům vystupuje na zadní třetině krovek výrazná boule. Všechny druhy mají vyvinuté staphylinoidní typ blanitých křídel (Šustek 1981, Ratcliffe 1996, Peck 2001, Sikes 2005).

Tvar hlavy je mírně protáhlý, se silnými kusadly a velkýma, do stran vystupujícíma očima. Kusadla bývají zahnutá a někdy jsou zakončena dvěma zuby (Šustek 1981, Ratcliffe 1996). Makadla se skládají z dvou až pětičlenných maxilárních palpů a dvou až tříčlenných labiálních palpů, horní pysk může být porostlý tuhými a dlouhými brvami. V případě, že je klypeus oddělený příčným švem od předního okraje, jedná se o zástupce z podčeledi *Nicrophorinae*, pokud není tento šev znatelný, jedná se o zástupce z podčeledi *Silphinae*. Přední část klypeu bývá někdy blanitá či světle zbarvená (Mroczkowski 1955, Ratcliffe 1996).

Nejnápadnějším přívěškem na hlavě brouka jsou jeho párová tykadla, Ta slouží k mnoha funkcím, jako je čich a hmat. Ale díky sensilám na tykadlech je brouk schopen vnímat i vlhkost vzduchu či elektrické napětí (Javorek 1964). Struktura tykadel je charakteristická pro obě podčeledi. *Silphinae* mají tykadla vkloubena nad basí kusadel, tykadla se postupně kyjovitě rozšiřují od 7 až do 11 článku (obr. 1). Druhý článek tykadel je velký a snadno viditelný. U *Nicrophorinae* je tvořena volná palička čtyřmi koncovými články tykadla (obr. 2). Druhý článek tykadel je malý a těžko viditelný. Barvy koncových tří článků tykadel jsou důležitým znakem pro determinaci jednotlivých druhů (Šustek 1981, Ratcliffe 1996, Sikes 2005). Na konci tykadel (9 až 11 článek) se nachází množství chemoreceptorových sensil umístěných na štětkách a sloužící k hledání potravy (Dekeirsschieter et al. 2011).



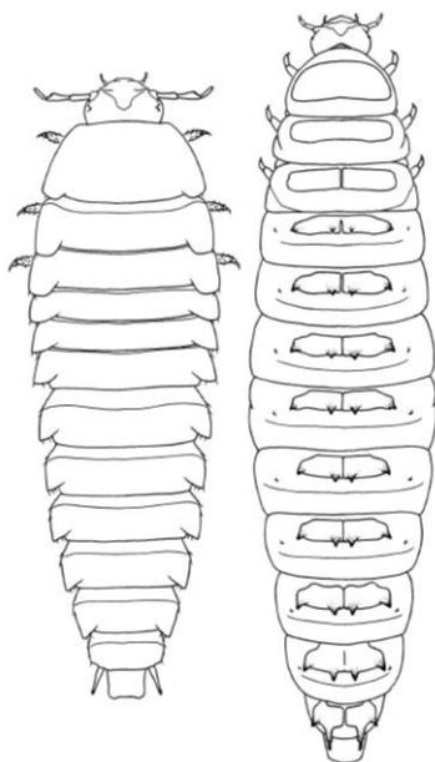
Obrázek 1, 2: **a** - typ tykadel u podčeledi *Silphinae*, **b** - typ tykadel u podčeledi *Nicrophorinae* (podle Šustek 1981).

Kyčle mají většinou kuželovitý tvar a jsou poměrně velké. Někdy je příkyčlí na vnitřní straně trnovité. Samci některých druhů mívají zesílená stehna u zadního páru nohou. Některé druhy mají přizpůsobeny holeně k hrabání, chodidla jsou často ze spodu žlutě ochlupená, jsou vždy pětičlenná a většina samců má u předního i středního páru nohou rozšířená chodidla. *Silphidae* mají dlouhý zadeček složený z pěti až šesti pohyblivých článků, nesoucí pár blanitých křídel, většinou složených pod krovkami (Šustek 1981, Sikes 2005).

3. 1 Podčeleď *Silphinae*

Hlavními rozlišovacími znaky této podčeledi je vejčitý, mírně (dorsoventrálně) zploštělý tvar těla, s lysou dorsální stranou těla a málo chlupatým štítem. Velikost dospělců se pohybuje nejčastěji mezi 8 mm až 25 mm. *Silphinae* mají často vyvinuty až tři podélná žebra na každé krovce. Krovky jsou jen málo ochlupené a zpravidla nebývají zkrácené jako u některých druhů *Nicrophorinae*. Labrum a klypeus nejsou oddělené frontoklypeálním švem (Peck 1990, Sikes 2005). Zástupci podčeledi *Silphinae* nemají vyvinutý stridulační orgán na pátém abdominálním tergitu (Peck 1990). Mají symetrické mandibuly, které nemají v horní části přítomné sety. *Silphinae* mají tykadla vkloubena nad basí kusadel, která se postupně kyjovitě rozšiřují od 7 až do 11 článku (obr. 20). Druhý článek tykadel je velký a snadno viditelný (Anderson & Peck 1985).

Nejlépe jsou však rozdíly mezi podčeledí *Silphinae* a podčeledí *Nicrophorinae* viditelné na larvách (obr. 3). Larvy *Silphinae* jsou asi 12 až 40 mm dlouhé, výrazně pigmentované, s oválným až zploštělým tvarem těla. Mají dobře vyvinutá tykadla a nohy, jsou kampodeiformní. Většinou jsou tmavě zbarveny, téměř celé kryté sklerity a se šesti očky (stematy) po každé straně těla (Anderson 1982b, Newton 1991, Sikes 2005). Rozdílné jsou i potravní zvyky těchto podčeledí. *Silphinae* upřednostňují větší mršinu (>300g), která se nachází ve střední fázi rozkladu. Což znamená, že už larvy much stačili po vylíhnutí zdechlinu opustit, ale larvy brouků se ještě nevylihly (Sikes 2008).



Obr. 3: Campodeiformní larva *Silphinae* (vlevo) a eruciformní larva *Nicrophorinae* (vpravo) (podle Ratcliffe 1996).

3.2 Podčeleď *Nicrophorinae*

Jedná se o středně velké brouky (10 – 25 mm) tmavé barvy. Zástupci této čeledi se dají poznat podle několika výrazných znaků, jako je velikost a tvar hlavy, mají mohutnou hlavu se zaškrcením posteriorně, někdy i řídce tečkovanou. Od hlavy zástupců podčeledi *Silphinae* se odlišuje tím, že mají labrum a klypeus oddělené viditelným švem (Šustek 1981, Ratcliffe 1996). Na hlavě mají velké, do stran vystupující oči a velká, na bázi ochlupená kusadla. Dalším charakteristickým znakem jsou paličkovitá tykadla. Volná palička na konci tykadel je tvořena čtyřmi vrcholovými články, druhý článek tykadel je malý a těžko viditelný (obr. 21) (Anderson & Peck 1985, Sikes 2005).

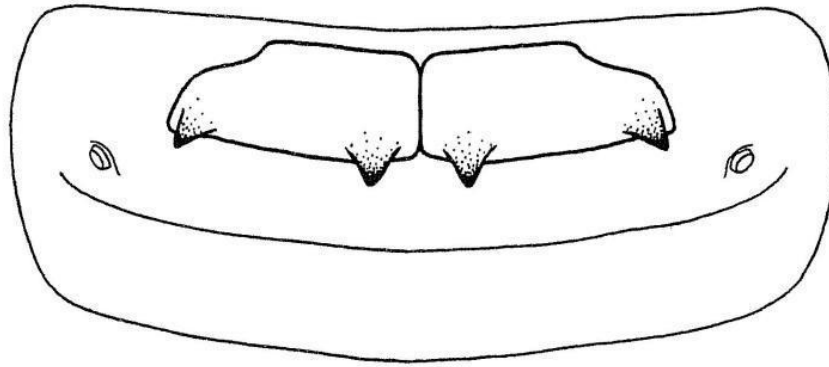
U *Nicrophorinae* je na pátém abdominálním článku (tergitu) umístěn stridulační orgán. Vyskytuje se u všech jedinců rodu *Nicrophorus*, obě pohlaví jsou stridulace schopné. Orgán se skládá ze dvojice hřebínků, které se při pohybu dopředu a dozadu třou o spodní část krovek (Niemitz 1972). Je to akustický způsob komunikace, který hrobařící používají při vzájemných interakcích, například v péči o

potomstvo, při námluvách, při zahrabávání mršiny i jako protestní stridulaci proti predátorům (Niemitz 1972). Velikost a tvar stridulačního orgánu ovlivňuje vlastnosti vydávaných zvuků, dokonce i velikost krovek je při stridulaci důležitá. Výška tónu je ovlivňována rychlostí pohybu hřebínků v horizontálním směru. Vertikální směr pohybu ovlivňuje kvalitu a délku zvuku (Niemitz 1972). Tento orgán chybí u převážné většiny podčeledi *Silphinae* (Niemitz 1972). Výjimkou je rod *Oxelytrum*, ten však striduluje pohybem hřebínků ze strany na stranu a ne dopředu a dozadu jak je zvykem u *Nicrophorinae* (Sikes 2008). U většiny zástupců podčeledi *Nicrophorinae* existuje pohlavní dimorfismus. Je patrný například na rozšíření nohou, kdy samci některých druhů mívají rozšířená chodidla u předního a středního páru nohou (Šustek 1981, Ratcliffe 1996). Mají lehce tečkovaný štít, který je rozdělován rýhami na samostatná klenutá pole, u některých druhů můžou být okraje žlutě chlupaté (Peck & Anderson 1985, Newton 1991).

Dalším velmi charakteristickým znakem pro odlišení hrobaříků je zbarvení na jejich krovkách. Skoro všichni hrobaříci mají oranžovo - červené zbarvení ve tvaru skvrn či pruhů. Krovky jsou zkrácené a odhalují 1 – 5 abdominální článek. Mají na krovkách také tři žebra, jako *Silphinae*, ty však nejsou dobře zřetelná. Krovky mají lesklý povrch s občasným ochlupením na konci a výraznou ramenní boulí.

Larvy *Nicrophorinae* se výrazně liší od larev *Silphidae*, jejich tělo připomíná spíše housenku je eruciformní, nemá skoro žádné pigmentování, barva larev je většinou bílá či žlutavá. Na rozdíl od larev *Silphidae* jsou jen málo kryté sklerity, mají malé hřbetní sklerity se čtyřmi trny (obr. 1), jednotlivé zadečkové a hrudní články nejsou sklerity kryté. Larvy jsou přibližně 12 až 40 mm dlouhé a mají pouze jedno nepigmentované oko (stemma) na každé straně hlavy (Růžička 1992, Ratcliffe 1996, Sikes 2005). Mají tříčlanková, široká tykadla, krátké nohy, přičemž jsou první dva páry kratší než poslední pár. Na konci zadečku mají jedno či dvoučlenné urogomfy (obr. 4) (Peck & Anderson 1985, Newton 1991).

Hrobaříci na rozdíl od *Silphinae* upřednostňují čerstvější mršiny, o hmotnostech kolem 260 gramů i menší (Milne & Milne 1976). Na tělo nalétávají brzy po jeho smrti, dospělci požírají larvy much (Kočárek 2001). Mršinu pohřbívají a následně využívají jako zdroj potravy pro potomstvo (Scott 1998).



