ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA EKOLOGIE

Variabilita rychlosti vývoje u mrchožroutovitých brouků (Coleoptera: Silphidae).

The rate of development variability of carrion beetles (Coleoptera: Silphidae).

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Bakalant: Magda Ejemová

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

2016

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Magda Ejemová

Krajinářství

Název práce

Variabilita rychlosti vývoje u mrchožroutovitých brouků (Coleoptera: Silphidae).

Název anglicky

The rate of development variability of carrion beetles (Coleoptera: Silphidae).

Cíle práce

1. Shrnout dostupné informace o taxonomii, rozšíření a ekologii mrchožroutovitých brouků se zaměřením na druh Thanatophilus rugosus.
2. Vysvětlit metody měření rychlosti vývoje u hmyzu a jiných poikilotermních organismů včetně shrnutí nejvýznamnějších exogeních faktorů, které na ně mohou působit.
3. Vysvětlit různé metody výpočtu parametrů termálně sumačních modelů.
4. Popsat zdroje variability v rychlosti vývoje a navrhnout nejvhodnější metodiku pro kvantifikaci mezipopulační variability rychlosti vývoje u mrchožroutovitých brouků.

Metodika

Rešeršní činnost na téma rychlost vývoje a jeho variabilita u hmyzu a práce v citačních databázích.

Doporučený rozsah práce

30

Klíčová slova

Silphidae, ekologie, rychlost vývoje

Doporučené zdroje informací

Dixon A.F.G., Honek A., Keil P., Kotela M.A.A., Sizling A.L. & Jarosik V., 2008: Relationship between the minimum and maximum temperature thresholds for development in insects. Functional Ecology, 23: 257-264.

Chown S.L & Nicolson S.W., 2004: Insect Physiological Ecology: Mechanism and Patterns. Oxford University Press, Oxford, 254 pp.

Kipyatkov V.E. & Lopatina E.B., 2010: Intraspeciöc variation of thermal reaction norms for development in insects: New approaches and prospects. Entomologicheskoe Obozrenie, 89: 33-66.

Speight M.R., Hunter M.D. & Watt A.D., 2008: Ecology of Insects: Concepts and Applications. John Wiley & Sons, Oxford, 628 pp

---

Předběžný termín obhajoby

2015/16 LS – FŽP

Vedoucí práce

Ing. Pavel Jakubec

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 22. 7. 2015

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 4. 9. 2015

prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.

Děkan

V Praze dne 12. 04. 2016

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Ing. Pavla Jakubce, Ph.D., a že jsem uvedla všechny literární zdroje, z kterých jsem čerpala.

V Praze, dne 12. 4. 2016 ……

Poděkování

Na tomto místě, bych ráda poděkovala svému vedoucímu práce Ing. Pavlu Jakubcovi, Ph.D., za celkové vedení práce, vstřícnost, odborné rady, pozitivní přístup a poskytnuté zdroje. Poděkování patří také mé rodině, která mi byla oporou během mého celého studia.

Abstrakt

Tato práce je zaměřena na ekologii a rychlost vývoje hmyzu, se zaměřením na mrchožroutovité brouky (Coleoptera: Silphidae) z rodu *Thanatophilus*. Na dobu vývoje mají vliv biotické i abiotické podmínky. V práci se věnuji abiotickým podmínkám.

Z abiotických podmínek má vliv na rychlost vývoje teplota, vlhkost, fotoperioda, kvalita a množství potravy. Teplota má největší význam, který ovlivňuje fyziologické procesy uvnitř těla hmyzu. Vztah mezi teplotou a vývojem hmyzu lze popsat pomocí teplotních charakteristik. Mezi nejdůležitější charakteristiky patří spodní vývojový práh (T_0), při kterém může vývoj začít a suma efektivních teplot (SET), která je vyjádřena v denostupních, potřebných k dokončení určitého stadia ve vývoji.

Vztah mezi rychlostí vývoje a teplotou je popsán pomocí lineárních a nelineárních modelů. Nejjednodušším a nejčastěji používaným modelem pro zjištění spodního vývojového prahu je lineární model. Lineární model je výhodný pro svojí matematickou jednoduchost, ale pouze nelineární modely dokáží zjistit vývojovou teplotu nad rámec lineárních modelů.

Modely se využívají v různých oblastech, nejvíce ve forenzní entomologii nebo zemědělství. Tato práce také navrhuje metodiku pro budoucí studium rychlosti vývoje u mrchožroutovitých brouků. *Thanatophilus rugosus* patří mezi geograficky oddělené populace a je vhodný pro výpočet vývojových konstant (T_0 a SET).

Klíčová slova: Silphidae, rychlost vývoje, spodní vývojový práh, suma efektivních teplot

Abstract

This Bachelor's thesis is focused on ecology and rate of development of insects, with special focus on carrion beetles (Coleoptera: Silphidae), of the genus *Thanatophilus*. The process of the development is affected by both biotic and abiotic surroundings. My thesis is focused on the abiotic aspect.

Main influences on the rate of development in the abiotic surroundings have the temperature, moisture, photoperiod and the quality and amount of sustenance. Temperature is the most important of them all, as it influences the physiological processes inside of the insect's body. The relation between the temperature and rate of development can be described by temperature characteristics. Amongst the most important features are the lowest developmental threshold (T_0) at which the development begins and the sum of effective temperatures (SET), which is stated in diurnal mean temperatures that are needed for reaching certain stage of development.

The relationship between rate of the development and temperature can be described by linear or nonlinear models. The easiest and most commonly used model for figuring out the lower developmental threshold is the linear one. The linear model is convenient for its mathematical simplicity, but only the nonlinear models can show us the of development temperatures beyond the linearity.

These models are used in many different fields, but mostly in forensic entomology or the agriculture.

This thesis also suggests the methodology for future study of the rate of development variability for necrophagous beetle. *Thanatophilus rugosu*s between geographically separated populations and for calculation of its developmental constants (T_0 and SET).

Key words: Silphidae, rate of development, lower developmental threshold, the sum of effective temperatures

Obsah

1 Úvod 10

2 Cíle bakalářské práce 11

3 Literární rešerše 12

3.1 Čeleď Silphidae 12

3.1.1 Taxonomický systém 12

3.1.2 Charakteristika 13

3.1.3 Morfologie 13

3.1.4 Ekologie 18

3.1.5 Rozšíření 20

3.1.6 Ohrožení 21

3.2 Rod *Thanatophilus* Leach 1815 23

3.2.1 *Thanatophilus rugosus* Linnaeus 1758 23

3.3 Abiotické vlivy na rychlost vývoje hmyzu 25

3.3.1 Teplota 25

3.3.2 Termoregulace 26

3.3.2.1 Behaviorální chování 27

3.3.2.2 Fyziologické chování 28

3.3.2.3 Morfologie 31

3.3.2.4 Výhody termoregulace 32

3.3.2.5 Nevýhody termoregulace 32

3.3.3 Vlhkost a voda 32

3.3.4 Fotoperioda 33

3.3.5 Potrava 34

3.3.6 Diapauza 36

3.4 Rychlost vývoje v závislosti na teplotě 37

3.4.1 Denostupně 39

3.4.2 Matematické lineární modely 40

3.4.3 Matematické nelineární modely 42

3.5 Využití ve forenzní entomologii 47

4 Diskuze 48

5 Závěr 50

6 Seznam Literatury 51

1 Úvod

Hmyz (lat. *Insecta*) patřící do kmene členovců, žije na Zemi již stovky miliónů let. Na Zemi se postupem času změnily podmínky a hmyz se musel přizpůsobit. V minulých letech se nejvíce změnily teplotní podmínky a proto je teplota nejdůležitějším faktorem. Hmyz se vůči teplotě dělí na ektotermní a endotermní organismy. To znamená, že rychlost vývoje závisí na teplotě. Hmyz si vytvořil adaptaci na teplo, aby se s ním v extrémních podmínkách dokázal vypořádat a hlavně přežít.

Ve své práci jsem se zaměřila na rod *Thanatophilus* z čeledi Silphidae, kde jsem se pokusila popsat morfologii, ekologii a rozšíření čeledi Silphidae a druhu *Thanatophilus rugosus.*

Některé druhy jsou člověku prospěšné a to zejména ve forenzní entomologii. V práci jsem se pokusila popsat matematické modely, díky kterým můžeme zjistit, jak rychle se hmyz vyvíjí a v jaké fázi vývoje se právě nachází. Ve forenzní entomologii, tím můžeme určit, jak dlouho je jedinec mrtvý.

2 Cíle bakalářské práce

1. Shrnout dostupné informace o taxonomii, rozšíření a ekologii mrchožroutovitých brouků se zaměřením na druh *Thanatophilus rugosus*.
2. Vysvětlit metody měření rychlosti vývoje u hmyzu a jiných poikilotermních organismů včetně shrnutí nejvýznamnějších exogeních faktorů, které na ně mohou působit.
3. Vysvětlit různé metody výpočtu parametrů termálně sumačních modelů.
4. Popsat zdroje variability v rychlosti vývoje a navrhnout nejvhodnější metodiku pro kvantifikaci mezipopulační variability rychlosti vývoje u mrchožroutovitých brouků.

3 Literární rešerše

3.1 Čeleď Silphidae

3.1.1 Taxonomický systém

Řád: Coleoptera

Nadčeleď: Staphylinoidea

Čeleď: Silphidae (Latreille, 1806)

Podčeleď: Nicrophorinae (Kirby, 1837)

Rod: *Eonecrophorus* (Kurosawa, 1985)

Rod: *Nicrophorus* (Fabricius, 1775)

Rod: *Palaeosilpha* (Flach, 1890)

Rod: *Ptomascopus* (Kraatz, 1877)

Podčeleď: Silphinae (Latreille, 1806)

Rod: *Diamesus* (Hope, 1840)

Rod: *Necrodes* (Leach, 1815)

Rod: *Ablattaria* (Reitter, 1885)

Rod: *Aclypea* (Reitter, 1885)

Rod: *Dendroxena* (Motschulsky, 1858)

Rod: *Heterosilpha* (Portevin, 1926)

Rod: *Heterotemna* (Wollaston, 1864)

Rod: *Necrophila* (Kirby & Spence, 1828)

Rod: *Oiceoptoma* (Leach, 1815)

Rod: *Oxelytrum* (Gistel, 1848)

Rod: *Phosphuga* (Leach, 1817)

Rod: *Ptomaphila* (Kirby & Spence, 1828)

Rod: *Silpha* (Linnaeus, 1758)

Rod: *Thanatophilus* (Leach, 1815) (Růžička & Schneider, 2003)

3.1.2 Charakteristika

Sikes (2005) uvádí, že čeleď Silphidae (mrchožroutovití) patří mezi čeleď s největší biomasou a jsou nejviditelnější z nadčeledi Staphylinoidea. Šustek (1981) tvrdí, že se jedná o poměrně malou, avšak různorodou skupinu. V této skupině je zatím celosvětově popsáno 183 druhů (Sikes, 2008).

Tuto čeleď, která celkově obsahuje 13 rodů, rozdělujeme na dvě základní podčeledi:

1. Silphinae
2. Nicrophorinae

Největší druhovou diverzitu můžeme vidět u podčeledi Silphinae.

