

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ
Katedra Ekologie



Česká
zemědělská
univerzita
v Praze

**Termální biologie nekrofágního mrchožrouta
Thanatophilus sinuatus (Coleoptera: Silphidae)**

Bakalářská práce

Autorka práce: Amálie Čtveráková

BEKOL

Vedoucí práce: Ing. Pavel Jakubec, Ph.D.

© 2024 ČZU v Praze

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Amálie Čtveráková

Aplikovaná ekologie

Název práce

Termální biologie nekrofágního mrchožrouta *Thanatophilus sinuatus* (Coleoptera: Silphidae)

Název anglicky

Thermal biology of necrophagous carrion beetle *Thanatophilus sinuatus* (Coleoptera: Silphidae)

Cíle práce

- Zpracovat literární rešerši na téma termální biologie a životní historie čeledi Silphidae a její využití ve forenzní entomologii.
- Provést experimentální ověření hodnoty kritického termálního maxima u druhu *T. sinuatus*.

Metodika

Studentka zpracuje literární rešerši se zaměřením na termální biologii a ekologii čeledi Silphidae.

Následně provede experiment v rámci, kterého bude laboratorní populace druhu *T. sinuatus* rozdělena na dvě skupiny (samci a samice). Následně bude změřena hodnota kritického termálního maxima pro obě skupiny. Tyto hodnoty budou statisticky porovnány a vyhodnoceny.

Doporučený rozsah práce

25

Klíčová slova

termální ekologie, entomologie, životní historie

Doporučené zdroje informací

Colinet, H., Sinclair, B. J., Vernon, P., & Renault, D. (2015). Insects in fluctuating thermal environments. *Annual Review of Entomology*, 60, 123–140.

Montoya-Molina, S., Jakubec, P., Qubaiová, J., Novák, M., Šuláková, H., & Růžička, J. (2021). Developmental Models of the Forensically Important Carrion Beetle, *Thanatophilus sinuatus* (Coleoptera: Silphidae). *Journal of Medical Entomology*, 58(3), 1041–1047.

Terblanche, J. S., Deere, J. A., Clusella-Trullas, S., Janion, C., & Chown, S. L. (2007). Critical thermal limits depend on methodological context. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1628), 2935–2943.

Předběžný termín obhajoby

2023/24 LS – FŽP

Vedoucí práce

Ing. Pavel Jakubec, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

Santiago Montoya-Molina, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 12. 3. 2024

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 12. 3. 2024

prof. RNDr. Michael Komárek, Ph.D.

Děkan

V Praze dne 18. 03. 2024

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma: "**Termální biologie nekrofágního mrchožrouta *Thanatophilus sinuatus* (Coleoptera: Silphidae)**" vypracovala samostatně a citovala jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použila, a které jsem rovněž uvedla na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědoma, že na moji bakalářskou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla.

Jsem si vědoma, že odevzdáním bakalářské práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby.

Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Praze dne 28.03.2024

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucímu mé bakalářské práce Ing. Pavlu Jakubcovi, Ph.D. a odborné konzultace práce Santiago Montoya-Molina, Ph.D., za jejich vstřícnost, čas, trpělivost a cenné rady. Rovněž bych chtěla poděkovat své rodině a všem blízkým, jenž mě při celém studiu a tvoření této práce podporovali, a dále všem lidem, kteří ve mně probudili zájem o přírodu a vědu jako takovou.

Abstrakt

Tato bakalářská práce pojednává o termální biologii nekrofágního mrchožrouta *Thanatophilus sinuatus* (Fabricius, 1775), patřící do čeledi Silphidae. Literární rešerše se zaměřuje na charakteristiku čeledi Silphidae, termální biologii a forenzní entomologii. V praktické části je předmětem zkoumání kritického termálního maxima (CT_{max}) druhu *T. sinuatus*. Cílem této studie je identifikování CT_{max} pro druh *T. sinuatus*, přičemž tento výzkum představuje první záznam této hodnoty pro vybraný druh.

V úvodu této práce je zdůrazněn význam experimentálního studia termální biologie *T. Sinuatus* jakožto zájmového nekrofágního mrchožrouta. Představeny jsou klíčové otázky, které tato studie zkoumá, a uvedeny jsou také hypotézy, které se týkají CT_{max} *T. sinuatus*.

Metodika zahrnuje laboratorní experiment, ve kterém bylo 102 exemplářů vystaveno postupnému zvyšování teploty až za tu kritickou. Monitorováno bylo jejich chování a fyziologie. Specifické postupy byly navrženy tak, aby umožnili přesnou identifikaci CT_{max} tohoto druhu.

Ve výsledcích jsou prezentovány statistické údaje týkající se reakce brouků na postupně se zvyšující teplotu. Získané informace ukazují na termální limit, který je pro druh *T. Sinuatus* letální. Hodnota CT_{max} byla pro laboratorní kolonii tohoto experimentu stanovena na 43.3 °C. Vypozorovaný rozdíl mezi CT_{max} samic a samců v průměru činil 0.28 °C.

V diskusní části jsou interpretovány výsledky v kontextu existující literatury o termální ekologii a variacích v hodnotách CT_{max} . Diskutuje se o možných adaptacích a ekologickém významu CT_{max} tohoto nekrofágního mrchožrouta v porovnání se studii jiných druhů hmyzu.

Závěr shrnuje klíčové poznatky z experimentálního výzkumu a zdůrazňuje jeho přínos k lepšímu porozumění termální ekologii *T. Sinuatus*. Výsledky této práce mají potenciál poskytnout užitečné informace pro širší studium termální ekologie brouků a mohou být aplikovány v ekologických a evolučních souvislostech.

Klíčová slova: termální ekologie, entomologie, životní historie

Abstract

This bachelor's thesis deals with the thermal biology of the necrophagous carrion beetle *Thanatophilus sinuatus* (Fabricius, 1775), belonging to the family Silphidae. The literature review focuses on characterizing the Silphidae family, thermal biology, and forensic entomology. In the practical part, the investigation is aimed at the critical thermal maximum (CT_{max}) of the species *T. sinuatus*. The goal of this study is to identify the CT_{max} for the species *T. sinuatus*, with this research representing the first record of this value for the selected species.

In the introduction to this work, the significance of experimental study of the thermal biology of *T. sinuatus* as an important necrophagous carrion beetle is emphasized. Key questions addressed by this study are introduced, and hypotheses regarding the CT_{max} of *T. sinuatus* are also presented.

The methodology includes a laboratory experiment in which 102 specimens were subjected to gradual temperature increases until reaching the critical point. Their behavior and physiology were monitored, and specific procedures were designed to enable the precise identification of the CT_{max} of this species.

The results present statistical data regarding the response of beetles to the gradually increasing temperature. The obtained information indicates a thermal limit lethal to *T. sinuatus*. The CT_{max} value for the laboratory colony in this experiment was determined to be 43.3 °C. An observed difference in CT_{max} between females and males averaged 0.28 °C.

In the discussion section, the results are interpreted in the context of existing literature on thermal ecology and variations in CT_{max} values. Possible adaptations and the ecological significance of CT_{max} for this necrophagous carrion beetle are discussed in comparison with studies of other insect species.

The conclusion summarizes the key findings of the experimental research and emphasizes its contribution to a better understanding of the thermal ecology of *T. sinuatus*. The results of this work have the potential to provide valuable information for broader studies of insect thermal ecology and can be applied in ecological and evolutionary contexts.

Keywords: thermal ecology, entomology, life history

Obsah

1 Úvod	1
1.1 Cíle práce	2
2 Literární rešerše	3
2.1 Čeleď Silphidae	3
2.1.1 Taxonomie a rozšíření.....	3
2.1.2 Anatomie a morfologie	4
2.1.3 Ekologie a biologie	5
2.1.4 Podčeleď Silphinae	6
2.1.5 Rod Thanatophilus (Leach, 1815).....	6
2.1.6 Thanatophilus sinuatus (Fabricius, 1775)	7
2.2 Životní historie čeledi Silphidae	8
2.2.1 Podčeleď Silphinae	8
2.2.2 Thanatophilus sinuatus.....	9
2.3 Termální biologie	10
2.3.1 Fyziologické procesy hmyzu při expozici extrémním teplotám	11
2.3.2 Termální limity	13
2.3.3 Metody měření termálních limitů	14
2.3.4 Termální plasticita a tolerance	15
2.3.5 Kontext klimatických změn	16
2.3.6 Geografické rozšíření	16
2.3.7 Mikrohabitaty jako filtry teplotních extrémů.....	17
2.4 Forenzní entomologie	18
2.4.1 Nekrobiontní bezobratlí	19
2.4.2 Dekompozice mršin	20
2.4.3 Sukcesní vlny kolonizujícího hmyzu	22
2.4.4 Post-mortem interval (PMI).....	24
2.4.5 Termální sumační model	25
2.4.6 Využití čeledi Silphidae ve forenzní entomologii.....	26
2.4.7 Entomotoxikologie.....	27
3 Materiály a metodika	28
3.1 Chov laboratorní kolonie druhu T. sinuatus	28
3.2 Kritické termální maximum (CT_{max})	29
3.3 Statistická analýza	29
4 Výsledky	30
5 Diskuse	33
6 Závěr	36

7 Literatura	37
8 Seznam použitých zkratek a symbolů.....	49
9 Samostatné přílohy	I
9.1 Morfologie imaturních stádií <i>Thanatophilus sinuatus</i>.....	I

1 Úvod

Hmyz hraje v terestrických ekosystémech klíčovou roli, a jako malé ektotermní organismy, je jejich biologie je úzce vázaná na okolní teplotu (Colinet et al., 2015). Teplota určuje přežití, populační dynamiku a rozšíření hmyzu (Angilletta, 2009; Chown & Nicolson, 2004; Chown et al., 2006), a tedy i jejich reakce na změnu klimatu (Bauerfiend a Fisher, 2014; Chown et al., 2010; Deutsch et al., 2008). Kvůli své malé velikosti a obecně ektotermní povaze, je hmyz citlivý na teplotní extrémny a teplotní fluktuace (Chown & Nicolson, 2004). V důsledku toho existuje značný zájem o porozumění tepelné toleranci hmyzu a faktorům ovlivňujícím tuto toleranci na různých časových škálách a za různých, ekologicky relevantních, klimatických podmínek. Nicméně tepelná tolerance je silně ovlivněna tepelnou historií, jako jsou podmínky panující v prostředí hmyzu před testováním, vlivy rodičů, sezónní variace počasí nebo denní fluktuace teploty (Hoffmann et al., 2003; Chown & Terblanche, 2007).

Pochopení kritického termálního maxima (CT_{max}) organismů je důležité vzhledem k neustále se zvyšujícím teplotám a změnám klimatu, které způsobují teplotní variabilitu (Cox et al., 2000; Walther et al., 2002). CT_{max} byl definován jako „teplotní bod, při kterém se pohybová aktivita stává neorganizovanou, a živočich ztrácí schopnost uniknout podmínkám, které by rychle vedly k jeho smrti“ (Cowles a Bogert, 1944). CT_{max} bylo měřeno u různých druhů hmyzu a vykazuje značně široké rozmezí od $< 30\text{ }^{\circ}\text{C}$ do $> 50\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Araújo et al., 2013; Hoffmann et al., 2013, Kellermann et al., 2012).

Porozumění CT_{max} je důležité nejen v souvislosti se změnou klimatu (Cooper, 2011), ale má rovněž zásadní význam pro forenzní entomologii. Medikolegální nebo forenzní entomologie se zabývá studiem hmyzu souvisejícího s mrtvými těly, především za účelem odhadu doby, která uplynula od smrti (tzv. postmortem intervalu), ačkoli hmyz může být cenný i v jiných aspektech vyšetřování trestných činů. Využití hmyzu při vyšetřování úmrtí sahá až do 13. století v Číně (McKnight, 1981) a od poloviny 19. století se začalo využívat také v Evropě (Smith, 1986). Nekrofágní brouci, jako například *Thanaotophilus sinuatus* (Fabricius, 1775) jsou pro forenzní vyšetřování přínosní, jelikož pomáhají estimovat post-mortem interval (PMI) (Smith, 1986; Catts & Goff, 1992).

Tato práce je zaměřena na ověření hodnoty CT_{max} u forenzně významného nekrofágního druhu *T. sinuatus*, které přispívá k našemu porozumění termální ekologie druhu, jeho potenciální reakce na klimatické změny a širších ekologických a forenzních důsledků těchto změn. Studium CT_{max} nám pomáhá porozumět horním termálním limitům tohoto druhu a poskytuje pochopení jeho schopnosti snášet teplejší podmínky a přežívat v nich ať už v kontextu klimatických změn, nebo v rámci jeho přirozeného prostředí.

1.1 Cíle práce

V teoretické části této bakalářské práce je cílem zpracování literární rešerše na téma termální biologie a životní historie čeledi Silphidae a jejím využití ve forezní entomologii.

Cílem praktické části je provedení experimentálního ověření hodnoty kritického termálního maxima u druhu *Thanatophilus sinuatus*.

2 Literární rešerše

2.1 Čeleď Silphidae

2.1.1 Taxonomie a rozšíření

Klasifikace brouků na základě morfologie larev a dospělců považuje Silphidae za sesterskou linii čeledi Staphylinidae (Lawrence et al., 2011; Grebennikov a Newton, 2012). Nicméně nedávné molekulární fylogenetické studie Cai et al. (2022) považují na základě svých výsledků velké mrchožrouty za monofyletickou skupinu, umístěnou jako vnitřní linii čeledi Staphylinidae a podporují přerazení mrchožroutů z čeledi do podčeledi Staphylinidae. Silphinae *stat. nov.* jsou považováni za nově vytvořenou podčeď Staphylinidae *sensu nov.* (Cai et al., 2022). **Fylogeneze brouků je stále předmětem kontroverze a výzkumu (Boudinot et al., 2022). Vzhledem k dynamice taxonomických výzkumů, budou v této práci Silphidae považováni za čeleď a Silphinae a Nicrophorinae za její podčeledi, dle zadání a výzkumu této práce, které vzniklo před touto taxonomickou změnou.**

Pro přehled je uvedeno původní taxonomické členění dle Löbl a Löbl (2015).

řád Coleoptera

nadčeď Staphylinoidea

čeleď Silphidae Latreille, 1806

podčeď Nicrophorinae Kirby, 1837

rod *Eonecrophorus* Kurosawa, 1985

rod *Nicrophorus* Fabricius, 1775

rod *Ptomascopus* Kraatz, 1877

podčeď Silphinae Latreille, 1806

rod *Ablattaria* Reitter, 1885

rod *Aclypea* Reitter, 1885

rod *Dendroxena* Motschulsky, 1858

rod *Diamesus* Hope, 1840

rod *Heterotemna* Wollaston, 1864

rod *Necrodes* Leach, 1815

rod *Necrophila* Kirby & Spence, 1828

rod *Oiceoptoma* Leach, 1815

rod *Phosphuga* Leach, 1817

rod *Silpha* Linnaeus, 1758

rod *Thanatophilus* Leach, 1815

Čeď Silphidae představuje v rámci nadčeďi Staphylinoidea poměrně malou, tvarově však velmi různorodou skupinu (Šustek, 1981). Celosvětově obsahuje kolem 190 dosud popsáných druhů ve dvou podčeďích, Nicrophorinae a Silphinae, přičemž diverzita této skupiny je soustředěna v holarktické oblasti (Sikes 2008; Grebennikov & Newton 2012). Silphidae vykazují amfitropické rozšíření (tj. jsou omezeni na severní a jižní mírné pásmo, ale obecně chybí v tropech (s výjimkou tropických montánních stanovišť) (Sikes 2008). Nicrophorinae jsou rozšířeni hlavně na severní polokouli, přičemž k druhovému šíření dochází na různých ostrovních horských stanovištích a do Jižní Ameriky podél And. Žádný druh Nicrophorinae se nevyskytuje v Africe jižně od Sahary, v Austrálii ani v Antarktidě (Sikes a Venables 2013). Silphinae jsou však široce rozšířeni, s větším zastoupením v gondwanských oblastech. Na rozdíl od Nicrophorinae představují Silphinae čtyři druhy v Austrálii a na Nové Guineji (*Ptomaphila* Kirby a Spence, 1828, 3 endemické druhy; *Diamesus* Hope, 1840, 1 druh) a vykazují větší rozšíření v Jižní Americe (*Oxelytrum* Gistel, 1848, 10 druhů). V Jižní Africe se vyskytuje také sedm druhů Silphinae (*Thanatophilus* Leach, 1815, 3 druhy; *Silpha*, 4 druhy) a celý rod Silphinae (*Heterotemna* Wollaston, 1864, 3 druhy) rozšířený na Kanárských ostrovech u severozápadního pobřeží Afriky (Sikes 2008; Mahlerová et al. 2021; J. Růžička et al. nepublikováno). V České republice se prokazatelně vyskytuje 23 druhů (Růžička 2005).

2.1.2 Anatomie a morfologie

Dospělci

Podle morfologických popisů Sikes (2008), se délka dospělců čeďi Silphidae pohybuje okolo 7-45 mm (obvykle 12-20 mm); tvar těla je vejčitý až mírně prodloužený a mírně až silně dorsoventrálně zploštělý (Silphinae). Frontoklypeální (epistomální) šev u Silphinae chybí, u Nicrophorinae je přítomen v podobě jemné linie. Tykadla jsou 11segmentová, ale u Nicrophorinae působí jako 10segmentová, kvůli redukci druhého segmentu, který je srostlý se třetím segmentem; tykadla jsou zakončena 3segmentovým kloubem. Pronotum (štít) je úplný s postranními okraji, někdy bývá rozšířený. Scutellum (štítek) je velký, často stejně široký jako hlava. Elytra (krovky) jsou zkrácené, u *Diamesus*, *Nicrodes* a Nicrophorinae odhalují 1-5 abdominálních tergítů; u zbývajících Silphinae nejsou zkrácené a zakrývají abdomen; nikdy nejsou žíhané. Nohy mají pět tarzálních článků. Samci mívají obvykle rozšířené nártní články a delší nártní řasy (Sikes, 2008). Většina druhů z čeďi Silphidae má vyvinutá křídla druhého páru a funkční létací svaly. Schopnost letu má pro nekrofágní druhy zásadní význam při vyhledávání zdrojů potravy, které se vyskytují velmi proměnlivě v čase i prostoru. Naproti tomu dravé druhy často schopnost letu v průběhu evoluce ztrácejí, což platí i pro některé druhy podčeďi Silphinae (např. *Silpha longicornis* Portevin, 1926, *S. perforata* Gebler, 1832 nebo *Phosphuga atrata* (Linnaeus, 1758) (Ikeda et al. 2007, 2008).

Larvy

Délka kolísá mezi 12-40 mm, larvy jsou buď kampodeiformní (většina Silphinae) nebo eruciformní (Nicrophorinae); protáhlé, víceméně rovnoběžné (parallel-side) až vejčité, mírně až silně zploštělé, relativně rovné nebo mírně zakřivené ventrálně (Sikes, 2008). Povrch těla může být silně pigmentovaný a silně sklerotizovaný (Silphinae) nebo slabě pigmentované a slabě sklerotizované (Nicrophorinae) (Ratcliffe, 1996; Růžička, 1992). Stemmata 6 (Silphinae) nebo 1 (Nicrophorinae) na každé straně. Larvy Silphidů se rozlišují podle kombinace dvou znaků; mandibula bez molárního laloku; maxilla se širokou, apikálně rozštěpenou malou s chloupky/štětinkami (setae) na vnějším laloku; a obvykle dvousegmentovými, kloubnatými urogomfy (koncové štěty na posledním zadečkovém článku larvy) (Sikes, 2008).

2.1.3 Ekologie a biologie

Mrchožrotoví (Coleoptera, Silphidae) podporují rozklad a recyklaci organické hmoty (Ratcliffe, 1996; Kalinova et al., 2009), čímž v terestrických ekosystémech vykonávají zásadní funkce (Wolf et al., 2004). Silphidae jsou především mrchožraví (nekrofágní druhy), nebo se živí vajíčky či larvami jiných nekrofilních druhů (Ratcliffe, 1996; Sikes, 2005; Sikes, 2008). Někteří Silphidae mohou být přitahováni rozkládajícími se houbami (např. *Phallus impudicus*), trusem či shnilými rostlinami (Ratcliffe, 1996; Sikes, 2005).

Silphidae mají díky diferenciaci nik sníženou mezidruhovou konkurenci (Anderson, 1982; Peck, 1990; Ohkawara et al., 1998; Hocking et al., 2007); vykazují různé časové aktivity; některé druhy jsou aktivnější na jaře, zatímco jiné druhy jsou aktivní v létě, jen několik druhů je aktivních během podzimu (Růžička, 1994; Scott, 1998; Kočárek, 2001). Specializace vzniká důsledkem efemérní povahy a nerovnoměrného rozmístění živočišných ostatků (Hanski, 1987; 1990) a chemismu potravy nekrofágních organismů. Ve společenstvech mrchožroutů může docházet k diferenciaci nik podle sezónní dynamiky, stanoviště (biotopu) a velikosti mršiny (Scott, 1998; Hocking et al., 2007). Diurnální aktivita je rovněž odlišná, většina druhů je aktivní především v noci (*Nicrophorus spp.*), ale některé druhy vykazují denní aktivitu (např. *Thanatophilus spp.* a *Oiceoptoma*) nebo jsou krepuskulární (Ohkawara et al., 1998; Scott, 1998; Kočárek, 2001). Preference přírodních biotopů jsou také rozdílné. Na lesní porosty jsou úzce vázány například druhy *Dendroxena quadrimaculata* nebo *Oiceoptoma thoracicum*, zatímco zástupci rodu *Thanatophilus* obývají převážně otevřená stanoviště, jako jsou pole a louky (Šustek, 1981; Růžička 1994). Typ mršiny (stáří a velikost) je pro Silphidae důležitým parametrem (Anderson, 1982; Peck, 1990; Scott, 1998). Silphinae mají tendenci preferovat větší mršiny obratlovců, zatímco Nicrophorinae dávají přednost malým mršinám (Anderson, 1982; Peck, 1990; Eggert et al., 1992).

2.1.4 Podčeled' Silphinae

Dospělci Silphinae mají často tmavší zbarvení a jsou dorsoventrálně zploštělí. Jejich velikost se pohybuje od 8 do 25 mm (Debreuil, 2003a). Elytra má vrcholky zaoblené nebo ostré, nikoliv zkrácené nebo zúžené (Peck, 1990; Ratcliffe, 1996). Frontoklypeální šev chybí a gulární švy jsou zřetelně oddělené, ale mediálně silně zúžené (Peck, 1990; Sikes, 2005). Tykadla mají jedenáct dobře diferenciovaných článků, které se postupně rozšiřují; zejména poslední tři nebo čtyři segmenty.

Larvy Silphinae mají kampodeiformní tvar těla, které je silně sklerotizované a pigmentované (Newton, 1991, Sikes, 2005; Sikes, 2008). Délka těla vyspělých larev kolísá v rozmezí 12 až 40 mm (Newton, 1991). Na každé straně hlavy je 6 pigmentovaných stemmat (ocelli). Tergity jsou velké, bočně prodloužené, každý tergite má obvykle zúžené zadní rohy (Anderson, 1985; Ratcliffe, 1996)

Mrchožroutovití brouci (Silphinae) čítají celosvětově kolem 190 recentních druhů (Sikes, 2008). Nejnovější fylogenetické studie již neuvádí tuto skupinu jako samostatnou čeleď, nýbrž jako podčeled' drabčikovitých brouků (Staphylinidae) se dvěma triby: Nicrophorini (hrobařici) a Silphini (mrchožrouti) (Cai et al., 2022). Z tribu Silphini se v Evropě vyskytuje 34 druhů, přičemž v České republice z nich recentně lze nalézt 13 (Růžička, 2015).

Ekologie zástupců tribu Silphini je velmi rozmanitá. Jednotlivé druhy se liší preferovanými habitaty, a dají se rozdělit na typicky lesní (*Dendroxena quadrimaculata*, *Nicrodes littoralis*, *Oiceoptoma thoracicum*, *Phosphuga atrata atrata*) a na druhy otevřené krajiny (*Thanatophilus rugosus*, *T. sinuatus*) (Růžička, 1994; Kočárek, 2003; Jakubec & Růžička, 2015). Odlišné jsou i jejich potravní preference. Kromě nekrofágů, a to i jen příležitostných (rody *Thanatophilus* Leach, 1815, *Nicrodes* Leach, 1815, *Oiceoptoma* Leach, 1815 a část rodu *Silpha* Linnaeus, 1758), sem patří také predátoři (rody *Phosphuga* Leach, 1817, *Ablattaria* Reitter, 1885, *Dendroxena* Motschulsky, 1858 a část rodu *Silpha*) i fytofágové (rod *Aclypea* Reitter, 1885) (Sikes, 2008; Ikeda et al., 2013). Zástupce podčeledi Silphinae také můžeme nalézt na hnoji, výkalech nebo hnijících rostlinných zbytcích (Javorek, 1964; Ratcliffe, 1996; Sikes, 2005).