Obr. 4: Zadečkový tergít larvy rodu *Nicrophorus* (podle Ratcliffe 1996).

4. Geografické rozšíření *Silphidae*

Čeľad' *Silphidae* se vyskytuje spíše na severní polokouli, největší diverzitu má v palearktické a nearktické oblasti (Scott 1998). V teplejších oblastech jako jsou tropy a pouště se nevyskytuje tak hojně. Pravděpodobně je to způsobeno rychlejším rozkladem mršin způsobeným teplejším podnebím a větší konkurencí například s velkými mravenci, mrchožravými obratlovci či ptáky (Peck & Anderson 1985, Růžička & Schneider 2004, Sikes 2005). Nejrozšířenější výskyt má v Evropě a Americe, také se hojně vyskytují v Asii a na severu Afriky. Naopak vůbec se tato skupina nevyskytuje na Fiji, Novém Zélandu i Nové Kaledonii (Peck 2001).

Podle Sikese (2008) je popsáno platných 183 druhů *Silphidae*, z toho 111 *Silphinae* a 72 *Nicrophorinae*. Ratcliffe (1996) ve starší práci uvádí celosvětově známých 208 druhů ve 13 rodech a naopak Peck (2001) tvrdí, že existuje jen 175 druhů v 15 rodech. Rozporuplná tvrzení autorů se však dají z části vysvětlit rozdílným taxonomickým pojetím některých druhů (Růžička & Schneider 1996, Háva a kol. 1999, Růžička a kol. 2004).

Podle Sikese (2008) podčeľad' *Silphidae* pochází ze severní části superkontinentu Pangea, konkrétněji z prakontinentu Laurasie. Teorii utvrzuje i to, že na jižním kontinentu Pangey (Godwaně) byli nalezeni pouze tři druhy *Nicrophorinae*, kteří se tam nejspíše rozšířili podél And, kvůli vyhovujícímu chladnějšímu klimatu, na které je celkově podčeľad' *Nicrophorinae* citlivější než podčeľad' *Silphinae* (Cai et al. 2014).

V České republice se vyskytuje 24 druhů *Silphidae*, z čehož 15 patří k *Silphinae* a zbylých 9 k *Nicrophorinae* (Růžička 1993, Háva & Růžička 1997). Což je skoro polovina všech druhů vyskytujících se v Evropě (Šustek 1981).

V Severní Americe je mnohem vyšší zastoupení nearktických druhů než v Jižní Americe. Vyskytují se zde také holartičtí zástupci *Nicrophorus investigator* Zetterstedt, 1824, *Nicrophorus vespilloides* Herbst, 1783, *Aclypea opaca* Linnaeus, 1758 a z palearktické oblasti introdukovaná *Silpha tristis* Illiger, 1798. Byli nalezeni i zástupci *Thanatophilus lapponicus* Herbst, 1793 a *Thanatophilus trituberculatus* Kirby, 1837 (Peck & Anderson 1985). Objevili se již také záznamy o výskytu podčeledi *Nicrophorinae* v Karibské oblasti a Dominikánské republice (Ratcliffe 1996). Anderson a Peck (1985) provedli revizi čeledi *Silphidae* v Severní Americe a Mexiku a dospěli k rozpoznání validních 29 druhů v 8 rodech. Někteří z nich byli rozšířeni na jih Mexika. Avšak většina latinskoamerické fauny se skládá z jihoamerických druhů rodu *Oxelytrum* patřících do podčeledi *Silphinae* a z endemických druhů rodu *Nicrophorus* (Peck & Anderson 1985).

Za zmínku také stojí zastoupení *Silphidae* v asijských oblastech zahrnujících Indii, jih Číny, poloostrov Zadní Indii a Indonésii. Hlavními zástupci tu jsou druhy rodů *Calosilpha*, také druhy jako *Oiceoptoma hypocrita* (Portevin, 1903), *Necrodes nigricornis* Harold, 1875 a *Thanatophilus minutus* Kraatz, 1876 (Růžička & Schneider 2004). Zástupci z podčeledi *Nicrophorinae* jsou zastoupeni druhy *Nicrophorus nepalensis* Hope, 1831 a *Nicrophorus concolor* Kraatz, 1877. Vyskytují se tu i zástupci, kteří se nacházejí i na našem území. Do oblasti Indie, jižní Číny a Indonésie zasahují ze západu. Patří sem druhy *Phosphuga atrata* (Linnaeus, 1758) a *Silpha obscura* Faldermann, 1835 (Růžička & Schneider 2004). Taxony vyskytujícími se jenom v Asii jsou rody *Eonecrophorus* a *Ptomascopus* patřící do podčeledi *Nicrophorinae* (Sikes et al. 2002). V Indii byl recentně potvrzen také výskyt druhů *Nicrophorus encaustus* Fairmaire, 1896, *Nicrophorus trumboi* Sikes & Madge, 2006, *Thanatophilus dentiger* Semenov, 1890 a *Thanatophilus porrectus* Semenov, 1890 (Růžička & Schneider 2011).

Pro mou práci je však nejzajímavější výskyt čeledi *Silphidae* v Africe. Afrika spadá do dvou zoogeografické oblasti, palearktické (severní Afrika) a afrotropické oblasti (subsaharská Afrika včetně Madagaskaru). V subsaharské Africe je

zastoupení *Silphidae* velmi nízké. Lze zde najít pouze druhy *Thanatophilus capensis* Boheman, 1858, *Thanatophilus micans* Fabricius 1794 a druhy rodu *Silpha* (Schawaller 1987, Midgley 2007). Madagaskar je zajímavostí, zde se nachází druh *Thanatophilus metallescens* Fairmaire, 1887, který je endemitem tohoto ostrova (Thayer & Newton 2005). V severní části Afriky, kam zasahuje palearktická oblast, je však zastoupení této čeledi mnohem bohatší. Najdeme tu druhy hrobaříků jako *Nicrophorus humator* Gleditsch, 1767, *Nicrophorus interruptus* Stephens, 1830 a dále několik druhů podčeledi *Silphinae* jako *Thanatophilus sinuatus* Portevin, 1943, *Thanatophilus grilati* Bedel, 1891 a *Silpha olivieri* (Bedel, 1887). Do této oblasti patří i Kanárské ostrovy, kde můžeme najít tři endemické druhy rodu *Heterotemna* (Růžička & Schneider 2004). Důvodem, proč se *Silphidae* v subsaharské Africe nevyskytují je pravděpodobně vyšší konkurence z oblasti tropického hmyzu (mravenci, mouchy) či z říše obratlovců. Také vliv teploty na mršinu, který způsobuje její rychlejší biologické rozkládání a může být příčinou sníženého výskytu (Scott 1998).

Nejchudší zastoupení této čeledi se však váže k Austrálii a Papui Nové Guinei. Nalezneme zde pouze 6 druhů ve třech různých rodech, patří sem rody *Diamesus*, *Nicrophorus* a *Ptomaphila*. Podobně jako na Madagaskaru, i zde se váží druhy pouze na Šalamounovy ostrovy a ostrovy Papui Nové Guinei. Endemickými druhy Papui Nové Guinei jsou *Nicrophorus heurni* (Portevin, 1926), *Ptomaphila ovata* Portevin, 1926 a *Nicrophorus kieticus* (Mroczkowski, 1959) vyskytující se na Bougainvillských ostrovech. Pro obě zmíněné oblasti je společný druh *Diamesus osculans* Vigors, 1825. A pro samotnou Austrálii jsou typické druhy *Ptomaphila perlata* Kraatz, 1876 a *Ptomaphila lacrymosa* Schreibers, 1802 (Peck 2001, Sikes et al. 2013).

Z těchto poznatků vychází, že podčeleď *Silphinae* je tolerantnější k teplejším oblastem a je více rozšířena, nejspíše za to může vyšší evoluční stáří s vyšší druhovou rozmanitostí (12 rodů), *Nicrophorinae* mají pouze 3 rody (Sikes 2008). Největší zastoupení mají *Silphinae* v Euroasii a Severní Americe (Ratcliffe 1996). Rozšíření a přežití v teplejších oblastech jim nejspíše umožňují jejich potravní preference. Na rozdíl od *Nicrophorinae* totiž vyhledávají větší mršiny a nebrání je před konkurenty, kteří jsou v teplejších oblastech mnohonásobně početnější. Zástupci podčeledi *Nicrophorinae* jim proto nemohou konkurovat (Sikes 2008).

Podčeleď *Nicrophorinae* je přítomna hlavně v palearktických a nearktických oblastech severní polokoule, podél jihoamerických And a na Indo - Malajském souostroví (Peck & Anderson 1985, Sikes 2005). Naopak se vůbec nevyskytuje v subsaharské Africe a Austrálii. Nedávno k těmto oblastem patřila i Indie, ale byla zde nalezena reliktní populace *Nicrophorus sausai* Růžička, Háva & Schneider, 2000 (Růžička et al. 2000, Peck 2001a, Sikes 2008). Největší zastoupení mají hrobařici opět v Evropě, Asii a Severní Americe, byli však nalezeni i v Karibské oblasti či Dominikánské republice. Rod *Nicrophorus* je v Evropě zastoupen 13 druhy, v Asii 33 druhy a v Africe 2 druhy (Dobler & Müller 2000).

5. Ekologie *Silphidae*

Zástupci mrchožroutovitých jsou nenahraditelným článkem ekosystémů krajiny (Kočárek & Roháčová 2001). Jejich význam spočívá hlavně v odklizení mršin, čímž výrazně snižují šíření nemocí do okolí. Mrchožroutovití často zahrabou zdechlinu pod zem a napomáhají k jejímu rychlejšímu rozkladu. Mají velký hygienický význam a to obzvlášť při odstraňování mršin nemocných jedinců (Šustek 1981, Ratcliffe 1996).

Zástupci čeledi *Silphidae* využívají při vyhledávání potravy chemoreceptory umístěné na tykadlech. Díky citlivému čichu dokážou zachytit hodinu starou mršinu až na vzdálenost několika kilometrů (Scott 1998). Většinou však nalézají mrtvoly po jednom až dvou dnech (Šustek 1981, Růžička 1994, Scott 1998). Dethier (1947) zkoumal účinnost chemoreceptorů a jejich využití. Pozoroval druhy rodu *Nicrophorus* i druhů *Necrophila americana* Linnaeus, 1759 a *Oiceoptoma novaboracense* Forster, 1771. Zjistil, že chemoreceptory na tykadlech jsou určeny pro zaznamenání pachu na větší vzdálenosti, na menší vzdálenost, přibližně do 75 centimetrů, brouci využívají receptory umístěné na čelistních makadlech.