V Evropě žije 45 druhů (Šípková & Růžička, 2009), přitom v severní Evropě se ví o 28 druzích: 11 druhů Nicrophorinae a 17 druhů Siphinae(Ratcliffe, 1996).

Podčeleď Nicrophorinae je vzácná v teplejších klimatech, jako jsou například tropické lesy, pouště- tato ekologická omezení, do jisté míry omezují jejich výskyt, v místech jako je Afrika, Austrálie a Tibet.

Podčeleď Silphinae je mnohem rozšířenější na kontinentech bývalé Gondwanské oblasti, proto mají větší diverzitu (Sikes, 2008). Většina Silphidae je nekrofágních (tedy mršiny žeroucí), někteří z nich mohou být i fytofágové (býložravci) nebo zoofágové (predátoři). Jsou zodpovědni za recyklaci a navrácení základních prvků do ekosystému. Proces rozpadu je účinný a přírodní systém, ve kterém jsou suroviny mrtvých organismů při konzumaci navráceny přímo do energie živých organismů (Ratcliffe, 1996). Podle Lawrence a Newtona (1982) jsou Silphidae nejasnou definovanou skupinou.

3.1.3 Morfologie

Jedná se o drobné, středně velké až velké brouky s velikostí 7- 45 mm (obvykle 12-20 mm) (Sikes, 2005). Tělo mají oválné, ploché nebo mírně klenuté (Šustek, 1981). Zbarvení u většiny druhů je matně černé až šedé.

Většina druhů z podčeledi Nicrophorinae má jasně oranžové zbarvení na krovkách, které může sloužit jako výstražné zbarvení nebo jako mimikry (napodobení jiného organismu, kvůli obraně proti predátorům) (Ratcliffe, 1996). Tělo je z horní strany většinou holé, spodní strana bývá často ochlupená. Podčeledi jsou velice odlišné, hlavně ve tvaru těla (Šustek, 1981).

Hlava je u většiny mírně protáhlá, kusadla jsou silná, zahnutá, někdy zakončena dvěma zuby. Čelistní makadla (palpus maxillaris) jsou čtyřčlenná nebo pysková tříčlenná. Na předním okraji horního pysku (labrum) se často vyskytuje porost z husté řádky dlouhých tuhých brv (Šustek 1981). Na hlavě chybí jednoduché oči (Mroczkowski, 1955). Podčeleď Silphidae má složené oči (oculus compositus), které jsou velké a vystupují do stran.

Čelní štítek (klypeus) je od předního okraje čela často oddělený příčným švem (Šustek, 1981). Tykadla jsou tvořena jedenácti segmenty a nachází se na boční straně hlavy. Osmý až jedenáctý článek tvoří často paličku (Zahradník, 2008). Tato palička je u podčeledi Silphinae kyjovitá a u podčeledi Nicrophorinae paličkovitá. Často mají povrchové smyslové orgány (senzily), které se vztahují pouze na tři vrcholové segmenty (Sikes, 2008).

Štít (pronotum) je příčně oválný, polokruhovitý nebo čtvercovitý, zřídka srdčitý (Šustek, 1981). Je to velký pohyblivý předohrudní článek, který je jen zřídka hustě ochlupený, většinou bývá holý (Sikes, 2005).

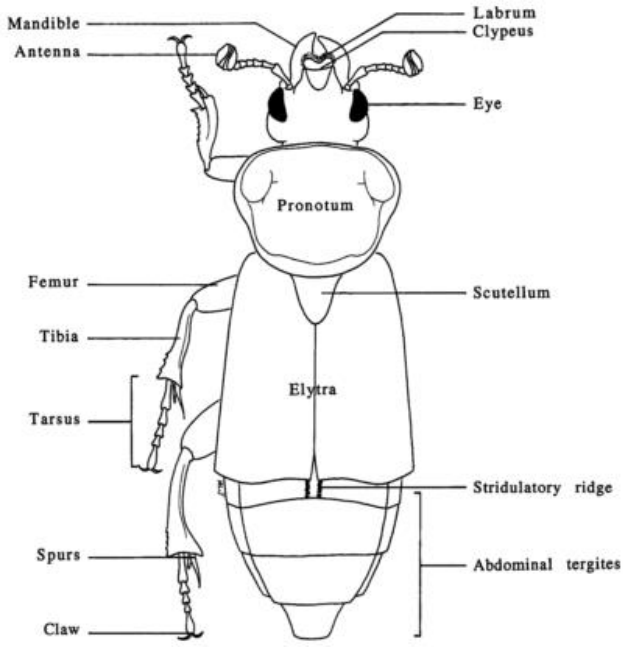
Štítek (scutellum) je často velmi velký, seshora je vždy dobře viditelný. Většinou bývá trojúhelný, pětiúhelný a na špici zaoblený.

Krovky (elytrae) pokrývají celý zadeček nebo jsou vzadu uťaté. Na krovkách jsou často vyvinuta tři podélná žebra, výjimečně jsou na krovkách podélné řádky teček (Šustek, 1981). Krovky většiny druhu u podčeledě Nicrophorinae mají obvykle široké barevné pruhy nebo skvrny, rozprostírající se bočně do zahnutých okrajů krovek (epipleury), které při pohledu shora nejsou vidět (Sikes, 2005).

Předohruď (prothorax) a středohruď (mezothorax) je jen o málo delší než kyčle (coxa). Zadohruď (metathorax) je dlouhá (Šustek, 1981), nese třetí pár nohou a pár blanitých křídel schovaných pod krovkami (Tomečková, 2015). Blanitá křídla jsou vyvinuta jen u některých druhů.

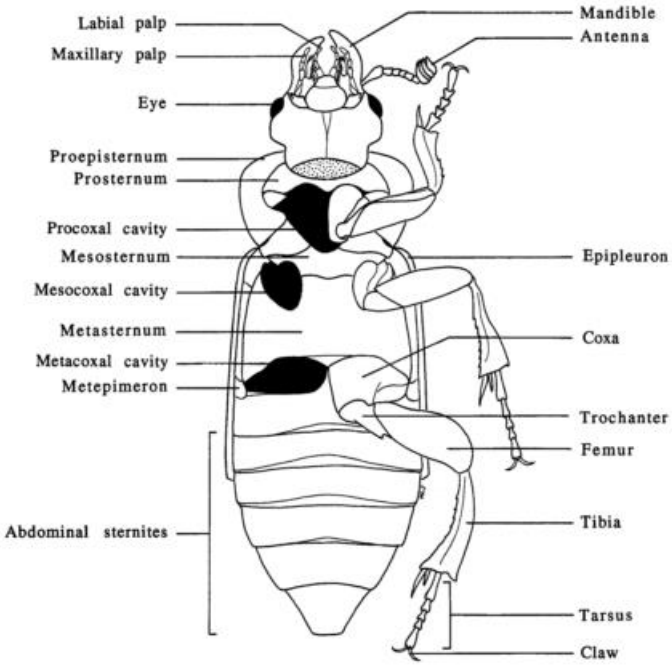
Kyčle (coxa) jsou velké, zpravidla kuželovité (Šustek, 1981). Tělo má břišní část, která není viditelná mezi zadními kyčlemi, ale je viditelná u kyčlí středního páru nohou (metacoxae) (Ratcliffe, 1996). Přední a zadní stehna (femur) jsou normální, zadní stehna bývají u samců zesílena. Chodidla (tarsus) jsou vždy pětičetná a u některých druhů jsou přizpůsobena k hrabání.

Zadeček (abdomen) je složen ze šesti, občas z pěti pohyblivých článků. Zadní okraje článků jsou pokryty krátkými štětinami. Na pátém zadečkovém článku (tergitu) z hřebení strany je vyvinut stridulační orgán, kterým brouci z podčeledi Nicrophorinae vytváří zvuk. Silphinae tento orgán nemají (Šustek, 1981). Na obrázku č. 1 a č. 2 můžeme vidět stavbu těla dospělce z podčeledi Nicrophorinae (Ratcliffe, 1996).



Obr. č. 1 Dorsální strana dospělce z podčeledi Nicrophorinae.

mandible (kusadla), antenna (tykadla), femur (stehno), tibia (holeň), tarsus (chodidlo), spurs (ostruhy), claw (drápky), labrum (horní pysk), clypeus (čelní štít), eye (oko), pronotum (štít), scutellum (štítek), elytra (krovky), stridulatory ridge (stridulační orgán), abdominal tergites-tergity (články zadečku) (Ratcliffe, 1996).



Obr. č. 2 Ventrální strana dospělce z podčeledi Nicrophorinae.

labial palp (pyskové makadlo), maxillary palp (čelistní makadla), eye (oko), proepisternum (episterma předohrudi), prosternum (předohruď), procoxal cavity (kloubní jamky předních kyčlí), mesosternum (středohruď), mesocoxal cavity (kloubní jamky středních kyčlí), metasternum (zadohruď), metacoxal cavity (kloubní jamky zadních kyčlí), abdominal sternites- sternity (články zadečku), epipluron (epipleura krovek), coxa (kyčel), trochanter (přikyčlí) (Ratcliffe, 1996).

Larvy jsou protáhlé, zploštělé a aktivní. Délka těla bývá 12-40 mm. Larvy můžeme dělit na dva druhy:

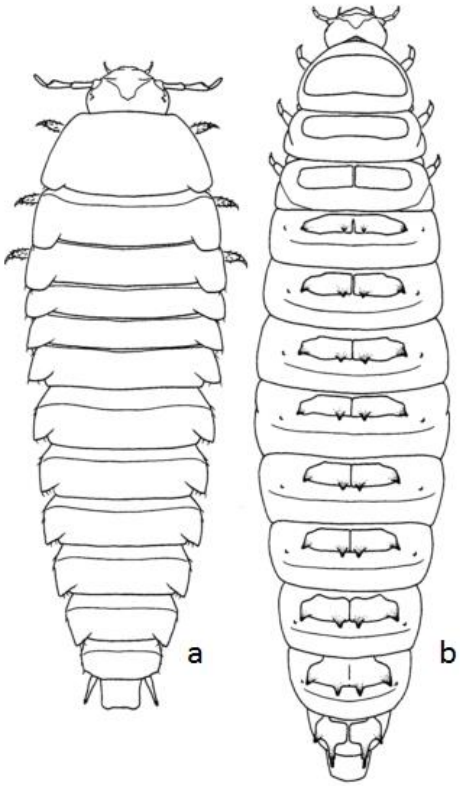
1. Kampodeiformní, které vidíme u podčeledi Silphinae,
2. Eruciformní, které vidíme u podčeledi Nicrophorinae (viz Obr. č. 3) (Sikes, 2005).

Hlava má vyvinutou čelist, kde kusadla směřují dopředu v ose těla (prognathous) (Sikes, 2005). Larva Silphinae má šest pigmentovaných jednoduchých očí a larva Nicrophorinea pouze jedny nepigmentované jednoduché oči. Obě podčeledi mají oči na každé straně (Sikes, 2008). Tělo je s řídkým ochlupením (vestiture) a s krátkými jednoduchými nebo roztřepenými štětinami (setae) na

zadečkovém článku. Zadeček má 10 článků. Nohy mají krátké a první dva páry kratší.