Larvy nekrofágických druhů jsou v současnosti využívány ke stanovení doby kolonizace lidských nebo zvířecích ostatků v rámci forenzní entomologie (Byrd & Tomberlin 2019). Ve střední Evropě se jedná zejména o druhy *Nicrodes littoralis*, *Oiceoptoma thoracicum*, *Thanatophilus rugosus* a *T. sinuatus* (Matuszewski et al., 2010, 2011; Novák et al., 2018; Jakubec et al., 2019).

2.1.5 Rod *Thanatophilus* (Leach, 1815)

Rod *Thanatophilus* (Silphidae: Silphinae) momentálně sestává ze 24 popsáných druhů rozšířených v Evropě, Asii a Severní Americe a Africe (Ratcliffe 1996). V mnoha regionech zastává tento rod klíčovou část nekrofauny, která se nachází na mrtvolách v kriminálním a legálním vyšetřování (Matuszewski, 2021). Dospělci a larvy rodu *Thanatophilus* se běžně vyskytují mezi mrchožravými

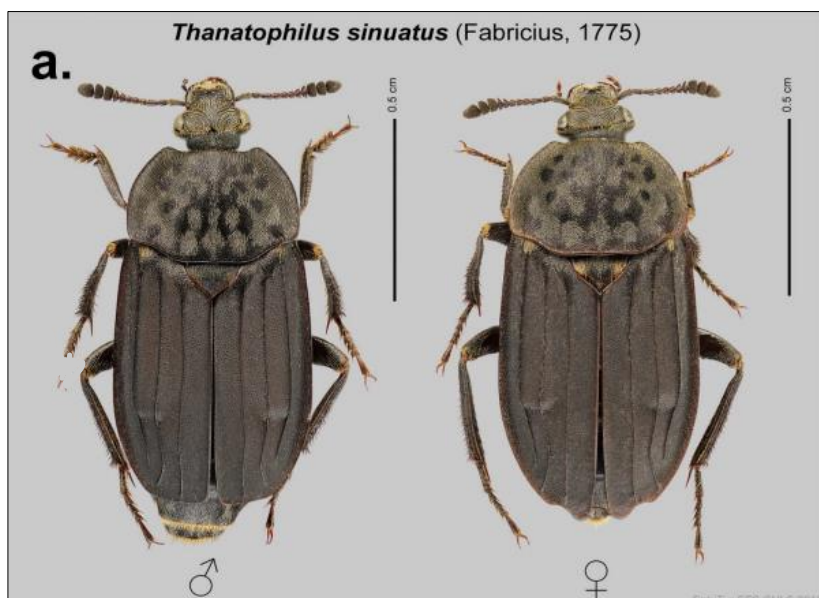
společenství v mírném podnebí, a jsou spojeni s aktivní fází rozkladu (Matuszewski et al., 2008; 2011). Dospělci jsou schopni lokalizovat mrtvoly a mršiny do 24 h od úmrtí (Midgley & Villet, 2009) (ačkoliv jako ostatní mrchožravý hmyz, můžou v chladném počasí na tělo dorazit později), ale jejich larvy se vyvíjejí déle než u much (Midgley & Villet, 2009; Van Wielink, 2004). Jejich přítomnost překlenula ekologické období sukcese mezi vlhkou fází rozkladu, které dominují larvy much, a pozdějším výskytem larev brouků v suché fázi (Villet, 2011), přičemž zachovávají odhadovou přesnost díky jejich včasnému příchodu, což jim zajišťuje významnost ve forenzním vyšetřování.

Morfologické redeskripce poskytující diagnostické charakteristiky a novou terminologii používanou k určení vývojových stádií publikovali např.: Frątczak-Łagiewska & Matuszewski (2016); Novák et al. (2018); Jakubec et al. (2019) v Evropě; Midgley & Villet (2009); Daniel et al. (2017) v Africe, dále pak Peck & Anderson (1985) v Severní Americe. Do začátku 20. století byla larvální morfologie tohoto rodu známa pouze omezeně a obsahovala jen formální a povrchové popisy nevyvinutých stádií (Xambeu, 1900; von Lengerken 1937). Nicméně Novák et al., (2018) a Jakubec et al., (2019) přepracovali morfologii larválních stádií pro dvě ze tří druhů vyskytujících se ve střední Evropě, *Thanatophilus rugosus* (Linnaeus, 1758) a *T. sinuatus*.

Vzhledem k jejich biologickým a ekologickým vlastnostem, jako je např. široké rozšíření, rychlá kolonizace a kolonizace mrtvých těl brzy po smrti, se rod *Thanatophilus* stal pro forenzní entomologii velmi užitečným (Matuszewski 2010; Midgley & Villet, 2009; Midgley et al., 2010; Ridgeway et al., 2014).

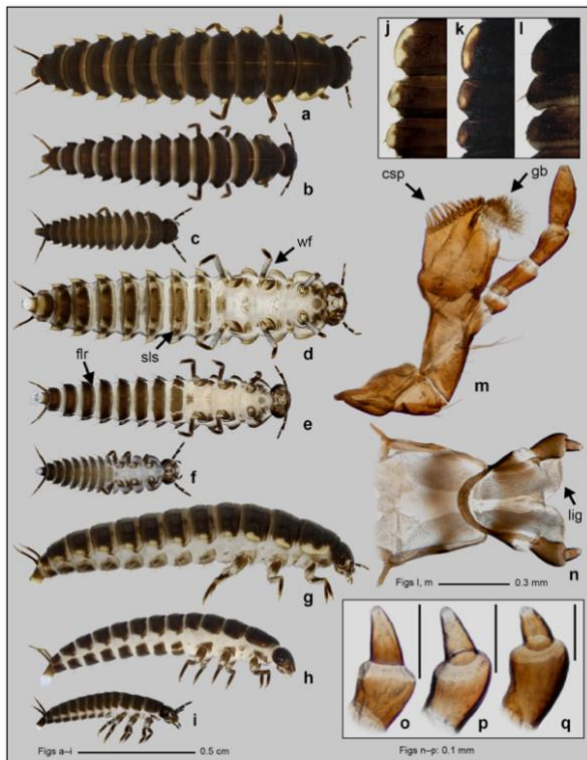
2.1.6 *Thanatophilus sinuatus* (Fabricius, 1775)

Zájmový druh této práce, je běžným druhem mrchožravého brouka, který se v Evropě velmi často vyskytuje na velkých mršinách obratlovců (Dekeirsschieter et al., 2011; Jakubec & Růžička, 2015). Jedná se o široce rozšířený palearktický druh (Růžička, 2015). Sezónní aktivita druhu *T. sinuatus* zahrnuje teplejší měsíce roku, od



Obr. 1 Dorsální habitus druhu *Thanatophilus sinuatus* (Fabricius, 1775)

dubna do září (pozdní jaro až brzký podzim) (Frątczak-Łagiewska & Matuszewski, 2018b). Tento druh je aktivní přes den a upřednostňuje otevřený terén jako jsou např. pole a louky, přičemž preferuje určitý typ půdy (Dekeirsschieter et al., 2011; Jakubec & Růžička, 2015; Kočárek, 2001). Samečci a samičky druhu *T. sinuatus* jsou k mršině atraktivní organickými těkavými látkami, jako např. dimethyldisulfid, butan-1-ol a para-kresol (Dekeirsschieter et al., 2013; Kalinova et al., 2009). Morfologie imaturních stádií *T. sinuatus* byla nedávno přepsána Jakubcem et al. (2019) (viz Přílohy).



Obr. 2 *Thanatophilus sinuatus*: dorsální habitus třetího instaru (a); druhého instaru (b) a prvního instaru (c) larvy. Ventrální habitus třetího instaru (d); druhého instaru (e) a prvního instaru (f) larvy. Laterální pohled třetího instaru (g); druhého instaru (h) a prvního instaru (i) larvy. Rozdíly v pigmentaci paratergitů mezi třetím instarem (j); druhým instarem (k) a prvním instarem (l) larvy. Levá maxila třetího instaru larvy ve ventrálním pohledu (m). Labium třetího instaru larvy v dorsálním pohledu (n). Rozdíly v délce mezi labiálními palpy prvního instaru (o); druhého instaru (p) a třetího larválního instaru (q). Zkratky: csp – kutikulární trny na lacinii; flr – světlý pigmentovaný lem na frontálním okraji sternitů druhého instaru; gb – galea na konci hustě ochlupená; lig – ligula; sls – skvrnitá laterosternita třetího instaru larvy; wf – bílý ventrální okraj femuru třetího instaru larvy (Jakubec et al., 2019)

2.2 Životní historie čeledi Silphidae

Mrchožroutovití nalétávají téměř výhradně na těla, která podléhávají bakteriálnímu rozkladu (Šustek, 1981). Vzdálenost, z níž jsou mrchožroutovití lákáni nepřesahuje u rodu *Thanatophilus* 500 m (Petruška, 1964). Po objevení mršiny párem brouků a následné kopulaci, klade samička vajíčka pod tělo mrtvoly. Zárodečný vývoj trvá asi 5 dní. Během roku mají nekrofágní mrchožroutovití jednu (*Nicrophorus germanicus*) až tři generace (*Thanatophilus spp.*) (Novák, 1961). Délka vývoje a počet generací závisí na velikosti druhu, menší druhy se vyvíjejí rychleji a mají větší počet generací v roce než druhy větší. Celý životní cyklus podčeledi Silphinae je delší než u sesterské podčeledi Nicrophinae.

2.2.1 Podčeleď Silphinae

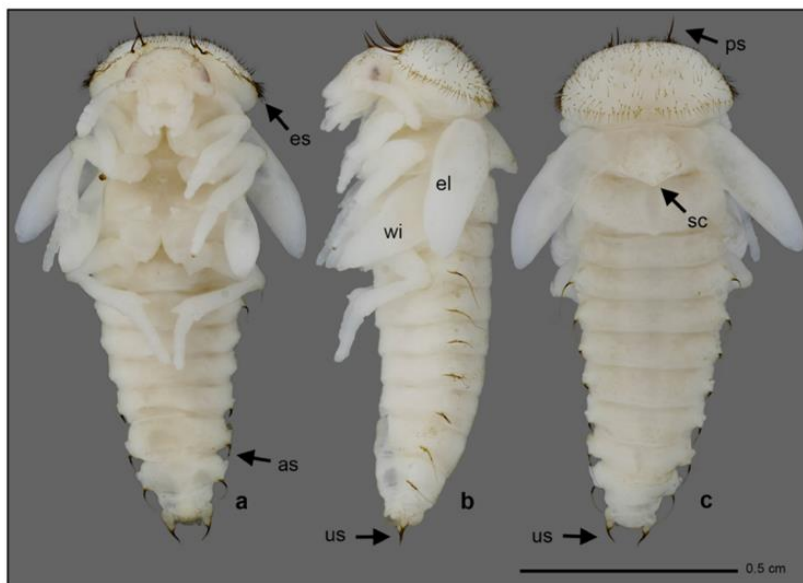
Narozdíl od sesterské podčeledi Nicrophorinae je o biologii a ekologii Silphinae známo mnohem méně (Ratcliffe, 1996; Hoback et al., 2004; Ikeda et al.,

2007). Co se týče nekrofágních druhů této podčeledi, samičky jsou semelparní (1 reprodukční období za život) a kladou vajíčka do půdy či na půdu v okolí větších mršin obratlovců a dále se o své potomstvo nestarají (Sikes, 2005; Ikeda et al., 2008). Samičky kladou vajíčka po dobu 2 měsíců, přičemž jejich vaječníky se vyvíjí asynchronně (Ikeda et al., 2008). Mrchožraví zástupci počeledi Silphinae vyhledávají k rozmnožování a naklazení vajíček spíše větší mrtvoly (> 300 g) (Peck, 1990; Sikes, 2005), neboť představují dostatečný zdroj potravy pro velké množství brouků, kteří se na mršině vyskytují (Anderson, 1982; Watson et al., 2005). K nalazení ale mohou být zástupci Silphinae také na menších mršinách, kde pak konkurují hrobaříkům. Tyto mršiny však využívají pouze jako zdroj potravy, neslouží jim tedy k reprodukci ani k larválnímu vývoji (Bishop, 2001; Hoback et al., 2004). Zástupci podčeledi Silphinae kolonizují mršiny již během počáteční nebo střední fáze rozkladu, a tím konkurují mouchám (Diptera) (Payne, 1965; Anderson, 1982). Vajíčka se líhnou během 4-5 dnů a larvy se živí na zbytcích mršiny (Anderson, 1982).

2.2.2 *Thanatophilus sinuatus*

Délka vývoje při stejné teplotě je u druhu *T. sinuatus* (41.85 dní) a *T. rugosus* (45.48 dní) velmi podobná (Novák et al., 2018). Oba druhy tráví velkou část jejich života ve třetím larválním instaru a jako kukly, ale dřívějšími stádii (vajíčko, první a druhý larvální instar) procházejí velmi rychle. Larvy *T. sinuatus* se při teplotě 20 °C líhnou přibližně po 3 dnech (2,83 dne). Tato perioda se dá považovat za krátkou oproti některým druhům kožojedů (rod *Dermestes*), kteří se při stejné teplotě líhnou v průměru za 8 dní (Coombs, 1979; 1981).

Podle výzkumu Jakubce et al. (2019), jsou samičky druhu *T. sinuatus* schopny se rozmnožovat při teplotě 20 °C a pod vlivem dlouhodobní fotoperiody 16:8 (světla: tmavá fáze). Kladou malé shluky vajíček ($7,72 \pm 2,16$ vajíček na shluk (N = 18 shluků vajíček)) do substrátu. Vývoj od vajíčka po dospělce dle studie Jakubce et al. (2019) trvá průměrně $41,85 \pm 3,08$ dní. Larvy prvního instaru začínají hledat potravu téměř okamžitě po vylíhnutí z vajíčka a zůstávají velmi blízko zdroje potravy i během druhého a částečně i třetího larválního instaru. Během třetího instaru se přestávají krmit a vytváří si komoru ke kuklení, kde se následně po několika dnech přemění v kuklu. Třetí instar se podle výzkumu Jakubce et al. (2019) zdá být kritickým obdobím ve vývoji tohoto druhu, jelikož mnoho exemplářů nedokáže přejít do stádia kukly. Jakubec et al. (2019) uvádí, že rušení během procesu kuklení v komůrce (jinými larvami nebo laboratorními výzkumníky) často vede k jejímu opuštění. V této studii bylo pozorováno i kanibalistické chování, pravděpodobně i mezi příbuznými larvami. V tomto případě jev nebyl vyvolán hladem, jelikož potrava byla poskytována *ad libitum* (Jakubec et al., 2019).



Obr. 3 *Thanatophilus sinuatus*: jeden den stará kukla ve ventrálním (a), laterálním (b) a dorsálním (c) pohledu. Zkratky: as – břišní štětiny; el – budoucí krovky; es – řada štětín na okraji předního krovce; ps – pronotální štětiny; sc – štítek; us – urogomfální štětiny; wi – budoucí křídlo (Jakubec et al., 2019)

2.3 Termální biologie

Teplota je klíčovým faktorem určujícím geografické rozšíření, početnost a fyziologii hmyzu (Colinet et al., 2015). Studium termální ekologie zahrnuje zkoumání teplotních preferencí v různých stádiích života, reakcí na změny v životním prostředí a adaptací, které jim umožňují prosperovat v konkrétních termálních podmínkách (Trumbo, 2012). U ektotermních organismů jako je hmyz, závisí tělesná teplota přímo na teplotě prostředí (Dixon et al., 2009; Trudgill et al., 2005). Jejich fyziologické funkce (např. metabolismus, vývoj, růst, pohyb, rozmnožování), chování a ekologie jsou určovány teplotou (Gotcha et al., 2021; Sinclair et al., 2012; 2016; Trudgill et al., 2005).

Rozdílné selekční tlaky v okolních prostředích mohou v termální biologii vést k diferenciaci populace. Zájem o diferenciaci mezi populacemi spočívá v jejím potenciálním počátečním kroku ke speciaci, jelikož vnitrodruhová variabilita je formována selekcí reagující na okolní podmínky (Ghalambor et al., 2007). Nicméně současný zájem o vnitrodruhovou variabilitu v teplotní toleranci je především umocněna naléhavou potřebou porozumění, jak bude hmyz a další ektotermní organismy reagovat na změny teplotních podmínek v důsledku klimatických změn (Hill et al., 2011).

Aby jednotlivé organismy přežily ve vyšších zeměpisných šířkách, musí být schopny odolávat většímu časovému kolísání klimatických podmínek než v nižších zeměpisných šířkách. V důsledku toho mohou druhy, k nimž jedinci patří, dosáhnout širšího zeměpisného rozšíření ve vyšších zeměpisných šířkách (Gaston & Chown 1999).

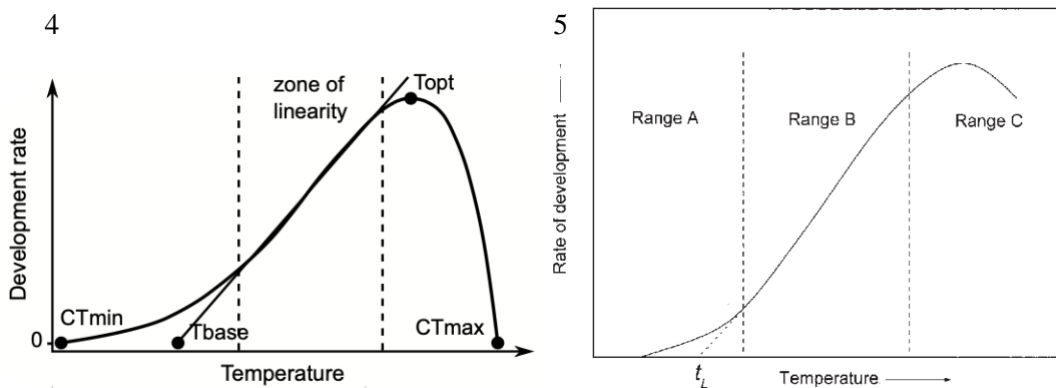
Aktuální zásadní obavou, vzhledem k extrémním teplotám prostředí, je rozsah, do kterého jsou horní toleranční limity organismů omezeny (Hoffmann et al., 2013). Tedy potenciál přežití (horní letální teploty, ULT) nebo aktivity (kritická termální maxima, CT_{max}) při vysokých teplotách ukázat adaptaci *sensu lato*, buď

prostřednictvím fenotypické plasticity, evoluční změny nebo kombinace obou (Hoffmann & Sgró 2011; Stoks et al., 2014).

Vztah mezi teplotou a časem je při nízkých a vysokých teplotách kurvilineární (Obr. 4A a 4C) a lineární uprostřed (Obr. 4C). Nejnižší teplota, při níž může probíhat vývoj, se nazývá minimální prahová hodnota (Obr. 7), a nejvyšší teplota se nazývá maximální prahová hodnota (Angilleta, 2009; Hoffmann et al., 2013). Prahové teploty se obvykle vyskytují v blízkosti horní a dolní letální teploty pro daný druh. Termální výkonnostní křivka (TPC) existuje pro všechny druhy hmyzu, i když její specifika se u jednotlivých druhů liší (Huey et al., 2012; Sunday et al., 2019; Barley et al., 2021). Lamb (1992) prokázal, že nelineární vztah mezi teplotou a rychlostí vývoje odráží základní fyziologii vývoje, nikoli genetickou variabilitu mezi jedinci. Vývoj závislý na teplotě je reprezentován pomocí inverzní hodnoty doby vývoje, jinými slovy, rychlostí vývoje.

Rychlost vývoje u hmyzu začíná od kritického termálního minima a s rostoucí teplotou se pomalu zvyšuje (Obr. 4). Dosahuje rozmezí teploty, kde je rychlost vývoje téměř lineární a pokračuje v růstu až k termálnímu optimu, aby nakonec rychle klesla před kritickým termálním maximem (Obr. 4) (Rebaudo a Rabhi, 2018).

Termální výkonnostní křivky jsou často vychýleny doleva (Angilleta Jr., 2006; Huey a Kingsolver, 1989), což naznačuje, že i malé zvýšení (tj. $< 1\text{ }^{\circ}\text{C}$) průměrné teploty prostředí nad teplotní optimum může hmyz negativně ovlivňovat, jako například hmyz, který byl odchován v kolonii v optimální teplotě a přiblížit se jejich CT_{\max} (Ma et al., 2021).



Obr. 4 a 5: (4) Typická termální výkonnostní křivka u ektotermů, CT_{\min} , kritické termální minimum; CT_{\max} , kritické termální maximum; T_{opt} , teplotní optimum; P_{max} , maximální výkon. Převzato od Rebaudo a Rabhi, (2018). (5) Generalizovaný vztah mezi teplotou a rychlostí vývoje hmyzu (termální výkonnostní křivky). A a C představují nelineární části a B lineární část, používanou k určení minimálního prahu vývoje (t_L). Převzato od Grassberger & Reiter, (2002).

2.3.1 Fyziologické procesy hmyzu při expozici extrémním teplotám

Aby byl hmyz schopný vyrovnat se s vysokými teplotami, využívá širokou škálu fyziologických mechanismů, které mu umožňují vnímat změny prostředí, vhodně na ně reagovat a aklimatizovat se na nové podmínky (Colinet et al., 2015). První fyziologické mechanismy používané v reakci na teplo jsou senzorké, zahrnují neurony a neurotransmitery, které detekují signály z prostředí a spouštějí reakce, jako

jsou například změny rychlosti metabolismu a využití anaerobního metabolismu (Gillooly et al., 2001; Verberk et al., 2016b).

Nervový systém

Reakce na teplo začíná snímáním teploty prostřednictvím termoreceptorových neuronů periferního nervového systému. Tyto termoreceptory jsou propojeny s centrálním nervovým systémem a formují fyziologické a behaviorální reakce na teplotu, včetně termotaxe (pohybu za teplem), vyhýbání se teplu, teplotní preference a teplotní paměti (Barbagallo & Garrity, 2015). Nervové reakce na vysoké teploty se u jednotlivých druhů hmyzu, populací i jedinců v rámci druhu liší v závislosti na ekologických podmínkách, stanovištních preferencích a životním stádiu (Xu et al., 1995; Must et al., 2006a ; Lancaster et al., 2016).

Metabolické reakce na teplo

Na expozici vysokým teplotám reagují organismy změnami ve svém metabolismu. Klidová metabolická rychlost (RMR), která představuje energii investovanou do základních biochemických procesů u odpočívajících jedinců, tvoří významnou část energetického výdeje a souvisí s přežitím a kondicí (Burton et al., 2011). Vysoká rychlost metabolismu po delší dobu může vést k úmrtnosti v důsledku vyčerpání energie a produkce volných radikálů způsobujících poškození buněk (Storey & Storey, 2004; Jena et al., 2013). Hmyz vystavený vysokým teplotám využívá antioxidační obranu ke zmírnění tohoto poškození (Jena et al., 2013; King & MacRae, 2015). Vzhledem k tomu, že rychlost metabolismu roste s teplotou a velikostí těla (Gillooly et al., 2001; Atkinson, 1994), představují lokality s vysokými základními teplotami významné riziko v rámci změny klimatu, což má dopad zejména na tropický hmyz (Dillon et al., 2010).

Zásadní mechanismus modulace rychlosti metabolismu zahrnuje reverzibilní fosforylaci proteinů řízenou specifickými kinázovými proteiny, které hrají klíčovou roli v řízení metabolických procesů (Storey & Storey, 2004).

Genetické interakce v rámci mitochondriálních a jaderných genů a mezi nimi spolu s faktory prostředí určují RMR u hmyzu, což ovlivňuje toleranci k teplu (Arnqvist et al., 2010; Nespolo et al., 2007; Burton et al., 2011).

Klíčovou roli v toleranci k teplu hraje také omezení kyslíku, které ovlivňuje výkonnost organismu na základě přísunu a spotřeby kyslíku (Frederich & Pörtner, 2000). Některý hmyz se může uchýlit k anaerobnímu metabolismu jako doplňkovému zdroji energie, aby zvýšil šanci na přežití při vysokých teplotách, ačkoli účinnost tohoto kroku se u různých druhů liší (Verberk et al., 2013; Boardman et al., 2016).

Termoregulace

Přestože je hmyz považován za ektotermní a poikilotermní organismy, dokáže se do určité míry termoregulačně přizpůsobit pomocí fyziologických a behaviorálních mechanismů, což zlepšuje jeho výkonnost v teplých podmínkách (Chapman, 1998). Hmyz využívá různé mechanismy, včetně fyziologických a behaviorálních adaptací, k regulaci tělesné teploty v závislosti na podmínkách prostředí. Fyziologicky mohou

snížovat tělesnou teplotu pomocí ventilačních mechanismů a evaporačního ochlazování vodou (Chapman, 1998; Gallego et al., 2018). Behaviorální strategie zahrnují vyhledávání teplejších nebo chladnějších míst, přizpůsobování poloze slunci a mávání křídly k cirkulaci vzduchu (Chapman, 1998). Narušení prostředí, jako je vystavení insekticidům, může toto chování narušit a ovlivnit tak tepelnou regulaci (Merivee et al., 2015).