Hrobařici se na mumifikované či zmýdelnatělé mršině objevují jen zřídka (Likovský 1967). Mršinu vyhledávají dvěma způsoby, buďto čekají na zemi a pomocí čichových sensil na zvednutých tykadlech se snaží zachytit pach potravy, ke kterému pak zamíří. Nebo poletují, za stále se měnícího směru, nad prostorem a opět se snaží zachytit vůni potravy (Pukowski 1933). Petruška (1964) se zabýval ve střední Evropě výzkumem vzdálenosti, kterou jsou schopní hrobařici směřující k mršině urazit za den. Využil zemní pasti s metodou zpětného odchyty. Výsledky

výzkumu vedly k tomu, že rod *Thanatophilus* nepřekonal 500 m za den a rod *Nicrophorus* nepřekonal ani 100 m za den. Za ideálních podmínek však dolet může dosahovat až vzdálenosti 3 km (Petruška 1964). Nejdále dokážou doletět jedinci *Nicrophorus americanus* a to až 7 km (Jurczensky et al. 2011). Na zdechlinu přistává nejčastěji pouze jeden sameček či samička. Pokud se na mršině sejde více brouků obou pohlaví, záleží na velikosti mršiny a ostatních podmínkách. Vzhledem k těmto podmínkám dojde ke kooperaci či ke kompetici (Scott 1998).

Odborné práce, články a publikace týkající se etologie *Silphidae* se častěji zaměřují na její podčeď *Nicrophorinae* (hlavně rod *Nicrophorus*) než na podčeď *Silphinae*. U zástupců *Silphidae* vládne velká mezidruhová konkurence, co se boje o potravu týče. Proto mají jednotlivé druhy odlišnou sezonalitu a vyskytují se na odlišných biotopech, aby se této konkurenci alespoň z části předešlo (Šustek 1981, Růžička 1994, Scott 1998).

5.1 Potravní vztahy

Obecně se u čeledi *Silphidae* uvádí, že se její zástupci živí dospělci a larvami jiného hmyzu, drobnými členovci a částmi rostlin (Pukowski 1933, Novák 1961, Likovský 1967). Existuje však podrobnější rozdělení, *Silphidae* se dělí na čtyři trofické skupiny a to podle toho jaký mají vztah k potravě (Šustek 1981, Sikes 2005). Dělí se na masožravé (karnivorní), pantofágní, nekrofágní a fytofágní. Zástupci masožravých *Silphidae* jsou pouze predátoři. Živí se lovem housenek, motýlů a plžů, v tomto případě se jedná o rod *Dendroxena*. Mezi schránkatými plži se živící zástupce patří rod *Ablattaria* Reitter, 1885 a druh *Phosphuga atrata* (Šustek 1981, Sikes 2005). Mezi pantofágní druhy patří rod *Silpha*. Tyto druhy se živí lovem kroužkoců či drobných členovců, ale také mršinami. Zástupci rodů *Silpha* příliš neupřednostňují žádný druh potravy (Novák 1966). Některé druhy se živí i rozkládající se rostlinou potravou (Šustek 1981). Výjimkou jsou však východopalearktické druhy *S. perforata* Gebler, 1832 a *S. longicornis* (Portevin, 1926). Ty se chovají jako predátoři. A u druhu *S. tristis* a *S. imitator* nebyli zjištěny žádné vyhraněné potravní preference (Ikeda et al. 2007, 2008). Do skupiny ve které jsou nekrofágní larvy i dospělci, se řadí rody *Oiceoptoma*, *Thanatophilus*, a *Necrodes*. U rodu *Nicrophorus* jsou dospělci zčásti karnivorní, loví totiž na mršinách larvy much a ostatního hmyzu, ale larvy jsou pouze nekrofágní (Šustek

1981). Druhy *Nicrophorus vespilloides* a *Nicrophorus germanicus* Linnaeus 1758, loví i na hniјících houbách a exkrementech. U těchto druhů jsou nekrofágní dospělci jen v době krmení larev (Šustek 1981). Tito brouci se jen velice ojediněle objevují na mršině, která ještě nepodlehla hnilobě. Stejně tak i někteří zástupci podčeledi Silphinae jako *Necrodes littoralis* Leach, 1815, *Thanatophilus rugosus* Linnaeus, 1758, *T. sinuatus* a *Oiceoptoma thoracicum* Linnaeus, 1758 (Likovský 1967). Poslední skupina fytofágních brouků se živí rostlinnou potravou, nejčastěji řepou. Tato skupina zahrnuje rod *Aclypea* (Sikes 2005).

Změna potravních preferencí z nekrofágů na karnivory je způsobena neschopností jedinců létat. Létající jedinci mnohem lépe naleznou vhodnou mršinu či kořist mezi bezobratlými. Pro nelétavé brouky je hledání mršiny velice náročné, proto většina z nich patří mezi predátory (Ikeda et al. 2006).

5.2 Ekologie podčeledi *Silphinae*

Druhy této podčeledi se živí hlavně mršinami, či aktivním lovem ostatního hmyzu na mrtvých tělech. Loví hlavně muší larvy, kroužkovce a menší či slabší mrchožravé brouky. Existují však i výjimky, například zástupci *Dendroxena quadrimaculata* Scopoli, 1772 (mrchožrout housenkář) živící se lovem housenek, nebo *Phosphuga atrata* (mrchožrout černý) který se živí lovem slimáků a hlemýžďů. Dravé druhy této podčeledi jsou velmi prospěšné, snižují totiž velikost populace škůdců a napomáhají tak zahradnictví či lesnictví. Některé zástupce nalezneme i na hniјících rostlinách, či hnoji. Také na houbách, například na hadovce smrduté (*Phallus impudicus*) se často nachází *Oiceoptoma thoracicum*. Všechny druhy však lidem prospěšné nejsou, mezi škůdce by se dal zařadit *Aclypea opaca*, živící se řepou již od larvy (*Beta vulgaris*) (Javorek 1964, Ratcliffe 1996, Sikes 2005).

Jak už jsem zmínil, v čeledi *Silphidae* panuje velká konkurence o potravu, tato konkurence však není jen mezi mrchožroutovitými brouky, ale konkurují jim i mouchy či menší obratlovci. Velká konkurence zde panuje hlavně kvůli náhodnému výskytu mršin a jejich krátkodobosti. Jedinci *Silphinae* mají rozdílnou cirkadiální aktivitu a preferují odlišné biotopy (Šustek 1981). Většina zástupců jsou noční druhy, existují však i denní, jako rod *Thanatophilus*. Na jaře se vyskytují druhy jako *Oiceoptoma thoracicum*, v létě *Silpha tristis* a na podzim se vyskytuje jen malé množství druhů. Rozdílné jsou i biotopy na které se vážou určití zástupci. Druhy jako *Dendroxena quadrimaculata* a *Oiceoptoma thoracicum* se vážou především na lesní

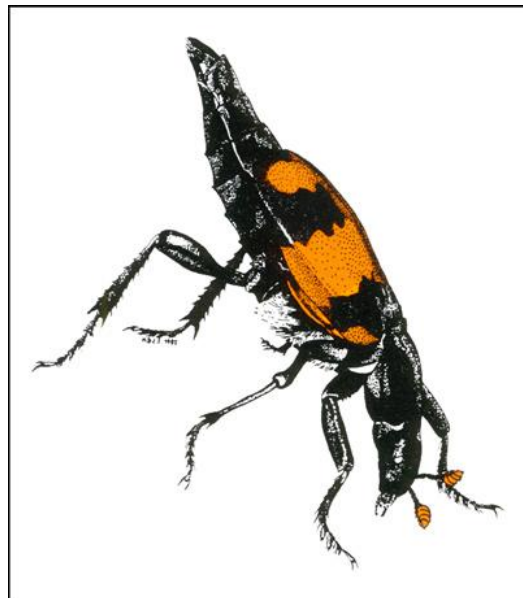
porosty, naopak již zmíněný rod *Thanatophilus* preferuje pole a jiná otevřená stanoviště (Šustek 1981, Růžička 1994).

Chování podčeledi *Silphinae* se od *Nicrophorinae* liší hlavně v péči o potomstvo. Zástupci *Silphinae* nalezenou mršinu nezahrabávají a ani se nestarají o potomstvo. Větší mršinu si vybírají z důvodu pomalejšího vývoje. Po rychleji se vyvíjejících mouchách či jiném hmyzu zde zůstane ještě dostatek potravy pro jejich larvy (Anderson 1982a). Brouci nalézají mršinu většinou v rané až střední fázi rozkladu, prozkoumají mršinu i okolí a nakonec nakladou vajíčka. Ty kladou pod mršinu či do jejího okolí. Tím však jejich péče o potomky končí (Johnson 1974, Šustek 1981). Vajíčka se vylíhnou přibližně po pěti dnech. V té době však na mršinu nalétají i jiné druhy hmyzu a kladou zde svá vajíčka. Hlavním konkurentem jsou mouchy. Jejich larvy a vajíčka se však stávají pro dospělé *Silphinae* hlavním zdrojem potravy (Sikes 2005, Dekeirsschieter et al. 2011). Dalo by se říci, že tímto chováním nepřímo chrání své vajíčka (Milne & Milne 1976). Larvy much se však velmi rychle líhnou a živí se mrtvým masem. Přibližně po pěti dnech je jejich vývoj ukončen a opouštějí mršinu. Díky tomu nemají právě vylíhlé larvy brouků na mršině žádné konkurenty. Mršina je však již silně sežrána a tak se larvy brouků živí zbytky masa na kostech či kůži (Johnson 1974). Podčeď *Silphinae* má delší životní cyklus než podčeď *Nicrophorinae*. Larvy prochází třemi instary, které tráví na mršině. Po třetím instaru se zakuklí do země v blízkosti mrtvého těla. Ve fázi kukly dojde k obrovským změnám, brouci jsou po vylíhnutí pohlavně dospělí a mají již plně vyvinutá křídla (Dekeirsschieter et al. 2011).

5.3 Ekologie podčeledi *Nicrophorinae*

Reprodukce *Nicrophorinae* probíhá na nalezené mršině. Pokud vhodnou mršinu první objeví samec, pokouší se pomocí feromonů přilákat samičku. Samec vypouští feromony z posledního zadečkového tergitu v typické poloze a to zadečkem vzhůru, při čemž hýbe jeho špičkou ze shora dolů (obr. 4) (Ratcliffe 1996). Složení feromonů u *Nicrophorus vespilloides* zkoumali Herber et al. (2007) a jako hlavní látku určili ethyl 4-methylheptanoát. Feromony však může vypouštět i sameček, který mršinu neobjevil. Samička tedy předem neví, zda vábící sameček objevil mršinu. Obě tyto strategie samečků jsou srovnatelně úspěšné (Eggert & Müller 1989b). V případě, že samička objeví samečka bez mršiny, většinou ho opustí, avšak

může se s ním spářit. Samička je totiž schopna uschovat sperma v spermatéce až po dobu 3 týdnů, do té doby může nalézt vhodnou mršinu sama (Eggert 1992). Jedná-li se o samečka s mršinou, páření proběhne až v případě, kdy se samička přesvědčí o kvalitě stavu mršiny. Tímto chováním zabrání spáření s vyhnaným jedincem (Eggert & Müller 1989a). Na zdechlině se totiž potkávají různé druhy hrobaříků, kteří mezi sebou vedou konkurenční boje. Menší, slabší či méně perspektivní jedinci boje prohrávají a musí mršinu opustit. Někdy tyto souboje končí i smrtí. Nejsilnější jedinec je přijat samičkou a spolu s ní se podílí na pohřbívání mršiny (Begon et al. 1997). Někteří poražení brouci však mršinu hned neopustí a snaží se v její blízkosti spářit či naklást vajíčka. Některé vylíhlé larvy se pak mohou prohrabat do funkční snůšky (Scott 1998). Samice bývají výrazně agresivnější než samci při vypuzování slabších konkurentů (Milne & Milne 1976).