Larvy Silphinae mají barvu těla tmavou a to většinou černou nebo nahnědlou. Povrch těla silně pigmentovaný a sklerotizovaný (zpevněný), anální lalok s jemnými zuby. Hřbetní sklerity silně rozšířené do stran tak, že seshora kryjí jednotlivé články těla.

Larvy Nicrophorinae mají barvu krémově bílou. Povrch těla lehce pigmentovaný a nesklerotizovaný (nezpevněný), s výjimkou hlavy a nohou. Análního lalok bez zubů a hřbetní sklerity mají malé. Jednotlivé články hrudi a zadečku nejsou hřbetními sklerity přikryté (Šustek, 1981; Sikes, 2008)



Obr. č. 3 a- typ larvy z podčeledi Silphinae, b- typ larvy z podčeledi Nicrophorinae (Ratcliffe, 1996).

3.1.4 Ekologie

Je velice běžné, že potrava brouků i larev je do určité míry stejná. Lze mezi nimi rozlišit tři velké základní skupiny.

1. Fytofágové (býložravci),
2. Karnivorní (dravé)/Nekrofágové (mršiny žroucí),
3. Omnivorní (všežraví).

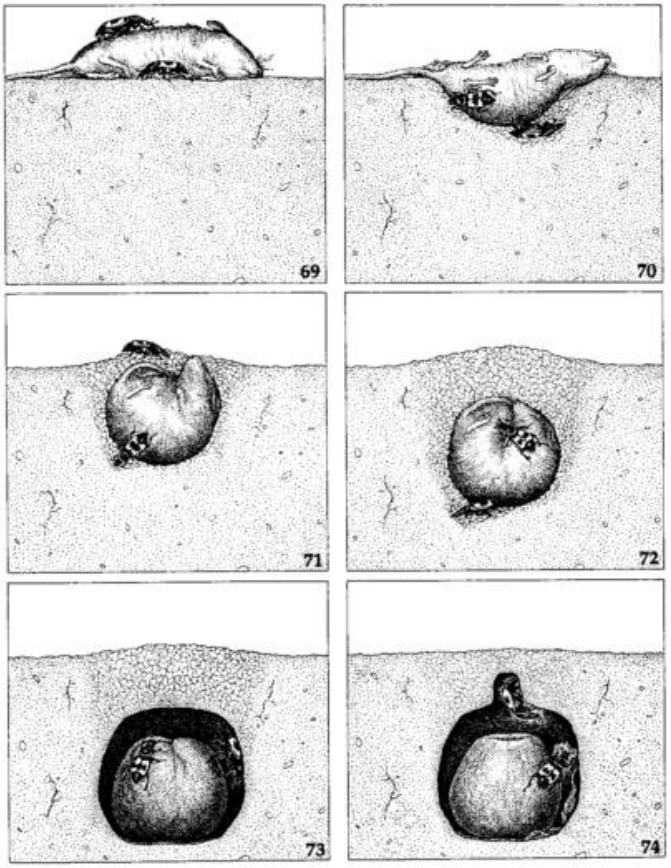
Čeleď Silphidae patří především do skupiny dravých a nekrofágních . Živí se zdechlinami nebo tlejícími živočišnými organismy, popřípadě rostlinnými látkami (Zahradník, 2008). Většina z nich je aktivní v noci nebo při soumraku (při západu nebo východu slunce), aby se vyhnuli predaci, například ptáků. Typ mršiny (věk a velikost), je důležitým parametrem (Sikes, 2008). Většina dospělých larev se živí oportunisticky (přizpůsobuje se okolnostem). Brouci plní životně důležitou funkci v ekosystému (Sikes, 2005). Slouží tak jako zdravotní policie (Peck & Anderson, 1985). K hledání své potravy používají čichový systém umístěn na tykadlech (Dekeirsschieter et al., 2013), který je upraven pro detekci vůně nedávno zemřelých organismů. Jestliže sameček objeví vhodnou mršinu pro reprodukci, začne vysílat sexuální feromon, který přitahuje samičku (Ratcliffe, 1996). Reprodukce bývá dvojího typu:

1. Bez rodičovské péče, kdy jsou kladená vajíčka opuštěna,
2. S rodičovskou péčí, kdy se v larválním vývoji dospělí starají o své potomky (Sikes, 2005).

Brouci z podčeledi Silphinae jsou aktivní především v noci, což může být jejich strategie, jejímž cílem je snížit konkurenci např. mouchy, která je primárně aktivní přes den (Ratcliffe, 1996). Objevují se obvykle na větších kusech mršin, převážně 300 a více gramů, protože takto velké kusy mršin poskytují dostatečný zdroj potravy pro velké množství brouků. Dospělci i larvy se především živí rozkládajícími se živočišnými tkáněmi (Šustek, 1981). Samičky jsou semelparní (mají pouze jeden reprodukční cyklus). Vajíčka snáší na povrch půdy, nebo těsně pod povrch půdy v blízkosti mršiny. Vejce se líhne po 4 - 5 dnech. Larvy se poté krmí zůstatkem mršiny nebo ostatním hmyzem, například larvami much. Larva má

tři instary (Ratcliffe, 1996). Podčeleď Silphinae patří do první skupiny reprodukčního vývoje, tudíž neposkytují žádnou rodičovskou péči. Kolonizují na těle během časné nebo při střední fázi rozkladu. Mohou také soutěžit s Nicrophorinae o těla malých obratlovců, nejenom kvůli reprodukci, ale také kvůli krmivu (Sikes, 2008). Zajímavý je rod *Thanatophilus*, který dokáže nalézt mršinu velmi brzy, již po 24 hodinách od smrti živočicha. Ovšem tento fakt byl zatím zjištěn pouze u jihoafrických druhů (Midgley & Villet, 2009).

Podčeleď Nicrophorinae má různou časovou aktivitu. Některé druhy jsou více aktivní v průběhu jara, zatímco ostatní druhy jsou aktivní v létě, menšina je aktivní na podzim. Jsou proslulé tím, že pohřbívají malé (‹ 300 g) mršiny pod povrch půdy (viz Obr. č. 4). Pohřbívání je z mnoha důvodů důležité. Například jednou z výhod je snížení konkurence zdroje potravy, k druhé výhodě můžeme přiřadit odstranění možnosti vzniku chorob (Ratcliffe, 1996). Po pohřbení těla cca 10 - 20 cm pod půdu, odstraní kůži (srst nebo peří) a zbytek vytvarují do kompaktní kuličky. Díky ústním a análním sekretům naočkují zdechlinu a ta má kvůli antimikrobiální vlastnosti naočkování pomalejší proces rozkladu. Samice v podzemí vytvoří nad mršinou komoru, do které naklade 10 - 50 vajíček. Larvy dostávají rodičovskou péči po celou dobu larválního vývoje, která se skládá: z rozsáhlé péče, krmení svých potomků, ochrana před predátory, ochrana před obtěžováním jiných brouků. Samice zůstává s potomky až do úplného larválního vývoje (1 - 4 týdny), zatímco samec je opouští o několik dní dříve. V případě, že vrh je příliš velký pro úspěšný rozvoj, mohou dospělci regulovat počet jedinců kanibalismem. Zabíjejí menší larvy během 24 hodin po vylíhnutí (Ratcliffe, 1996).



Obr. č. 4 Zahrabávání mršiny párem brouků z podčeledi Nicrophorinae (Ratcliffe, 1996).

3.1.5 Rozšíření

Čeleď Silphidae má celosvětové rozšíření. Především převládá v holarktických oblastech. Celkově však mají nízkou globální druhovou diverzitu (Jakubec & Růžička, 2015). Za střed jejich výskytu se považuje palearktická oblast. V tropických oblastech jsou vzácní nebo úplně chybí, protože jsou konkurenčně vytlačeni. Vyskytují se ve všech nadmořských výškách, což znamená, že v tomto ohledu nejsou indisponováni (Šustek, 1981). Podčeleď Silphinae je rozšířena po celém světě kromě Antarktidy. Nejvíce se vyskytuje v mírném pásu (Sikes, 2005). Zdá se, že podčeleď Silphinae má větší toleranci k teplejšímu podnebí než podčeleď Nicrophorinae. Současně s touto tolerancí má podčeleď i větší diverzitu. Jednotlivé druhy mají různé požadavky na stanoviště. Některé jsou podřízeny lesnímu biotopu, kdež to jiné druhy preferují otevřené stanoviště (luční druhy) (Petruška, 1964). Jakubec & Růžička (2015) se domnívají, že výskyt je vázán na typ půdy. Brouci se také mohou vyskytovat sezónně na stanovišti (biotopu), aby omezili konkurenci. Důležité je, že

druhy spolu můžou žít na stejném stanovišti, díky odlišnému výběru velikosti mršin si vzájemně nekonkurují (Anderson, 1982).

3.1.6 Ohrožení

Jednou z nejzávažnějších hrozeb je úbytek biodiverzity na celé planetě. Přispívají k tomu různé přirozené procesy, ale v posledních letech může nejvíce za úbytek organismů působení člověka. Člověk se v posledních letech snaží regulovat zásah do přírody, což ale neznamená, že by přestávalo vymírání druhů. V největší míře toto tvrzení platí u malých skupin a u mikroskopických organismů, mezi něž patří i skupina bezobratlých živočichů. Musíme tedy poukázat na to, že i když organismy nevidíme, přesto tu s námi žijí a mají veliký ekologický význam (Miko, 2005).

Díky Červeným seznamům můžeme soustředit pozornost k záchraně významných druhů ve volné přírodě a přijetí opatření k eliminaci faktorů, které je ohrožují. Nejlépe zajišťujeme ochranu organismů formou ochrany dostatečně velkých území, jako je například rezervace nebo národní park (Miko, 2005). Červené seznamy mohou být prvotním zdrojem k druhové ochraně nebo podkladem pro vyhlášení zvláště chráněných druhů. Pro naši přírodu, konkrétně pro bezobratlé živočichy, byla vypracována celá řada dílčích Červených seznamů. Ty se však věnují jen menším taxonomickým skupinám, ve kterých nejsou uvedeny aktuální kategorie ohroženosti podle pravidel IUCN (Světový svaz ochrany přírody). V České republice existuje jen jedna červená kniha pro Českou a Slovenskou republiku (Škapec, 1992), která vybírá 188 reprezentativních druhů (Farkač, Král & Škorpík, 2005). Musíme zdůraznit, že červené seznamy ohrožených druhů nejsou nikde na světě právní normou. Jsou pouze informačním zdrojem pro tvorbu legislativních nástrojů, v našem případě vyhlášky Ministerstva životního prostředí (MŽP).

Seznam dělí druhy do několika kategorií:

1. kriticky ohrožený,
2. ohrožený,
3. zranitelný; souhrnně obecně ohrožený.
1. vyhynulý,

2. vyhynulý v přírodě; souhrnně vyhynulý nebo vyhubený.

1. téměř ohrožený,

2. málo dotčený; souhrnně méně ohrožený (Plesník, 2005).

Regionálně vyhynulý (regionally extinct) taxon, je vyhubený nebo vyhynulý pouze na některých částech Země (Růžička, 2005). Ohrožený je taxon, který čelí rizikům velmi velkému nebezpečí vyhynutí ve volné přírodě. Taxon je zranitelný, když čelí velkému nebezpečí vyhynutí ve volné přírodě. Téměř ohrožený je, jestliže téměř splňuje kritéria nebo je v budoucí blízkosti splní pro kategorie kriticky ohrožený, ohrožený nebo zranitelný (Plesník & Cepáková, 2005).