Účinnost fyziologické termoregulace se u jednotlivých druhů liší (Gallego et al., 2018). Ačkoli se předpokládá, že druhy s nižší behaviorální termoregulační schopností mohou více spoléhat na fyziologické mechanismy (Gallego et al., 2018), je potřeba dalšího výzkumu, který by tento vztah prozkoumal. Vyhodnocení vyžaduje také míra fylogenetického vlivu na termoregulační kapacitu napříč druhy hmyzu.

Stresové reakce

Stresová reakce na vysoké teplotní podmínky zahrnuje syntézu a využití proteinů teplotního šoku (HSP), biogenních aminů a neuroendokrinních faktorů (Feder & Hoffmann, 1999; Adamo, 2012). HSP jsou molekulární chaperony, které zabraňují poškození buněk (Feder & Hoffmann, 1999). Jsou upregulovány při teplotním stresu a jeho jiných formách, jako je například chlad (Colinet et al., 2010), hladovění a vystavení kontaminantům (Wang et al., 2012). Reakce na vysoké teploty rovněž modulují hormony, které regulují fyziologii, vývoj a chování (Emerson et al., 2009).

2.3.2 Termální limity

Variabilita environmentálních podmínek, včetně teploty, je hlavním faktorem ovlivňujícím výkon, fitness, přežití a geografické rozšíření organismů (Angilletta et al., 2009; Dowd et al., 2015). Horní a spodní termální limity určují teoretický rozsah prostředí, který organismus snese, a jsou proto důležitými prediktory distribuce rostlin a živočichů, zejména v souvislosti s klimatickými změnami (Coumou et al., 2012; Wang et al., 2014). Protokoly pro přesné měření termálních limitů jsou proto důležitými nástroji pro ekology, fyziology, evoluční biology etc. Podle Addo-Bediako et al., (2000), vykazují horní letální limity mnohem méně variací než spodní letální limity.

Jakožto nejhojnější a nejrozmanitější suchozemští živočichové, je hmyz často využíván k měření termálních limitů. Kritické termální maximum CT_{max} a kritické termální minimum (CT_{min}) jsou běžně používány k posouzení vnitrodruhové a druhové variace v teplotní toleranci (MacMillan et al., 2019; Sinclair et al., 2015, Lutterschmidt et al., 1997). Zatímco CT_{max} a CT_{min} lze měřit pro různé fenotypy, včetně růstu, reprodukčního výstupu a chování, nejčastěji jsou používány k hodnocení pohybové funkce (MacMillan et al., 2019; Sinclair et al., 2015, Lutterschmidt et al., 1997). CT_{max} (nazývané také „heat knockdown“) a CT_{min} jsou často definovány jako vysoké a nízké teploty, při kterých hmyz ztrácí motorickou funkci a není schopen zůstat ve vzpřímené poloze (MacMillan, 2019; Sinclair et al., 2015; Lutterschmidt, 1997; Cooper et al., 2008; Jørgensen et al., 2019; Hazell et al., 2008; Anderson, 2015). CT_{min} koresponduje s nástupem chladového kómatu, reverzibilní paralýzou způsobenou nízkými teplotami (Sinclair et al., 2015).

2.3.3 Metody měření termálních limitů

Měření termální biologie hmyzu lze obecně rozdělit do dvou kategorií: Measurements of Failure Temperatures (MFT) (obvykle extrémní teploty) a Measurements of Performane (MP) (obvykle subletální teploty nebo teploty v rámci termiobiologického rozsahu), tato měření jsou vždy prováděna v laboratoři (Sinclair et al., 2012). MFT představuje horní a spodní limity (CT_{max} a CT_{min}) pro funkci nebo přežití hmyzu a poskytují tak hranice pro potenciální rozsah druhu (Sinclair et al., 2012). CT_{max} a CT_{min} představují extrémní limity, ve kterých koordinovaný pohyb ustává a začíná pohyb nekoordinovaný až chatoický. Obě metody měření MP a MFT nám mohou poskytnout pohled na intraspecifickou odezvu základní termální biologie v rámci konkrétního rozmezí teplot a jasně nám ukázat, zda populace projevuje adaptaci nebo pouze fenotypickou plasticitu (Ghalambor et al., 2007; Sinclair et al., 2012; Sunday et al., 2011; 2019). MP se dále využívá ve forenzních vědách k výpočtu doby vývoje forenzně významných druhů (Amendt et al., 2007). Výzkumy týkající se vývoje hmyzu potvrzují, že rychlost vývoje závisí na teplotě.

Mnoho diskusí se zaměřilo na životní fáze, ve kterých by měly být měřeny termální odezvy (Hoffmann, 2010); relevantnost měření různých složek fitness, včetně přežití, sterility, páření etc. (Bale, 1987); rychlost změny teploty v termálních testech (Terblanche et al., 2007; Chown et al., 2009); ekologická relevance vlastností, které lze snadno změřit v laboratoři (Hoffmann et al., 1997; Mitchell & Hoffmann, 2010) a schopnost měření zachytit plastické odezvy a maternální efekty (Loeschke & Hoffmann, 2007; Nyamukondiwa & Terblanche, 2010). Při měření horních termálních limitů v rámci druhů a mezi druhy často vznikají konflikty mezi jednoduchostí měření a ekologickou realitou.

V běžných metodách bývají k měření termálních limitů používány různé přístroje (shrnuto v pracích Sinclair et al., 2015). Stručně řečeno je hmyz ohříván nebo ochlazován v termálních komorách, inkubátorech, nádobách ponořených do tekutých lázní, hliníkových blocích či izolovaných nádobách, hmyz je monitorován, dokud jeho pohyb neustane. K monitorování hmyzu během výzkumu je nejběžnější metodou přímé pozorování, při níž jsou jednotlivci průběžně sledováni v reálném čase nebo zpětně pomocí zaznamenaného videa (Sinclair et al., 2015; Jørgensen et al., 2019). Přímé metody sledování vyžadují minimální vybavení, jsou však náročné na práci.

Kromě metody pozorování se běžně používají dva typy teplotních režimů k posouzení horních teplotních limitů. Dynamické testy zahrnují postupné zvyšování teploty, dokud není ztracena motorická funkce; tato teplota je dynamickým CT_{max} (Lutterschmidt et al., 1997; Cooper et al., 2008; Jørgensen et al., 2019). Naopak statické testy zahrnují konstantní stresovou teplotu, dokud není rovněž ztracena motorická funkce; tento časový okamžik je doba ztráty tepla (heat KDT), nazývána také statický CT_{max} (sCT_{max}) v nedávném článku od Jørgensen et al., (2019).

2.3.4 Termální plasticita a tolerance

Plasticita

Teplota působí jednak jako činitel přírodního výběru (což vede k termálním adaptacím), a jako faktor ovlivňující projevy fenotypu (v případě termální plasticity). U hmyzu existuje řada příkladů termální plasticity, včetně vývojových adaptací a aklimatizace dospělců. Závislost na teplotě byla popsána u mnoha procesů a znaků, včetně určování pohlaví (Blackmon et al., 2017), indukce diapauzy (Saunders, 2014), pigmentace těla (Sibilia et al., 2018) a chování (Abram et al., 2017).

Resistence vůči vystavení krátkým periodám tepelného stresu má určitý stupeň plasticity, který závisí na předchozích teplotních podmínkách, které ovlivňovali všechna vývojová stádia i dospělce, ačkoliv je mnohem nižší než odolnost vůči nízkým teplotám, alespoň u *Drosophila* (Kristensen et al., 2008). Schopnost populací reagovat na změny prostředí bude záviset na úrovni a typu perturbace, kterou organismy zažívají, a také na jejich vnitřní schopnosti na ni reagovat (Parmesan, 2006; Johnston et al., 2019). Fenotypová plasticita, vlastnost, díky níž živé organismy projevují různé fenotypy v závislosti na podmínkách prostředí, může mít vliv na rozšíření a zranitelnost druhů (Foden et al., 2019) a může také ovlivnit (pozitivně nebo negativně) persistenci populací a schopnost přizpůsobovat se výzvám vyplývajícím ze změny klimatu (Leonard a Lancaster, 2020).

Odolnost vůči teplu může být ovlivněna výživou. U *Drosophila melanogaster* má strava s vysokým obsahem bílkovin tendenci zvyšovat úroveň odolnosti, na rozdíl od diet bohatých na sacharidy a jejich vlivu na některé míry odolnosti vůči chladu (Andersen et al., 2010). Variabilita ve výživě může mít vliv na jedinci vyhledávaném tepelném prostředí; například když sarančata (*Caelifera*) čelí chronickým limitům v přísunu živin, volí nižší tělesné teploty než jedinci, kteří mají pravidelnější přístup k živinám, tím zvyšují efektivitu využívání živin, ale výsledkem je pomalejší růst (Coggan et al., 2011).

Tolerance

Tolerance vůči vysokým teplotám je u hmyzu spojena se značnými náklady na energii a kondici. Výzkumy různých vědců (Huang et al., 2007; Stillwell et al., 2010; Boullis & Detrain, 2016; Abram et al., 2017) ukázaly, že vystavení teplu a využití mechanismů tepelné tolerance vede ke snížení přežití, plodnosti, velikosti těla a úspěšnosti páření. Například studie na larvách *Drosophila melanogaster* a *Liriomyza huidobrensis* ukazují, že ačkoli tento hmyz může vykazovat zvýšenou toleranci k teplu prostřednictvím mechanismů, jako je nadměrná exprese HSP70, trpí nevýhodami, jako je limitovaný růst, přežívání a omezené líhnutí vajíček (Krebs & Feder, 1997; Huang et al., 2007).

K lepšímu pochopení kompromisů mezi tolerancí k teplu a plodností je třeba dalšího výzkumu. Některé názory naznačují, že tyto kompromisy mohou vznikat v důsledku redukce vaječnicků způsobené teplem nebo nepřímo prostřednictvím redukce krmení způsobené teplem, která vyčerpává energetické zdroje potřebné pro ochranné mechanismy (Blanckenhorn & Henseler, 2005; Huang et al., 2007). Předpokládá se,

že životní kompromisy spojené s tolerancí k teplu vyplývají z energetických nároků proteinů tepelného šoku HSP, i když je také pravděpodobné, že náklady souvisejí s toxicitou vyplývající z nadbytku HSP (Krebs & Feder, 1997). Kromě toho výzkum brouků (Chidawanyika et al., 2017) a jepic (Dinh et al., 2016) naznačuje, že zásadní roli hraje stav výživy, protože hladovění je spojeno se sníženou tepelnou tolerancí a nižšími hladinami HSP70 při tepelném stresu. Podvýživa může mít také vliv na syntézu biogenních aminů, což dále ovlivňuje toleranci k teplu (Wright, 1987). K prozkoumání přesných mechanismů je však zapotřebí dalších studií.

2.3.5 Kontext klimatických změn

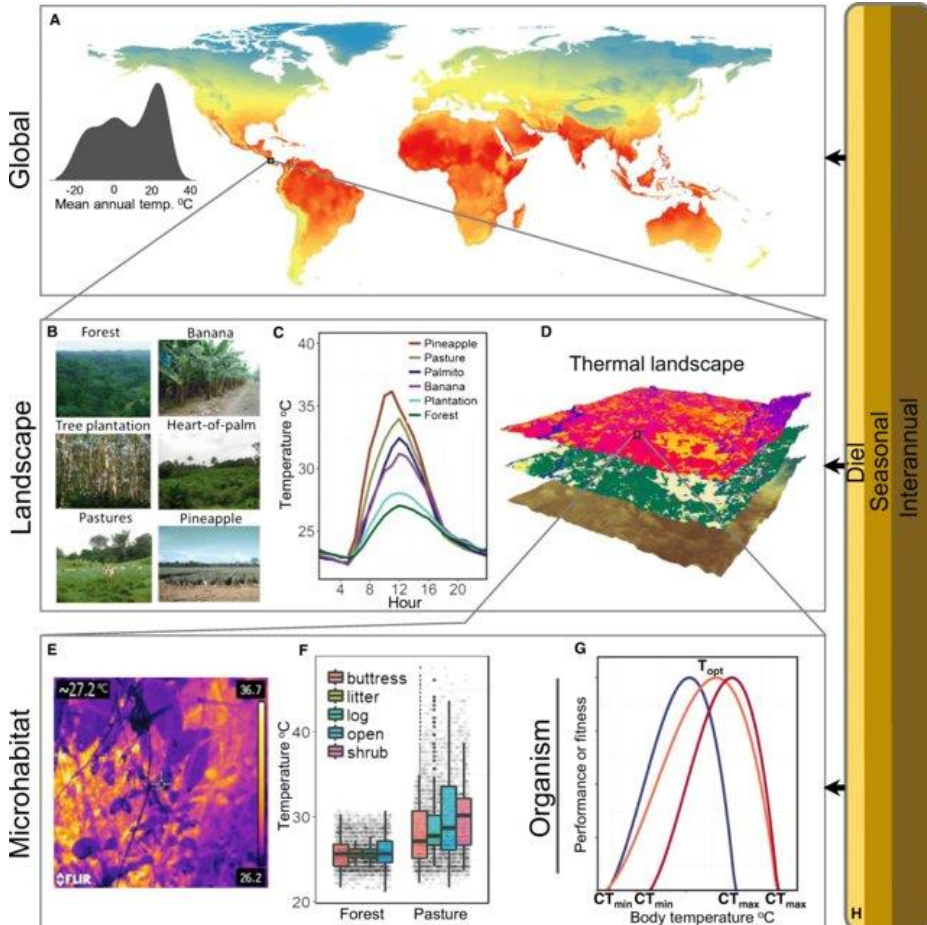
Globální oteplování, jakožto jedna z největších hrozeb pro životní prostředí a biodiverzitu, aplikuje na druhy v podobě horka fyzický stres, který má vliv na jejich fenologii, geografické rozšíření, strukturu společenstev a ekosystémové funkce (Angilleta, 2009; Barton a Bump 2019). Aktuální klimatická změna (IPCC 2014) je považována za rostoucí faktor ve vymírání druhů (Thomas et al., 2004; Pereira et al., 2010; Bellard et al., 2012). Adaptace novým podmínkám prostřednictvím genetické změny nebo aklimatizace skrz behaviorální plasticitu mohou zmírnit dopady klimatické změny (Williams et al., 2008; Hoffman & Sgró, 2011; Van Buskirk, 2012). Se stoupajícími průměrnými teplotami a většími teplotními extrémami, které jsou predikované pro následující století (IPCC 2014), jsou ektotermní organismy, jejichž fyziologie a biochemické procesy závisí na okolních teplotách, obzvláště v ohrožení. Jejich schopnost kladně reagovat na stresující teploty, ať už jsou vyvolány fyziologicky nebo v důsledku okolního prostředí, může určovat jejich náchylost ke změnám klimatu (Kearney et al., 2009; Abram et al., 2017).

2.3.6 Geografické rozšíření

Oteplování klimatu má vliv na výběr habitatů i na geografické rozšíření hmyzu. Habitaty musí vykazovat dobré podmínky, aby byl zajištěn celý životní cyklus generace hmyzu (Eickermann et al., 2023). Tepelná tolerance je u hmyzu slabě vázaná na zeměpisnou šířku, ale euryekní druhy často žijí v teplých mikrostanovištích, zatímco stenoekní organismy většinou zůstávají v chladnějších mikrostanovištích (Franken et al., 2018). Teplotní bezpečnostní marže, definovaná jako rozdíl mezi CT_{max} hmyzu a maximální ambientní teplotou nejteplejšího měsíce (Kellermann et al., 2012, Vasseur et al., 2014), se často používá k predikci rozšíření hmyzu po expozici extrémně vysokým teplotám (EHTs). Teplotní extrémní přesahující CT_{max} omezují rozsah tepelného výkonu a ovlivňují rozložení podle zeměpisné šířky a nadmořské výšky v různorodých krajinných typech (Kingsolver et al., 2013), čímž formují distribuci hmyzu po celém světě (Kellermann et al., 2012, Vasseur et al., 2014). EHTs mohou měnit rozšíření prostřednictvím lokálního vymírání vyvolaného masovou mortalitou v důsledku poklesu fitness, až po nesoulad fenologie hmyzu (CaraDonna et al., 2018), nebo interakcí s fragmentací krajiny (Piessens et al., 2009).

2.3.7 Mikrohabitaty jako filtry teplotních extrémů

Podmínky mikrohabitátů mohou mít pro obecnou reakci na tepelný stres důležitý význam (Kearney et al., 2021, Thakur, 2020), a mohou tak být prospěšné pro přetrvávání druhů v podmínkách změny klimatu (Hof et al., 2011; Suggitt et al., 2018). Obecně lze mikrohabitaty interpretovat jako krajiny ve velmi malém měřítku v závislosti na velikosti těla organismu, které zahrnují složení a prostorové uspořádání biotického i abiotického materiálu (Byrne, 2007). Klíčovým rysem mikrohabitátů je, že jsou v nich abiotické podmínky obvykle méně drsné než okolní klima ve větším prostorovém měřítku (Thakur et al., 2020). Hmyz proto může využívat teplotní rozmanitost svých mikrohabitátů jako tlumící strategii, aby se vyhnul přehřátí při expozici EHTs. Různé mikrohabitaty filtrují atmosférické podmínky odlišně. Například byly pozorovány rozdíly >5 °C při porovnání různých habitatů, např. travnatých ploch, vřesovišť a listnatých lesů (Suggitt et al., 2011). Lesní podrost je pravděpodobně nejsilnějším pufrem EHT (De Frenne et al., 2013), a to téměř nezávisle na dominantní dřevině a zeměpisné šířce (De Frenne et al., 2019). Například různé typy listového opadu poskytují odlišné fyzikální podmínky, jako je struktura stanoviště (např. ochrana před predátory viz Kalinka et al., 2013) a zdroje (Ott et al., 2012), ale také mikroklima, například z hlediska teploty, vlhkosti nebo intenzity světla. Tato mikroklimata mohou pomoci vyrovnat se s EHTs (Suggitt et al., 2018) tím, že jim umožní udržet optimální tělesnou teplotu a sníží metabolické náklady (Kearney et al., 2009).



Obr. 6 Rozdíly v teplotní expozici a citlivosti. V globálním měřítku (A) se průměrná roční teplota zvyšuje s klesající zeměpisnou šířkou (Hijmans et al., 2005). V tomto globálním kontextu je variabilita teploty v krajině měřítku do značné míry ovlivněna typy makrohabitatů (tj. půdního pokryvu; B, C; Nowakowski et al., 2017) a topografií (D). V každém daném místě krajiny může docházet ke značným mikroklimatickým změnám (E; Scheffers et al., 2017), které jsou opět dány typem makrohabitatů (F). Organismy obvykle prožívají prostorovou variabilitu teploty v měřítku mikrohabitatů a krajiny. Fitness organismů v závislosti na teplotě se u jednotlivých druhů liší, což vede k termálním výkonnostním křivkám s různým tvarem a šířkou, které jsou určeny parametry, jako jsou kritické teplotní minimum (CT_{min}) a maximum (CT_{max}) a teplotní optimum (T_{opt}) (G). Kolísání teploty v denním, sezónním a meziročním časovém měřítku je v interakci s prostorovým kolísáním teploty (H). Převzato od Nowakowski et al., (2018).

2.4 Forenzní entomologie

Forenzní (kriminalistická) entomologie je jednou z částí forenzních věd, která představuje oblast aplikované biologie vycházející z degračních procesů, využívá znalostí biologie hmyzu a dalších bezobratlých v kriminalistickém vyšetřování. V této vědě je hmyz studován v právním kontextu s cílem poskytnout důkazy primárně v souvislostech s úmrtím, ale také s případy zanedbání péče, týrání, hospodářské kriminality, tzv. wild-life crime, etc. (Amendt et al., 2010; Byrd a Castner, 2010; Catts & Goff, 1992; Gennard, 2012). Jedna z nejzajímavějších charakteristik forenzní entomologie je multidisciplinarita. Tuto vědu můžeme rozdělit do tří hlavních oblastí: problematika potravinářských škůdců, oblast parazitů zvířat a člověka a medikolegální problematika (Gennard, 2012; Lord & Stevenson, 1986; Šuláková, 2006).

Přestože patologem získané a vyhodnocené parametry jsou pro stanovení post-mortem intervalu (PMI) velmi důležité, lze se na ně spolehnout v prvních 24–72 hodinách od smrti (Anderson, 2005, Amendt et al., 2011). Mezi dosavadní metody forenzní patologie patří například porovnávání teplot tělesného jádra a okolního prostředí (Nelson, 2000), analýzy *rigor mortis* (posmrtné ztuhlosti) a *livor mortis* (posmrtných skvrn) (Madea, 2016), nebo hodnocení supravitálních reakcí (Cordeiro et al., 2019). Případy, kterých se účastní forenzní entomolog, bývají starší než 72 h a více, jelikož do té doby jsou jiné forenzní metody stejně přesné nebo přesnější než důkazy založené na hmyzu. Po třech dnech jsou však důkazy na základě hmyzu často nejpřesnější a někdy dokonce i jedinou metodou určení PMI s přesností až na jeden den, případně rozmezí několika dnů (Anderson, 1997).

Stádium vývoje hmyzu spojené s tělem slouží jako biologické hodiny k forenzní estimaci času smrti nebo minimálního post-mortem intervalu (PMI_{min}) (Villet et al., 2010; 2011). Tyto odhady jsou primárně založeny na hmyzu, který dorazí k tělu a ihned po jeho smrti klade vajíčka. Obvykle se jedná o bzučivky (Hobischak et al., 2006; Matuszewski et al., 2011). Ostatní druhy (zejména brouci) mohou být také významnými indikátory sukcese rozkladu. Z kriminalistického hlediska se forenzní entomologie uplatňuje zejména v případech, kdy bylo tělo vystaveno působení externích faktorů, tedy především u mrtvol volně exponovaných.

Když je nalezeno tělo, které je již kolonizováno hmyzem, mohou být zvaženy dvě situace (Amendt et al., 2007; Lefebvre a Gaudry, 2009). V první situaci, která bývá nejběžnějším případem ve forenzním vyšetřování, je hmyz pionýrským druhem a PMI_{min} je určen pomocí věku nejstarších druhů nalezených na těle. Z principu se jedná

o bzučivky (Amendt et al., 2007; Lefebvre a Gaudry, 2009). Ve druhém případě, často po opuštění těla pionýrskými druhy, začínají s určitým zpožděním kolonizovat rozkládající se tělo nekrofágní druhy. Určení PMI je možné pouze analýzou chronologické sukcese (Amendt et al., 2007; Lefebvre a Gaudry, 2009). J

2.4.1 Nekrobiontní bezobratlí

Mrtvá těla obratlovců, stejně jako větších bezobratlých, představují potravní zdroje bohaté na bílkoviny, využívané specializovanými, ale rovněž sekundárními nekrofágy z řad obratlovců i bezobratlých. Mršiny mají charakter limitovaného potravního zdroje jak z hlediska kvantitativního, tak časového (Kočárek, 2001). Toto dílčí společenstvo nazýváme merocenóza. Kvalitativní znaky této merocenózy závisejí přímo na potravních vztazích, dále na činiteli času a na činitelích stanovištních. Kvantitativní znaky závisejí na velikosti kadaveru a rovněž na činiteli času (Daněk, 1990). Z tohoto důvodu jsou vyostřené kompetice o potravní zdroj, které vedou k mnoha adaptacím umožňujícím nekrobiontům v takto kompetičním prostředí obstát (Putman, 1983). Mezi nejvýznamnější adaptace dekompozitorů patří např. 1. schopnost velké disperze, 2. krátké životní cykly, 3. morfologické a fyziologické adaptace k vyhledávání mršin a přežívání uvnitř jejich těl (Putman, 1983).

Nekrofágní druhy jsou vybaveny enzymatickými složkami podobnými karnivorním druhům (např. Silphidae), nebo chemickými složkami umožňujícími narušovat pevné peptidové řetězce keratinu, kolagenu a elastinu (např. Dermistidae, Trogidae) (Putman, 1983). Mnoho druhů predátorů a parazitů je vázáno na tyto nekrofágy. Na jednotlivých mršinách bývá nalezeno nejméně 100 druhů vázaných svými životními cykly na mršiny a mnoho dalších druhů, které se zde vyskytují nepravidelně nebo pouze náhodou (Payne, 1965; Kentner & Streit, 1990; Likovský, 1967).