Obrázek 4: Typický postoj samečka *Nicrophorus* sp. vypouštějícího feromony (podle Ratcliffe 1996).

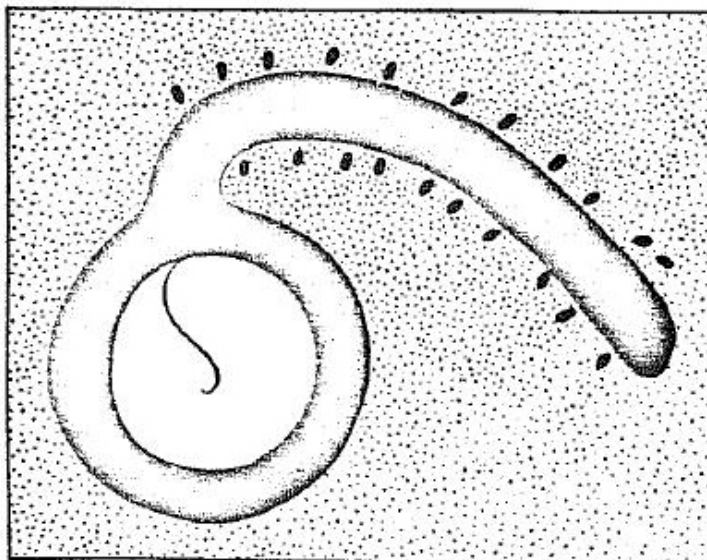
V případě nálezu velké mršiny se stává, že dojde ke kooperaci více párů. K této spolupráci dochází v případě, že mršina poskytuje potřebné množství potravy a místa a je příliš velká na to, aby jí zahrabal jeden pár (Eggert & Müller 1992). Úspěch kooperace je ovlivněn mnoha faktory. Patří sem fáze rozkladu zdechliny, doba aktivity brouků, přírodní podmínky a hlavně složení druhů, které se na mrtvém těle potkají (Šustek 1981, Scott 1998). Slabší druhy či jedinci jsou vytlačeni většími a silnějšími druhy (Pukowski 1933, Anderson & Peck 1985). Konkurence mezi páry na jedné mršině ustává po vylíhnutí larev. Samičky totiž přestanou rozlišovat

jednotlivé potomky a nepoznají vlastní od cizích (Eggert & Müller 1992). Důvod spolupráce jedinců čeledi *Silphidae* je snížení počtu muších larev. Ty jsou na mršině totiž jejich hlavním potravním konkurentem. Čím více hrobaříků se na mršině nachází, tím stoupá jejich konkurenční schopnost (Pukowski 1933, Novák 1961, Scott 1961). Konkrétně samičky spolupracují například z důvodu ochrany snůšky. Touto spoluprací se zabývali Eggert & Sakaluk (2000) a Scott (1994). Výsledky však neprokázaly úspěšnost této strategie. Fetherston et al. (1994) dokonce tvrdí, že kombinace stejných pohlaví, samec a samec či samice se samicí mnohem úspěšněji udržují mršinu a lépe a častěji krmí své mladé než kombinace samec se samicí.

Nejčastěji však dochází k případu, že na mršině zůstane jediný pár a ke kooperaci více párů nedojde (Anderson & Peck 1985). Tento vítězný pár následně mršinu zahrabe pod zem. Pokud je půda tvrdá či jinak nevhodná, tak jsou hrobaříci schopni mršinu přesunout. Tento přesun uskuteční tak, že si vlezou pod mršinu a opřou se o ní zády. A pomocí silných nohou jí odstrkují (Milne & Milne 1976, Scott & Traniello 1989, Trumbo & Fiore 1994). Díky tomuto pomalému způsobu jsou schopni přesunout mršinu až o metr za hodinu (Ratcliffe 1996). Téměř všichni hrobaříci upřednostňují sprašové půdy či půdy prorostlé kořeny (Muths 1991). Jedním z důvodů je častý výskyt hlodavců, jejichž mršinami se hrobaříci živí. Hlavní je však snadná tvarovatelnost těchto půd pro stavbu krypt. Výhodné jsou i pro vývoj larev, díky optimální vlhkosti, která se v nich udržuje (Novák 1961, 1962, Špicarová 1982). Hrobaříci zahrabávají nalezené mršiny kvůli potravní konkurenci z řad obratlovců či jiného hmyzu, hlavně much, ale i karnivorních a nekrofágních druhů brouků (Pukowski 1933). Jejich hlavní výhodou je, že zahrabávají těla většinou v noci, kdy není aktivní žádný z konkurentů (Wilson & Fudge 1984).

Pokud se jim povede mršinu přesunout na lepší místo, tak začnou se samotným zahrabáváním. Hrobaříci mršinu s využitím hlavy ze spodu podhrabou a následně ze shora zakryjí vrstvou půdy. Proces zahrabávání trvá většinou šest až osm hodin. Větší druhy zahrabávají mršinu až do 20 cm hloubky, naopak menší druhy si vystačí s hrabankou. Případné předměty, které by hrobaříkům překážely v hrabání, buďto přesunou stranou, nebo rozžvýkají silnými čelistmi (Ratcliffe 1996). Když se mršina nachází v ideální hloubce, začnou jí hrobaříci pomocí svých čelistí upravovat a vytvářet tak potravní koule. Přibližně 4 až 9 hodin dlouhý proces zahrnuje očištění mršiny od srsti či peří, odstranění kůže a potření konzervačními

sekrety, které odstraňují z mršiny zárodky hub i plísně a upravují průběh rozkladu (Ratcliffe 1996). Samec i samička vytváří okolo mrtvoly takzvanou kryptu, udržují velkou vlhkost a hmotu bez kůže zakulacují. Nakonec samička vyhrabe nad potravní kouli chodbičku určenou ke kladení vajíček (obr. 5) (Pukowski 1933).



Obr 5: Krypta hrobařika rodu *Nicrophorus* s potravní koulí a postraní chodbou s vajíčky (podle Pukowski 1933).

Samička poté naklade až padesát vajíček, počet závisí na velikosti potravní koule a kondici samičky (Ratcliffe 1996). Jako poslední úpravu vykouše na potravní kouli malou jamku, kterou naplní již z části natrávenou potravou. Tato jamka slouží jako následná potrava pro larvy (Milne & Milne 1976).

Prvních několik dní po vylíhnutí vajíček zůstávají v kryptě oba brouci, samec ale nakonec odlétá. Pokud je počet larev příliš vysoký pro úspěšný vývoj, tak rodiče sníží jejich stav požíváním slabších jedinců. Samice poté s využitím stridulace naláká larvy do již zmíněné jamky s natrávenou tkání a krmí je. Ne však dlouho, larvy jsou za krátko schopné se krmit samy (Šustek 1981, Ratcliffe 1996). Samička pečuje o potravní kouli, o tvar a stabilitu kobky a snaží se ochránit potomstvo před predátory. Larvy opouští ve chvíli, kdy zkonzumují všechno jedlé na potravní kouli a začnou se zahrabávat a kuklit (Pukowski 1933, Milne & Milne 1976). Tato péče je u brouků velice ojedinělá, péče o potomstvo je spíše známá u jiného hmyzu (včely, mravenci) (Ratcliffe 1996).

Hrobařici se vyvíjejí velice rychle, od objevení mršiny až po dokončení vývoje uběhne přibližně měsíc. Přičemž asi týden zabere, než samička naklade vajíčka a než se vylíhnou. Vajíčka se líhnou přibližně 2 až 3 dny po nakladení. Poté prochází třemi larválními instary (Šustek 1981). Požíráním a trávením potravní koule se zabývají v prvních dvou instarech, kompletní sežráním mršiny zabere zhruba sedm dní. V třetím instaru se věnují vyhrabávání malých chodbiček (kolébek) v okolní půdě, kde se následně zakuklí (Pukowski 1933). Stádium larvy trvá přibližně týden, přičemž jsou larvy schopné zdvojnásobit svojí váhu už po šesti hodinách. Fáze zakuklení trvá déle, přibližně deset až dvacet dní (Milne & Milne 1976, Šustek 1981). Dospělí hrobařici se vylíhnou přibližně po měsíci a dožívají se tří až patnácti měsíců, záleží na jejich vitalitě a na druhu (Milne & Milne 1976, Scott 1998).

Zvláštností je chování rodu *Ptomascopus*, ten naopak nevykazuje skoro žádné rodičovské instinkty (Peck & Anderson 1985). Suzuki & Nagano (2006) se však domnívají, že jde o formu jednoduché rodičovské péče. Dospělci rodu *Ptomascopus* se rozmnožují na malých mršinách, ty však nepohřbívají a ani nekladou vajíčka v okolí jako zástupci podčeledi *Silphinae* (Peck 1982). Avšak od mršiny se příliš nevzdalují a díky požíraní mušičích larev snižují konkurenci larvám (Trumbo et al. 2001). Silně závislé na vyvrhované potravě a rodičovské péči bývají larvy větších druhů hrobaříků, které pokud ji nedostanou tak umírají již před druhým instarem. Patří sem například severoamerické druhy *Nicrophorus orbicollis* Say, 1825 a *Nicrophorus sayi* Laporte, 1840. Existují však i druhy, které rodičovskou péčí vůbec nepotřebují. Mezi tyto druhy patří některé malé druhy hrobaříků. Ti jsou schopni vývinu bez rodičovské péče. Patří sem například severoamerické druhy *Nicrophorus defodiens* Mannerheim, 1846, *Nicrophorus tomentosus* Weber, 1801 či naši zástupci *Nicrophorus vespillo* Linnaeus, 1758 a *Nicrophorus vespilloides* (Scott 1998).

Dospělci čeledi *Silphidae* žijí ve velmi zvláštní symbióze s roztoči rodu *Poecilochirus* (Mesostigmata: Parasitidae). Jedná se konkrétně o mutualismus, vztah prospěšný pro oba zúčastněné. Téměř na každém jedinci se nachází zástupci těchto roztočů, někteří jedinci jsou jimi přímo obaleni (Ratcliffe 1996). Mnohem více se nachází na jedincích podčeledi *Nicrophorinae* než u podčeledi *Silphinae* (Johnson 1974). Roztoči se na hrobařících vyskytují ve svém larválním stádiu, jako deuteronymfa. Využívají brouky hlavně na dopravu a nijak jim svou přítomností neškodí. Hrobaříkům přispívají v případě nálezu mršiny. Roztoči z hrobaříka slezou

a poškozují a požírají muší vajíčka. Tímto chováním snižují hrobaříkům konkurenci o potravu (Ratcliffe 1996). Výzkumem mutualistického vztahu hrobaříků a roztočů rodu *Poecilochirus* se ve svém výzkumu zabýval Scott (1998). Nedospěl však k jednoznačnému výsledku. Zkoumal jak hrobaříky s roztoči tak i bez roztočů, výzkum prováděl v laboratoři i v terénu. Pozitivní vliv roztočů na zdatnost hrobaříků byl zpozorován v terénu hlavně v případě málo zakopané mršiny. Nicméně v laboratorním chovu byl vliv roztočů shledán spíše negativním. Důvodem bylo, že se roztoči živili i vajíčky hrobaříků (Scott 1998). Tento výsledek však nemusí být správný. Vzhledem k tomu, že pokus byl proveden s malým množstvím roztočů rodu *Poecilochirus*, kdy mohli být jeho zástupci vyhladovělí a tudíž napadli i vajíčka hrobaříků (Scott 1998).