Čeleď Silphidae

Z území České republiky je zařazeno devět druhů (38% z celkového počtu) do uvedených kategorií, zbytek druhů je mírně rozptýlen po našem území (Šustek, 1981; Růžička, 2005).

Pro území ČR:

- **vymizelý – regionally extinct (RE)**

Thanatophilus dispar (Herbst, 1793) – mrchožrout [Silphidae]

- **ohrožený – endangered (EN)**

Aclypea souverbii (Fairmaire, 1848) – mrchožrout [Silphidae]

- **zranitelný – vulnerable (VU)**

Ablattaria laevigata (Fabricius, 1775) – mrchožrout [Silphidae]

Aclypea undata (O.F.Müller, 1776) – mrchožrout [Silphidae]

Nicrophorus antennatus (Reitter, 1884) – hrobařík [Silphidae]

Nicrophorus germanicus (Linné, 1758) – hrobařík největší [Silphidae]

Nicrophorus vestigator Herschel, 1807 – hrobařík [Silphidae]

- **téměř ohrožený – near threatened (NT)**

Nicrophorus sepultor Charpentier, 1825 – hrobařík [Silphidae]

Silpha tyrolensis Laicharting, 1781 – mrchožrout [Silphidae] (Růžička, 2005).

3.2 Rod *Thanatophilus* Leach 1815

Rod obsahuje 24 druhů (Sikes, 2008), je rozšířen v celé holarktické oblasti (Šustek, 1981). Vyskytuje se v Evropě, jižní Africe, severní Americe, severním Mexiku a v Asii. Pokud se vyskytují v jižnějších zeměpisných šířkách, lze je spíše nalézt ve vyšších nadmořských výškách (Šustek, 1981; Peck & Anderson, 1985; Ratcliffe, 1996). Rod *Thanatophilus* se vyznačuje plochým tmavým tělem, malýma očima, vzdálenými zadními kyčlemi a ochlupením čela, které směřuje dozadu, šikmo dovnitř (Šustek, 1981; Ratcliffe, 1996). Na hlavě je tykadlová palička se třemi články. Štít je nepravidelně ochlupený. Mezi ochlupením zůstávají holá, zpravidla mírně vyvýšená místa nebo skupinky černých chloupků. Krovky mají tři žebra. V zadní třetině krovek se vyskytuje příčná boule (Šustek, 1981; Ratcliffe, 1996).

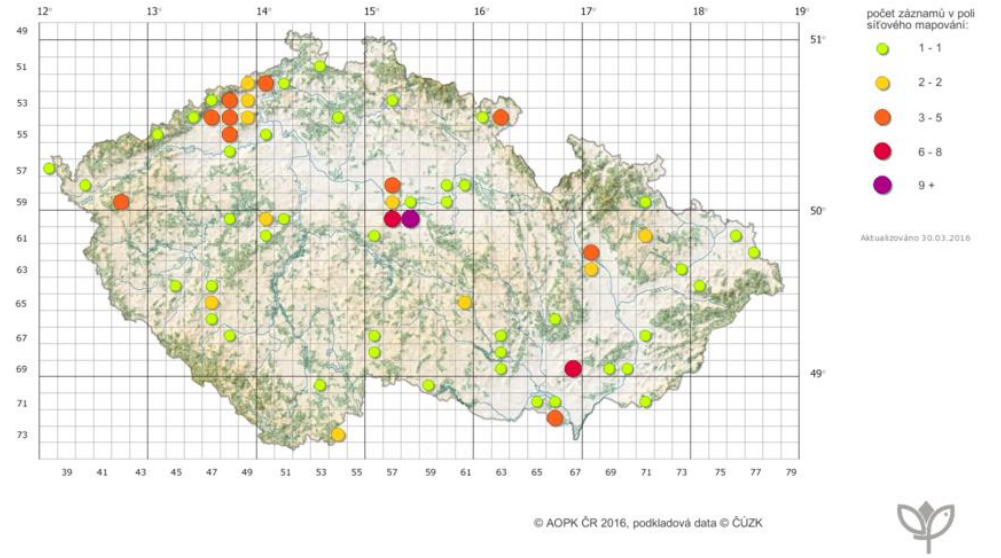
3.2.1 *Thanatophilus rugosus* Linnaeus 1758

U tohoto druhu jsou krovky černé a nepatrně širší než štít. Hlava je tečkovaná s hustým a dlouhým žlutým ochlupením. Štít bývá zprohýbaný, šedavě ochlupený v prohlubních. Žebra na krovkách jsou mírně vlnitá a do oblouků vln zasahují nepravidelné příčné vyvýšeniny. Žebra a vyvýšeniny jsou lesklé, zatímco prostory mezi žebry a vyvýšeninami jsou řídce tečkované a matné. Délka těla je cca 11 mm, šířka krovek cca 6 mm a šířka štítu cca 5 mm. Samci mají špice krovek zaokrouhlené, samičky lalokovitě protažené. Sedmý tergit (hřbetní destička) u samců vzadu rovný a u samičky trojnásobně vykrojený. U samiček je až předposlední sternit vykrojený (Šustek, 1981).

Tento druh se vyskytuje v otevřeném terénu na bezlesých biotopech, od nížin až do hor, většinou po horní hranici lesa. Můžeme ho spatřit od dubna do října, přičemž výskyt vrcholí v květnu, červenci a září. Tento druh můžeme najít na mršinách (nekrofág), ale někdy i také pod výkaly. Tento druh má dobrou pohyblivost a citlivý čich, proto může nalézt mršinu velmi brzy i ze širokého okolí (Petruška, 1964; Šustek, 1981; Zahradník, 2008). Za 24 hodin je schopen se přemístit o 350 - 375 m (Petruška, 1964). Během roku má tři generace (Petruška, 1964; Šustek, 1981).

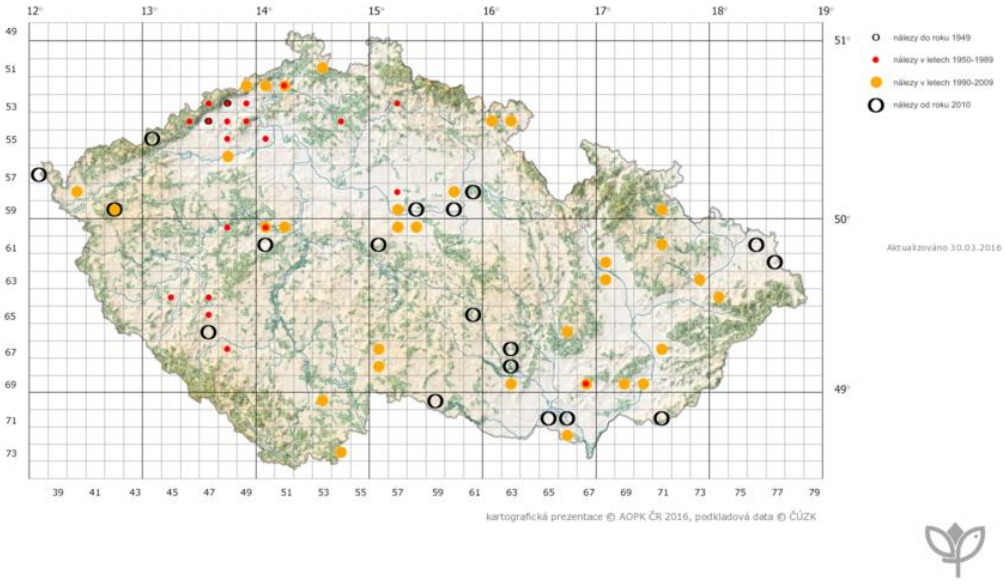
Je rozšířen v palearktické oblasti, tj. v celé Evropě, střední až severní Asii a v severní Africe (Růžička & Schneider, 2003). Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, dále jen AOPK ČR provedla síťové mapování (aktualizováno 30. 3. 2016),

podle kterého je nejčastěji hlášen v České republice v Ústeckém a Středočeském kraji (viz Obr. č. 5).



Obr. č. 5 Přehledová mapa rozšíření po České republice (AOPK ČR, 2016).

Mapování v České republice bylo prováděno v letech 1949, 1950 – 1989, 19990 – 2009 a od roku 2010 až do současnosti (viz Obr. č. 6). Je zřejmé, že se nálezy pomalu zvyšují a to pravděpodobně kvůli zájmu o tento druh nebo čeleď samotnou.



Obr. č. 6 Přehledová mapa mapování v České republice v letech od roku 1949 do roku 2016 (AOPK ČR, 2016).

3.3 Abiotické vlivy na rychlost vývoje hmyzu

3.3.1 Teplota

Teplota organismu je kvantitativní měřítko kinetické energie. Určuje kapacitu tepla mezi organismem a prostředím. V případě, že organismus má stejnou teplotu jako jeho prostředí, jsou v teplotní rovnováze. V reálném světě organismy zřídka vstoupí do tepelné rovnováhy s jejich prostředím. V případě, že se organismus a životní prostředí liší v teplotě, začne teplejší subjekt ztrácet své teplo, aby se stal chladnějším. K této ztrátě tepla dochází díky různým fyzikálním procesům, jejichž důležitost se liší vůči prostředí. Pohyb na Zemi v kombinaci se slunečním zářením řídí kontinuální redistribuci tepla na celé planetě. Živé organismy se musí vypořádat s tepelnými změnami, které vyplývají z několika faktorů: otáčení Země kolem své osy, atmosférické podmínky, sezónní změny teplot v důsledku sklonům Země. Například změny v atmosférických a oceánských cirkulací jako jev ENSO, El Niňo nebo La Niňa (Angilletta, 2009).

Preference pro žití při vysokých teplotách (v teplých oblastech) se nazývá termofílie (schopnost organismu roste při vysoké teplotě), zatímco sklon na nízké teploty je psychrofílie (schopnost organismu růst a množit se při nízkých teplotách, v rozmezí od -20 °C do 10 °C).

Tělesná teplota většiny hmyzu je spojena se změnami okolních teplot. Hmyz je ektotermní nebo endotermní.

Ektotermní znamená, že tělesná teplota živočichů je závislá na okolní teplotě, tzn. teplota okolí = teplota těla. Tyto organismy jsou obecně nazývané heterotermní. Pomocí slunečního záření regulují tělesnou teplotu, ale jsou zde i organismy využívající energii substrátu pro regulaci tělesné teploty (tzv. thigmotherms). Hlavním metabolickým nákladem je přeprava organismu před slunečním zářením do stínu. Tento problém znamená pro organismus, že je stále závislý na zdroji tepla. Tento problém vyřešily endotermické organismy (Chapman, 1998; Sanborn, 2008).

Endotermní je organismus, který je závislý na tepelné energii vytvořené vlastním metabolismem. Obecně nazýváme homoiotermní. Zdrojem tepla u endotermického hmyzu je letové svalstvo. Hmyz zvýší tvorbu tepla přes letové svalstvo do rozsahu potřebného pro aktivitu. K teplu může dojít chvěním, které lze

pozorovat před vzletem. Teplota těla u endotermního hmyzu je zaznamenaná více než 35°C nad okolní teplotou. Využití metabolické energie pro termoregulaci osvobozuje endotermické organismy z možných ekologických omezení na různých činnostech (Chapman, 1998; Sanborn, 2008).