Dvěma dominantními skupinami, které využívají rozkládající se těla jsou brouci (Coleoptera) a mouchy (Diptera), a to jak z hlediska abundance, tak druhové diverzity (Putman, 1983). Nejdůležitější roli v dekompozičním procesu hrají nejlépe kompetičně vybavené mouchy (Hanski, 1987). Brouky a ostatní druhy bezobratlých vázané na mršiny lze ve vztahu k mouchám rozdělit na dvě zásadní skupiny. Na nekrofágy, kteří využívají několika mechanismů, jak v kompetici s mouchami zvítězit nebo se jí vyhnout, a predátory, tedy druhy naopak využívající vajíčka much, larvy a dospělé jako zdroj potravy. Jedinou skupinou schopnou kolonizovat mršinu dříve než mouchy, jsou hrobařiči (Silphidae: Nicrophorinae). Pokud mršinu obsadí dříve než mouchy, ukryjí ji pod zem a tím mouchám znemožní přístup (Scott, 1998). Pokud naopak obsadí mršinu dříve mouchy, bezprostředně se líhnoucí larvy (cca do 2 hod. od nakladení) začnou produkovat jedovatý volný amoniak. Tím zabrání hrobaříkům využít mršinu pro vývoj potomstva (Putman, 1983). Ostatní druhy brouků se působením muších larev vyrovnávají jinými způsoby, zpravidla životními cykly načasovanými tak, aby se jejich larvy na mršinách nevyskytovaly současně s mušními (Silphidae: Silphinae, Dermistidae, Nitidulidae etc.) (Kočárek, 2001).

V dílčím společenstvu nalézáme na mrtvole primárně druhy z řádů Coleoptera (brouci, přibližně 50 %), déle Diptera (mouchy, asi 35 %). Další procenta pak připadají motýlům (Lepidoptera), z nich zejména zavíječům (Pyralidae), dále blanokřídlím (Hymenoptera), jako jsou cizopasně vosy a mravenci, a dalším organismům, například roztočům, řasám či plísním a houbám (Šuláková, 2006).

Dle Smitha (1986) jsou na mrtvém těle k nalezení čtyři ekologicky rozdílné kategorie hmyzu:

1. *Nekrofágní druhy hmyzu*

Jedná se o nekrofágní druhy fauny, živící se přímo mrtvým tělem, především se jedná o zástupce čeledi bzučivkovitých (Calliphoridae), z řádu brouků (Coleoptera Linnaeus, 1758) o zástupce čeledi mrchožroutovitých (Silphidae) a kožojedovitých (Dermestidae).

2. *Predátoři a parazité nekrofágním druhů*

Zástupci této kategorie jsou druhou nejdůležitější forenzní kategorií. Jedná se o hmyz živící se ostatními druhy hmyzu a členovců vyskytujícími se na kadaveru. Jmenovitě se jedná například o zástupce řádu brouků čeledi drabčíkovitých (Staphylinidae), zástupce řádu dvoukřídlých (Diptera), kteří se stávají predátory v určitém stupni larválního vývoje – například z čeledi bzučivkovitých (Calliphoridae) rod *Chrysomya* (Robineau-Desvoidy, 1830) nebo z čeledi mouchovitých (Muscidae) rod *Hydrotaea* (Robineau-Desvoidy, 1830).

3. *Omnivorní druhy hmyzu*

Do této kategorie lze zařadit vosy (Vespoidea), zástupce mravencovitých (Formicidae) a některé zástupce řádu brouků (Coleoptera), kteří se živící kadaverem i jeho kolonizátory.

4. *Adventivní druhy hmyzu*

Jako příklad lze jmenovat zástupce řádů chvostoskoků (Collembola) a pavouků (Araneae), kteří využívají mrtvolu jako rozšíření svého životního prostředí, nicméně z pavouků se mohou stát predátory přítomných much.

Intenzivní kompetice o potravní zdroj vede k segregaci nik dominantních nekrobiontů (Peschke a Fuldner, 1987). Segregace nik může být pozorována ve čtyřech různých úrovních – preferenci určitého typu nebo stupně dekompozice (v sukcesi), diurnální aktivitě, preferenci biotopů a fenologii (Kočárek, 2001).

2.4.2 Stádia dekompozice

Dekompozice je přirozený a klíčový proces, při kterém se odumřelá organická hmota navrácí zpět do ekosystému. Mršiny představují dočasný a proměnlivý zdroj potravy pro různorodá společenstva organismů (Putman, 1983).

Pro zjednodušení se rozklad mršiny člení do několika fází, které rozpracoval například Payne (1965). Nejčastěji používaná je následující klasifikace dle Reeda (1958), založená na fyzikálních vlastnostech:

Čerstvá mršina (fresh stage): Nastává do pár minut po smrti, snížení tělesné teploty, autolýza způsobená nekontrolovanou aktivitou enzymů, lehké nadmutí, nálet prvního hmyzu.

Nadmutá mršina (bloated stage): Probíhá aktivita anaerobních bakterií přítomných v trávicí soustavě, tvorba methanu a dalších nízkomolekulárních plynů.

Zahnívání (decay stage): Nastává po úniku plynů, charakteristická je aerobní mikrobiální dekompozice a maximální potravní aktivita nekrofágů, zejména muších larev. Suchá porušená kůže, opad chlupů a vlasů způsoben aktivitou larev, zvýšená teplota těla dosahuje největšího teplotního rozdílu oproti vnějšímu prostředí.

- a) aktivní hnití (active decay): Nejvyšší teplota těla a ztráta hmotnosti, bývá odbouráno až 50-60% biomasy mršiny.
- b) pokročilé hnití (advanced decay): Dehydratace, pokles teploty, výrazný zápach.

Vysychání (dry stage): Stadium, které začíná úplným vymizením larev much. Zbývají pouze pevné tkáně jako kosti, chrupavky, zuby, kůže a její deriváty.

Rychlost dekompozice závisí zejména na umístění mršiny, teplotě a vlhkosti. V temperátních ekosystémech probíhá dekompozice rychleji na jaře a v létě, než na podzim a v zimě (Kočárek, 2001). V zimě a na podzim je dekompozice pomalá a nedokončená, rozklad je omezen především na metabolickou aktivitu mikroorganismů a je provázen dehydratací eventuálně zastavení mikrobiální aktivity (Putman 1978). Na druhou stranu v létě a na jaře jsou mršiny kolonizovány nekrobiontním hmyzem. Rychlý aktivní rozklad je kompletní, velká většina materiálu je rozložena konzumací mušními larvami. Dekompozice v otevřené krajině s vyššími průměrnými teplotami a nižší vlhkostí (louky) probíhá rychleji, než ve vlhčím a chladnějším prostředí (les) (Kočárek, 2001). S výjimkou extrémních podmínek, má vlhkost na průběh dekompozice menší vliv, než teplota (Nabaglo, 1973; Tantawi et al., 1996).

INSECT FAMILY	STAGES OF DECOMPOSITION			
	FRESH	BLOATED	DECAY	DRY
CALLIPHORIDAE: (blow flies)	—————			
MUSCIDAE: (muscid flies)	—————			
SILPHIDAE: (carrion beetles)	—————			
SARCOPHAGIDAE: (flesh flies)	—————			
HISTERIDAE: (clown beetles)	—————			
STAPHYLINIDAE: (rove beetles)	—————			
NITIDULIDAE: (sap beetles)	—————			
CLERIDAE: (checkered beetles)	—————			
DERMESTIDAE: (dermestid beetles)	—————			
SCARABAEIDAE: (lamellicorn beetles)	—————			

* Each stage of decomposition is given the same amount of space in this table.

- Indicates a small number of individuals present.
- Indicates a moderate number of individuals present.
- Indicates a large number of individuals present.

(a)

INSECT FAMILY	STAGES OF DECOMPOSITION			
	FRESH	BLOATED	DECAY	DRY
CALLIPHORIDAE: (blow flies)		████████████████████	████████████████████	
MUSCIDAE: (muscid flies)		████████████████████	████████████████████	
SILPHIDAE: (carrion beetles)			████████████████████	████████████████████
SARCOPHAGIDAE: (flesh flies)		████████████████████	████████████████████	
STAPHYLINIDAE: (rove beetles)			████████████████████	████████████████████
DERMESTIDAE: (dermestid beetles)				████████████████████
SCARABAEIDAE: (lamellicorn beetles)				████████████████████

* Each stage of decomposition is given the same amount of space in this table.

- Indicates a small number of individuals present.
- ▬ Indicates a moderate number of individuals present.
- ████ Indicates a large number of individuals present.

(b)

Obr. 7 Sukcese hmyzu (a) dospělců a (b) larev na lidských mrtvolách ve východní Tennessee (během jara a léta). Převzato od Byrd a Cstner (2010).

2.4.3 Sukcesní vlny kolonizujícího hmyzu

Při absenci vertebrálních mrchožroutů kolonizuje hmyz mršinu v sukcesních vlnách. Sukcesní vlny hmyzu se řídí profily těkavých látek uvolňujících se z mršiny, dle Daňka (1990) a Šulákové (2014) se rozeznává 6–8 sukcesních vln v závislosti na okolních podmínkách.

První sukcesní vlna – čerstvá mršina

Ihned po úmrtí dochází k zastavení krevního oběhu (Benbow 2015). Už v této fázi přilétají na tělo pionýrské druhy s rychlou disperzí, jako jsou mouchy – Phoridae, Muscidae, Calliphoridae (Payne 1965; Scott 1998, Reibe & Madea 2010), atrahovány pachem potu a krve. Ihned kladou vajíčka, často ještě na živé, bezbranné živočichy, a to na sliznice kolem očí a jiných tělesných dutin (Leccese 2004; Šuláková 2014). Také se objevují vosy a mravenci (Šuláková 2014).

Druhá sukcesní vlna – nadmutí mršiny

Činností bakterií přítomných v trávicím traktu vznikají plyny nadouvající mršinu. Ty lákají mouchy z čeledi Sarcophagidae (Šuláková 2014). Z brouků přicházejí zástupci čeledi Silphidae. V dospělosti se živí jak mrtvou tkání, tak i dravě (Byrd & Tomberlin, 2019). Čeleď Silphidae je známa pohřbíváním drobných obratlovců nebo částí mršiny v rámci rodičovské péče (Milne & Milne 1976). Jen málo je prozkoumána čeleď Staphylinidae, vyskytující se na sušších ostatcích. Dospělci se živí dravě především larvami much, zatímco larvy drabčků jsou atrahovány navíc i rozkládající se tkání. V důsledku nenápadného vzhledu, skrývání se v trhlinách kůže i díky obratnému letu jsou však obtížně nalezitelní (Byrd & Tomberlin, 2019). Objevit se mohou i střevlíci (Carabidae) a další omnivorní hmyz.

Třetí sukcesní vlna – fermentace tuků (zmýdelnění)

Biochemicky aktivní začíná být kadáver saponifikací tuků. Tvoří se mastné kyseliny, především kyselina máselná, která přitahuje mouchy rodu *Hydrotaea*

(Šuláková 2014). Z dravých brouků nastupují zástupci čeledi Histeridae (Klimešová et al. 2015 podle Daňka 1990).

Čtvrtá sukcesní vlna – fermentace proteinů („sýrová fermentace“)

Fermentací proteinů se tvoří kaseózní látky pachem připomínající přezrálý sýr. Na ně reagují mnozí zástupci hmyzu, zejména sýrohlodky (Piophilidae), slunilkovití (Fanniidae), kmitalkovití (Sepsidae) a rod *Drosophila* (Šuláková 2017). Zároveň dochází k úbytku měkkých tkání, což vede ke snížení počtu nekrofágních druhů i jejich jedinců. V loži mrtvoly probíhají vývojové cykly některých much a brouků (Klimešová et al. 2015). Za vysokých teplot probíhají tyto dva typy fermentace simultánně na různých částech těla (Šuláková 2017).

Pátá sukcesní vlna – pokročilý rozklad mršiny (čpavková fermentace)

V pozdních fázích rozkladu byli nalezeni střevlíci (Carabidae), živící se larvami bzučivek (Chapman and Sankey, 1955; Anderson and VanLaerhoven, 1996). Na rozkladu se podílejí i draví mršníci (Histeridae) (Fuller, 1934; Bornemissza, 1957; Rodriguez and Bass, 1983; Avila & Goff, 1998). V pokročilém rozkladu se z těla uvolňuje amoniak lákající hrbilky (Phoridae). Nakyslý zápach spojený s kaseózními látkami láká kožojedy (Dermestidae) a pestrokrovečnický (Cleridae), nalézt lze i lesknáčky (Nitidulidae) (Šuláková 2017).

Šestá sukcesní vlna – vysychání zbytků měkkých tkání

V této fázi rozkladu již kadáver neposkytuje dostatek potravy nekrofágům. Zbytky měkkých tkání, jako je kůže, svalovina, šlachy, chrupavky a dermální deriváty, okupují kožojedi (Dermestidae) a čeled' Trogidae (Kočárek 2002; Schroeder & Püschel 2002; Grassberg & Frank 2004), pestrokrovečnický (Cleridae) (Bornemissza, 1957; Grassberger and Frank, 2004) a švábi.

Sedmá a osmá sukcesní vlna – kosterní zbytky

Kostní dřev je zdrojem proteinů pro roztoče, kteří narušují kostní tkáň a urychlují tak rozpad kostry (Klimešová et al. 2015). Případné nezkonsumované zbytky vysušených chrupavek, vlasů, perí nebo rohoviny jsou významné jako potrava pro vrtavcovité (Anobiidae: Ptininae) a pro stále přibývajícím roztočům. V uzavřených prostorách se objevují skladištní škůdci, jako moli z čeledi Tineidae a kožojedi. V terminálním stadiu rozkladu ubývá počet kolonizátorů. Neúživné ostatky mohou sloužit k úkrytu drabčíkovitým (Joseph et al. 2011; Klimešová et al. 2015; Šuláková 2017).

Mezi faktory, které ovlivňují vývoj nekro-saprofágního společenstva, jeho složení, zastoupení druhů a rychlost přechodu jednotlivých sukcesních vln, uvádí (Šuláková, 2006) následující:

a) Stav mrtvoly

- zde může být ovlivňujícím faktorem skutečnost, zda se na těle nacházejí traumata (došlo ke krvácení, či dokonce perforaci střev)

- dále je nutné brát v úvahu hmotnost těla, množství podkožního tuku, věk, pohlaví, celkový zdravotní stav a stav oblečení
- b) Teplota prostředí**
- má vliv na výskyt a aktivitu jednotlivých druhů, ale též ovlivňuje jejich vývoj → pokud je teplota pro daný druh příznivá, vyvíjí se bez přerušení, ovšem vlivem nízkých teplot může dojít ke zpomalení či dokonce pozastavení vývoje tzv. diapauze
 - teplota také ovlivňuje enzymatické děje, které probíhají při posmrtných změnách, urychlení či zpomalení těchto enzymů a s nimi spojených reakcí výrazně ovlivňuje časovou souslednost jednotlivých sukcesních stádií → např. snížením teploty prostředí a těla dochází k pozdější tvorbě plynů, fermentaci tuků a následně i bílkovin
- c) Vlhkostní poměry**
- ovlivňují složení zástupců hmyzu zásadním způsobem → řada druhů vyhledává suché prostředí a jiné druhy jsou naopak více vlhkomilné
- d) Typ prostředí**
- tento faktor zahrnuje míru přístupnosti těla pro hmyz a zastoupení jednotlivých druhů hmyzu (jiné složení hmyzu bude v otevřené krajině, jiné v lesním porostu či uzavřeném prostoru)
- e) Vlivy ostatních organismů**
- vlivem ostatních organismů může dojít k sekundárnímu poškození mrtvého těla, jeho rozčlenění, roznosu jeho částí po krajině apod.

2.4.4 Post-mortem interval (PMI)

Správné určení času od smrti k nalezení těla (PMI) je pro vyšetřování úmrtí extrémně důležité, zejména pokud nebyl přítomen svědek (Anderson & Hobischak, 2004). Odhad PMI je tak spolehlivý, jak je blízko skutečnému PMI. Proto je pro tuto oblast hlavní obecnou výzvou snížení nepřesnosti odhadu (Matuszewski, 2021). Zdroje souvisejí se sběrem i analýzou důkazů o hmyzu (viz obr. 5). Získané důkazy díky hmyzu se používají k určení PMI nebo k odhadu doby činnosti hmyzu (PIA). PIA je popisována jako čas od kolonizace hmyzem do objevu těla po smrti (Tomberlin et al., 2011). Tato doba závisí na environmentálních podmínkách (déšť, nízké teploty, zabalení těla) (Amendt et al., 2007).

Sukcesní studie poskytují referenční údaje o pre-appearance intervalu (PAI) a presence intervalu (PI) jednotlivých hmyzích taxonů. PAI je časový interval před výskytem taxonu hmyzu na mrtvole (Matuszewski, 2012), jehož délka je u některých druhů hmyzu silně spjata s teplotou, zejména u brouků (Michaud et al., 2009; Matuszewski et al., 2014). Tyto údaje jsou nezbytné pro využití hmyzu, který kolonizuje mrtvoly v pozdní fázi rozkladu, protože jeho PAI může být delší než interval vývoje a pro získání smysluplného PMI může být nutná kombinace stáří hmyzu s PAI (Matuszewski et al., 2011; Bajerlein et al., 2018; Matuszewski et al., 2019). PAI rovněž může podpořit odhady maximálního PMI, pokud důkazy o hmyzu chybí (Matuszewski, 2017; Wells, 2019).

Existuje mnoho vědeckých metod, které jsou používány pro určení času od smrti, nicméně metody založené na entomologických datech jsou považovány za nejhodnotnější a nejpřesnější (Hall, 2001). Forenzní vědci identifikovali několik indikátorů PMI a pro jeho estimaci vyvinuli mnoho technických metod (Madea, 2016). Přestože existují spolehlivé kvantitativní indikátory, například teplota mrtvoly (Henssge, 2016), obsah draslíku ve sklivci (Madea & Rödiger, 2006) nebo délka larev mrchožravého hmyzu (Wells & LaMotte, 2010; Villet et al., 2010), mnoho indikátorů je kvalitativních, například druhy/vývojová stádia hmyzu nebo bakterií postupně se vyskytujících na mrtvolách (Matuszewski et al., 2011; Pechal et al., 2014; Perez et al., 2014), či indikátory související s dekompozicí měkkých tkání (Megyesi et al., 2005; Galloway et al., 1989).

2.4.5 Termální sumační model

Forenzní entomologové vytvořili různé druhy vývojových modelů. Některé z nich, jako například isomegalenův diagram nebo růstová křivka, znázorňují vztah mezi dobou vývoje a velikostí larev při dané teplotě. Isomorfní diagram ukazuje délku trvání vývojových stádií při daných teplotách. Termální sumační model (TSM) předpokládá, že v určitém rozsahu teplot existuje lineární vztah mezi rychlostí vývoje a teplotou, a že se vývoj pod určitou teplotou zastaví (Amendt et al., 2011). V souladu s tím existuje určité konstantní množství tepla, které musí hmyz určitého druhu akumulovat, aby dosáhl určitého mezníku vývoje (např. líhnutí, kuklení nebo ekloze). Tato hodnota se nazývá tepelná sumační konstanta (K) a vyjadřuje se v akumulovaných stupních hodin (ADH) nebo akumulovaných stupních dnů (ADD). Teplota, pod kterou se hmyz přestává vyvíjet, se označuje jako dolní práh vývoje (D_0) a vyjadřuje se v teplotních jednotkách (Amendt et al., 2011). Jednou z nejčastěji používaných metod odvození TSM je metoda navržená Ikemotem a Takaiem (Ikemoto & Takai, 2000). Jedná se o modifikaci klasické metody teplotní sumace. Autoři navrhli rovnici:

$$(DT) = K + D_0 * D$$

kde D je délka vývoje, D_0 je dolní práh vývoje, K je tepelná sumační konstanta a T je teplota prostředí. Přestože TSM zjednodušují složitost vývoje hmyzu a ignorují jeho značnou vnitrodruhovou variabilitu (např. rozdíly v době vývoje mezi pohlavími (Picard et al., 2013; Frątczak-Łagiewska, K. & Matuszewski, 2018), nebo mezi hmyzem s různými velikostmi (Matuszewski & Frątczak-Łagiewska, 2018; Gruszka & Matuszewski, 2020), jejich použití poskytuje uspokojivě přesný odhad stáří hmyzu a případně i PMI_{min} (Amendt et al., 2007; Bajerlein et al., 2018; Matuszewski, 2021).

Podle informací a parametrů, které poskytuje studie TSM Montoya-Molina et al., (2021), je možné porovnat tepelné nároky u různých druhů *Thanatophilus* a zohlednit je v souvislosti s jejich základní ekologií. Z pozorování vyplývá, že ani druhy, které se vyskytují společně, nemají podobný spodní práh vývoje (LDT). LDT u druhu *T. sinuatus* ($LDTT.sinuatus = 9.85$) se značně liší od jeho

nejbližšího evropského sesterského druhu *T. rugosus* (LDTT.rugosus = 8.528) (Montoya-Molina et al., 2021). Celkové ADD je však u obou druhů velmi podobné (ADDT.sinuatus = 360.4 a ADDT.rugosus = 362.7) (Montoya-Molina et al., 2021). Ve srovnání s afrotropickými druhy se tepelné konstanty výrazně liší. U *T. capensis* byly hodnoty LDT a ADD (9.04; 384.1) (Ridgeway et al., 2014) relativně blízké hodnotám *T. sinuatus* a *T. rugosus* (Montoya-Molina et al., 2021). Zajímavé je, že *T. micans* představuje zvláštní případ, kdy jsou jeho hodnoty LDT nejvyšší (LDTT.micans = 13.26) a ADD nejnižší (ADDT.micans = 197.97) (Ridgeway et al., 2014) v porovnání s výše uvedenými druhy *Thanatophilus* (*T. sinuatus*, *T. rugosus*, a *T. capensis*) (Ridgeway et al., 2014; Montoya-Molina et al., 2021).

2.4.6 Využití čeledi Silphidae ve forenzní entomologii

Většina forenzních výzkumů byla zaměřena primárně na mouchy (Diptera), zatímco brouci (Coleoptera) byly zanedbány (Midgley et al., 2009; 2010). Coleoptera bývají spojováni až s pozdními stádii dekompozice. Brouci patří do obou ekologických skupin, pár druhů je efektivně nekrofágních, ale většina se řadí mezi predátory. Přičemž obě kategorie poskytují užitečné informace z hlediska forenzní entomologie, obzvláště týkající se PMI (Catts a Goff, 1992). Mezi nejvíce forezně významné čeledi brouků patří např.: Silphidae (mrchožroutovití), Staphylinidae (drabčíkovití), Histeridae (mršníkovití), Necrophoridae (hrobaříkovití), Dermistidae (kožojedovití), Cleridae (pestrokrovečnickovití), Nitidulidae (lesknáčkovití).

Častou výhradou proti využití brouků ve forenzním vyšetřování bývá fakt, že mouchy (pionýrské druhy), lokalizují mrtvolu dříve než brouci (pozdní nekrofágní druhy). Tudíž určování minimálního post-mortem intervalu je přesnější využitím much (Smith, 1986; Midgley et al., 2010). Avšak nedávné studie ukazují, že některé druhy čeledi Silphidae (e.g. *Thanatophilus micans*, Fabricius 1794) jsou schopny lokalizovat mrtvolu již během raných stádií dekompozice (Midgley et al., 2010). To naznačuje, že některé mrchožravé druhy brouků mají stejně významné forezní charakteristiky jako mouchy a mohou být rovněž považovány za pionýrské druhy. V tomto případě mohou být některé druhy brouků použity jako spolehlivé forezní indikátory, podobně jako mouchy (Midgley et al., 2009; Midgley et al., 2010). Některé publikace (Matuszewski et al., 2008; 2010) spojují aktivitu Silphidů na mrtvolách během fáze aktivního rozkladu, především pro podčeledi Silphinae) (*N. littoralis*, *Thanatophilus spp.*). V práci od Matuzewského et al., (2013) jsou první larvální stádia (L1) *T. sinuatus* v hojném počtu zaznamenána na mrtvole již během 1. dne, a to jak v otevřených habitatech, tak i v lese, s tím, že větší abundanci vykazuje tento druh v otevřeném terénu.

Mrchožrouti mají obecně delší životní cyklus než forezní dvoukřídlí (Midgley et al., 2009; 2010). Jsou schopni kolonizovat tělo během pozdějších fází rozkladu, kdy již mnoho larev mrtvolu opustilo (Kočárek, 2003; Matuszewski et al., 2008; Midgley et al., 2010). Midgley et al., (2010) navrhuje zaměřit se na biologii obou druhů Silphinae (*Silpha* a *Thanatophilus*). Zatímco Matuszewski et al., (2010)

zdůrazňuje forenzní význam následujících druhů: *Necrodes littoralis* (larvy a dospělci), *Thanatophilus spp.* (larvy a dospělci) a *O. thoracica* (larvy).

Význam *T. sinuatus* a *T. rugosus* ve forenzních vyšetřování v Evropě je zdůrazněn v mnoha předchozích studiích publikovaných Bonacci et al. (2010) v Itálii, Dekeirsschieter et al. (2011) v Belgii a Fratzak-Lagiewska a Matuszewski (2018) v Polsku. V České republice jsou oba druhy vzorkovány v trestných případech a používány jako entomologické důkazy (*T. sinuatus* = 443 případů mezi lety 2003 a 2022) a (*T. rugosus* = 343 případů mezi lety 2003 a 2020) (Montoya-Molina 2021). Výskyt těchto druhů v trestných případech během aktivních měsíců roku podporuje užitečnost těchto dvou taxonů ve forenzních vyšetřování. V jižní Itálii během zimního období Bonacci et al. (2011) pozorovali, že larvy a dospělí jedinci *T. sinuatus* a *T. rugosus* mohou v rozkladu nahradit mouchy v důsledku nízkých teplot a nepříznivých klimatických podmínek.