6. Využití ve forenzní entomologii

Zástupci čeledi *Silphidae* jsou prospěšní nejenom při odstraňování mršin, ale využívají se i ve forenzní entomologii. Konkrétně při odhadování takzvaného PMI (post mortem intervalu). S využitím hmyzu, který se na mrtvém těle nalezne, lze přibližně určit čas smrti. Nejčastěji se využívá zástupců řádu Diptera, protože nalézají tělo dříve než zástupci čeledi *Silphidae*. V současné době se však provádí výzkumy, při nichž se používají zástupci *Silphidae*. Zkoumá se doba, po které začnou určité druhy nalétávat na mršinu. Následně se při PMI zkoumá doba vývoje instarů larev kvůli přesnějšímu určení doby smrti (Dekeirsschieter et al. 2010, 2011). Výzkumy se provádí za různých teplot, protože teplota může ovlivnit dobu vývoje larev. K samotnému určení času smrti se používají nalezené nejstarší larvy, mohou se však použít i dospělci. Díky dospělým broukům se dá někdy zjistit přítomnost jedů či drog. Výzkumů ve forenzní entomologii na využití mrchožroutovitých brouků proběhlo už velké množství, stále jich však není dostatek pro plné využití těchto brouků při určování PMI (Dekeirsschieter et al. 2010, 2011).

7. Mrchožroutoví jižní Afriky

V jižní Africe se vyskytuje několik zástupců druhů brouků z čeledi *Silphidae*, které na tomto území dorůstají větších tělesných velikostí. Studium jejich výskytu se zabýval Midgley 2007. Zjistil, že ve volné přírodě jižní Afriky se vyskytují tři druhy z čeledi *Silphidae*, z nichž jsou všichni původní. Jedná se o zástupce *Thanatophilus micans* Wiedemann, 1821, *Thanatophilus capensis* Boheman, 1858 a *Silpha*

punctulata Olivier, 1790. Portevin (1903) popsal ještě druh *Thanatophilus metallescens* Faimaire, 1887a, který je endemitem Madagaskaru (Paulian 1979, Schwaller 1981, 1987, Newton 2005).

Zástupci rodu *Thanatophilus* Leach, 1815 mají ploché tělo, hlava je za očima zaškrčená, ochlupení čela směřuje dozadu, šikmo dovnitř. První článek tykadel bývá téměř stejně dlouhý jako druhý a třetí článek dohromady. Štít je nepravidelně světle ochlupený, mezi ochlupením zůstávají holá, zpravidla mírně vyvýšená místa nebo skupinky černých chloupků. Krovky jsou se třemi žebry a příčnou boulí v zadní třetině. Rod je rozšířen v celé holarktické oblasti (Šustek 1981). Prins (1984) také popisuje konkrétně larvy druhu *Thanatophilus micans* a *Silpha punctulata*.

Zástupci rodu *Silpha* Linnaeus, 1758 mají většinou oválné, holé tělo. Hlava je opět za očima zaškrčená. Špice levého kusadla je se dvěma zuby, zatímco špice pravého kusadla je jednoduchá. Tykadla nemají zřetelnou paličku. Štít je příčný, posteriorní okraj je rovný, anteriorní a laterární okraj štítu vroubený. Štítek je troj- nebo pětiúhlý. Rod obsahuje 19 druhů v etiopské, orientální a palearktické oblasti (Šustek 1981).

Rod *Thanatophilus* je zajímavý tím, že dokáže nalézt mršinu velmi brzy, zástupci tohoto rodu jsou nacházeni na mršinách již po dvaceti čtyřech hodinách od jejího uhynutí (Midgley & Villet 2009). Zástupci tohoto rodu patří mezi nekrofágní brouky. O ekologii rodu *Thanatophilus* a *Silpha* existuje málo údajů. Podle Šustka (1981) zástupci rodu *Thanatophilus* kladou po kopulaci vajíčka pod mršinu a vylíhlé larvy i dospělí brouci zůstávají na půdním povrchu. Jihoafričtí mrchožrouti rodu *Thanatophilus* jsou též využíváni ve forenzní entomologii k určování PMI (Ridgeway et al. 2014).

Oba jihoafrické druhy *Thanatophilus* se obvykle hojně vyskytují na mršinách, ale zástupce rodu *Silpha*, *Silpha punctulata* byla na mršině nalezena jen zřídka. Pravděpodobně se jedná o vzácnější druh (Schwaller 1981, 1987).

Zástupci rodu *Silpha* patří mezi takzvané scavengery. Patří mezi pantofágní druhy, živí se jak lovem drobných členovců, tak mršinami a nemají ve zvyku upřednostňovat jeden nebo druhý zdroj potravy (Novák 1966). Podle Šustka (1981) se některé druhy živí i rozkládající se rostlinou potravou. O ekologii jihoafrických zástupců rodu *Silpha* toho není v dnešní době moc známo.

Konkrétní rozšíření jednotlivých taxonů bude řešené až v navazující DP. Většina muzejního materiálu pochází z konce 19. a počátku 20. století, interpretace a georeference takových lokalit se ukazuje daleko obtížnější, než se předem zdálo.

7. 1 Taxonomické dělení, morfologie a výskyt afrotropických zástupců

ČELEĎ: SILPHIDAE

PODČELEĎ: SILPHINAE

Rod: *SILPHA*

1. *Silpha punctulata* Olivier, 1790.

Silpha punctulata Olivier, 1790: 13

= *Silpha capicola* Péringuey, 1888: 67

= *Silpha peringueyi* Portevin, 1922: 506

Morfologie druhu:

Silpha punctulata je středně velký brouk o velikosti okolo 20 mm. Má výrazně oválný tvar těla. Je celý leskle černý a na krovkách mu výrazně vystupují tři žebra. Krovky jsou skoro lysé a hrubě tečkované. Štít je plochý, široký a jemně tečkovaný (Příloha 1).

Schawaller (1987) synonymizoval všechna tři jména afrotropických druhů rodu *Silpha*, ale ve skutečnosti je asi *Silpha capicola* samostatný, validní druh. A je i velice pravděpodobné, že se ve střední Africe vyskytují i další, stále nepopsané druhy rodu *Silpha*. Dokazují to i nálezy jedinců *Silpha* sp. v oblasti Malawi (Chelinda) (J. Růžička, nepubl.).

Silpha capicola je narozdíl od zástupců *Silpha punctulata* matná až hnědočerná a má protáhlejší tvar těla. Tečky na krovkách nejsou hrubé, ale jen lehce

naznačené. Hlavním rozdílem od *Silpha punctulata* jsou u *Silpha capicola* nevýrazná žebra na krovkách (Příloha 2).

Silpha sp. má zřetelně protáhlejší tvar těla než dosud popsání jihoafričtí zástupci tohoto rodu a je zbarvena do světle hněda. Má výraznou hnědou kresbu podél žebor na krovkách. Tečkování na krovkách je jemnější než u *Silpha punctulata*. Štít je laterálně výrazně hrubě tečkovaný (Příloha 3).

U zástupců *Silpha punctulata* a *Silpha capicola* nejsou u samců rozšířené protarsi. Což je obvyklým projevem pohlavního dimorfismu u ostatních zástupců podčeledi *Silphinae*. *Silpha* sp. má přední tarsi lehce rozšířené.

Portevin (1920) popsal *Silpha lata* jako další samostatný druh, ale nejspíše se jedná o mladší synonymum druhu *Silpha capicola*. Jediný samec popsáný Portevinem (1920) a byl lokalizován z "Nias Island", pravděpodobně se však jedná o zkrasení jména jezera Njassasee, kde se vyskytuje právě *Silpha capicola* (J. Růžička, nepubl). Njassasee neboli Malawi je jezero na hranicích Mosambiku, Malawi a Tanzánie (Anonymus 2015a)

Výskyt druhu:

Silpha punctulata se vyskytuje v provinciích Jihoafrické republiky a to v Západním i Východním Kapsku. V současné době jsou všechny uvedené taxony řazeny do stejného druhu. Tento druh nebo skupina druhů má následující rozšíření (Schawaller 1987). Tento druh byl zaznamenán i v Německé východní Africe, což v roce 1884 bývalo německé koloniální území. Jednalo se zejména o oblast Tanganiky, některé ostrovy a v pozdějších letech připojená teritoria dnešní Rwandy a Burundi. V současnosti je toto území svěřeno Velké Británii, pod názvem Tanganika a Belgii, pod názvem Ruanda - Urundi (Wikipedie 2015a, Schawaller 1987, Newton 2005). V tomto případě se nejspíše jedná o zástupce *Silpha capensis*.

Jedinci tohoto druhu byli také nalezeni u jezera Tanganika, nebo v přírodním parku Nyika. Jezero Tanganika se nachází ve Východní Africe na hranicích Demokratické republiky Kongo, Tanzánie, Burundi a Zambie. Většina jeho rozlohy patří Demokratické republice Kongo a Tanzánii. Nachází se mezi masivy hor na západní straně Velké příkopové propadliny (Wikipedie 2015b). Přírodní park Nyika se nachází v severním Malawi a tvoří hranici se Zambií (Schawaller 1981, 1987, J.

Růžička nepubl., Wikipedie 2015c). Portevin (1926) tvrdí, že se tento druh rozšířil do východní Afriky, avšak nezkoumal žádné východoafrické vzorky pro obhajobu své hypotézy. I v tomto případě se pravděpodobně jedná o zástupce rodu *Silpha capensis*. Jihoafrická muzea neobsahují žádné vzorky jedinců *Silpha punctulata*, kteří by se vyskytovali mimo oblast fynbosu. Prins (1984a) uvádí, že nacházel údaje o výskytu tohoto druhu pouze tam, kde se fynbos vyskytoval.

Silpha punctulata je zřejmě endemitem takzvaného fynbosu. Fynbos je jakousi jihoafrickou obdobou středozevní macchie, kalifornského chaparralu nebo chilského matorralu. Někdy se pro tyto vegetační typy používá souhrnné označení etésiová vegetace. Jde o nízké křovinaté porosty tvořené stálezelenými druhy, které se vytvořily v územích s horkými, velmi suchými léty a mírnými deštivými zimami.

V takovém prostředí je pro rostliny kritické přežít letní srážkový propad, zatímco zima je obdobím, kdy většina z nich nespí a pilně asimiluje (Obr. 7). V jižní Africe, té nejjihnější, v Kapsku, na místech s etésiovou vegetací se vyskytuje ještě jeden ekologický faktor, který nikde jinde není tak významný nebo nehraje tak zásadní roli.

Tímto faktorem je katastrofický nedostatek živin. Je to dáno geologickým podkladem: převládají zde staré nepřeměněné horniny sedimentárního původu – pískovce, břidlice nebo dokonce křemence. Slovo Fynbos povstalo z jazyka prvních jihoafrických kolonistů evropského původu, tedy z holandštiny, respektive z tzv. afrikaans - což je jazyk od holandštiny odvozený, který je dnes jednou z úředních řečí moderní Jihoafrické republiky. Znamená „jemné křoví“ (Gulich 2012).



Obr. 7: Fynbos jižní Afriky (podle Grulich 2012).

2. Rod: *THANATOPHILUS*

1. *Thanatophilus micans* (Fabricius, 1794).