Vliv teploty na metabolismus studenokrevných organismů může vysvětlit jeho účinky na rychlost a vývoj v čase (Nedvěd, 2009). Rychlost vývoje je recipročí k délce vývoje. Druhy adaptované na chladnější teploty mají jiné teplotní optimum pro životně důležité procesy jako je například růst a reprodukce. Adaptace ze strany hmyzu na lokální teploty mohou také zahrnovat změny ve fenologii (základní životní projevy v závislosti na změnách počasí) a morfologii. Jako nevýhodou života při vyšších teplotách je to, že dochází ke snížení životnosti (Speight, Hunter & Watt, 1999).

3.3.2 Termoregulace

Teplota je fyzikální složkou životního prostředí, která má vliv na organismy od pod buněčné úrovně až po populace (Sanborn, 2008). U hmyzu, stejně jako u jiných živočichů, ovlivňuje tělesná teplota rychlost energetického výdeje, rychlost s jakou mohou být živiny umístěny a vypotřebovány, rychlost růstu a schopnost utéci před dravci (Heinrich, 2009). Pro většinu hmyzu jsou enzymatické aktivity, funkce tkání a chování celého hmyzu je optimální při relativně vysoké teplotě, často v rozmezí 30 - 40 °C (Chapman, 1998). Buňky jsou jednotky chemických reakcí a chemické reakce jsou závislé na teplotě. Aktivita enzymů, jedinců a populací závislý na teplotě. Bylo prokázáno, že teplota představuje důležitý vliv na všechny aspekty života hmyzu (Sanborn, 2008).

Termoregulace odkazuje na schopnost regulovat tělesnou teplotu, která nejlépe slouží k přežití a rozmnožování. Mezi hlavní faktory zahrnujeme tělesnou hmotnost a přístup k externímu nebo internímu zdroji tepla (Heinrich, 2009). Rychlost vývoje omezuje biogeografickou oblast jejich výskytu a určuje, kdy druh může být aktivní (Sanborn, 2008). Z větší části je hmyz příliš malý, na to, aby byl schopen výrazně zvýšit nebo regulovat svou tělesnou teplotu o vnitřní výrobu tepla. Některé druhy hmyzu jsou dostatečně velké, že spolu s jejich letovým metabolismem, by mohly snadno způsobit přehřátí. U většiny hmyzu se vyvinuly komplikované mechanismy pro termoregulaci, sloužící k zahřátí nebo pro ochlazení těla (Heinrich, 2009). Jsou

dvě strategie pro všechny organismy, jak se vypořádat s teplotou, mohou být thermoconformer nebo termostat (Sanborn, 2008).

Thermoconformer je organismus, který umožňuje svou tělesnou teplotu regulovat a je zhruba stejná s teplotou okolního prostředí. Například, velmi malý hmyz vyměňuje teplo s okolím tak rychle, že jeho tělesná teplota se vždy přiblíží k teplotě okolního prostředí. Noční hmyz s nízkým metabolismem musí být schopen zvýšit tělesnou teplotu nad okolní podmínky. Hlavním problémem je, že enzymy musí být schopny pracovat ve větším rozsahu teplot, než enzymy u termostatu. To znamená, že enzymy jsou méně účinné v určité teplotě. Organismus se snaží metabolickou energií regulovat teplotu těla (Sanborn, 2008).

Termostat je organismus, který udržuje tělesnou teplotu v omezeném rozsahu bez ohledu na změny v teplotě okolního prostředí. Termostat má výhodu zachování svých enzymů a fyziologického systému v rozmezí teplot, ve kterých působí nejúčinněji. Využívá čas nebo metabolickou energii potřebnou k udržení jejich tělesné teploty v určitém teplotním rozmezí (Sanborn, 2008; Angilletta, 2009).

K termoregulaci může docházet prostřednictvím behaviorálního chování, fyziologických mechanismů nebo morfologií (Sanborn, 2008).

3.3.2.1 Behaviorální chování

Behaviorální mechanismy jsou metabolicky stálé a produkují okamžitý výsledek (Sanborn, 2008). Z tohoto důvodu je důležité chování, které využívá teplotu vzduchu, pohyb vzduchu a sluneční záření. Všechny mechanismy chování závisí na dostupnosti slunečního záření (Chown & Nicolson, 2004). Hmyz se snaží vyhnout extrémním teplotám. Při teplotách nad 44 °C se blíží k horní smrtící teplotě. V normálním rozmezí teplot, ve kterých je hmyz aktivní, mají tendenci zůstat na poměrně dlouho dobu. Tendence zůstat v klidu v tomto výhodném rozmezí, může být považováno za výhodnou strategii (Chapman, 1998). Mezi velmi jednoduché formy chování, patří pendlování mezi slunečním zářením a stínem (Sanborn, 2008). Liší se také držení těla a orientace ke Slunci (Chapman, 1998). V případě, že hmyz má nízkou tělesnou teplotu, bude se vyskytovat v exponovaném místě a získá teplo ze slunečního záření. Často se orientují kolem své osy, tak že tělo je kolmo ke slunečnímu záření s cílem maximalizovat zahřívání. Naopak, když hmyz má

zvýšenou tělesnou teplotu, bude se snažit najít stinné místo a ztrácet tělesnou teplotu do okolního prostředí. Také se může orientovat rovnoběžně se slunečním zářením, což minimalizuje exponovanou povrchovou plochu (Sanborn, 2008). Kobylky a brouci používají tyto metody k zahřívání (Heinrich, 2009).

Jedna z výhod malého hmyzu je právě jeho velikost. Vysoký poměr povrchu těla k hmotnosti znamená, že mohou využívat mikroklima v rámci biotopu, díky rychlé tepelné výměně v životním prostředí. Mikrohabit je dalším behaviorálním mechanismem termoregulace. Například, pouštní hmyz může změnit svojí teplotu, tím, že vybere konkrétní mikrohabit v prostředí nebo využije pohyb v podzemí pro ochlazení své tělesné teploty. Hmyz také využívá vertikální životní elementy například vítr, k optimalizaci okolních podmínek, ve kterých se nachází (Sanborn, 2008).

Stilting je chování u některých brouků a kobylek a projevuje se tím, že, když je jejich tělesná teplota nízká přitisknou své tělo až na zem a absorbují teplo ze země. Když se jejich tělesná teplota pomalu začne zvyšovat, rozšíří své nohy, poté zvednou své tělo vysoko od země jak je to jen možné. Tyto typy mechanismů, jsou používány u endotermních a ektotermních organismů (Sanborn, 2008).

3.3.2.2 Fyziologické chování

K fyziologickému chování může dojít prostřednictvím endotermních organismů. Zahrnuje vnitřní výrobu tepla nebo ztrátu tepla. Do vnitřní výroby tepla patří svalový třes. Do ztráty tepla patří chlazení odpařováním (Chapman, 1998; Heinrich, 2009).

Vnitřní výroba tepla

Tělesná teplota hmyzu je vždy odrazem okolních podmínek ve spojení se zdrojem tepla, které může být vyrobeno pomocí metabolické aktivity (Chapman, 1998). Hmyz obecně používá teplo generované při letu, kdy využívá své letové svalstvo ke zvýšení tělesné teploty. Letové svalstvo je dobrým zdrojem tepla, protože tvoří významnou část své tělesné hmotnosti a kmitání při vysokých frekvencích produkuje značné množství tepla (Chapman, 1998; Sanborn, 2008). Každá svalová aktivita produkuje teplo, ale vzhledem k malé velikosti svalů a vysoké rychlosti ztráty tepla z organismu jsou účinky svalové aktivity na tělesnou teplotu

nevýznamné. Letové svaly mohou být použity k výrobě tepla i u nelétavého hmyzu (Chapman, 1998).

Svalový třes je produktem interní výroby tepla v letu, nachází se u velkého hmyzu s křídly, jako jsou například vážky (Odonata), můry a motýli (Lepidoptera), mouchy (Diptera), brouci (Coleoptera) a blanokřídlí (Hymenoptera). Nalézá se u jednodušších forem až po nejvíce evolučně vyspělé formy. Některé druhy svalový třes nemají, s výjimkou těch, které se ohřívají letovým metabolismem. Je vhodné dospět k závěru, že vývoj svalového třesu souvisí s vývojem letu. Fyziologický svalový třes ve své nejzákladnější podobě je jako volný běh motoru (Heinrich, 2009). Hmyz vyvinul tento motor, aby ho poháněl vpřed, ale zároveň ho nezahříval. Mechanismus vypojí křídla stejným způsobem, jako když automobil odpojí spojku od kola vozu. Některý hmyz, jako jsou například vážky a můry, mají viditelné vnější vibrace křídla. Včely a čmeláci mají fyziologickou sofistikovanost, která neexistuje nebo není zjištěna u jiného hmyzu. Využívají svalový třes v nebývalém rozsahu a mnoha různými způsoby (Heinrich, 2009).

Tepelné ztráty

U hmyzu, který se podobá velikostně Včele medonosné (přibližně 200 mg) nebo větší, může docházet k tělesnému přehřátí během nuceného letu, které mohou být potenciálně smrtelné. Metabolické zahřívání může inhibovat kontinuálně při relativně nízkých okolních teplotních podmínkách (sluneční záření a teplota vzduchu). Využití konvekční rychlosti, konvekčních tepelných ztrát z tělesa je daná vodivostí těla, to znamená, že jeho vnitřní míra ztráty tepla určuje velikost těla, tvar a izolace. Vodivost je zase funkcí rychlosti větru, vítr ochlazuje horké tělo rychleji, než bezvětří. Nicméně, konvekční tepelné ztráty, nejsou možné, bez ohledu na vodivost, je-li tělo a okolní teplota stejná. Množství tepelných ztrát je přímo úměrné rozdílu teplot mezi tělem a okolním prostředím. Drobný hmyz, který je endotermický je za letu dostatečně ochlazován proudícím vzduchem tak, že téměř nikdy nedosáhne potenciálně nebezpečné vysoké teploty v blízkosti 45 °C. Tato teplota je společná pro většinu tkání zvířat při normálním atmosférickém tlaku (Heinrich, 2009). Tento malý hmyz, nemá potřebný specializovaný chladící systém. Přebytečné teplo ztrácejí pasivně. Některý hmyz má tepelné orgány, které fungují jako tepelné zářiče (radiátory) díky kterým zvýší plochu povrchu těla tak, aby více tepla, mohlo být

konvekčně přeneseno do okolního prostředí. Mezi ně, patří velké druhy hmyzu z velmi odlišných řádů, například Odonata, Diptera nebo Lepidoptera. Jiná metoda ztráty tepla spočívá v přesunu kapaliny (krev, voda a jiné tekutiny) s vysokou teplotou do místa, kde je toto teplo následně vyzářeno do okolí. Organismy mající ochlazovací mechanismus, odvádí teplo přes břišní radiátory, zatímco malí členovci stejných skupin, kteří nemají trvalé letové svalstvo (postrádají reakci) na přenos tepla. Na druhou stranu nemusejí dělat kompromisy při vyšších teplotách vzduchu z důvodu termoregulace. Celkové oddělení dýchacích a tepelně přenosných funkcí umožňuje, aby pokračoval hmyz v činnosti, i když je průtok chladící kapaliny přerušen (Heinrich, 2009).