2.4.7 Entomotoxikologie

V některých případech např. v nepřítomnosti larev, zejména u těl v pokročilém stádiu rozkladu mohou někteří nekrofágové také poskytovat informace o přítomnosti léčiv, drog či jedů prostřednictvím bioakumulace (entomotoxikologie) (Bourel et al., 2001; Introna et al., 2001; Carvalho, 2010). Dospělci, larvy nebo zbytky brouků, jako jsou svlečky, kukly nebo výkaly, mohou být rovněž použity pro toxikologickou analýzu, když běžné toxikologické vzorky (krev, moč, vnitřní orgány) již nejsou k dispozici (Miller et al., 1994). *Dermestes frischii* Kugelann, 1792 (Diptera: Dermistidae) a *T. sinuatus* byli chováni na potravě obsahující morfin a bylo možné toto léčivo detekovat ve všech vývojových stádiích *D. frischii* a v larválních stádiích *T. sinuatus* (Bourel et al., 2001).

3 Materiály a metodika

Metodologie použitá pro odchov larev *T. sinuatus* v této studii následuje postupy Montoya-Molina et al., (2021), které jsou původně založeny na pracích Ridgeway et al., (2014).

3.1 Chov laboratorní kolonie druhu *T. sinuatus*

Pro tento experiment bylo poskytnuto několik párů pohlavně dospělých jedinců *T. sinuatus* z předchozího experimentu, kteří byli na jaře roku 2022 odchyceni pomocí návnadových pastí s hovězím masem v Praze – Lysolajích (50° 07' 33,0" N, 14° 21' 44,0" E), nadmořská výška: 260 m – Česká republika. Dospělí brouci byli následně převezeni do laboratoře České zemědělské univerzity v Praze.

Dospělci byly individuálně rozděleni do chovných kolonií (maximálně 10 exemplářů na chovný box) s rovnoměrným počtem samců a samic. Chovný box (Exo Terra: Faunarium #PT2250, o rozměrech 180 x 110 x 125 mm) byl naplněn cca 50 mm sterilizovaného vlhčeného zahradního substrátu. Broukům byl pravidelně dodáván kus vepřové svaloviny a čerstvá voda v 5 ml mikro Eppendorf tubičce utěsněné kouskem vaty. Kolonie byly uchovávány v klimatických komorách (které byly vyrobeny na míru společností CIRIS s.r.o.). Nastavení fotoperiody v klimatických komorách bylo 12:12h. Chovné kolonie byly pravidelně kontrolovány a čerstvě nakladená vajíčka byla z boxů odebírána. Stejně staré snůšky vajíček byly uloženy do separátních Petriho misek (100 x 15 mm) a byly uchovávány ve stejných podmínkách jako ostatní jedinci kolonie. Každá tato Petriho miska byla z malé části naplněna vlhčeným substrátem, vajíčka byla položena na jeho povrch spolu s malým kouskem vepřového masa (cca 5 g), které umožňuje čerstvě vylíhnutým larvám okamžitě se začít krmit. Petriho misky byly zajištěny elastickou gumičkou.

Jakmile se vylíhly první larvální instary, byly opět odděleny do menších Petriho misek (60 x 15) maximálně po pěti exemplářích. Uspořádání vnitřního prostředí i uchovávání Petriho misek bylo stejné jako u předchozího vývojového stádia. Probíhala pravidelná výměna zkaženého masa za čerstvé. Vývojová stádia (vajíčko, první larvální instar [L1], druhý larvální instar [L2], třetí larvální instar [L3], post-feeding stádium [PF] a kukla) byly rozlišovány pomocí morfologických znaků popsanych Jakubcem et al., (2019).

Čerstvě vyvinuté L3 byly opět separovány do individuálních Petriho misek (60 x 15 mm), to jim zajišťovalo nerušené post-feeding stádium, zejména poté, co si vytvořily kukelní komoru. V momentě, kdy exemplář dosáhl kukelního stádia, byla odebrána potrava a Petriho miska byla ponechána uzavřená do doby, než byl dokončen vývoj v dospělce. Všechna larvální stádia byla krmena ad libitum, aby se minimalizovala konkurence a kanibalismus.

3.2 Kritické termální maximum (CT_{max})

Provedený experiment, v rámci kterého byla laboratorní populace zájmového druhu *T. sinuatus* vystavena působení letálních vysokých teplot. Následně byla změřena hodnota kritického termálního maxima. Tyto hodnoty byly statisticky porovnány a vyhodnoceny.

Všechny použité exempláře brouků byly odchovány ve 20 °C. Celkem bylo pro tento výzkum odchováno 102 jedinců *T. sinuatus*. Měření probíhalo ve 3 kolech, v prvním bylo použito 22 jedinců, ve druhém a třetím kole po 40 jedincích.

Pohlaví jedinců bylo určeno pomocí morfologického klíče podle Jakubce et al., 2019. Měření váhy jednotlivých exemplářů bylo provedeno za použití laboratorní váhy (AEADAM Highland HCB). Brouci byli následně rozlišováni vložím do jednotlivých číselně označených skleněných Petriho misek. Tímto označením bylo chování brouků a teplota při vstoupení do CT_{max} /tepelného komatu sledována individuálně.

Připravené Petriho misky byly umístěny do plastové vaničky spolu se dvěma digitálními teplotními sondami (Hanna HI147), díky kterým byla monitorována přesná teplota a registrováno CT_{max} . Tento set byl následně vložen do klimaboxu. V programovatelném termostatu byla teplota postupně zvedána v hodnotě o 0,1 °C/min počínaje od původní teploty ve které byli brouci odchováni (20 °C). Chování brouků bylo zaznamenáváno pomocí webkamery připojené k počítači. Videozáznam byl zpětně analyzován formou přímého pozorování. Chování, jež předchází CT_{max} bylo zaznamenáváno, když exemplář začal projevovat nekoordinované pohyby. CT_{max} bylo vyhodnoceno v momentně úplné nehybnosti způsobené horkem.

Brouci, jež podstoupili CT_{max} experiment, byli dále využiti pro zkoumání v molekulární genetice.

3.3 Statistická analýza

Statistické analýzy této práce byly zhotoveny v programu R (v.2023.12.0). Pro zpracování dat tohoto experimentu bylo použito celkem 102 jedinců (54 samic a 47 samců) *T. sinuatus* s tím, že jeden exemplář byl z grafických modelů a statistických testů vyloučen, kvůli předčasnému uhynutí (již ve 25.5 °C), z jiných příčin, než byl teplotní šok (pravděpodobně z důvodu výrazně poškozených krovek a nejnižší váhy (0.036 g)). 101 zdravých jedinců tedy finálně figuruje v grafech a statistice. Porovnávání CT_{max} bylo v rámci této populace založeno na potenciálním vlivu pohlaví a váhy na kritické termální maximum.

V R studiu bylo použito modelování dat pomocí lineární regrese s normálním rozdělním. V modelu figurovaly faktory váhy jednotlivých exemplářů (Weight), pohlaví (Sex) a v poslední řadě individuální kritické termální maximum (CT_{max}). Pro uspořádání dat byl použit program MS Excel. Podle sloupcových proměnných (ID, Weight, Sex a CT_{max}), byla jednotlivá pozorování zadána do řádků. Vyhotovený dokument byl převeden do csv. souboru, aby R studio bylo schopno data přečíst a zpracovat.

4 Výsledky

Vliv pohlaví na CT_{max}

Pro zjištění, zda existuje statisticky významný rozdíl v CT_{max} mezi samicemi a samci byl zvolen T-test (Welchův dvouvýběrový t-test).

H₀ = Neexistuje statisticky významný rozdíl v průměrném CT_{max} mezi samci a samicemi.

H₁ = existuje statisticky významný rozdíl v průměrném CT_{max} mezi samci a samicemi.

V tomto případě vyšla p-hodnota 0.07772. Tato hodnota není nižší než obvyklá hladina významnosti 0.05, což naznačuje, že nemáme silné důkazy pro zamítnutí nulové hypotézy. Signifikantnost je na hladině pravděpodobnosti 0.07. 95% interval spolehlivosti pro rozdíl průměrů mezi skupinou samic a samců je od 0.6014 do 0.0322. Tento interval zahrnuje nulu, což opět podporuje náš závěr, že nemáme silné důkazy pro zamítnutí nulové hypotézy. Na základě těchto výsledků nemůžeme s jistotou říct, že existuje statisticky významný rozdíl v CT_{max} mezi samicemi a samci. Přestože p-hodnota není dostatečně nízká pro zamítnutí nulové hypotézy, stojí za zvážení pokračování ve zkoumání dat nebo zvětšení vzorku, aby bylo možné dosáhnout jasnějších výsledků.

Vztah hmotnosti a CT_{max}

Pro zkoumání vztahu mezi hmotností brouků a jejich CT_{max} byl zvolen lineární regresní model.

H₀ = Mezi hmotností a CT_{max} není statisticky významný lineární vztah

H₁ = Mezi hmotností a CT_{max} je statisticky významný lineární vztah

Korelace mezi hmotností a CT_{max} je -0.0815. Tato hodnota je blízko nuly, což naznačuje, že mezi těmito dvěma proměnnými není silný lineární vztah. Negativní znaménko poukazuje na tendenci kolísajícího trendu: s rostoucí hmotností může být pozorován mírný pokles CT_{max}. Výsledky regresní analýzy zkoumající vztah mezi hmotností brouků a kritickým tepelným maximem (CT_{max}) jsou následující:

$$CT_{max} = 43.7325 - 5.5068 \times Weight$$

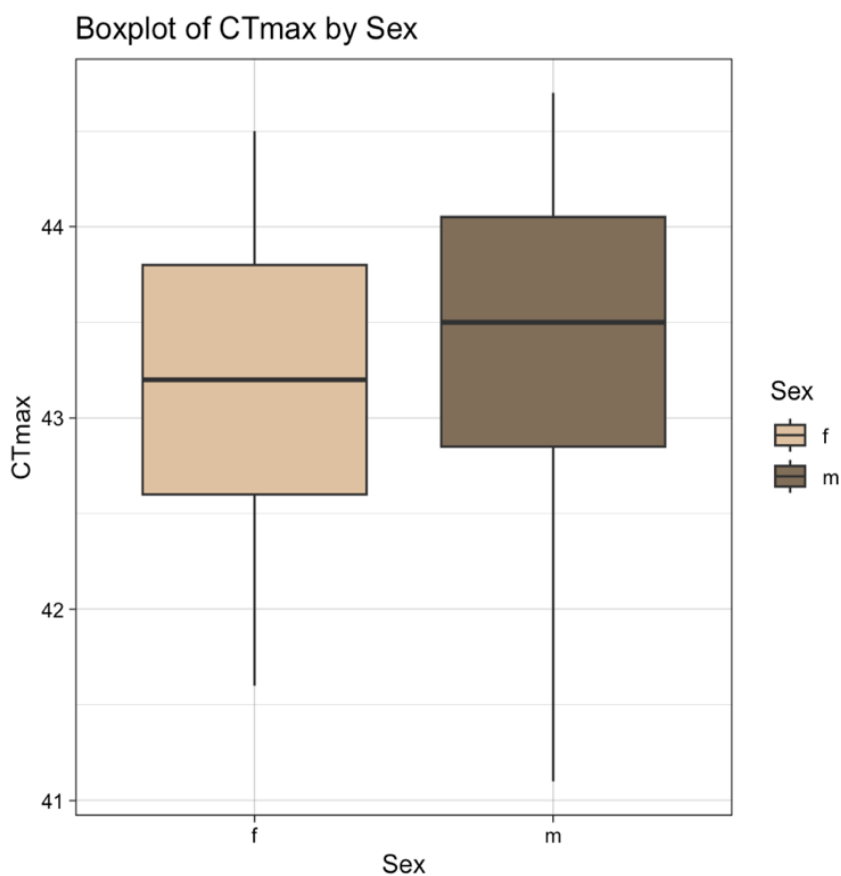
Z regresní rovnice $CT_{max} = 43,7325 - 5,5068 * Hmotnost$ vyplývá, že CT_{max} se snižuje o 5,5068 jednotky na každou jednotku zvýšení hmotnosti brouka. Bylo zjištěno, že koeficient pro hmotnost je statisticky nepodstatný ($t = -0,813$, $p = 0,418$), což naznačuje, že mezi hmotností a CT_{max} není významný lineární vztah. Hodnota koeficientu determinace byla 0,006635, což naznačuje, že lineární vztah s hmotností vysvětluje pouze velmi malou část rozptylu CT_{max}. F-statistika pro model byla 0,6612 s p-hodnotou 0,4181, což naznačuje, že celkový regresní model není statisticky významný. Souhrnně lze říct, že regresní analýza neposkytla silný důkaz o významném lineárním vztahu mezi hmotností brouků a CT_{max}.

Průměrná hodnota CT_{max} byla pro celou laboratorní populaci druhu *T. sinuatus* stanovena na 43.28 °C. Rozdíly v CT_{max} mezi pohlavími ukazují, že průměrná hodnota CT_{max} u samic byla 43.15 °C, zatímco u samečků dosahovala hodnoty 43.43 °C (viz Obr. 8). Tento rozdíl v průměrných hodnotách CT_{max} mezi samci a samicemi činí 0.28 °C. Tato analýza naznačuje mírný rozdíl v teplotních tolerancích mezi samci a samicemi brouků, přičemž samci vykazují průměrně vyšší hodnoty CT_{max} než samice.

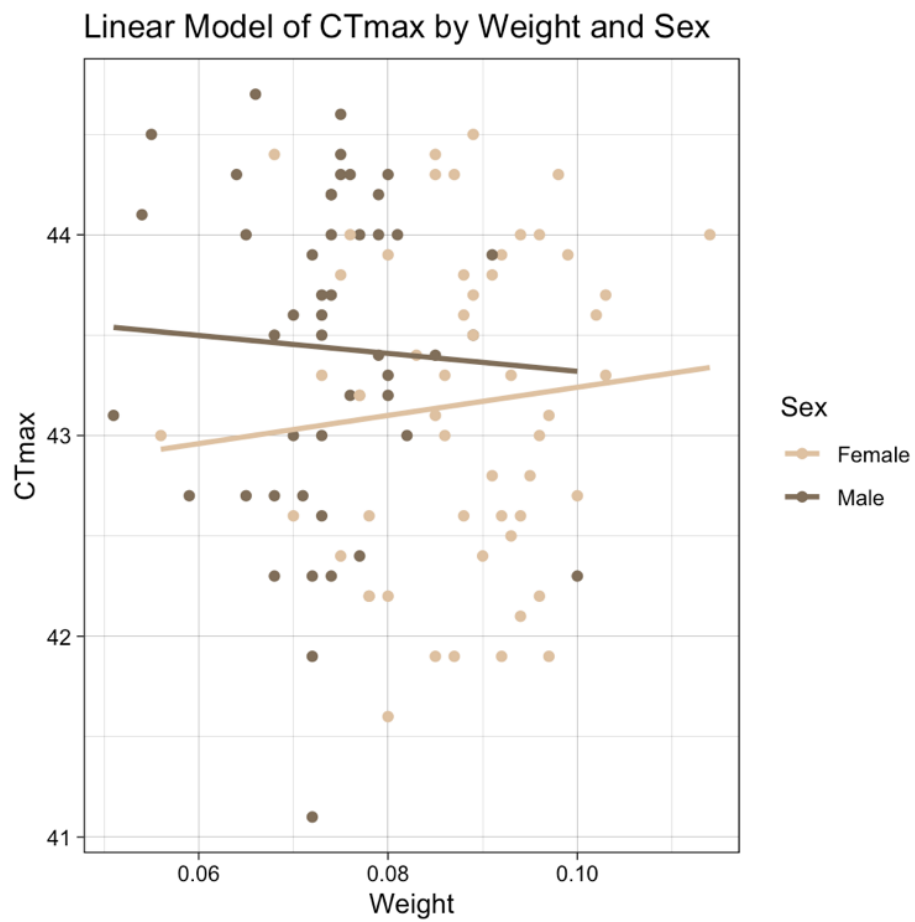
Vztah hmotnosti exemplářů a CT_{max} , jak již bylo uvedeno výše, není statisticky významný (viz. Obr 9).

Tab. 1 Přehled deskriptivních statistik *T. sinuatus*

Weight (g)	CT_{max} (°C)	Sex and CT_{max} (°C)
Minimum: 0.051	Minimum: 41.10	Female (f): Min CT_{max} = 41.6
1st Quartile: 0.073	1st Quartile: 42.60	Male (m): Min CT_{max} = 41.1
Median: 0.08	Median: 43.30	(f): Mean CT_{max} = 43.15370
Mean: 0.081	Mean: 43.29	(m): Mean CT_{max} = 43.4383
3rd Quartile: 0.09	3rd Quartile: 44.00	(f): Max CT_{max} = 44.5
Maximum: 0.114	Maximum: 44.70	(m): Max CT_{max} = 44.7



Obr 8: Teplotní tolerance – kritické termální maximum (CT_{max}) u samic (f) a samců (m) *T. sinuatus*. Minimální CT_{max} u samic = 41.6 °C; (f) Medián = 43.1537 °C; (f) Maximální CT_{max} = 44.5 °C; Minimální CT_{max} u samců = 41.1 °C; (m) Medián = 43.4383 °C; (m) Maximální CT_{max} = 44.7 °C



Obr 9: Teplotní tolerance – kritické termální maximum (CT_{max}) podle vlivu váhy (Weight) a pohlaví (Sex) *T. sinuatus*.

5 Diskuse

Náplní této práce bylo zkoumání termální biologie a identifikace CT_{max} nekrofágního mrchožrouta *Thanatophilus sinuatus*. Naše zjištění podporují poznatky, že stejně jako fyziologie a biologie všech ektotermů, jsou i Silphidae vázáni na teplotu (Castañeda et al., 2005; Angilletta, 2009).

Variace v CT_{max} mezi samci a samicemi naznačuje možné, pohlavím specifikované vnitrodruhové rozdíly v termální toleranci. Některé studie prokázaly rozdíl CT_{max} v závislosti na pohlaví. Například Pappas et al. (2007) uvádí, že mladé samičky *D. melanogaster* vykazovaly rychlejší knock down při teplotě 38.8 °C (asi o ~100 s dříve) než mladí samečkové, což potvrzuje výsledky této studie, kde rozdíl mezi pohlavími činil v průměru 0.28 °C (viz Obr 8). Podle studií Weaving a Terblanche (2023) metaanalýza Diptera naznačila, že samečci jsou plastičtější než samičky o 0.03 °C na každý 1 °C nárůst aklimační teploty. To je v rozporu s nedávnou metaanalýzou aklimatizace u ektotermů, která zjistila, že samičky odchycené z volné přírody jsou plastičtější než samečci (Pottier et al., 2021). Chování spojené se samci, jako jsou velké domovské okrsky a zvýšené rizikové chování (Tarka et al., 2018; Todd a Nowakowski, 2021), mohou být u dvoukřídlých více pohlavně divergentní než u jiných ektotermních druhů (Weaving a Terblanche, 2023). MacMillan et al. (2009) zjistil, že samečci *D. melanogaster*, kteří jsou menší než samičky, jsou oproti samičkám odolnější (~ o 1 °C nižší LT_{50}). U nově vylíhnutých samečků bylo nalezeno více lipidů, což naznačuje více zdrojů na jednotku tělesné hmotnosti. Rozdíly ve výživě (voda a lipidy) a alokaci mezi samci a samicemi by mohly být fyziologickou strategií ektotermních samců, která kompenzuje jejich menší celkovou velikost (Tejeda et al., 2014). Toto zjištění však vyvolává potřebu dalšího zkoumání podkladových fyziologických mechanismů přispívajících k těmto rozdílům.

Mezi druhy obecně platí, že velcí ektotermní dospělci obvykle vykazují vyšší CT_{max} než ti menší (Baudier et al., 2015), což se v této práci nepodařilo statisticky prokázat, ačkoliv hypotéza rozdílu ve váze a CT_{max} byla předpokládána. Důvodem v tomto případě může být malý vzorek, který neposkytl dostatečně robustní data pro statistickou analýzu, která by v jiném případě mohla naznačovat korelaci ve velikosti a CT_{max} . Nicméně pozorovaný trend lineárního modelu CT_{max} podle váhy naznačuje, že u samic je vyšší hmotnost spojena s vyšším CT_{max} , zatímco u samců je pozorována opačná tendence, kdy vyšší váha koreluje s nižším CT_{max} (viz Obr 9). Hmyz je obzvláště citlivý na vysoké teploty, jelikož má relativně velký poměr povrchu k objemu. Dalším možným vysvětlením je, že vysoká teplota obvykle zvyšuje výdej vody a energie (Harrison et al., 2012). Větší jedinci obvykle disponují většími zásobami vody a energie (např. tuky) (Lease a Wolf, 2011), což jim umožňuje snášet vyšší teplotní extrémů často i po delší časový úsek. Rezende et al. (2011) navrhli, že ztráta vody během experimentů s teplotní tolerancí může snížit skutečnou CT_{max} o 0.05 °C na procento ztracené vody. Nicméně Overgaard et al. (2012) argumentovali, že evaporační ochlazování způsobené ztrátou vody může tento negativní efekt kompenzovat; zjistili, že postupné zahřívání v uzavřené zkumavce bez vody nebo potravy vedlo k velké ztrátě množství tělní vody (např. ~18% původní zásoby vody u

D. melanogaster), ale CT_{max} bylo dokonce o 0.2-0.3 °C vyšší než u jedinců, kteří měli poskytnutou potravu a vodu.

Dalším faktorem, který může ovlivňovat CT_{max} je stáří. Ačkoliv v této práci nebyl vliv věku na CT_{max} zkoumán, mohl by být v následujících výzkumech dalším potenciálním faktorem, který může poskytovat zajímavé poznatky o fyziologických a metabolických procesech u druhu *T. sinuatus* a u hmyzu obecně. Například ve studii Li et al. (2021) bylo u mladých *Hermetia illucens* pozorováno vyšší CT_{max} . Předchozí výzkum obecně zjistil, že CT_{max} s věkem klesá (Bowler a Terblanche, 2008). Například Davison (1969) uvádí snížení CT_{max} o 2 °C u dospělých much *Calliphora erythrocephala* Meig. (Diptera: Calliphoridae), 30 dní po vylíhnutí. Bowler a Terblanche (2008) naznačují, že takový pokles CT_{max} během dospělého životního stádia je pravděpodobněji vývojovým „přenosem“ (tj. vyšší odolnost vůči teplotě v raném stádiu dospělého díky vyšší odolnosti vůči teplotě během kukelního stádia), než samotným stárnutím, jelikož významné redukce CT_{max} jsou pravděpodobnější v prvních dvou dnech po vylíhnutí. Další vysvětlení snížené odolnosti vůči teplotě s postupujícím věkem poskytuje Niedzwiecki et al. (1991), uvádí, že starší jedinci mají tendenci k hromadění abnormálních proteinů, které se časem stávají méně funkční, což jedince s postupujícím věkem činí náchylnější k teplotnímu stresu.

Jak již bylo zmíněno dříve, tepelná tolerance je silně ovlivněna tepelnou historií, jako jsou podmínky panující v prostředí hmyzu před testováním, vlivy rodičů, sezónní variace počasí nebo denní fluktuace teploty (Hoffmann et al., 2003; Chown & Terblanche, 2007). Z toho důvodu je kromě teploty vývoj hmyzu (a potenciálně i jeho CT_{max}) přímo ovlivněn dalšími faktory, jako je například fotoperioda a kvalita potravy (Ikeda-Kikue a Numata, 1992; Saunders, 2014). V práci Jakubce et al. (2019) byla pro chov použita fotoperioda 16:8, která vykazovala stabilní produkci vajíček. V této práci byla pro chov druhu *T. sinuatus* použita fotoperioda 12:12 a v produkci vajíček nebyl zaznamenán významný rozdíl. To může naznačovat, že druh *T. sinuatus* nevykazuje takovou citlivost na světelný režim, jako sesterský druh *T. rugosus*, který při fotoperiodě 16:8 nebyl schopen rozmnožování a byla nutná změna světelného režimu na 12:12 k podpoře produkce vajíček (Jakubec et al., 2019). Dle studií Montoya-Molina (2021), kvalita potravy u *T. sinuatus* na rozdíl od *T. rugosus* neovlivňuje přežívání dospělých stádií. Je možné, že *T. sinuatus* je adaptován na přežívání na méně kvalitní stravě, když podmínky nejsou optimální (Montoya-Molina 2021). Možné fyziologické podmínky (např. regulace živin) se spouštějí v reakci na variabilitu potravních zdrojů (Smykal a Raikhel, 2015). Celkově je vysoká mortalita u většiny druhů spojena s nejméně výživnými potravními zdroji (Qubaiová et al., 2021; 2022; Scriber a Slansky, 1981). Přesto mohou být méně specializované druhy, jako je *T. sinuatus*, schopny aktivovat kompenzační fyziologické mechanismy (např. zvýšenou účinnost trávení) v reakci na absenci výživné stravy, což jim umožňuje pokračovat ve vývoji bez uhynutí (Chown a Nicolson, 2004).