Silpha micans Fabricius, 1794: 445

= *Silpha coeruleviridans* Dohrn, 1885: 138

Morfologie druhu:

Jedná se o středně velkého brouka, o velikosti 12 až 14 mm. Celé tělo je kovové až modře zbarvené. Zbarvena jsou i tykadla, většinou jsou načernale modrá, ale v některých případech dokonce duhově modrá. Končetiny má zbarvené do namodralé hnědi. Má výrazně bíle chlupatou hlavu a štít, na krovkách je ochlupený málo, ale pravidelně. Výrazně ochlupený je i barevný zadeček. Na každé krovce se nachází tři téměř nezřetelné podélné rýhy, z nichž jedna, vnější a nejvýznamnější, dosahuje jen do zadní třetiny krovky. Krovky jsou hruběji tečkované a u samic na konci výrazně prodloužené (Příloha 4). Křídla jsou dobře vyvinutá (Hatch 1928, Schawaller 1987).

Výskyt druhu:

Zástupci tohoto druhu jsou široce rozšířeni v subsaharské oblasti Afriky (Jeannel & Hatch 1928). Byl nalezen ve všech 9 provinciích Jihoafrické republiky. Konkrétně v Západním Kapsku, které se nachází na jihozápadě země. Ve Východním Kapsku a Svobodných státech. Dále v KwaZulu-Natal kde se nacházejí Dračí hory i nádherné pláže na pobřeží Indického oceánu. Dalšími provinciemi kde byl zaznamenán výskyt zástupců *Thanatophilus micans* je Gauteng, Severní provincie, Severozápadní provincie, Severní Kapsko a Mpumalanga. Mpumalanga leží na východě země v sousedství Mozambiku a je vyhlášena množstvím národních parků se zvěří, mnoha horami, kaňony a památkami (Schawaller 1981, 1987).

Výskyt tohoto druhu byl zaznamenán i v Namibijské republice, která se nachází na západním pobřeží jižní Afriky. Také v Republice Zimbabwe, což je vnitrozemský stát na jihovýchodě Afriky. V Mosambické republice, ležící v jihovýchodní Africe. Růžička & Schneider (2003) našli zástupce tohoto druhu dokonce v oblasti Jemenské republiky, což je stát jihu Arabského poloostrova. Vyskytuje se i na území Sierra Leone, což je přímořský stát v západní Africe, ležící při pobřeží Atlantského oceánu na západě a jihu (Schawaller 1987, Newton 2005).

2. *Thanatophilus capensis* (Wiedemann, 1821)

Silpha capensis Wiedemann, 1821:107

= *Silpha excisa* Thunberg, 1821: 161

= *Silpha mutilata* Laporte de Castelleau, 1840: 6

= *Silpha capensis* Boheman, 1858: 36

Morfologie druhu:

Celková délka těla je okolo 15 mm, tmavé barvy, matný se žlutavými chloupky po celém těle i na krovkách. Štít je pravidelně klenutý a na humerální části krovek nemají zoubek. Na krovkách mají středně vystouplá hladká žebra. U samce na konci krovek příčně useknuté. U samice protáhlé do výrazných špiček (Příloha 5).

Výskyt druhu:

Zatímco *Thanatophilus micans* je běžně rozšířený po celé subsaharské Africe, *Thanatophilus capensis* je endemitem Jihoafrické republiky (Schwaller 1981, 1987, Newton 2005). Jeho výskyt byl zaznamenán pouze v provinciích Jihoafrické republiky. Konkrétně v Západním, Východním i Severním Kapsku, ve Svobodných státech, Severní provincii, Gautengu a Mpumalanze. Byl nalezen i v Království Lesotho, což je malý vnitrozemský stát v jižní Africe sousedící s Jihoafrickou republikou (Schwaller 1981, 1987).

3. *Thanatophilus metallescens* (Fairmaire, 1887a)

Silpha metallescens Fairmaire, 1887: 56

Morfologie druhu:

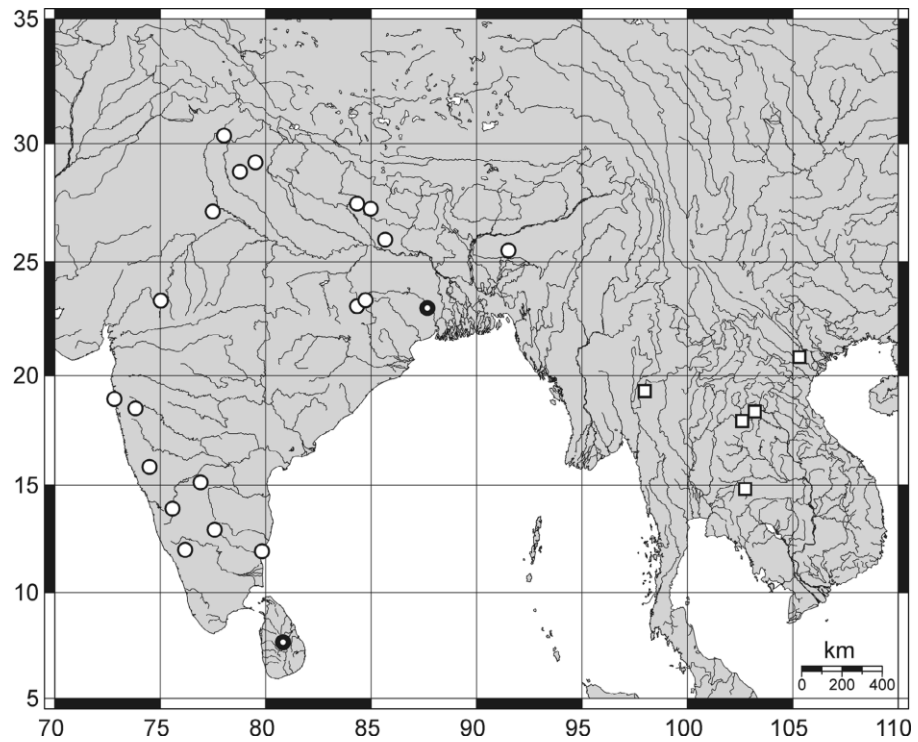
Jedná se o středně velkého brouka, dosahujícího velikosti 12 až 15 mm. Má blankytné modré zbarvení, zbarvena je i hlava a lesklé bronzovo-zelené až olivové krovky. Krovky jsou hladké na koncích slabě protažené. Mají charakteristický lichoběžníkově příčný, šedě ochlupený štít. Štít je velmi silný, což může být způsobeno lokální adaptací na prostředí a posteriorní okraj je zvlněný. Samice bývají větší než samci (Příloha 6).

Výskyt druhu:

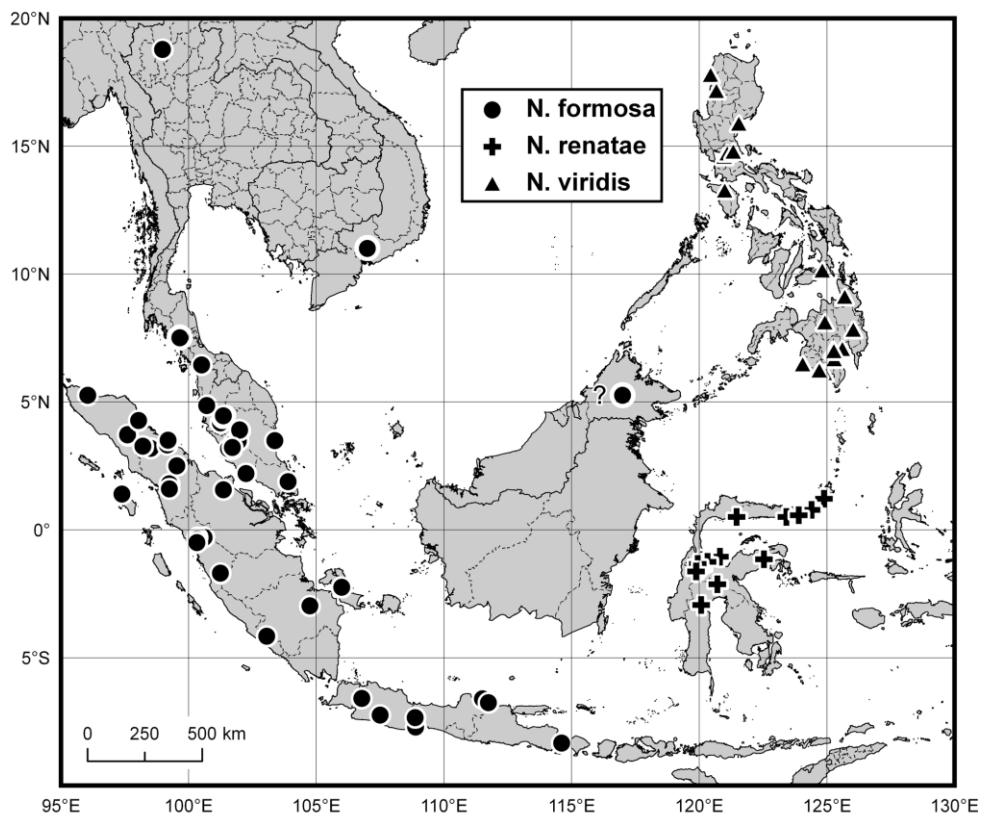
Thanatophilus metallescens je endemickým druhem Madagaskaru, kde jsou velmi nepříznivé podmínky. Na ostrově je nejvíce rozšířen v přírodních rezervacích Zahamena-Nosivola, Ambohimahaso a v lesích Tsarafldy (Portevin 1903).

8. Diskuse

V mé práci jsem se zabýval výskytem brouků z čeledi mrchožroutovití v subsaharské Africe a snažil jsem se objasnit důvod, proč zde nejsou tolik rozšířeni. Přesný důvod jejich absence v této oblasti však není vysvětlen. Existuje několik hypotéz, které se snaží objasnit, proč se zástupci čeledi *Silphidae*, vyskytují v subsaharské Africe tak málo, když se na podobných zeměpisných šířkách vyskytují poměrně hojně. Například mají velké zastoupení v orientální oblasti, konkrétně Indii, která sice neleží pod rovníkem, nicméně přírodní podmínky pro výskyt jsou tam podobné (obr. 8). Zajímavé je také rozšíření v orientální oblasti Indonesie, kde se nachází i několik druhů vyskytujících se pod úrovní rovníku (obr. 9). O asijských a australských druzích jsou zaznamenány detailní informace o jejich rozšíření a ekologii. O jihoafrických mrchožroutech tyto informace však chybí. V oblasti subsaharské Afriky se vyskytují pouze čtyři dosud známé druhy mrchožroutů čeledi *Silphidae*. Jednou hypotézou, proč se čeleď *Silphidae* v subsaharské Africe nevyskytuje, je pravděpodobně vyšší konkurence z oblasti tropického hmyzu, jako jsou velcí afričtí mravenci či mouchy. Konkurence je zde větší i ze strany obratlovců. Nepříznivý může být i vliv vysoké teploty na mršinu. To podporuje rychlejší biologické rozkládání, což může způsobit, že brouk nestihne mršinu nalézt včas a přichází tak o již vzácnou potravu. Kombinace těchto faktorů a možná i nějaký další důležitý činitel, který však dodnes nebyl objeven, má za důsledek malý výskyt této čeledi v Jižní Africe.