Chlazení odpařováním je jeden z příkladů mimořádných odpařovacích mechanismů specifických pro termoregulaci je používání hlavy jako radiátoru (Heinrich, 2009). Chlazení odpařováním představuje významnou ztrátu tepla, problémem je, že musí nahradit zásobu vody použité pro chlazení. Malá velikost hmyzu znamená, že mají relativně malou vodní nádrž v jejich tělech, ale přes toto omezení se u hmyzu vyvinulo hned několik mechanismů založených na tomto principu. Voda se buď může odpařovat přes póry v pokožce, nebo tak, jako tomu je u čmeláků a můr, že využívají kapičku slin, kterou nechají na ústním ústrojí odpařovat a tím i ochladit, aby jí následně nasáli zpět do úst. To umožňuje efektivní ochlazování hlavy, ale omezené ochlazování zbytku těla (Sanborn, 2008). Hmyz tímto způsobem může snížit tělesnou teplotu pod okolní, ale většina hmyzu nemá dostatečné množství vody, aby použila tuto metodu (Chapman, 1998). Chlazení odpařováním není univerzální systém a zdá se být omezen na pouštní druhy nebo druhy, jejichž metabolismus může způsobit nebezpečné zvýšení tělesné teploty.

Hmyz přizpůsobí svoje enzymy, které fungují nejlépe za určitých teplotních podmínek (Sanborn, 2008). Vzhledem k fyzickému kontaktu mezi hlavou a hrudníkem, který je metabolicky vyhříván a má mnohdy vyšší teplotu než hlava. Dochází k přenosu tepla z hrudníku do hlavy, kde je teplota aktivně regulovaná (Heinrich, 2009).

Některý hmyz má ochlazování odpařováním z opačného konce těla. Například v australské poušti, larvy pilatky v reakci na sluneční tepelné namáhání, zvyšují

konvekční tepelné ztráty. V případě nouze, když tato odezva je nedostatečná, začínají vydávat rektální tekutiny a šíří je přes jejich ventrální povrch těla (Heinrich, 2009).

3.3.2.3 Morfologie

Kromě behaviorálního a fyziologického chování, jsou různé aspekty morfologie hmyzu s vypořádáním se s teplem. Do morfologických znaků můžeme zařadit izolaci, barvu a pohyblivost.

Mnoho hmyzu, který reguluje svojí tělesnou teplotu, má stejně jako obratlovci nebo alespoň částečně pokryto tělo izolací, například šupiny nebo chloupky (Heinrich, 2009). Izolace pomáhá k udržení tělesné teploty (Sanborn, 2008). Jeden typ izolace je odvozen od vzdušnic, které již hmyz má a používá je k dýchání. Mnoho hmyzu z různých řádů má vzdušné vaky mezi hrudníkem a břichem. Vaky výrazně zpomalují přesun tepla do břišní části. Další dva typy izolace jsou odvozeny z vnějších kutikulárních struktur. Hmyz je pokryt vrstvou tenkých překrývajících se šupin, které jsou zvláště patrné při zbarvení krovek. Šupiny tvoří hustý izolační povlak. Umožňuje let při mnohem nižších teplotách vzduchu. Endotermický hmyz může létat v mnoha severnějších oblastech a v období roku, při které by jinak nemohl vzlétnout. Naopak, hmyz z tropických oblastí nemají žádnou nebo jen velmi řídkou krytinu. Přikrytím pokožky štětinami je třetím zdrojem izolace hmyzu (Heinrich, 2009).

V několika případech, barevnost hmyzu má funkci tepelné rovnováhy při zahřívání těla. Tmavší jedinci jsou schopni zahřát hrudník mírně rychleji než jedinci se světlejší barvou, kteří potřebují delší dobu na zahřátí, aby byli schopni letu (Heinrich, 2009). U broků jsou to barevné krovky, které jim pomáhají v získání tepla (Sanborn, 2008). I když barva může mít mírnou tepelnou výhodu, je více často používána na obranu vůči predátorům (Heinrich, 2009).

Pohyblivost patří k dalším aspektům morfologie. Při chůzi na horkém pouštním písku, který má příliš vysokou teplotu, která by mohla být až smrtelná. Určitý hmyz využívá své dlouhé, kráčivé nohy k oddálení od horké země. Tato situace se odehrává několik milimetrů nad zemí, při teplotě nad 40 °C. Brouci z jižní Afriky mají vyvinuté dlouhé nohy, které jim zabraňují k přehřátí. Teplo ztrácí díky rychlému běhu. Další možností je použít jednu část svého těla a využít její stín.

Druhou část těla schovat, právě do tohoto stínu. Je možno také využít krovky k vytvoření vzduchového prostoru, který izoluje břišní stranu před přímým slunečním zářením. Tento způsob snižuje absorpci vnějšího tepla z přímého slunečního záření (Heinrich, 2009).

3.3.2.4 Výhody termoregulace

Termoregulace se nepochybně vyvinula jako prostředek ke zvýšení výkonu v proměnlivých podmínkách. Organismus, který reguluje svojí tělesnou teplotu může zajistit maximální nebo téměř maximální regulaci výkyvu, které na něj působí. Výzkumy naznačují, že teplejší oblast, je obvykle lepší než chladnější. Některé biochemické struktury poskytují funkční stabilitu při vysokých teplotách, ale také dokáží zpomalit rychlost katalýzy. Nicméně, katalytická rychlost se zvyšuje s rostoucí teplotou. Komparativní studie různých populací v rámci jednoho druhu nám umožňují hledat pozitivní vztah mezi maximální teplotou a maximálním výkonem. Vztah mezi tepelným optimem a maximálním výkonem by mělo následovat volbu, která vede k dosažení teplotního optima. Přes důkazy, že teplejší oblast je lepší, termodynamický účinek se značně liší mezi druhy. Toto zjištění vyplývá z extrémně vysokých teplot, který namáhají organismus, a tím převažují veškeré pozitivní vlivy. Ale nyní, většina údajů naznačuje, že organismy využívají adaptaci na vysoké teploty v kombinaci s přesnou termoregulací a s teplotou se dokáží vypořádat (Angilletta, 2009).

3.3.2.5 Nevýhody termoregulace

Ačkoli, výhody termoregulace se zdají být jednoduché, náklady na ně mohou být dosti vysoké. Náklady jako energetické výdaje, promarněné příležitosti nebo rizika mortality. Energie vynaložená na termoregulaci nemůže být použita pro růst nebo reprodukci. Větší riziko úmrtnosti může mít dopad na pozdější snížení budoucí reprodukce. Nevyužité příležitosti se zdají mnohem obtížnější k vyčíslení., protože člověk potřebuje zjistit, jaké aktivity rozporu s termoregulací využívá a jak tyto aktivity připívají k vyšší fitness hmyzu (Angilletta, 2009).

3.3.3 Vlhkost a voda

Voda má pro hmyz důležitou úlohu, je primární součástí dynamické rovnováhy všech organismů (Chown & Gaston, 1999; Holecová, 2012). Vodní bilance je pojem

pro poměr mezi příjmem a výdajem vody (Pikula, Sedláčková & Banďouchová, 2012). Z nejdůležitějších faktorů je dostupnost vody, která má vliv na rozmanitost demografické a geografického rozmístění hmyzu (Chown & Gaston, 1999). Hmyz získává vodu perorálně (pitím, z potravy) (Pikula, Sedláčková & Banďouchová, 2012), z prostředí kde žije a z vodní páry (vlhkost). Ti, kteří, žijí v suchém prostředí, musí vodu získávat z chemického rozkladu tuku, bílkovin a glycidů. Potrava, kterou přijímají, neobsahuje skoro žádnou vodu (Holecová, 2012). Výdej vody může probíhat vypařováním přes pokožku (transpirace), dýcháním (respirace) a vylučováním exkrementů (Pikula, Sedláčková & Banďouchová, 2012).

Vůči vlhkosti rozlišujeme druhy euryhydrické nebo stenohydrické. Euryhydrické druhy dokáží tolerovat vlhkost v širokém rozmezí, jak nedostatek, tak i nadbytek (Holecová, 2012; Pikula, Sedláčková & Banďouchová, 2012). Stenohydrické druhy naopak nesnášejí velké kolísání vlhkosti a nadále se rozlišují na hygrofilní, mezofilní a suchomilné. Hmyz patří do mezofilních (střední vlhkost vzduchu) nebo suchomilných (suchý a teplý vzduch) skupin (Pikula, Sedláčková & Banďouchová, 2012). Druhy patřící do suchomilných, vykazují nižší ztrátu vody a pomalejší metabolismus. To je umožněno díky zesílení kutikuly, světlejším zbarvením nebo omezení transpirace (Zachariassen, 1996). Hmyz je schopen se ztrátám vody bránit aktivně tak, že se přesune do příznivějšího prostředí. Některé druhy blanokřídlých kladou vajíčka do listů, které je chrání před vyschnutím. Vajíčko je schopno z rostlinných pletiv získat vodu osmózou. Do stenohydrických druhů můžeme zařadit i druhy, které žijí v určitém vývoji v půdě. V půdě ztrátou vody netrpí, ale pokud v dalším vývoji pokračují na zemi, nejsou schopni si udržet vodu a uhynou na dehydrataci (Holecová, 2012).

Zvýšení vlhkosti ve stejné teplotě způsobuje zpomalení vývoje hmyzu (Chown & Gaston, 1999). Zachariassen (1996) prokázal, že při pomalejším metabolismu dochází ke snížení mimobuněčné koncentrace sodíku a zvýšení koncentrace aminokyselin. Potvrdil vztah mezi metabolismem a ztrátou vody, který je důležitý pro další porozumění nároků hmyzu na vodu.

3.3.4 Fotoperioda

Doba působení světla, tj. střídání dne a noci nebo délky světlé části dne tzv. fotoperioda, vyvolávají tzv. biologické rytmy (Topp, 2003). Pro organismy jsou

vrozené, uchovávají se i ve tmě a ovlivňují především reprodukci, pohybovou aktivitu, odpočinek a krmení. Biologické rytmy se opakují v čtyřiadvacetihodinových intervalech, jsou téměř pravidelné (zhruba 24 hodin), jsou označovány jako biologické hodiny. Mohou být vyvolané především světla, ale také změnou teploty nebo vlhkosti a jinými vnějšími faktory. Změny délky fotoperiody mohou být impulsem pro vyvolání klidových stádií jako je např. hibernace nebo diapauza. Také mohou vyvolat sezónní morfologické změny (polymorfismus). Kdyby nedocházelo k těmto světelným „varováním“, mohlo by docházet ke zvýšené mortalitě v důsledku načasování vývoje a aktivity do nevhodné části roku (Topp, 2003; Pikula, Sedláčková & Banďouchová, 2012).