Tato studie představuje první záznam ověření termální tolerance a hodnoty CT_{max} druhu *Thanatophilus sinuatus*. Tím, že je stanovena tato základní termální charakteristika druhu, tato práce přispívá k zaplnění významné mezery v porozumění termální biologii *T. sinuatus* a poskytuje základ pro budoucí studie v tomto oboru.

Omezení této studie nespočívají jen v malém vzorku 102 exemplářů, ale i na dalších zvláště významných okolnostech. Mezi faktory, které ovlivnily velikost vzorku pro tuto studii patří například vyšší úroveň mortality (40-50 %) a nižší natality. To mohlo být způsobeno zahájením experimentu na podzim, kdy sezónní dynamika tohoto druhu již klesá. Sezónní aktivita druhu *T. sinuatus* zahrnuje teplejší měsíce roku, od dubna do září (pozdní jaro až brzký podzim) (Frątczak-Łagiewska & Matuszewski, 2018b). Pozdní zahájení experimentu tedy přináší další vrstvu komplexity, která pravděpodobně ovlivnila reprodukci a přežívání brouků, potenciálně ovlivnila i jejich termální reakce.

Budoucí studie by mohly zkoumat faktory, jako jsou metabolické rychlosti a reprodukční strategie, produkce teplotních stresových proteinů Hsp70 a další fyziologické aspekty ovlivňující termální toleranci u *T. sinuatus*. Rovněž experiment „Heat-Hardening“ by přinesl zajímavé informace ohledně aklimatizačních adaptací tohoto druhu v kontextu změn klimatu a vlivu teploty na vývoj v souvislosti s forenzní entomologií.

6 Závěr

V teoretické části této bakalářské práce bylo cílem zpracování literární rešerše na téma termální biologie a životní historie čeledi Silphidae a jejím využití ve forenzní entomologii. Literární rešerše přináší nejen shrnutí informací o biologii čeledi Silphidae, náhled do komplexity vlivu teploty na ektotermní organismy, ale také nás uvádí do fascinujícího světa forenzní entomologie, kde tyto poznatky nalézají své praktické uplatnění v řešení kriminalistických otázek.

V praktické části bylo cílem provedení experimentálního ověření hodnoty kritického termálního maxima CT_{max} pro forezně významný nekrofágní druh *Thanatophilus sinuatus*. Celkem bylo laboratorně odchováno 102 jedinců za konstantních podmínek při teplotě 20 °C a 12:12 fotoperiodě. Dospělci byli následně pomocí kontrolované experimentální metody vystaveni postupnému zvyšování teploty od 20 °C do přibližně 44 °C, s přesným nárůstem o 0.1 °C za minutu, až po tu letální.

Na základě tohoto experimentu se podařilo potvrdit hodnotu CT_{max} na průměrných 43.3 °C pro celou laboratorní populaci *T. sinuatus*. Toto zjištění poskytuje důležitý poznatek o tepelné toleranci druhu tohoto druhu. Rovněž byl vyzorován rozdíl v hodnotách CT_{max} mezi samci a samicemi, kdy samci měli lehce vyšší hodnoty CT_{max} , v průměru o 0.28 °C. Tato zjištění naznačují existenci potenciálních pohlavních dimorfismů v termální toleranci a fyziologii *T. sinuatus*.

Jedná se o první studii, která představuje hodnoty CT_{max} u tohoto druhu vůbec, což pokládá základ a otevírá cestu dalším studiím termální biologie a adaptačních a termoregulačních schopnostech tohoto forezně významného druhu.

7 Literatura

- ABRAM, P. K., G. BOIVIN, J. MOIROUX and J. BRODEUR, 2017.** Behavioural effects of temperature on ectothermic animals: unifying thermal physiology and behavioural plasticity. *Biological Reviews* [online]. 92(4), 1859-1876 [cit. 2024-01-27]. ISSN 1464-7931. Dostupné z: doi:10.1111/brv.12312.
- ADAMO, S. A. 2012.** The effects of the stress response on immune function in invertebrates: an evolutionary perspective on an ancient connection. *Hormones and Behavior* **62**, 324–330.
- ADDO-BEDIAKO, A., CHOWN, S.L. and GASTON, K.J., 2000.** Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1445), pp.739-745.
- AMENDT, J., CAMPOBASSO, C.P., GAUDRY, E., REITER, C., LEBLANC, H.N. and JR HALL, M., 2007.** Best practice in forensic entomology—standards and guidelines. *International journal of legal medicine*, 121, pp.90-104.
- AMENDT, J., 2010.** *Current concepts in forensic entomology*. New York: Springer. ISBN 978-1-4020-9683-9.
- AMENDT, J., RICHARDS, C. S., CAMPOBASSO, C. P., ZEHNER, R. & HALL, M. J. R. 2011.** Forensic entomology: Applications and limitations. *Forens. Sci. Med. Pathol.* **7**, 379–392.
- ANDERSON, R.S., 1982.** Resource partitioning in the carrion beetle (Coleoptera: Silphidae) fauna of southern Ontario: ecological and evolutionary considerations. *Canadian Journal of Zoology*, 60(6), pp.1314-1325.
- ANDERSON, R.S. and PECK, S.B., 1985.** *The carrion beetles of Canada and Alaska. Coleoptera: Silphidae and Agyrtidae* (No. Part 13, p. 121pp).
- ANDERSON, G.S. and VANLAERHOVEN, S.L., 1996.** Initial studies on insect succession on carrion in southwestern British Columbia. *Journal of forensic sciences*, 41(4), pp.617-625.
- ANDERSON, G.S. 1997.** The use of insects to determine time of decapitation: a case-study from British Columbia. *Journal of Forensic Science* 42(5): 947-950.
- ANDERSON, G.S. and HOBISCHAK, N.R., 2004.** Decomposition of carrion in the marine environment in British Columbia, Canada. *International journal of legal medicine*, 118, pp.206-209.
- ANDERSON, G.S. 2005.** Forensic entomology. (Invited Review Paper). *Minerva Medicolegale*. 125: 45-60.
- ANDERSON, G.S., 2015.** Human decomposition and forensics. *Carrion ecology, evolution, and their applications*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp.541-560.
- ANGILLETTA Jr, M.J., 2006.** Estimating and comparing thermal performance curves. *Journal of Thermal Biology*, 31(7), pp.541-545.
- ANGILLETTA, M. J. 2009.** *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford University Press.
- ARAÚJO, M.B., FERRI-YÁÑEZ, F., BOZINOVIC, F., MARQUET, P.A., VALLADARES, F., CHOWN, S.L., 2013.** Heat freezes niche evolution. *Ecol. Lett.* 16, 1206-1219.
- ARNQVIST, G., DOWLING, D. K., EADY, P., GAY, L., TREGENZA, T., TUDA, M. & HOSKEN, D. J. (2010).** Genetic architecture of metabolic rate: environment specific epistasis between mitochondrial and nuclear genes in an insect. *Evolution* 64, 3354–3363.
- ATKINSON, D. (1994).** Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research* 25, 1–58.
- AVILA, F.W. and Lee GOFF, M., 1998.** Arthropod succession patterns onto burnt carrion in two contrasting habitats in the Hawaiian Islands. *Journal of Forensic Sciences*, 43(3), pp.581-586.
- BAJERLEIN, D., TABERSKI, D. & MATUSZEWSKI, S. 2018.** Estimation of postmortem interval (PMI) based on empty puparia of *Phormia regina* (Meigen) (Diptera: Calliphoridae) and third larval stage of *Necrodes littoralis* (L.) (Coleoptera: Silphidae) - advantages of using different PMI indicators. *J. Forens. Legal Med.* **55**, 95–98.
- BALE, J.S., 1987.** Insect cold hardiness: freezing and supercooling—an ecophysiological perspective. *Journal of Insect Physiology*, 33(12), pp.899-908.
- BARBAGALLO, B. & GARRITY, P. A. 2015.** Temperature sensation in *Drosophila*. *Current Opinion in Neurobiology* 34, 8–13.
- BARLEY, J.M., CHENG, B.S., SASAKI, M., GIGNOUX-WOLFSOHN, S., HAYS, C.G., PUTNAM, A.B., SHETH, S., VILLENEUVE, A.R. and KELLY, M., 2021.** Limited plasticity in thermally tolerant ectotherm populations: evidence for a trade-off. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1958), p.20210765.
- BARTON, P.S. and BUMP, J.K., 2019.** Carrion decomposition. *Carrion ecology and management*, pp.101-124.

- BAUERFEIND** SS, **FISCHER** K. 2014. Simulating climate change: Temperature extremes but not means diminish performance in a widespread butterfly. *Population Ecology* 56:239–50
- BAUDIER**, K.M., **MUDD**, A.E., **ERICKSON**, S.C. AND **O'DONNELL**, S., 2015. Microhabitat and body size effects on heat tolerance: implications for responses to climate change (army ants: Formicidae, Ecitoninae). *Journal of Animal Ecology*, 84(5), pp.1322-1330.
- BELLARD**, C., **BERTELSMEIER**, C., **LEADLEY**, P., **THUILLER**, W. AND **COURCHAMP**, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology letters*, 15(4), pp.365-377.
- BENBOW**, M.E., **TOMBERLIN**, J.K. and **TARONE**, A.M. eds., 2015. *Carrion ecology, evolution, and their applications*. CRC press.
- BISHOP** A.A., 2001. Niche segregation, carcass preparation, and the effects of land management on the ecology of carrion beetles (Silphidae) in Kearney County, Nebraska. M.S. thesis: University of Nebraska at Kearney (USA).
- BLANCKENHORN**, W.U. AND **HENSELER**, C., 2005. Temperature-dependent ovariole and testis maturation in the yellow dung fly. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 116(3), pp.159-165.
- BOARDMAN**, L., **SØRENSEN**, J. G., **KOŠTÁL**, V., **ŠIMEK**, P. & **TERBLANCHE**, J. S. 2016. Cold tolerance is unaffected by oxygen availability despite changes in anaerobic metabolism. *Scientific Reports* 6, 32856.
- BONACCI**, T., **BRANDMAYR**, P., **GRECO**, S., **TERSARUOLO**, C., **VERCILLO**, V. and **BRANDMAYR**, T.Z.B. 2010. A preliminary investigation of insect succession on carrion in Calabria (southern Italy). *Terrestrial Arthropods Reviews*, 3, pp. 97–110
- BOUDINOT**, B.E., **FIKÁČEK**, M., **LIEBERMAN**, Z.E., **KUSY**, D., **BOCAK**, L., **MCKENNA**, D.D. and **BEUTEL**, R.G., 2023. Systematic bias and the phylogeny of Coleoptera—A response to Cai et al., (2022) following the responses to Cai et al., (2020). *Systematic Entomology*, 48(2), pp.223-232.
- BOULLIS**, A., **DETRAIN**, C., **FRANCIS**, F. and **VERHEGGEN**, F.J., 2016. Will climate change affect insect pheromonal communication? *Current Opinion in Insect Science*, 17, pp.87-91.
- BOUREL** B. et al., 2001. Morphine extraction in necrophagous insects remains for determining ante-mortem opiate intoxication. *Forensic Sci. Int.*, 120, 127-131.
- BORNEMISSZA**, G.F., 1957. An analysis of Arthropod succession in Carrion and the effect of its decomposition on the soil fauna. *Australian Journal of Zoology*, 5(1), pp.1-12.
- BOWLES**, D. J., **P. J. LILLFORD**, D. A. **REES**, I. A. **SHANKS** a **J. S. BALE**, 2002. Insects and low temperatures: from molecular biology to distributions and abundance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. 2002-07-29, 357(1423), 849-862 [cit. 2024-01-26]. ISSN 0962-8436. Dostupné z: doi:10.1098/rstb.2002.1074
- BOWLER**, K. and **TERBLANCHE**, J.S., 2008. Insect thermal tolerance: what is the role of ontogeny, ageing and senescence? *Biological Reviews*, 83(3), pp.339-355.
- BURTON**, T., **KILLEN**, S. S., **ARMSTRONG**, J. D. & **METCALFE**, N. B. 2011. What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences? *Proceedings of the Royal Society B* 278, 3465–3473.
- BYRD**, J. H., and **J. L. CASTNER**. 2010. Insects of forensic importance, pp. 39–122. In H. J. Byrd and J. L. Castner (eds.), *Forensic entomology: the utility of arthropods in legal investigations*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- BYRD**, J.H. and **TOMBERLIN**, J.K. eds., 2019. *Forensic entomology: the utility of arthropods in legal investigations*. CRC press.
- BYRNE**, L. B. 2007. Habitat structure: A fundamental concept and framework for urban soil ecology. *Urban Ecosystem*, 10, 255–274.
- CAI**, C., **TIHELKA**, E., **GIACOMELLI**, M., **LAWRENCE**, J.F., **ŚLIPPIŃSKI**, A., **KUNDRATA**, R., **YAMAMOTO**, S., **THAYER**, M.K., **NEWTON**, A.F., **LESCHEN**, R.A. and **GIMMEL**, M.L., 2022. Integrated phylogenomics and fossil data illuminate the evolution of beetles. *Royal Society Open Science*, 9(3), p.211771.
- CARADONNA** PJ, **CUNNINGHAM** JL, **ILER** AM. 2018. Experimental warming in the field delays phenology and reduces body mass, fat content and survival: implications for the persistence of a pollinator under climate change. *Funct. Ecol.* 32:2345–56
- CARVALHO** L.M.P., 2010. Toxicology and forensic entomology. In: **Amendt J.**, **Campobasso C.P.**, **Goff M.L.** & **Grassberger M.**, eds. *Current concepts in forensic entomology*. Dordrecht, The Netherlands; Heidelberg, Deutschland; London; New York, USA: Springer, 163-178.
- CASTAÑEDA**, L.E., **LARDIES**, M.A. and **BOZINOVIC**, F., 2005. Interpopulational variation in recovery time from chill coma along a geographic gradient: a study in the common woodlouse, *Porcellio laevis*. *Journal of Insect Physiology*, 51(12), pp.1346-1351.
- CATTS**, E. P., and **M. L. GOFF**. 1992. Forensic entomology in criminal investigations. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 253–272.

- CHAPMAN, R. F.** 1998. *The Insects: Structure and Function*, 4th Edition. Cambridge University Press, New York.
- CHAPMAN, R.F.** and **SANKEY, J.H.P.**, 1955. The larger invertebrate fauna of three rabbit carcasses. *Journal of Animal Ecology*, 24(2), pp.395-402.
- CHIDAWANYIKA, F.**, **NYAMUKONDIWA, C.**, **STRATHIE, L.** and **FISCHER, K.**, 2017. Effects of thermal regimes, starvation and age on heat tolerance of the parthenium beetle *Zygogramma bicolorata* (Coleoptera: Chrysomelidae) following dynamic and static protocols. *PLoS One*, 12(1), p.e0169371.
- CHOWN SL, NICOLSON SW.** 2004. *Insect Physiological Ecology: Mechanisms and Patterns*. Oxford, UK: Oxford Univ. Press
- CHOWN SL, TERBLANCHE JS, SIMPSON SJ.** 2006. Physiological diversity in insects: ecological and evolutionary contexts. *Adv. Insect Physiol.* 33:50–152
- CHOWN, S.L.**, **MARAIS, E.**, **TERBLANCHE, J.S.**, **KLOK, C.J.**, **LIGHTON, J.R.B.** and **BLACKBURN, T.M.**, 2007. Scaling of insect metabolic rate is inconsistent with the nutrient supply network model. *Functional Ecology*, pp.282-290.
- CHOWN, S.L.**, **JUMBAM, K.R.**, **SØRENSEN, J.G.** and **TERBLANCHE, J.S.**, 2009. Phenotypic variance, plasticity and heritability estimates of critical thermal limits depend on methodological context. *Functional Ecology*, 23(1), pp.133-140.
- CHOWN SL, HOFFMANN AA, KRISTENSEN TN, ANGILLETTA MJ, STENSETH NC, PERTOLDI C.** 2010. Adapting to climate change: a perspective from evolutionary physiology. *Climate Res.* 43:3–15
- COLINET, H.**, **LEE, S. F.** & **HOFFMANN, A.** 2010. Temporal expression of heat shock genes during cold stress and recovery from chill coma in adult *Drosophila melanogaster*. *FEBS Journal* 277, 174–185.
- COLINET, H.**, **SINCLAIR, B. J.**, **VERNON, P.**, AND **RENAULT, D.** 2015. Insects in fluctuating thermal environments. *Annu. Rev. Entomol.* 60, 123–140. doi: 10.1146/annurev-ento-010814-021017
- COOMBS, C.W.** 1979. The effect of temperature and humidity upon the development and fecundity of *Dermestes haemorrhoidalis* Küster and *Dermestes peruvianus* Laporte de Castelnau (Coleoptera: Dermestidae). *J Stored Prod Res* 15:43–52. [https://doi.org/10.1016/0022-474X\(79\)90011-0](https://doi.org/10.1016/0022-474X(79)90011-0)
- COOMBS, C.W.** 1981. The development, fecundity and longevity of *Dermestes ater* Degeer (Coleoptera: Dermestidae). *J Stored Prod Res* 17:31–36. [https://doi.org/10.1016/0022-474X\(81\)90029-1](https://doi.org/10.1016/0022-474X(81)90029-1)
- COOPER, B. S.**, **WILLIAMS, B. H.**, **ANGILLETTA, M. J.** 2008. Unifying indices of heat tolerance in ectotherms. *Journal of Thermal Biology.* 33 (6), 320-323.
- COOPER, R.A.**, 2011. Ectoparasites, part three: Bed bugs and kissing bugs, in: S.A. Hedges, D. Moreland (Eds.), *Handbook of Pest Control*, 10th ed. Mallis Handbook LLC, Cleveland, OH, 586-633.
- CORDEIRO, C.**, **ORDÓÑEZ-MAYÁN, L.**, **LENDOIRO, E.**, **FEBRERO-BANDE, M.**, **VIEIRA, D.N.** and **MUÑOZ-BARÚS, J.I.**, 2019. A reliable method for estimating the postmortem interval from the biochemistry of the vitreous humor, temperature and body weight. *Forensic science international*, 295, pp.157-168.
- COUMOU, D.**, **RAHMS TORF, S.** 2012. A decade of weather extremes. *Nature Climate Change.* 2 (7), 491-496.
- COWLES, R.B.**, **BOGERT, C.M.**, 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 83, 261-296.
- COX, P. M.**, **BETTS, R. A.**, **JONES, C. D.**, **SPALL, S. A.**, & **TOTTERDELL, I. J.** (2000). Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 408(6809), 184–187.
- DANĚK, L.** 1990. *Možnosti využití entomologie v kriminalistice*. Praha. Kriminalistický ústav VB. 142s.
- DANIEL, C.A.**, **MIDGLEY, J.M.** and **VILLET, M.H.**, 2017. Determination of species and instars of the larvae of the Afrotropical species of *Thanatophilus* Leach, 1817 (Coleoptera, Silphidae). *African Invertebrates*, 58(2), p.1.
- DAVISON, T.F.**, 1969. Changes in temperature tolerance during the life cycle of *Calliphora erythrocephala*. *Journal of Insect Physiology*, 15(6), pp.977-988.
- DAY, D. M.** and **WALLMAN, J. F.** 2006b. A comparison of frozen/thawed and fresh food substrates in development of *Calliphora augur* (Diptera: Calliphoridae) larvae. *International Journal of Legal Medicine*, 120, pp. 391–394.
- DE FRENNE P, RODRIGUEZ-SANCHEZ F, COOMES DA, BAETEN L, VERSTRAETEN G, et al.** 2013. Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *PNAS* 110:18561–65
- DE FRENNE P, ZELLWEGER F, RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ F, SCHEFFERS BR, HYLANDER K, et al.** 2019. Global buffering of temperatures under forest canopies. *Nat. Ecol. Evol.* 3:744–49

- DEBREUIL M.**, 2003a. Contribution à la connaissance de la famille des Silphidae Latreille, 1807 (Coleoptera Staphylinoidae). 1ère partie. *Rutilans*, 6(2), 29-37.
- DEKEIRSSCHIETER, J.** et al. 2011. Large carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) in Western Europe: a review. – *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment* 15(3): 435–447.
- DEKEIRSSCHIETER, J., CH. FREDERICKX, G. LOGNAY, Y. BROSTAU, F. J. VERHEGGEN** a **E. HAUBRUGE**, 2013. Electrophysiological and Behavioral Responses of *Thanatophilus sinuatus* Fabricius (Coleoptera: Silphidae) to Selected Cadaveric Volatile Organic Compounds. *Journal of Forensic Sciences* [online]. 58(4), 917-923 [cit. 2024-01-27]. ISSN 0022-1198. Dostupné z: doi:10.1111/1556-4029.12123
- DEUTSCH CA, TEWKSBURY JJ, HUEY RB, SHELDON KS, GHALAMBOR CK, et al.** 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105:6668–72.
- DINH, K.V., JANSSENS, L. and STOKS, R.**, 2016. Exposure to a heat wave under food limitation makes an agricultural insecticide lethal: a mechanistic laboratory experiment. *Global Change Biology*, 22(10), pp.3361-3372.
- DILLON, M. E., WANG, G. & HUEY, R. B.** 2010. Global metabolic impacts of recent climate warming. *Nature* 467, 704–706.
- DIXON, A.F., HONĚK, A., Keil, P., KOTELA, M.A.A., SIZLING, A.L. and JAROSIK, V.** 2009. Relationship between the minimum and maximum temperature thresholds for development in insects. *Functional Ecology*, 23, pp. 257–264.
- DOWD, W. W., KING, F. A., DENNY, M. W.** 2015. Thermal variation, thermal extremes and the physiological performance of individuals. *Journal of Experimental Biology*. 218 (12), 1956-1967.
- EGGERT A.-K.**, 1992. Alternative male mate-finding tactics in burying beetles. *Behav. Ecol.*, 3, 243-254.
- EICKERMANN, M., JUNK, J., RAPISARDA, C.** Climate Change and Insects. *Insects* 2023, 14, 678
- ELIÁŠOVÁ, H., ŠULÁKOVÁ, H.** 2012. Forenzní biologie. Pp. 281-325. In: ŠTEFAN, J., HLADÍK, J. (eds). *Soudní lékařství a jeho moderní trendy*. Grada Publishing, Praha, 448 pp. ISBN: 978-80-247-3594-8
- EMERSON, K. J., BRADSHAW, W. E. & HOLZAPFEL, C. M.** (2009). Complications of complexity: integrating environmental, genetic and hormonal control of insect diapause. *Trends in Genetics* 25, 217–225.
- FEDER, M. & HOFMANN, G.** 1999. Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: evolutionary and ecological physiology. *Annual Review of Physiology* 61, 243–282.
- FRANKEN O, HUIZINGA M, ELLERS J, BERG MP.** 2018. Heated communities: large inter – and intraspecific variation in heat tolerance across trophic levels of a soil arthropod community. *Oecologia* 186:311–22
- FRĄCZAK, K. and MATUSZEWSKI, S.**, 2016. Classification of forensically-relevant larvae according to instar in a closely related species of carrion beetles (Coleoptera: Silphidae: Silphinae) (Vol. 12, pp. 193-197).
- FRĄCZAK-LĄGIEWSKA, K. & MATUSZEWSKI, S.** 2018. Sex-specific developmental models for *Creophilus maxillosus* (L.) (Coleoptera: Staphylinidae): Searching for larger accuracy of insect age estimates. *Int. J. Legal Med.* 132, 887–895. <https://doi.org/10.1007/s00414-017-1713-4>
- FRĄCZAK-LĄGIEWSKA, K., and S. MATUSZEWSKI.** 2018b. Resource partitioning between closely related carrion beetles: *Thanatophilus sinuatus* (F.) and *Thanatophilus rugosus* (L.) (Coleoptera: Silphidae). *Entomol. Gen.* 37: 143–156.
- FREDERICH, M. & PÖRTNER, H. O.** 2000. Oxygen limitation of thermal tolerance defined by cardiac and ventilatory performance in spider crab, *Maja squinado*. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 279, R1531–R1538.
- GALLEGO, B., VERDÚ, J. R. & LOBO, J. M.** 2018. Comparative thermoregulation between different species of dung beetles (Coleoptera: Geotrupinae). *Journal of Thermal Biology* 74, 84–91.
- GALLOWAY, A., BIRKBY, W.H., JONES, A.M., HENRY, T.E. and PARKS, B.O.**, 1989. Decay rates of human remains in an arid environment. *Journal of forensic sciences*, 34(3), pp.607-616.
- GASTON, K.J. and CHOWN, S.L.**, 1999. Elevation and climatic tolerance: a test using dung beetles. *Oikos*, pp.584-590.
- GENNARD, D.** 2012. *Forensic Entomology: An introduction*. Second edition. Oxford, UK: Wiley – Blackwell, pp. 241.
- GHALAMBOR, C.K., MCKAY, J.K., CARROLL, S.P. and REZNICK, D.N.** 2007. Adaptive versus nonadaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, 21, pp. 394–407.