Obr. 8: Rozšíření rodu *Necrophila rufithorax* a *Necrophila luciae* v orientální oblasti Indie (podle Růžička et al. 2011).



Obr. 9: Rozšíření rodu *Necrophila formosa*, *Necrophila renatae* a *Necrophila viridis* v orientální oblasti Indonesie (podle Růžička et al. 2012).

9. Závěr

Při psaní mé bakalářské práce jsem se potýkal hned s několika problémy. Hlavním z nich byly vůbec nebo málo prozkoumané úseky ekologie, jak v obecné tak i v praktické části. V obecné části se jednalo o na první pohled viditelný rozdíl mezi množstvím informací mezi podčeleděmi *Nicrophorinae* a *Silphinae*. Podčeleď *Nicrophorinae* je pro entomology a autory odborných publikací "více" atraktivnější než podčeleď *Silphinae*, díky svému sociálnímu chování, hlavně biparentální péči o potomstvo, která je pro autory velice zajímavá. U zástupců podčeledi *Silphinae* nejsou známy žádné znaky sociálního chování, ani nepohřbívají mršinu do země. Díky těmto důvodům se podčeleď *Nicrophorinae* věnuje více studií a lze ji snadněji nalézt v publikované literatuře. Problémy, s nimiž jsem se setkal v praktické části mé práce, byly podobné. Hlavním problémem byl nedostatek informací o konkrétních zástupcích subsaharské Afriky. Tyto informace byly velmi zastaralé a pravděpodobně obsahovaly i nějaká chybná tvrzení. O ekologii jihoafrických mrchožroutů toho je publikováno jen velice málo a informace zde jsou nejspíše zastaralé. Dalším problémem bylo, že většina muzejního materiálu pochází z konce 19. a začátku 20. století, tudíž se interpretace a georeference zkoumaných lokalit ukázala mnohem obtížnější, než se zprvu zdálo. Kvůli těmto nedostatkům bude konkrétní rozšíření taxonů řešené až v navazující diplomové práci. Také by chtělo přezkoumat již popsané druhy, například druh *Silpha capicola*, který se jeví jako samostatný, validní druh. Zajímavé výsledky by mohl přinést i výzkum oblasti fynbosu zaměřený na zástupce rodu *Silpha*. S největší pravděpodobností se v této oblasti vyskytují nové, stále nepopsané druhy mrchožroutů.

10. Seznam literatury

ANDERSON R. S., 1982A: Resource partitioning in carrion beetle (Coleoptera:Silphidae) fauna of southern Ontario: ecological and evolutionary considerations. *Canadian Journal of Zoology*, 60: 1314 - 1325.

ANDERSON R. S., 1982B: Burying beetle larvae: Nearctic *Nicrophorus* and Oriental *Ptomascopus morio* (Silphidae). *Systematic Entomology*, 7: 249 - 264.

ANDERSON R. S. & PECK S. B., 1985: The carrion beetles of Canada and Alaska. *The Insects and Arachnids of Canada*, 13: 1 - 121.

BEGON M., HARPER J. L. & TOWNSEND C. R., 1997: Ekologie: jedinci, populace a společenstva. Vydavatelství univerzity Palackého, Olomouc, 949 s.

BOHEMAN C. H., 1858: Coleoptera. Species novas descripsit. Pp. 1-217. In: **VIRGIN C. A. (ED.):** Konlinga Svenska fregatten *Eugenies resa omkring jorden*. Andra Delen. *Zoologi 1. Insecta*. Stockholm, 617 s.

CAI C. Y., THAYER M. K., ENGEL M. S., NEWTON A. F., ORTEGA - BLANCO J., WANG B., WANG X. D. & HUANG D. Y., 2014: Early origin of parental care in Mesozoic carrion beetles. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111: 14170 - 14174.

DEKEIRSSCHIETER J., VERHEGGEN F., HAUBRUGE E. & BROSTAUX Y., 2010: Carrion beetles visiting pig carcasses during early spring in urban, forest and agricultural biotopes of Western Europe. *Journal of Insect Science*, 2: 1 - 13.

DEKEIRSSCHIETER J., VERHEGGEN F., LOGNAY G., HAUBRUGE E., 2011: Large carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) in Western Europe: a review. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment*, 15 : 435 - 447.

DETHIER V. G., 1947: The role of the antennae in the orientation of carrion beetles to odors. *Journal of the New York Entomological Society*, 55: 285 - 293.

DOBLER S. & MÜLLER J. K., 2000: Resolving Phylogeny at the Family Level by Mitochondrial Cytochrome Oxidase Sequences: Phylogeny of Carrion Beetles (Coleoptera: Silphidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15: 390 - 420.

- DOHRN C. A., 1885:** Exotisches. *Entomologische Zeitung (Stettin)*, 46: 138 - 148.
- EGGERT A. K., 1992:** Alternative male mate-finding tactics in burying beetles. *Behaviour Ecology*, 3: 243 - 254.
- EGGERT A. K. & MÜLLER J. K., 1989a:** Mating success of pheromone-emitting *Necrophorus* males: do attracted females discriminate against resource owners? *Behaviour*, 110: 248 - 257.
- EGGERT A. K. & MÜLLER J. K., 1989b:** Pheromone - mediated attraction in burying beetles. *Ecological Entomology*, 14: 235 - 237.
- EGGERT A. K. & SAKALUK S. K., 2000:** Benefits of communal breeding in burying beetles: a field experiment. *Ecological Entomology*, 25: 262 - 266.
- FABRICIUS J. C., 1794:** *Entomologia systematica emendata et aucta, secundum classes, ordines, genera, species, adjectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus*. Tom. 4. Hafniae: C. G. Proft, 472 s.
- FAIRMAIRE L., 1887:** Diagnoses de coléoptères nouveaux de Madagascar. *Naturaliste, 2e Série*, 1: 56 - 57.
- FETHERSON I. A., SCOTT M. P. & TRANIELLO J. F. A., 1994:** Behavioural compensation for mate loss in the burying beetle *Nicrophorus orbicollis*. *Animal Behaviour*, 47: 777 - 785.
- GREBENNIKOV V. V. & NEWTON A. F., 2009:** Good - bye Scydmaenidae, or why the ant - like stone beetles should become megadiverse Staphylinidae sensu latissimo (Coleoptera). *European Journal of Entomology*, 106: 275 - 301.
- GRULICH V., 2012:** Co je to fynbos? Botany.cz, online: <http://botany.cz/cs/fynbos/> (přístup 10. dubna 2015).
- HABERER W., SCHMITT T., PESCHKE K., SCHREIER P., MÜLLER J. K., 2007:** Ethyl 4 - Methyl Heptanoate: A male - produced pheromone of *Nicrophorus vespilloides*. *Journal of chemical ecology*, 34: 94 - 98.
- HATCH M. H., 1928:** Silphidae II. In: **SCHENKLING, S. (Ed.)**, *Coleopterorum Catalogus, Pars 95*. W. Jung, Berlin, 244 s.

HÁVA J. & RŮŽIČKA J., 1997: Faunistic records from the Czech Republic - 58. Coleoptera: Silphidae. *Klapalekiana*, 33: 6.

HÁVA J., SCHNEIDER J. & RŮŽIČKA J., 1999: Four new species of carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) from China. *Entomological Problems*, 30: 67 - 82.

IKEDA H., KAGAYA T., KUBOTA K. & ABE T., 2007: Flight capabilities and feeding habits of silphine beetles: are flightless species really “carrion beetles“? *Ecological Research*, 22: 237 - 241.

IKEDA H., KAGAYA T., KUBOTA K. & ABE T., 2008: Evolutionary relationships among food habit, loss of flight, and reproductive traits: life-history evolution in the Silphinae (Coleoptera: Silphidae). *Evolution*, 62: 2065 - 2079.

JAVOREK, V., 1964: Kapesní atlas brouků s určovacím klíčem vyobrazených druhů. SPN, Praha, 254s.

JOHNSON M. D., 1974: Seasonal and microseral variations in the insect populations on carrion. *American Midland Naturalist*, 93: 79 - 90.

JONES F. M., 1932: Insect coloration and the relative acceptability of insects to birds. *Transactions of the Entomological Society of London*, 80: 345 - 385.

JURZENSKI J., SNETHEN D. G., BRUST M. L. & HOBACK W. W., 2011: New records of carrion beetles on nebraska reveal increased presence of the american burying beetle, *Nicrophorus americanus* Olivier (Coleoptera: Silphidae). *Great Plains Research* 21: 131 - 43.

KOČÁREK P., 2001: Diurnal activity rhythms and niche differentiation in a carrion beetle assemblage (Coleoptera: Silphidae) in Opava, the Czech Republic. *Biological Rhythm Research*, 32: 431 - 438.

KOČÁREK P. & ROHÁČOVÁ M., 2001: Mrchožroutovití brouci (Coleoptera: Silphidae) v ekosystému horského lesa (Moravskoslezské Beskydy, Česká republika). (Carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) in the mountain forest ecosystem (Moravskoslezské Beskydy Mts., Czech Republic)). *Práce a Studie Muzea Beskyd*, 11: 67 - 74.

- LIKOVSKÝ Z., 1967:** Příspěvek k poznání fauny mršin (Insecta, Coleoptera) (Beitrag zur Kenntnis der Aasenfauna (Insecta, Coleoptera)). *Acta Musei Reginaehradensis*, Series A, 8: 97 - 116.
- MIDGLEY J. M., 2007:** Aspects of the thermal ecology of six species of carcass beetles in South Africa. *Master of science of Rhodes university*.
- MILNE L. J. & MILNE M., 1976:** The social behavior of burying beetles. *Scientific American*, 235: 84 - 89.
- MROCZKOWSKI M., 1949:** *Notes on the successive appearance of some species of the genera Nicrophorus and Neonicrophorus*. *Polskie Pismo Entomologiczne*, Warszawa 19: 196 - 199.
- MROCZKOWSKI M., 1955:** *Klucze do oznaczania owadów Polski, Część XIX Chrząszcze - Coleoptera, Zeszyt 25 Omarlicowate - Silphidae*. Państwowe wydawnictwo naukowe, Warszawa, 29 s.
- MUTHS E. L., 1991:** Substrate discrimination in burying beetles, *Nicrophorus orbicollis* (Coleoptera: Silphidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 64: 447 - 450.
- NEWTON A. F., JR., 1991:** Silphidae. In: **STEHR F. W.** (ed.): *Immature Insects, Volume 2*. Kendall/Hunt, Dubuque, 339 - 341 s.
- NIEMITZ C., 1972:** Bioakustische, verhaltensphysiologische und morphologische Untersuchungen an *Necrophorus vespillo* (Fab.). *Forma et Functio*, 5: 209 - 230.
- NOVÁK B., 1961:** Sezónní výskyt hrobaříků v polních entomocenózách (Col. Silphidae). *Acta Universitatis Palackianae a Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium*, 6: 45 - 114.
- NOVÁK B., 1962:** Příspěvek k faunistice a ekologii hrobaříků (Col. Silphidae). *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium*, 11: 263 - 300.
- NOVÁK B., 1966:** Dynamika populací brouků ze skupiny Silphini (Coleoptera). *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis*, 22: 129 - 151.