Dělíme na druhy monofázické, difázické a polyfázické. Monofázické druhy mají jednu dobu aktivity a dobu odpočinku během 24 hodin, denní (diurnální) a noční (nocturnální) formy. Difázické druhy mají dvě fázové aktivity, soumračními organismy (crepusculární), zpravidla aktivní ráno a večer. Polyfázické druhy opakovaně mění fáze aktivity a odpočinku během 24 hodin. V mírném pásu žijí především denní formy a v tropických oblastech převládají naopak formy noční (Topp, 2003; Pikula, Sedláčková & Banďouchová, 2012).

3.3.5 Potrava

V těle hmyzu se vyskytují chemické složky, hlavní složkou jsou proteiny bohaté na dusík, které jsou základními stavebními kameny tkáně a svalů. Další složky jsou sacharidy, poskytující energii a tuky, které působí jako úložiště paliva. Juvenilní hmyz vyžaduje poměrně velkou část proteinu ve stravě. Kvantita a kvalita stravy, které je larva schopna přijmout má zásadní vliv na budoucí dospělý život, zejména pokud jde o plodnost a reprodukci. Délka vývojového stadia (instary) a nutriční hodnota stravy může do velké míry určovat v hmotnost kukly, a tím i dospělce. Ovšem délka času stráveného jako larva představuje kompromis mezi přínosy a riziky jako je mortalita (usmrcen predátory). (Speight, Hunter & Watt, 1999).

Potravou a rychlostí nalézt potravu se zabývali Likovský (1967), Novák (1996), Petruška (1964) a Špicarová (1966,1982). Druhy čeledě Silphidae můžeme rozdělit do čtyř skupin. První skupina se nazývá karnivorní, druhy této skupiny se živí výhradně jako predátoři. Patří sem například rod *Ablataria*. Druhá skupina

představuje druhy pantofágní, živící se lovem drobných členovců, mršinami a jsou schopni přijímat i rostlinou potravu. Patří sem zástupci rodu *Silpha*. Třetí skupinu tvoří nekrofágové, živící se většinu života mršinami. Zástupci rodu *Nicrophorus* jsou jako larvy nekrofágní, ale v dospělosti jsou částečně karnivorní. Patří sem zástupci rodů *Thanatophilus, Oiceptoma* a *Necrodes*. Do čtvrté skupiny patří druhy fytofágní z rodu *Aclypea* (Likovský, 1967; Šustek, 1981; Špicarová, 1982; Trumbo & Robinson, 2004).

Závislost na stavu mršiny lze také posoudit (Likovský, 1967). Fuller (1934) rozčlenil rozklad do tří fází podle zápachu a výskytu brouků a much. Toto se dá využít v kriminalistice, pro určování doby, která uplynula od úmrtí (Fuller, 1934). Stav lze hodnotit pouze u některých vybraných druhů, protože nelze přesně určit, který stav mršiny je přilákal a na mršině může probíhat více rozkladů současně. Prvním stavem je hniloba, na které se mohou nacházet druhy *Thanatophilus rugosus, T. sinuatus* nebo *Necrodes litoralis*. Saponifikace je druhý stav, kdy se v těle začnou rozkládat tuky. V této fázi rozkladu můžeme vidět na mršině druh *Nitidula rufipes*. Třetím stavem je mumifikace a tlení. Po proběhlé saponifikaci zetlívající mršina má velmi mnoho společných vlastností, zejména co se týče kůže. Nacházíme zde *Necrobia violacea* nebo *Nitidula bipunctat* (Likovský, 1967).

U mrchožroutovitých nekrofágů se setkáváme s mezidruhovou a vnitrodruhovou potravní konkurencí. Větší jedinci na mršinách vytlačují ty menší. Díky tomu, dochází k vzájemnému napadání a požírání. Konkurence je omezena působením časové a prostorové izolace (Novák, 1966; Šustek, 1981). Pokud je potravy dost, tak během této doby se zvyšuje hmotnost, stejně jako koncentrace juvenilního hormonu a vajíček. Jsou-li dospělé samice vyhladovělé z jakéhokoliv důvodu (jako je nedostatek vhodných mršin), jejich juvenilní hormon zůstává nízký a vajíčka zůstávají malé a nevyvíjí se (Trumbo & Robinson, 2004).

Potrava má jednu velkou nevýhodu pro brouky i jiný hmyz živící se mršinami. Nejsou schopni si potravu sami obstarat. Jsou závislí na prostředí, kde žijí. Je i obtížné takovou mršinu nalézt, a pokud se to povede, nemusí být v optimálním stavu (Begon, Harper & Townsend, 2006).

3.3.6 Diapauza

Je forma zastavitelného vývoje u hmyzu (Denlinger, 2009). V podstatě jde o adaptaci na životní prostředí, kdy je hmyz schopen přežít nepříznivé podmínky. Většina lidí spojuje pojmy hibernace s chladnými zimními podmínkami a letní spánek s horkými letními podmínkami. Až do konce devatenáctého století se tyto dva pojmy používaly k popisu sezónnosti životního prostředí. Německý entomolog Wheeler (1893) prorazil pojem diapauza, popisuje období nehybnosti během embryonálního vývoje hmyzu. Pojem byl určen podle otáčení embrya ve vaječné skořápce, až v roce 1904 bylo zavedeno nové použití (Wheeler & Morton, 1893). Jednoduše řečeno, diapauza je zdržený vývoj. Nicméně, je to složitý jev, který je hmyzem používán na různé výkyvy prostředí (Philogene, 2008).

Diapauzu si můžeme plést s hibernací, protože dochází k podobným účinkům. Hibernace je zastavený nebo zpomalený vývoj, jako přímá reakce na nepříznivé podmínky, při zlepšení podmínek se vývoj vrátí k normálu. Na rozdíl od diapauzy, která zahrnuje vývoj v kombinaci s adaptivními fyziologickými změnami. Rozlišování mezi hibernací a diapauzou vyžaduje podrobnější studie (Gullan & Cranston, 2010).

Diapauza se týká vývoje všech stadií životních cyklů hmyzu (Philogene, 2008). Univoltiní hmyz (jedna generace ročně) má často povinnou diapauzu, kvůli krátkému životnímu cyklu (Gullan & Cranston, 2010). Diapauza, která reaguje na nepříznivé podmínky se nazývá fakultativní, je běžná, dá se říci, že je volitelná. Obligatorní diapauza je povinná a vyskytuje se u každé generace bez ohledu na podněty (Denlinger, 2009; Gullan & Cranston, 2010). Několik druhů je schopno diapauzu podstoupit i několikrát za svůj život, vyskytuje se u druhů žijících ve vysokých zeměpisných šířkách, které požadují pro dokončení vývoje několik let (Denlinger, 2009). Nejběžnější je u vajíček a larev, pravděpodobně proto, že tato stádia mají relativně uzavřený fyziologický systém. Diapauza může trvat v řadu dnů až měsíců, ve vzácných případech roky (Gullan & Cranston, 2010). V rámci na přípravu diapauzy, se hmyz může izolovat, aby nashromáždil energetické rezervy, pohybuje se například v podzemí, aby se chránil před náporem nepříznivých podmínek. I migrace může být přípravným krokem pro diapauzu (Denlinger, 2009).

Po vstupu do diapauzy, juvenilní hmyz zastavuje vývoj a u dospělců je zastavena reprodukce a metabolická aktivita je potlačována. Hmyz během diapauzy se přestane krmit a je nucen přežít na energetických rezervách, který nashromáždil před nástupem do diapauzy (Denlinger, 2009; Gullan & Cranston, 2010). Dalším problémem během diapauzy je přístup k vodě, někteří mohou pít, některé fáze jako jsou embrya a kukly nemají tuto možnost. Proto mají kutikuly potaženy extra silnou vrstvou vosku, aby zabránily ztrátě vody. Řada druhů je schopná absorbovat vodní páru z atmosféry právě přímo přes kutikulu (Denlinger, 2009).

Nachází se zde agregace (shlukování), poskytuje ochranu před predátory a stabilní mikroprostředí. Diapauza představuje vývojové, fyziologické, biochemické a behaviorální atributy, které slouží k zlepšení přežívání v průběhu nepříznivých životních podmínek (Denlinger, 2009).

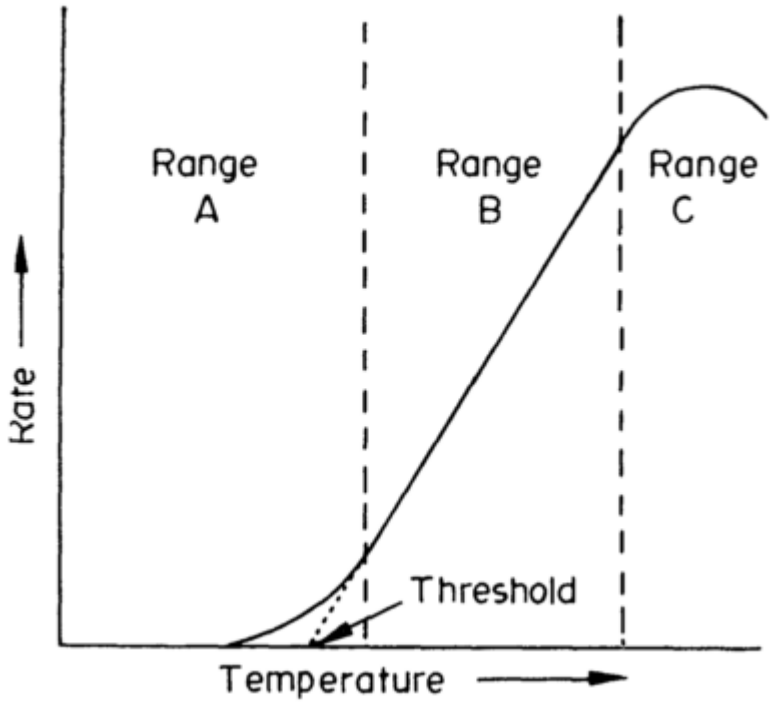
3.4 Rychlost vývoje v závislosti na teplotě

Růst a velikost těla ovlivňuje mnoho faktorů, mezi ně patří teplota, vlhkost, fotoperioda, potrava nebo predátoři (Kipyatkov & Lopatina, 2010). Nejdůležitějším faktorem je teplota, která ovlivňuje mnoho atributů životních cyklů hmyzu, včetně tempa růstu a rozvoje. Proto není překvapující, že druhy hmyzu jsou přizpůsobeny teplotě prostředí, ve kterém žijí. Mnoho druhů má silné termoregulační schopnosti a fyziologickou adaptaci na teplotu, která se nachází v jejich prostředí (Honěk, 1991).

Tři faktory, které řídí velikost larvy: 1. tempo růstu posledního instaru larvy, které určuje, jak velkou hmotnost jednotlivec může získat v daném časovém období, je silně závislá na teplotě; 2. kritická hmotnost, při které se zastaví sekrece juvenilního hormonu, který je na teplotě nezávislý; 3. interval pro zastavení růstu poté, co je dosažena kritická hmotnost (larva může zdvojnásobit svou hmotnost během tohoto období), klesá s rostoucí teplotou (Nedvěd, 2009).