- GILLOOLY, J. F., BROWN, J., WEST, G., SAVAGE, V. & CHARNOV, E.** (2001). Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293, 2248–2251.
- GOTCHA, N., H. MACHEKANO, R. N. CUTHBERT, and C. NYAMUKONDIWA.** 2021. Low-temperature tolerance in coprophagic beetle species (Coleoptera: Scarabaeidae): implications for ecological services. *Ecol. Entomol.* 46: 1101–1112
- GRASSBERGER, M.; REITER, C.** Effect of temperature on development of *Liopygia* (=Sarcophaga) *argyrostoma* (Robineau-Desvoidy) (Diptera: Sarcophagidae) and its forensic implications. *J. Forensic Sci.* 2002, 47, 1332–1336.
- GRASSBERGER, M. and FRANK, C.,** 2004. Initial study of arthropod succession on pig carrion in a central European urban habitat. *Journal of Medical Entomology*, 41(3), pp.511-523.
- GREBENNIKOV, V.V. and NEWTON, A.F.** 2012. Detecting the basal dichotomies in the monophylum of carrion and rove beetles (Insecta: Coleoptera: Silphidae and Staphylinidae) with emphasis on the Oxytelinae group of subfamilies. *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 70, pp. 133–165.
- GRUSZKA, J. & MATUSZEWSKI, S.** 2020. Estimation of physiological age at emergence based on traits of the forensically useful adult carrion beetle *Necrodes littoralis* L. (Silphidae). *Forens. Sci. Int.* 314, 110407.
- GUTIÉRREZ-PESQUERA, L.M., TEJEDO, M., OLALLA-TÁRRAGA, M.Á., DUARTE, H., NICIEZA, A. and SOLÉ, M.,** 2016. Testing the climate variability hypothesis in thermal tolerance limits of tropical and temperate tadpoles. *Journal of Biogeography*, 43(6), pp.1166-1178.
- HANSKI I.** 1987. Colonisation of ephemeral habitats, pp. 155-185. In: GRAY A.J., CRAWLEY M.J., EDWARDS P.J. (eds.): Colonisation, succession and stability, Blackwell, Oxford.
- HANSKI I.** 1990. Dung and carrion insects, pp. 127-145. In: SHORROCKS, B. & SWINGLAND, I. R. (eds.): Living in a patchy environment. Oxford University Press, Oxford.
- HALL, R.D.** 2001. Introduction: Perceptions and status of forensic entomology. In J.H. Byrd and J.L. Castner (eds) *Forensic Entomology: The Utility of Arthropods in Legal Investigations*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 1–15.
- HARRISON, J.F., WOODS, H.A. and ROBERTS, S.P.,** 2012. *Ecological and environmental physiology of insects*. OUP Oxford.
- HASKELL, N. H., R. D. HALL, V. J. CERVENKA, and M. A. CLARK.** 1997. On the body: insect's life stage presence and their post-mortem artifacts, pp. 415–441. In W. D. Haglund, M. H. Sorg (eds.), *Forensic Taphonomy. PostMortem Fate Hum. Remain.* CRC Press, Boca Raton, FL.
- HASKELL, N. H., WILLIAMS, R. E., CATTS, D., ADKINS, J. and HASKELL, C.** 2008. *Entomology and death: a procedural guide*. East Park Printing, Clemson, S.C.
- HENSSGE C.** 2016. Postmortem body cooling and temperature – based methods. In: Madea B (ed) *Estimation of the time since death*. CRC Press, Boca Raton, pp. 63–151
- HIJMANS RJ, CAMERON SE, PARRA JL, JONES PG, JARVIS A.** Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol.* 2005;25(15):1965–78. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- (12) (PDF) *Changing Thermal Landscapes: Merging Climate Science and Landscape Ecology through Thermal Biology*.
- HILL, J.K., GRIFFITHS, H.M. AND THOMAS, C.D.,** 2011. Climate change and evolutionary adaptations at species' range margins. *Annual review of entomology*, 56, pp.143-159.
- HOBACK W.W. et al.,** 2004. Differences among antimicrobial properties of carrion beetle secretions reflect phylogeny and ecology. *J. Chem. Ecol.*, 30(4), 719-729.
- HOCKING M.D., DARIMONT C.T., CHRISTIE K.S. & REIMCHEN T.E.,** 2007. Niche variation in burying beetles (*Nicrophorus* spp.) associated with marine and terrestrial carrion. *Can. J. Zool.*, 85, 437-442.
- HOF, C., LEVINSKY, I., ARAÚJO, M. B., & RAHBK, C.** 2011. Rethinking species' ability to cope with rapid climate change: Biodiversity and rapid climate change. *Global Change Biology*, 17, 2987–2990.
- HOFFMANN, A. A.** 2010. A genetic perspective on insect climate specialists. *Aust. J. Entomol.* 49, 93–103.
- HOFFMANN, A. A., SORENSEN, J. G. & LOESCHCKE, V.** 2010. Adaptation of *Drosophila* to temperature extremes: bringing together quantitative and molecular approaches. *J. Therm. Biol.* 28, 175–216.
- HOFFMANN, A.A. AND SGRÒ, C.M.,** 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470(7335), pp.479-485.

- HOFFMANN, A. A., S. L. CHOWN, S. CLUSELLA-TRULLAS a CH. FOX, 2013.** Upper thermal limits in terrestrial ectotherms: how constrained are they? *Functional Ecology* [online]. **27**(4), 934-949 [cit. 2024-01-27]. ISSN 0269-8463.
- HUANG, L.H., CHEN, B. and KANG, L., 2007.** Impact of mild temperature hardening on thermotolerance, fecundity, and Hsp gene expression in *Liriomyza huidobrensis*. *Journal of Insect Physiology*, **53**(12), pp.1199-1205.
- HUEY, R.B. and KINGSOLVER, J.G., 1989.** Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in ecology & evolution*, **4**(5), pp.131-135.
- HUEY, R.B., KEARNEY, M.R., KROCKENBERGER, A., HOLTUM, J.A., JESS, M. and WILLIAMS, S.E., 2012.** Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **367**(1596), pp.1665-1679.
- IKEDA H., KUBOTA K. & ABE T.K.T., 2007.** Flight capabilities and feeding habits of silphine beetles: are flightless species really “carrion beetles”? *Ecol. Res.*, **22**, 237–241.
- IKEDA, H., KAGAYA, T., KUBOTA, K. and ABE, T. 2008.** Evolutionary relationships among food habit, loss of flight, and reproductive traits: life-history evolution in the Silphinae (Coleoptera: Silphidae). *Evolution*, **62**, pp. 2065–2079.
- IKEDA-KIKUE, K. and NUMATA, H., 1992.** Effects of diet, photoperiod and temperature on the postdiapause reproduction in the cabbage bug, *Eurydema rugosa*. *Entomologia experimentalis et applicata*, **64**(1), pp.31-36.
- IKEMOTO, T. & TAKAI, K. (2000).** A new linearized formula for the law of total effective temperature and the evaluation of line-fitting methods with both variables subject to error. *Environ. Entomol.* **29**, 671–682.
- INTRONA, F., CAMPOBASSO, C. P., & GOFF, M. L. (2001).** Entomotoxicology. *Forensic science international*, **120**(1-2), 42–47. [https://doi.org/10.1016/s0379-0738\(01\)00418-2](https://doi.org/10.1016/s0379-0738(01)00418-2)
- IPCC, 2014.** Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, in: Team, T.C.W., Pachauri, R.K., Meyer, L. (Eds.).
- JAVOREK, V. 1964.** Kapesní atlas brouků s určovacím klíčem vyobrazených druhů. – SPN, 254s. Praha.
- JAKUBEC, P., and J. RŮŽIČKA. 2015.** Is the type of soil an important factor determining the local abundance of carrion beetles (Coleoptera: Silphidae)? *Eur. J. Entomol.* **112**: 747–754.
- JAKUBEC, P., M. NOVÁK, J. QUBAIOVÁ, H. ŠULÁKOVÁ a J. RŮŽIČKA, 2019.** Description of immature stages of *Thanatophilus sinuatus* (Coleoptera: Silphidae). *International Journal of Legal Medicine* [online]. **133**(5), 1549-1565 [cit. 2024-01-27]. ISSN 0937-9827. Dostupné z: doi:10.1007/s00414-019-02040-1.
- JENA, K., KUMAR KAR, P., KAUSAR, Z. & BABU, C. S. (2013).** Effects of temperature on modulation of oxidative stress and antioxidant defenses in testes of tropical tasar silkworm *Antheraea mylitta*. *Journal of Thermal Biology* **38**, 199–204.
- JØRGENSEN, L. B., MALTE, H., OVERGAARD, J. 2019.** How to assess *Drosophila* heat tolerance: Unifying static and dynamic tolerance assays to predict heat distribution limits. *Functional Ecology*. **33** (4), 629-642.
- KALINKA, G., BROSE, U., & RALL, B. C. 2013.** Habitat structure alters top-down control in litter communities. *Oecologia*, **172**, 877–887.
- KALINOVA, B., PODSKALSKA, H., RUZICKA, J. and HOSKOVEC, M. 2009.** Irresistible bouquet of deathhow are burying beetles (Coleoptera: Silphidae: Nicrophorus) attracted by carcasses. *Naturwissenschaften*, **96**, pp. 889–899.
- KEARNEY, M., PORTER, W. P., WILLIAMS, C., RITCHIE, S. & HOFFMANN, A. A. 2009.** Integrating biophysical models and evolutionary theory to predict climatic impacts on species’ ranges: the dengue mosquito *Aedes aegypti* in Australia. *Funct. Ecol.* **23**, 528–538.
- KEARNEY, M. R., PORTER, W. P., & HUEY, R. B. (2021).** Modelling the joint effects of body size and microclimate on heat budgets and foraging opportunities of ectotherms. *Methods in Ecology and Evolution*, **12**, 458–467.
- KELLERMANN V, OVERGAARD J, HOFFMANN AA, FLOJGAARD C, SVENNING JC, LOESCHCKE V. 2012.** Upper thermal limits of *Drosophila* are linked to species distributions and strongly constrained phylogenetically. *PNAS* **109**:16228–33
- KENTNER E. & STREIT B. 1990:** Temporal distribution and habitat preference of congeneric insect species found at rat carrion. *Pedobiologia* **34**: 347-359.
- KING, A. M. & MACRAE, T. H. (2015).** Insect heat shock proteins during stress and diapause. *Annual Review of Entomology* **60**, 59–75.

- KINGSOLVER JG, DIAMOND SE, BUCKLEY LB.** 2013. Heat stress and the fitness consequences of climate change for terrestrial ectotherms. *Funct. Ecol.* 27:1415–23.
- KLIMEŠOVÁ, V., BARTÁK, M. and ŠULÁKOVÁ, H.,** 2015. Forenzní entomologie a její využití v kriminalistické praxi.
- KOČÁREK, P.** 2001. Diurnal activity rhythms and niche differentiation in a carrion beetle assemblage (Coleoptera: Silphidae) in Opava, the Czech Republic. *Biol. Rhythm Res.* 32: 431–438.
- KOČÁREK, P.,** 2003. Decomposition and Coleoptera succession on exposed carrion of small mammal in Opava, the Czech Republic. *European journal of soil biology*, 39(1), pp.31-45.
- KREBS, R.A. and FEDER, M.E.,** 1997. Deleterious consequences of Hsp70 overexpression in *Drosophila melanogaster* larvae. *Cell stress & chaperones*, 2(1), p.60.
- LAMB, R.J.,** 1992. Developmental rate of *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae) at low temperatures: implications for estimating rate parameters for insects. *Environmental Entomology*, 21(1), pp.10-19.
- LANCASTER, L. T., DUDANIEC, R. Y., CHAUHAN, P., WELLENREUTHER, M., SVENSSON, E. I. & HANSSON, B.** (2016). Gene expression under thermal stress varies across a geographical range expansion front. *Molecular Ecology* 25, 1141–1156.
- LAWRENCE, J.F., ŚLIPISKI, A., SEAGO, A.E., THAYER, M.K., NEWTON, A.F. and MARVALDI, A.E.,** 2011, March. Phylogeny of the Coleoptera based on morphological characters of adults and larvae. In *Annales zoologici* (Vol. 61, No. 1, pp. 1-217). Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences.
- LEASE, H.M. and WOLF, B.O.,** 2011. Lipid content of terrestrial arthropods in relation to body size, phylogeny, ontogeny and sex. *Physiological Entomology*, 36(1), pp.29-38.
- LECCESE, A.M.** 2004. Insects as forensic indicators: Methodological aspects. Anil Aggarwal's Internet J. Forensic Med. Toxicol., 5, 26–32.
- LEFEBVRE, F. and GAUDRY, E.,** 2009, January. Forensic entomology: a new hypothesis for the chronological succession pattern of necrophagous insect on human corpses. In *Annales de la Société entomologique de France* (Vol. 45, No. 3, pp. 377-392). Taylor & Francis Group.
- LI, C., ADDEO, N.F., RUSCH, T.W., DICKERSON, A.J., TARONE, A.M., HU, W. and TOMBERLIN, J.K.,** 2022. Impact of age, sex, and size on the thermal tolerance of the adult black soldier fly (Diptera: Stratiomyidae). *Journal of Insects as Food and Feed*, 8(6), pp.681-691.
- LIKOVSKÝ Z.** 1967: Beitrag zur Kenntnis der Aasenfauna (Insecta, Coleoptera) Acta Mus. Reginahradensis, S. A., Sci. Nat. 8: 97-116 (in Czech).
- LORD, W.D. and STEVENSON, J.R.** 1986. Directory of Forensic Entomologist, Defense Pest Management Information Analysis Center. Walter Reed Army Medical Center, Washington, D.C., pp. 42.
- LÖBL, I. and Löbl, D.,** 2015. *Hydrophiloidea-Staphylinoidea (2 vols): revised and updated Edition* (Vol. 2). Brill.
- LUTTERSCHMIDT, W. I., HUTCHISON, V. H.** 1997. The critical thermal maximum: History and critique. *Canadian Journal of Zoology.* 75 (10), 1561-1574.
- MA, C.S., MA, G. and PINCEBOURDE, S.,** 2021. Survive a warming climate: insect responses to extreme high temperatures. *Annual Review of Entomology*, 66, pp.163-184.
- MACMILLAN, H. A.** 2019. Dissecting cause from consequence: A systematic approach to thermal limits. *Journal of Experimental Biology.* 222 (4), 191593.
- MADEA, B., RÖDIG A.** 2006. Time of death dependent criteria in vitreous humor—accuracy of estimating the time since death. *Forensic Sci Int* 164(2–3):87–92.
- MADEA, B.** 2016. Methods for determining time of death. *Forensic Sci Med Pathol* 12(4):451–485
- MATUSZEWSKI, S., BAJERLEIN, D., KONWERSKI, S. and SZPILA, K.** 2008. An initial study of insect succession and carrion decomposition in various forest habitats of Central Europe. *Forensic Science International*, 180, pp. 61–69.
- MATUSZEWSKI, S., D. BAJERLEIN, S. KONWERSKI, and K. SZPILA.** 2010. Insect succession and carrion decomposition in selected forests of Central Europe. Part 2: composition and residency patterns of carrion fauna. *Forensic Sci. Int.* 195: 42–51.
- MATUSZEWSKI, S., BAJERLEIN, D., KONWERSKI, S. and SZPILA, K.** 2011. Insect succession and carrion decomposition in selected forests of Central Europe. Part 3: Succession of carrion fauna. *Forensic Science International*, 207, pp. 150–163
- MATUSZEWSKI, S., FRĄTCZAK-ŁAGIEWSKA, K., KONWERSKI, S. et al.** 2016. Effect of body mass and clothing on carrion entomofauna. *International Journal of Legal Medicine*, 130, pp. 221–232.
- MATUSZEWSKI, S. & FRĄTCZAK-ŁAGIEWSKA, K.** 2018. Size at emergence improves accuracy of age estimates in forensically-useful beetle *Creophilus maxillosus* L. (Staphylinidae). *Sci. Rep.* <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20796-1>

- MATUSZEWSKI, S.**, and A. MAĐRA-BIELEWICZ. 2021. Heat production in a feeding matrix formed on carrion by communally breeding beetles. *Front. Zool.* 18: 1–11.
- MATUSZEWSKI, S.** (2021). Post-mortem interval estimation based on insect evidence: Current challenges. *Insects* 12, 314.
- MCKNIGHT, B.E.** The Washing Away of Wrongs: Forensic Medicine in Thirteenth Century China by Sung T'zu. Ann Arbor, Center for Chinese Studies, Univ. Mich. 1981; 181 pp.
- MERIVEE, E., TOOMING, E., MUST, A., SIBUL, I. & WILLIAMS, I. H.** (2015). Low doses of the common alpha-cypermethrin insecticide affect behavioural thermoregulation of the non-targeted beneficial carabid beetle *Platynus assimilis* (Coleoptera: Carabidae). *Ecotoxicology and Environmental Safety* 120, 286–294.
- MICHAUD, J.P.** and MOREAU, G., 2009. Predicting the visitation of carcasses by carrion-related insects under different rates of degree-day accumulation. *Forensic Science International*, 185(1-3), pp.78-83.
- MIDGLEY, J. M.,** and M. H. VILLET. 2009. Development of *Thanatophilus micans* (Fabricius 1794) (Coleoptera: Silphidae) at constant temperatures. *Int. J. Legal Med.* 123: 103–108.
- MIDGLEY, J. M., C. S. RICHARDS,** and M. H. VILLET. 2010. The utility of Coleoptera in forensic investigations, pp. 57–68. In J. Amendt, M. L. Goff, C. P. Campobasso, and M. Grassberger (eds.), *Current concepts in forensic entomology*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- MITCHELL, K.A.** and HOFFMANN, A.A., 2010. Thermal ramping rate influences evolutionary potential and species differences for upper thermal limits in *Drosophila*. *Functional Ecology*, 24(3), pp.694-700.
- MONTOYA-MOLINA, S., P. JAKUBEC, J. QUBAIOVÁ, M. NOVÁK, H. ŠULÁKOVÁ,** and J. RŮŽIČKA. 2021. Developmental models of the forensically important carrion beetle, *Thanatophilus sinuatus* (Coleoptera: Silphidae). *J. Med. Entomol.* 58: 1041–1047.
- MUST, A., MERIVEE, E., LUIK, A., MÄND, M. & HEIDEMAA, M.** 2006a. Responses of antennal campaniform sensilla to rapid temperature changes in ground beetles of the tribe platynini with different habitat preferences and daily activity rhythms. *Journal of Insect Physiology* 52, 506–513.
- NABAGLO L.** 1973. Participation of invertebrates in decomposition of rodent carcasses in forest ecosystem. *Ekologia Polska* 21: 251-269.
- NELSON, E.L.,** 2000. Estimation of short-term postmortem interval utilizing core body temperature: a new algorithm. *Forensic science international*, 109(1), pp.31-38.
- NESPOLO, R. F., CASTAÑEDA, L. E. & ROFF, D. A.** (2007). Quantitative genetic variation of metabolism in the nymphs of the sand cricket, *Gryllus firmus*, inferred from an analysis of inbred-lines. *Biological Research* 40, 5–12.
- NEWTON A.F.J.,** 1991. Silphidae. In: Stehr F.W., ed. *Immature insects*. Vol. 2. Dubuque, IA, USA: Kendall/Hunt, 339–341.
- NIEDZWIECKI, A., KONGPACHITH, A.M. and FLEMING, J.E.,** 1991. Aging affects expression of 70-kDa heat shock proteins in *Drosophila*. *Journal of Biological Chemistry*, 266(14), pp.9332-9338.
- NOVAK, J.J.K., FARKAŠ, J. and ŠORM, F.,** 1961. Relationship between chemical structure and insecticidal activity in the series of pyrethroid substances V. A synthesis of trans-2, 2-dichloro-3-phenylcyclopropanecarboxylic acid and its allylrethronyl ester. *Collection of Czechoslovak Chemical Communications*, 26(8), pp.2090-2092.
- NOVÁK, M., P. JAKUBEC, J. QUBAIOVÁ, H. ŠULÁKOVÁ,** and J. RŮŽIČKA. 2018. Revisited larval morphology of *Thanatophilus rugosus* (Coleoptera: Silphidae). *Int. J. Legal Med.* 132: 939–954.
- NOWAKOWSKI AJ, THOMPSON ME, DONNELLY MA, & TODD BD.** Amphibian sensitivity to habitat modification is associated with population trends and species traits. *Glob Ecol Biogeogr.* 2017;26(6), 700–712
- (12) (PDF) *Changing Thermal Landscapes: Merging Climate Science and Landscape Ecology through Thermal Biology.*
- NOWAKOWSKI, A. J., FRISHKOFF, L. O., AGHA, M., TODD, B. D., & SCHEFFERS, B.R.** (2018). Changing thermal landscapes: Merging climate science and landscape ecology through thermal biology. *Current Landscape Ecology Reports*, 3(4), 57–72. (12) (PDF) *Host sweet host: Rodent communities support similar ectoparasite diversity regardless of anthropogenic disturbance.*
- NYAMUKONDIWA, CASPER a JOHN S. TERBLANCHE,** 2010. Within-generation variation of critical thermal limits in adult Mediterranean and Natal fruit flies *Ceratitis capitata* and *Ceratitis rosa*: thermal history affects short-term responses to temperature. *Physiological Entomology* [online]. 35(3), 255-264 [cit. 2024-01-27]. ISSN 03076962. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-3032.2010.00736.x
- OHKAWARA K., SUZUKI S. & KATAKURA H.,** 1998. Competitive interaction and niche differentiation among burying beetles (Silphidae, Nicrophorus) in Northern Japan. *Entomol. Sci.*, 1(4), 551-559.

- OTT, D., RALL, B. C., & BROSE, U.** (2012). Climate change effects on macrofaunal litter decomposition: The interplay of temperature, body masses and stoichiometry. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **367**, 3025–3032.
- OVERGAARD, J., KRISTENSEN, T.N. AND SØRENSEN, J.G.**, 2012. Validity of thermal ramping assays used to assess thermal tolerance in arthropods. *PLoS One*, *7*(3), p.e32758.
- PAPPAS, C., HYDE, D., BOWLER, K., LOESCHCKE, V. and SØRENSEN, J.G.**, 2007. Post-eclosion decline in 'knock-down' thermal resistance and reduced effect of heat hardening in *Drosophila melanogaster*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, *146*(3), pp.355-359.
- PAYNE J.**, 1965. A summer carrion study of the baby pig *Sus scrofa* Linnaeus. *Ecology*, *46*, 592-602.
- PECK S. B. & ANDERSON R. S.** 1985: Seasonal activity and habitat associations of adult small carrion beetles in southern Ontario (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae). *Coll. Bull.* *39*: 347-353.
- PECK S.B.**, 1990. Insecta: Coleoptera Silphidae and the associated families Agyrtidae and Leiodidae. In: Dindal D.L., ed. *Soil biology guide*. New York, USA: John Wiley & Sons, 1113-1136.
- PECHAL, J.L., CRIPPEN, T.L., BENBOW, M.E., TARONE, A.M., DOWD, S., TOMBERLIN, J.K.** 2014. The potential use of bacterial community succession in forensics as described by high throughput metagenomic sequencing. *Int J Legal Med* *128*(1):193–205.
- PEREIRA, H.M., LEADLEY, P.W., PROENÇA, V., ALKEMADE, R., SCHARLEMANN, J.P., FERNANDEZ-MANJARRÉS, J.F., ARAÚJO, M.B., BALVANERA, P., BIGGS, R., CHEUNG, W.W. and CHINI, L.**, 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*, *330*(6010), pp.1496-1501.
- PEREZ, A.E., HASKELL, N.H., WELLS, J.D.** 2014 Evaluating the utility of hexapod species for calculating a confidence interval about a succession based postmortem interval estimate. *Forensic Sci Int* *241*: 91–95.
- PESCHKE, K. and FULDNER, D.**, 1987. Ecological separation, functional relationships, and limiting resources in a carrion insect community.
- PETRUŠKA, F.**, 1964. Příspěvek k poznání pohyblivosti několika druhů brouků nalétávajících na mřšiny (Col. Silphidae et Histeridae). (Beitrag zur Bewegungsaktivität einiger Aaskäfer-Arten (Col. Silphidae et Histeridae)). *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium*, *16*, pp.159-187.
- PIESSENS K, ADRIAENS D, JACQUEMYN H, HONNAY O.** 2009. Synergistic effects of an extreme weather event and habitat fragmentation on a specialised insect herbivore. *Oecologia* *159*:117–26
- PICARD, C. J. et al.** 2013. Increasing precision in development-based postmortem interval estimates: What's sex got to do with it? *J. Med. Entomol.* *50*, 425–431.
- POTTIER, P., BURKE, S., DROBNIAK, S.M., LAGISZ, M. and NAKAGAWA, S.**, 2021. Sexual (in) equality? A meta-analysis of sex differences in thermal acclimation capacity across ectotherms. *Functional Ecology*, *35*(12), pp.2663-2678.
- PUTMAN, R. J.** 1983: Carrion and dung: the decomposition of animal wastes. *Stud. Biol. No.* 156. London: Edward Arnold.
- QUBAIOVÁ, J., JAKUBEC, P., MONTOYA-MOLINA, S., NOVÁK, M. and ŠULÁKOVÁ, H.**, 2021. Influence of diet on development and survival of *Thanatophilus rugosus* (Coleoptera: Silphidae). *Journal of Medical Entomology*, *58*(6), pp.2124-2129.
- QUBAIOVÁ, J., JAKUBEC, P., MONTOYA-MOLINA, S., NOVÁK, M. and ŠULÁKOVÁ, H.**, 2022. Diet impact on the development and survival of *Oiceoptoma thoracicum* (Coleoptera: Silphidae). *Journal of Medical Entomology*, *59*(6), pp.1905-1910.
- QUBAIOVÁ, J., JAKUBEC, P., MONTOYA-MOLINA, S., NOVÁK, M. and ŠULÁKOVÁ, H.**, 2023. The impact of diet and photoperiodism on the life history of *Thanatophilus sinuatus* (Coleoptera: Silphidae). *Journal of Medical Entomology*, *60*(3), pp.453-459.
- RATCLIFFE, B.C.** 1996. The carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska. – *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* *13*: 1-100.
- REBAUDO, F. AND RABHI, V.B.** 2018. Modeling temperature-dependent development rate and phenology in insects: review of major developments, challenges, and future directions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *166*(8), pp. 607–617.
- REED Jr, H.B.**, 1958. A study of dog carcass communities in Tennessee, with special reference to the insects. *American midland naturalist*, pp.213-245.
- REIBE, S. and MADEA, B.**, 2010. How promptly do blowflies colonise fresh carcasses? A study comparing indoor with outdoor locations. *Forensic Science International*, *195*(1-3), pp.52-57.
- REZENDE, E.L., Tejedo, M. and Santos, M.**, 2011. Estimating the adaptive potential of critical thermal limits: methodological problems and evolutionary implications. *Functional Ecology*, *25*(1), pp.111-121.