OLIVIER M., 1790: Entomologie ou histoire naturelle des insectes, avec leurs caractères génériques et spécifiques, leur description, leur synonymie, et leur figure enluminée. Paris, 13 - 17 s.

PAULIAN R., 1979: Famille des Silphidae, insectes Coléoptères. *Faune de Madagascar*, Publiée sous les auspices du Gouvernement de la République Malgache, 1: 6 - 11.

PECK S. B., 1990: Insecta: Coleoptera Silphidae and the associated families Agyrtidae and Leiodidae, pp. 1113-1136. In: **DINDAL D. L.** (ed.): *Soil Biology Guide*. John Wiley & Sons XVIII +, New York, 1349 s.

PECK S. B., 2001A: Review of the carrion beetles of Australia and New Guinea (Coleoptera: Silphidae). *Australian Journal of Entomology*, 40: 93 - 101.

PECK S. B. & ANDERSON R. S., 1985: Taxonomy, phylogeny and biogeography of the carrion beetles of Latin America (Coleoptera: Silphidae). *Quaestiones Entomologicae*, 21: 247 - 317.

PERINGUEY L., 1888: Second contribution to the South-African coleopterous fauna. *The Transactions of the South African Philosophical Society*, 4: 67 - 194, 4 pls.

PETRUŠKA F., 1964: Příspěvek k poznání pohyblivosti několika druhů brouků nalétávajících na mršiny (Col. Silphidae et Histeridae). *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium*, 16: 159 - 187.

PORTEVIN M. G., 1903: Remarques sur les necrophages du muséum et description d'espèces nouvelles. *Bulletin du Muséum National d'Histoire*, Paris, 9: 329 - 336.

PORTEVIN M. G., 1922: Note sur quelques Silphides des collections du Muséum. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris*, 28: 506 - 508.

PORTEVIN M. G., 1926: *Les Grandes Necrophages du Globe*. Encyclopédie Entomologique, 6: 1 - 270.

PRINS A. J., 1984: Morphological and biological notes on some South African arthropods associated with decaying organic matter, part 2, the predatory families

Carabidae, Hydrophilidae, Histeridae, Staphylinidae and Silphidae (Coleoptera). *Annals of the South African Museum*, 92: 295 – 356.

PUKOWSKI E., 1933: Ökologische Untersuchungen an *Necrophorus* F. *Zeitschrift für Ökologie und Morphologie der Tiere*, 27: 518 - 586.

RATCLIFFE B. C., 1996: The Carrion Beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska. *Bulletin of University of Nebraska State Museum*, 1: 1 - 100.

RIDGEWAY J. A., MIDGLEY J. M., COLLETTI J. & VILLET M. H. 2014: Advantages of using development models of the carrion beetles *Thanatophilus micans* (Fabricius) and *T. mutilatus* (Castelneau) (Coleoptera: Silphidae) for estimating minimum post mortem intervals, verified with case data. *International Journal of Legal Medicine*, 128: 207 - 220.

RŮŽIČKA J., 1992: The immature stages of central European species of *Nicrophorus* (Coleoptera, Silphidae). *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 89: 113 - 135.

RŮŽIČKA J., 1993A: Silphidae. In: **JELÍNEK J.** (ed.): Checklist of Czechoslovak Insects IV (Coleoptera). Seznam československých brouků. *Folia Heyrovskyana*, 1: 33 - 34.

RŮŽIČKA J., 1993B: Agyrtidae. In: **JELÍNEK J.** (ed.): Checklist of Czechoslovak Insects IV (Coleoptera). Seznam československých brouků. *Folia Heyrovskyana*, 1: 33.

RŮŽIČKA J., 1994: Seasonal activity and habitat associations of Silphidae and Leiodidae: Cholevinae (Coleoptera) in central Bohemia. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 58: 67 - 78.

RŮŽIČKA J. & SCHNEIDER J., 1996: Faunistic records of Silphidae (Coleoptera) from China. *Klapalekiana*, 32: 77 - 83.

RŮŽIČKA J., 2000: Beetle communities (Insecta: Coleoptera) of rock debris on the Kamenec hill (Czech Republic: České středohoří mts). *Acta Universitatis Purkynianae, Studia Biologica*, 4: 175 - 182.

RŮŽIČKA J. & SCHNEIDER J. 2003: Interesting distributional records of Agyrtidae and Silphidae (Coleoptera) from the Palaearctic and Oriental region. *Klapalekiana*, 39: 307-311.

RŮŽIČKA J. & SCHNEIDER J., 2004: Family Silphidae Latreille, 1807. In: **LÖBL I. & SMETANA A.** (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 2: Hydrophiloidea - Histeroidea - Staphylinoidea*. Apollo Books, Steensrup, 942 s.

RŮŽIČKA J., HÁVA J. & SCHNEIDER J., 2004: Revision of Palaearctic Oiceoptoma (Coleoptera: Silphidae). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 68: 30 - 51.

RŮŽIČKA J., 2007: Brouci (Coleoptera) v sutích Komářiho vrchu v katastrálním území Nová Ves u Kraslic [Beetles (Coleoptera) in rock debris of Komáří vrch hill, cadastre of Nová Ves near Kraslice], s. 83-102. In: **HEJKAL J., HAVALOVÁ A. & MICHÁLEK J. (EDS):** *Příroda Kraslicka 1. [Nature of Kraslice region 1.]*. Nakladatelství Jan Farkač, Praha, 134 s.

RŮŽIČKA J. & SCHNEIDER J., 2011: Revision of Palaearctic and Oriental Necrophila Kirby & Spence, part 1: subgenus Deutosilpha Portevin (Coleoptera: Silphidae). *Zootaxa*, 2987: 1 - 12.

RŮŽIČKA J., ŠÍPKOVÁ H. & SCHNEIDER J. 2011: Notes on carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) from India. *Klapalekiana*, 47: 239-245.

RŮŽIČKA J., SCHNEIDER J., QUBAIOVÁ J. & NISHIKAWA M. 2012: Revision of Palaearctic and Oriental Necrophila Kirby & Spence, part 2: subgenus Chrysosilpha Portevin (Coleoptera: Silphidae). *Zootaxa*, 3261: 33-58.

SCOTT M. P. & J. F. A. TRANIELLO., 1989: Guardians of the underworld. *Natural History Magazine*, 6: 32 - 36.

SCOTT, M. P., 1994: Competition with flies promotes communal breeding in the burying beetle *Nicrophorus tomentosus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34: 367 - 373.

SCOTT, M. P., 1998: The ecology and behavior of burying beetles. *Annual Review of Entomology*, 43: 595 - 618.

SCHAWALLER W., 1981: Taxonomie und Faunistik der Gattung *Thanatophilus* (Coleoptera: Silphidae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, Series A (Biologie), 351: 1 - 21

SCHAWALLER W., 1987: Faunistische und systematische Daten zur Silphiden-Fauna Südafrikas (Coleoptera, Silphidae). *Entomofauna*, 8: 277 - 287.

SIKES D. S., 2005: Silphidae Latreille, 1807. 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 Gruyter, Berlin & New York, 288 - 296 s.

SIKES D. S., 2008: Carrion beetles (Coleoptera: Silphidae). In: **CAPINERA J. L.** (ed.): *Encyclopedia of Entomology. Volume 1: A - C, 2nd Edition*. Springer, Berlin, 749 - 758 s.

SIKES D. S., MADGE R. B. & NEWTON A. F., 2002: A catalog of the Nicrophorinae (Coleoptera: Silphidae). *Zootaxa*, 65: 1 - 304.

SUZUKI S. & NAGANO M., 2006: Resource guarding by *Ptomascopus morio*: Simple parental care in the Nicrophorinae (Coleoptera: Silphidae). *European Journal of Entomology*, 103: 245 - 248.

ŠPICAROVÁ N., 1982: *K ekologii druhů čeledí Silphidae a Staphylinidae. Autoreferát kandidátské disertace*. Olomouc, Ediční středisko University Palackého, 27 s.

ŠUSTEK Z., 1981: Mrchožroutoví Čkoslovenska (Coleoptera, Silphidae). *Zprávy Československé Společnosti Entomologické při ČSAV, Klíče k určování hmyzu*, 2: 1 - 47.

ŠÍPKOVÁ H. & RŮŽIČKA J., 2009: Preference různě staré mršiny u nekrofágních mrchožroutovitých brouků (Coleoptera: Silphidae) ve střední Evropě. (Carrion succession stage preference among necrophagous beetles (Coleoptera: Silphidae) in central Europe). *Klapalekiana*, 45: 213 - 219.

ŠVEC Z. & RŮŽIČKA J., 1993: Leiodidae. In: **JELÍNEK J.** (ed.): Checklist of Czechoslovak Insects IV (Coleoptera). Seznam československých brouků. *Folia Heyrovskyana*, Suppl. 1: 34 - 37.

THAYER, M. K. & A. F. NEWTON., 2005: Austral species of Staphylinidae, Silphidae, Leiodidae, and Agyrtidae [online]. Chicago: Field Museum of Natural History <7_StSiLiAg.pdf, 27 August 2005>.[cit. 2012-04-20]. Dostupné z: <http://www.fieldmuseum.org/peet_staph/db_1c.html>.

TRUMBO S. T. & FIORE A. J., 1994: Interspecific competition and the evolution of communal breeding in burying beetles. *American Midland Naturalist*, 131: 169 - 174.

TRUMBO S. T., BORST D. & ROBINSON G. E., 1995: Rapid elevation of juvenile hormone titer during behavioral assessment of the breeding resource by the burying beetle, *Nicrophorus orbicollis*. *Journal of Insect Physiology*, 41: 535 - 543.

TRUMBO S. T., KON M. & SIKES D., 2001: The reproductive biology of *Ptomascopus morio*, a brood parasite of *Nicrophorus*. *Journal of Zoology*, London, 255: 543 - 560.

WILSON D. S. & FUDGE J., 1984: Burying beetles: intraspecific interactions and reproductive success in the field. *Ecological Entomology*, 9: 195 - 203.

Internetové zdroje

WIKIPEDIE 2015a: Německá východní Afrika, online http://cs.wikipedia.org/wiki/N%C4%9Bmeck%C3%A1_v%C3%BDchodn%C3%AD_Afrika (přístup 10. dubna 2015).

WIKIPEDIE 2015b: Tanganika (jezero), online na http://cs.wikipedia.org/wiki/Tanganika_%28jezero%29 (přístup 10. dubna 2015).

WIKIPEDIE 2015c: Národní park Nyika, online http://en.wikipedia.org/wiki/Nyika_National_Park (přístup 10. dubna 2015).

11. Přílohy

11. 1 Seznam příloh

Příloha 1: Habitus druhu *Silpha punctulata*.

Příloha 2: Habitus druhu *Silpha capicola*.

Příloha 3: habitus samce *Silpha* sp.

Příloha 4: habitus samice *Thanatophilus micans*.

Příloha 5: habitus samice *Thanatophilus capensis*.

Příloha 6: habitus samice *Thanatophilus metallescens*.

Příloha 1: Habitus druhu *Silpha punctulata*.



Příloha 2: Habitus druhu *Silpha capicola*.



Příloha 3: habitus samce *Silpha* sp.



Příloha 4: habitus samice *Thanatophilus micans*.



Příloha 5: habitus samice *Thanatophilus capensis*.



Příloha 6: habitus samice *Thanatophilus metallescens*.