- RIDGEWAY, J. A., J. M. MIDGLEY, I. J. COLLET, and M. H. VILLET.** 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. *Int. J. Legal Med.* 128: 207–220.
- RUŽICKA J.,** 1992. The immature stages of central European species of *Nicrophorus* (Coleoptera, Silphidae). *Acta Entomol. Bohemoslovaca*, 89, 113-135.
- RUŽICKA, J.** 1994. Seasonal activity and habitat associations of Silphidae and Leiodidae: Cholevinae (Coleoptera) in central Bohemia. – *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 58: 67-78.
- RUŽICKA, J.** 2005. *Icones Insectorum Europae Centralis. Coleoptera: Agyrtidae, Silphidae.* – *Folia Heyrovskyana Serie B*, 3: 1-9.
- RUŽICKA, J.** 2015. Silphidae, pp. 291–304. In I. Löbl and D. Löbl (eds.), *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 2, Hydrophiloidea– Staphylinoidea*, revised and updated edition. Brill, Leiden, The Netherlands and Boston, MA.
- SAUNDERS, D.S.,** 2014. Insect photoperiodism: effects of temperature on the induction of insect diapause and diverse roles for the circadian system in the photoperiodic response. *Entomological Science*, 17(1), pp.25-40.
- SCOTT, M.P.** 1998. The ecology and behavior of burying beetles. – *Annual Review of Entomology* 43: 595-618.
- SCHEFFERS, B.R., EDWARDS, D.P., MACDONALD, S.L., SENIOR, R.A., ANDRIAMAHOHATRA, L.R., ROSLAN, N., ROGERS, A.M., HAUGAASEN, T., WRIGHT, P. AND WILLIAMS, S.E.,** 2017. Extreme thermal heterogeneity in structurally complex tropical rain forests. *Biotropica*, 49(1), pp.35-44.
- SCHOENLY K. & REID W.,** 1987. Dynamic or heterotrophic succession in carrion arthropod assemblages: discrete series or a continuum of change. *Oecology*, 73, 192-202.
- SCRIBER, J.M. and SLANSKY Jr, F.,** 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Annual review of entomology*, 26(1), pp.183-211.
- SINCLAIR, B.J., WILLIAMS, C.M. and TERBLANCHE, J.S.,** 2012. Variation in thermal performance among insect populations. *Physiological and biochemical zoology*, 85(6), pp.594-606.
- SINCLAIR, B.J., ALVARADO, L.E.C. and FERGUSON, L.V.,** 2015. An invitation to measure insect cold tolerance: methods, approaches, and workflow. *Journal of Thermal Biology*, 53, pp.180-197.
- SINCLAIR, B. J., MARSHALL, K. E., SEWELL, M. A., LEVESQUE, D. L., WILLET, C. S., SLOTSBO, S., DONG, Y., HARLEY, C.D., MARSHALL, D. J., HELMUTH, B. S. and HUEY, R. B.** 2016. Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? *Ecological Letters*, 19(11), pp. 1372–1385.
- SIKES, D.S.** 2005. Silphidae. 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).* – De Gruyter, 288-296. Berlin.
- SIKES, D.** 2008. Carrion beetles (Coleoptera: Silphidae), pp. 749–758. In J. L. Capinera (ed.), *Encyclopedia of entomology. Vol. 1A–C.* Springer, Berlin, Germany.
- SIKES, D.S. and VENABLES, C.,** 2013. Molecular phylogeny of the burying beetles (Coleoptera: Silphidae: Nicrophorinae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 69(3), pp.552-565.
- SMITH, K. G. V.** 1986. *A Manual Of Forensic Entomology.* British Museum, London, 205 pp.
- SMYKAL, V. and RAIKHEL, A.S.** 2015. Nutritional control of insect reproduction. *Current Opinion in Insect Science*, 11, pp. 31-38.
- STOKS, R., GEERTS, A.N. and DE MEESTER, L.,** 2014. Evolutionary and plastic responses of freshwater invertebrates to climate change: realized patterns and future potential. *Evolutionary applications*, 7(1), pp.42-55.
- STOREY, K. B. & STOREY, J. M.** (2004). Metabolic rate depression in animals: transcriptional and translational controls. *Biological Reviews* 79, 207–233.
- SUGGITT AJ, GILLINGHAM PK, HILL JK, HUNTLEY B, KUNIN WE, et al.** 2011. Habitat microclimates drive fine-scale variation in extreme temperatures. *Oikos* 120:1–8
- SUGGITT, A. J., WILSON, R. J., ISAAC, N. J. B., BEALE, C. M., AUFFRET, A. G., AUGUST, T., BENNIE, J. J., CRICK, H. Q. P., DUFFIELD, S., FOX, R., HOPKINS, J. J., MACGREGOR, N. A., MORECROFT, M. D., WALKER, K. J., & MACLEAN, I. M. D.** (2018). Extinction risk from climate change is reduced by microclimatic buffering. *Nature Climate Change*, 8, 713–717.
- SUNDAY, J.M. BATES, A.E. and DULVY, N.K.** 2011. Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. *Proceedings of the Royal Society B*, 278, pp. 1823–1830.
- SUNDAY, J., BENNETT, J. M., CALOSI, P., CLUSELLA-TRULLAS, S., GRAVEL, S., HARGREAVES, A. L., LEIVA, F. P., VERBERK, W. C. E. P., OLALLA-TÁRRAGA, M. A. and**

- MORALES-CASTILLA, I. 2019. Thermal tolerance patterns across latitude and elevation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 374, 20190036.
- ŠULÁKOVÁ, H. 2006. Speciální biologie: Využití hmyzu při stanovení post mortem intervalu. *Kriminalistický sborník* 3: 36–37.
- ŠUSTEK, Z. 1981. Keys to identification of insects 2: carrion beetles of Czechoslovakia (Coleoptera: Silphidae). *Zprávy České Společnosti Entomologické při ČSAV* 2: 1–47.
- TANTAWI T.I., EL-KADY E. M., GREENBERG B. & EL-GHAFFAR H.A. 1996. Arthropod succession on exposed rabbit carrion in Alexandria, Egypt. *J. Med. Entomol.* 33: 566-580.
- TARKA, M., GUENTHER, A., NIEMELÄ, P.T., NAKAGAWA, S. and NOBLE, D.W., 2018. Sex differences in life history, behavior, and physiology along a slow-fast continuum: a meta-analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72, pp.1-13.
- TEJEDA, M.T., ARREDONDO, J., PÉREZ-STAPLES, D., RAMOS-MORALES, P., LIEDO, P. and DÍAZ-FLEISCHER, F., 2014. Effects of size, sex and teneral resources on the resistance to hydric stress in the tephritid fruit fly *Anastrepha ludens*. *Journal of Insect Physiology*, 70, pp.73-80.
- TERBLANCHE, J.S., DEERE, J.A., CLUSELLA-TRULLAS, S., JANION, C. AND CHOWN, S.L., 2007. Critical thermal limits depend on methodological context. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1628), pp.2935-2943.
- THAKUR, M. P., BAKKER, E. S., (Ciska) Veen, G. F., & Harvey, J. A. (2020). Climate extremes, rewilding, and the role of microhabitats. *One Earth*, 2, 506–509.
- THOMAS, C.D., CAMERON, A., GREEN, R.E., BAKKENES, M., BEAUMONT, L.J., COLLINGHAM, Y.C. et al. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145–148.
- TODD, B.D. and NOWAKOWSKI, A.J., 2021. Ectothermy and the macroecology of home range scaling in snakes. *Global Ecology and Biogeography*, 30(1), pp.262-276.
- TOMBERLIN, J.K., MOHR, R., BENBOW, M.E., TARONE, A.M. and VANLAERHOVEN, S., 2011. A roadmap for bridging basic and applied research in forensic entomology. *Annual Review of entomology*, 56, pp.401-421.
- TRUDGILL, D.L., HONĚK, A. and VAN STRAALLEN, N. M. 2005. Thermal time – concepts and utility. *Annals of Applied Biology*, 146, pp. 1–14.
- TRUMBO, B.A., WISE, L.M. and HUDY, M., 2012. Influence of protective shielding devices on recorded air temperature accuracy for a rugged outdoor thermal sensor used in climate change modeling. *Journal of Natural and Environmental Sciences*, 3, pp.42-50.
- VAN BUSKIRK, J., MULVIHILL, R.S. AND LEBERMAN, R.C., 2012. Phenotypic plasticity alone cannot explain climate-induced change in avian migration timing. *Ecology and Evolution*, 2(10), pp.2430-2437.
- VASSEUR DA, DELONG JP, GILBERT B, GREIG HS, HARLEY CDG, et al. 2014. Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming. *Proc. R. Soc. B* 281:20132016
- VERBERK, W. C. E. P., SOMMER, U., DAVIDSON, R. L. & VIANT, M. R. (2013). Anaerobic metabolism at thermal extremes: a metabolomic test of the oxygen limitation hypothesis in an aquatic insect. *Integrative and Comparative Biology* 53, 609–619.
- VERBERK, W. C. E. P., OVERGAARD, J., ERN, R., BAYLEY, M., WANG, T., BOARDMAN, L. & TERBLANCHE, J. S. (2016b). Does oxygen limit thermal tolerance in arthropods? A critical review of current evidence. *Comparative Biochemistry and Physiology – Part A* 192, 64–78.
- VILLET, M. H., RICHARDS, C.S. and MIDGLEY, J.M., 2010. Contemporary precision, bias and accuracy of minimum post-mortem intervals estimated using development of carrion-feeding insects. *Current concepts in forensic entomology*, pp. 109–137.
- VILLET, M. H. and AMENDT, J. 2011. Advances in entomological methods for death time estimation. In: *Forensic Pathology Reviews*. Turk, E.E., Ed.; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, pp. 213–237.
- VON LENGERKEN, H. 1937. Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini (Col.). XI-XIII. *Thanatophilus sinuatus* F., *rugosus* L. und *dispar* Hrbst. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 14, pp. 654–666.
- WANG, H., LI, K., ZHU, J. Y., FANG, Q., YE, G. Y., WANG, H., LI, K. & ZHU, J. Y. (2012). Cloning and expression pattern of heat shock protein genes from the endoparasitoid wasp, *Pteromalus puparum* in response to environmental stresses. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 79, 247–263.
- WALTHER, G. R., POST, E., CONVEY, P., MENZEL, A., PARMESAN, C., BEEBEE, T. J., FROMENTIN, J. M., HOEGH-GULDBERG, O., & BAIRLEIN, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879), 389–395.
- WANG, G., DILLON, M. E. 2014. Recent geographic convergence in diurnal and annual temperature cycling flattens global thermal profiles. *Nature Climate Change*. 4 (11), 988-992.

- WATSON**, E. J. and **CARLTON**, C.E. 2005. Insect succession and decomposition of wildlife carcasses during fall and winter in Louisiana. *Journal of Medical Entomology*, 42, pp. 193–203.
- WEAVING**, H., **TERBLANCHE**, J.S. and **ENGLISH**, S., 2023. How plastic are upper thermal limits? A comparative study in tsetse (family: Glossinidae) and wider Diptera. *Journal of Thermal Biology*, 118, p.103745.
- WELLS**, J.D., **LAMOTTE**, N. L. 2010. Estimating the postmortem interval. In: Byrd JH, Castner JL (eds) *Forensic entomology: the utility of arthropods in legal investigations*, 2nd edn. CRC Press, Boca Raton, pp. 367–388
- WILLIAMS**, S. E., **SHOO**, L. P., **ISAAC**, J. L., **HOFFMANN**, A. A. & **LANGHAM**, G. 2008. Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *PLoS Biol.* 6, 2621–2626.
- XAMBEU**, P. J. V. 1900. Moeurs et métamorphoses d’insectes, 9e mémoire, deuxième partie. *Revue d’Entomologie (Caen)*, 19, pp. 1–56.
- XU**, W. H., **SATO**, Y., **IKEDA**, M. & **YAMASHITA**, O. (1995). Stage-dependent and temperature-controlled expression of the gene encoding the precursor protein of diapause hormone and pheromone biosynthesis activating neuropeptide in the silkworm, *Bombyx mori*. *Journal of Biological Chemistry* 270, 3804–380

8 Seznam použitých zkratek a symbolů

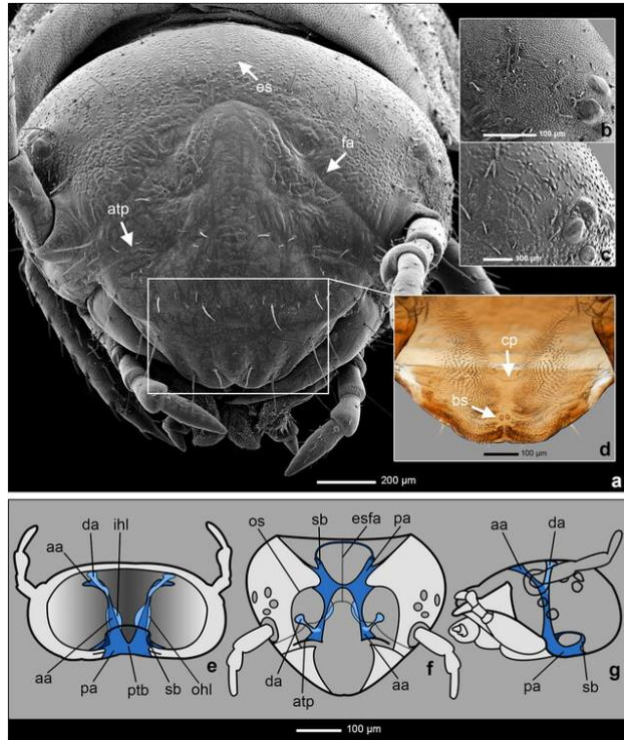
ADD	Accumulated Degree Days (akumulace stupňů dnů)
ADH	Accumulated Degree Hours (akumulace stupňů hodin)
CT_{min}	Critical Thermal Minima (kritické termální minimum)
CT_{max}	Critical Thermal Maxima (kritické termální maximum)
EHT	Extremely High Temperatures (extrémně vysoké teploty)
HSP	Heat Stress Proteins (tepelné stresové proteiny)
IPCC	Intergovernmental Panel on Climate Change
MFT	Measurement of Failure Temperatures
MP	Measurement of Performance
LDT	Lower Developmental Threshold (spodní vývojový práh)
LT₅₀	median Lethal Time
L1	první larvální instar
L2	druhý larvální instar
L3	třetí larvální instar
PAI	Pre-Apperance Interval
PF	Post-Feeding stadium
PIA	Period of Insect Activity (doba činnosti hmyzu)
PMI	Post-Mortem Interval
PI	Presence Interval (interval přítomnosti)
RMR	Rest Metabolic Rate (klidová metabolická rychlost)
TPC	Thermal Performance Curve (termální výkonnostní křivka)
TSM	Thermal Summation Model (termální sumační model)
ULT	Upper Lethal Temperature (horní letální teploty)

Poznámka: V seznamu nejsou uvedeny symboly a zkratky všeobecně známé, či ojedinele používané s vysvětlením v textu.

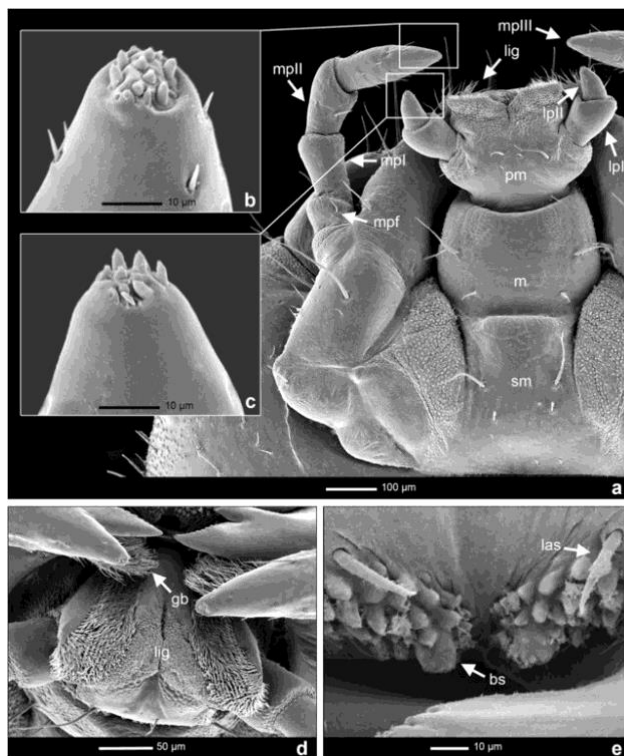
9 Samostatné přílohy

9.1 Morfologie imaturních stádií *Thanatophilus sinuatus*

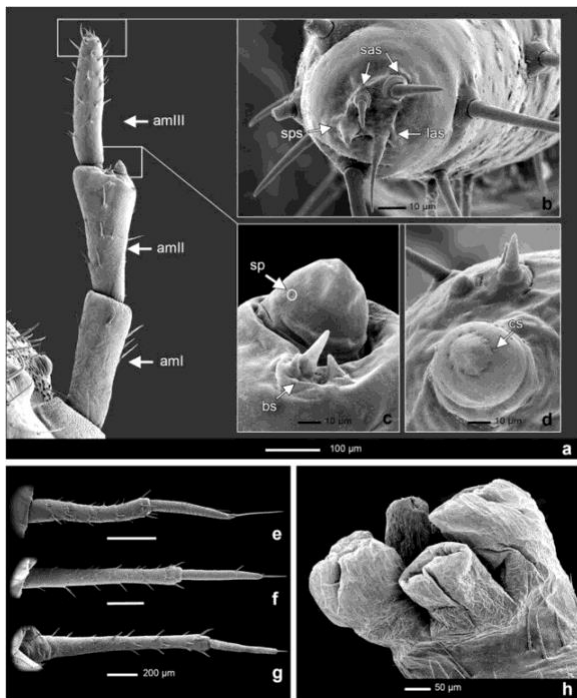
Morfologické redeskripce všech vývojových stádií *T. sinuatus* podle Jakubce et al., (2019).



Obr. 10 *Thanatophilus sinuatus*: hlava L2 v dorsálním pohledu (a); detail povrchu hlavy v dorsálním pohledu L1 (b) a L2 (c). Labrum, hltan a epifarynx L3 ve ventrálním pohledu (d). Tentorium L3 v posteriorním €; dorsálním (f); a laterálním pohledu (g) (tentorium se skládá ze sklerotizovaných částí označených tmavě modře a hyalinních částí označených světle modře). Zkratky: aa – anteriorní rameno; atp – přední tentoriální jáma; bs – cibulovité sensorium na epifaryngu; cp – cibariální destičky na faryngu; da – hřbetní rameno; esfa – epikraniální stonek s předními rameny (vyznačeno tečkovanou čarou); fa – přední rameno; ihl – vnitřní hyalinní lalok předních ramen; ohl – vnější hyalinní lalok předních ramen; os – tylní šev; pa – zadní ramena; ptb – zadní tentoriální most; sb – krátká sklerotizovaná ramena spojená vláknitým sekundárním mostem, vyrůstajícím dorzálně ze středu zadních ramen. (Jakubec et al., 2019)



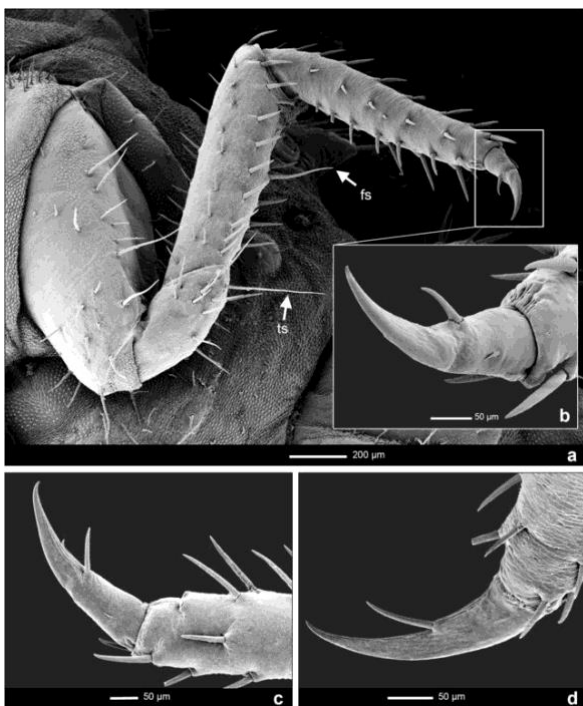
Obr. 11 *Thanatophilus sinuatus*: maxillo-labiální komplex L2 ve ventrálním pohledu (a); vrchol maxilárního palpomeru III (b); a labiálního palpomeru II (c). Detail ligula (d) a vrchol labra € ve frontálním pohledu. Zkratky: bs – bulbární sensorium na epifaryngu; gb – kartáčové setae na gallee; las – labrální apikální seta; lig – ligula; lpl – labiální palpomere I; lpll – labrální palpomere II; m – mentum; mpl – maxilární palpomere I; mpll – maxilární palpomere II; mplll – maxilární palpomere III; mpf – maxilární palpifer; pm – prementum; sm – submentum. (Jakubec et al., 2019)



Obr. 11 *Thanatophilus sinuatus*: pravé tykadlo L3 ve ventrálním pohledu (a); vrchol antennomeru III L2 (b); detail tykadlového senzoria L3 a sousedních sensil v laterálním (c) a dorsálním pohledu (d). Urugomorphus L1 (e); L2 (f) a L3 (g). Pygopod (h). Zkratky: amI – antennomer I; amII – antennomer II; amIII – antennomer III; bs – objemné senzily vedle senzoria; cs – kruh knoflíkovitých sensil na senzoriu; las – dlouhé apikální senzily; sas – krátké článkovité senzily; sp – senzilarní jamka; sps – krátké, kolíčkovité senzily. (Jakubec et al., 2019)



Obr. 12 *Thanatophilus sinuatus*: pravá mandibula L3 v posteriorním (a) a ventrálním (b) pohledu a levá mandibula ve ventrálním (c) a posteriorním (d) pohledu. Uložení čelistí v pouzdře hlavy L3 ve frontálním pohledu (e). Detail nůžkových zubů a jejich abraze na pravé (f) a levé (g) mandibule L3 v posteriorním pohledu. Zkratky: at – apikální zub; lds – seta na laterodorzální ploše báze mandibuly; ms – seta na vnější laterální ploše ve střední části délky mandibuly; sat – subapikální zub. (Jakubec et al., 2019)



Obr. 13 *Thanatophilus sinuatus*: noha L3 v laterálním pohledu (a). Detail tarzálního drápu L3 (b), L2 (c) a L1 (d). Zkratky: fs – nejdelší článek stehenní kosti; ts – nejdelší článek trochanteru. (Jakubec et al., 2019)