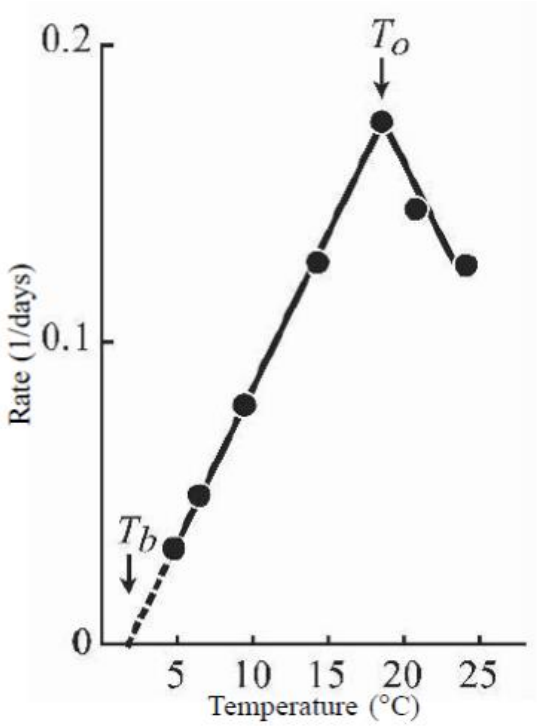
Nadále zůstává nejdůležitější teplota. Hmyz, aby byl schopen se vyvinout, potřebuje k dokončení určité množství tepla v daném čase (Campbell et al., 1974). Vztah mezi rychlostí vývoje a teplotou je znázorněn na obrázku č. 7, kde můžeme vidět lineární část B a nelineární části A a C. Pokud teplota začne klesat, zpomalí se rychlost a vývoj hmyzu, k bodu, kde se může úplně zastavit celkový vývoj (viz Obr. č. 7, část A). Rozmezí teplot, může být prezentováno jako přímka, která při

roztažení, protne osu x při poklesu pod teplotní práh. Při vyšších teplotách se růst a vývoj zrychluje, než dosáhne tzv. teplotního optima, který se u některých druhů pohybuje kolem 20 °C (viz Obr. č. 7, část B). Rychlost vývoje klesá z lineárního vztahu na nelineární při vysokých teplotách, při této situaci dochází někdy až k úmrtí (viz Obr. č. 7, část C) (Campbell et al., 1974).



Obr. č. 7 Vztah mezi rychlostí vývoje a teploty, ukazující lineární část B a nelineární části A a C, (Campbell et al., 1974).

Vývoj začíná u spodního vývojového prahu (T_0), teplota, u které se hmyz začíná vyvíjet (viz Obr. č. 8). Opakem T_0 je UDT horní vývojový práh. Vývojová rychlost dosahuje maxima na tzv. optimální teplotě blízké UDT. Hmyz při teplotách těsně pod jejich T_0 nebo nad jejich UDT, zastavuje vývoj a reprodukci, ale zůstává aktivní. Hmyz musí nastřádat sumu efektivních teplot nebo teplotní konstantu (SET nebo K), vyjádřenou jako počet denních stupňů (DD). Je základním faktorem určující délku vývoje, protože pokud hmyz nastřádá dostatečnou sumu efektivních teplot, může se posunout ve vývoje, tj. z vajíčka do larvy. Skutečná doba je ovšem ovlivněna mnoha faktory včetně teploty, vlhkosti a fotoperiody (Honěk, 1991; Speight, Hunter & Watt, 1999; Jarosík, Honek & Dixon, 2002).



Obr. č. 8 Graf popisuje rychlost vývoje, kdy $T_b = T_0$ je spodní vývojový práh a $T_o = UDT$ je horní vývojový práh, který se nachází u optimální teploty pro vývoj (Trudgill et al., 2005).

Larvy mohou pomalu růst a dospělci hromadí zásoby. Tyto procesy jsou ukončeny při extrémních teplotách. V průběhu ochlazování schopnost pohybu postupně klesá. Postupné oteplování nad UDT, které je pro mnoho druhů kolem 35 °C, zvyšuje metabolismus a pohyblivost. Kolem 40 °C dochází k vyčerpání, k rychlému snížení pohyblivosti a transpiraci (Campbell et al., 1974; Speight, Hunter & Watt, 1999; Kipyatkov & Lopatina, 2010).

3.4.1 Denostupně

Tepelné jednotky, které se často používají k popisu načasování biologických procesů. Základní rovnice pro výpočet denostupňů:

$$DD = \left[\frac{(T_{max} + T_{min})}{2}\right] - T_{BASE} \qquad (1)$$

kde T_{max} je maximální denní teplota vzduchu a T_{min} je minimální teplota vzduchu, T_{BASE} je základní teplota, která se liší mezi jednotlivými druhy. Jsou dvě metody výkladu této rovnice pro výpočet DD, pokud je denní průměrná teplota nižší než je základní teplota nebo pokud T_{max} nebo T_{min} jsou menší než základní teplota.

Účelem rovnice (1) je popsat tepelnou energie získanou v daném časovém období, tj. suma denních teplot v časovém intervalu.

První metoda

Pokud u rovnice (1) platí, že $[(T_{max} + T_{min})/2] < T_{BASE}$, pak $[(T_{max} + T_{min})/2] = T_{BASE}$. Tato metoda se jeví jako nejvíce rozšířená pro výpočet denostupňů, zejména v simulačních modelech jako je například Davidson (1942,1944), je i využita u pěstování obilnin.

Druhá metoda

Pokud u rovnice (1), platí $T_{max} < T_{BASE}$, pak $T_{max} = T_{BASE}$ a jestli, že $T_{min} < T_{BASE}$, pak $T_{min} = T_{BASE}$. Někdy stačí porovnání pouze T_{min} s T_{BASE}. Tato metoda se používá pouze u pěstování obilnin. Občas se používají i kombinace těchto dvou metod.

Důležitý rozdíl mezi těmito metodami je, když jsou teploty srovnatelné se základní teplotou. V první metodě, základní teplota T_{BASE} po výpočtu se stane T_{AVG}. Zatímco v druhé metodě srovnáváme základní teplotu T_{BASE} s $[(\mathrm{T_{max}} + \mathrm{T_{min}})/2]$ poté se porovná T_{max} a T_{min} pro T_{BASE} individuálně. Pro výpočet neexistuje žádná obecně dohodnutá metoda (McMaster & Wilhelm, 1997).

Suma denostupňů je ve skutečnosti integrační parametr určen regresní rovnicí v závislosti na délce vývoje ve všech variantách teploty a na prahu vývoje, která je rovněž určena stejnou regresní křivkou. Denostupně se používají při výpočtu rychlosti vývoje, jsou označovány jako tepelné konstanty výpočtu, i když tyto parametry jsou proměnné, nemohou být považovány jako konstanty v biologickém smyslu (Kipyatkov & Lopatina, 2010).

3.4.2 Matematické lineární modely

Modely popisují vztah mezi rychlostí růstu a teplotou, těmito rovnicemi se zabývali například Honěk (1991), Ikemoto et al. (2000,2005), Jarošík et al. (2002) a Kipyatkov & Lopatina (2010). Základní vzorec pro výpočet rychlosti vývoje v závislosti na teplotě:

$$D = \frac{K}{T - T_0} \qquad (2)$$

kde D je doba vývoje, vyjádřena ve dnech nebo hodinách, T je environmentální teplota při které probíhá vývoj v stupních Celsia, T_O je konstanta spodního vývojového prahu (druhově nebo populačně specifická) a K je konstanta neboli suma efektivních teplot (SET), druhově nebo populačně specifická (Speight, Hunter & Watt, 1999; Ikemoto & Takai, 2000; Kipyatkov & Lopatina, 2010). Zákon celkové účinné teploty, působící na vývoj v závislosti na teplotě členovců je transformovaná rovnice (2) na rovnici:

$$K = D(T - t) \tag{3}$$

pokud součin doby trvání vývoje D ve dnech a T je teplota ve stupních Celsia, mínus t (T_0) je roven konstantě K (SET), tj. organismus po celou dobu vývoje musí být konstantní (Ikemoto & Takai, 2000; Ikemoto, 2005). V případě, že průměrná denní teplota není během všech dnů vývoje stejná což je předpokladem u rovnice (3), převedeme rovnici na obecný tvar:

$$\sum_{n=1}^{n=D} d \times (T_n - T_0) = K \tag{4}$$

kde d je hodnota stejného rozměru jako je D, vyjádřena počtem dní ve kterých trvá vývoj.

Hyperbolická rovnice (2) je náročná pro praktické použití, proto ji definujeme v jednodušší formě pro vývojovou rychlost R jako převrácenou hodnotu jejího trvání ($R = 1/D$) na teplotě v rovnici:

$$R = a + bT \tag{5}$$

kde R je rychlost vývoje v čase, a je konstanta určující průsečík s osou y a b je koeficient sklonu lineární regrese. Rozměr konstanty je a stejný jako u rychlosti vývoje: D^{-1} (Kipyatkov & Lopatina, 2010). Sumu efektivních teplot (SET nebo K) vyjádřena v denních stupních (DD), je vypočítá jako:

$$SET = 1/b \tag{6}$$

tento výpočet je platný v rámci určitého rozpětí teplot mezi T_0 a optimální teplotou. Popisuje rozmezí teplot optimální pro žití organismu

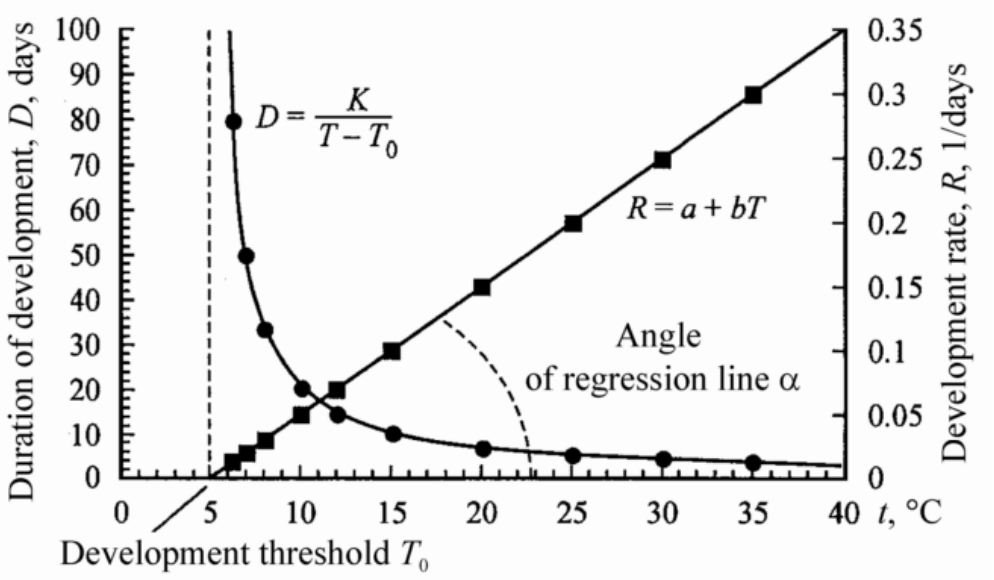
(Jarosík, Honek & Dixon, 2002; Kipyatkov & Lopatina, 2010).

Spodní vývojový práh (T_0) je vyjádřena jako:

$$T_0 = -a/b \qquad (7)$$

(Jarosík et al. 2002).

Podle rovnice (2) odráží tepelné reakce pro celou dobu vývoje, která spočívá u jedinců a populací. Délka trvání vývoje zvyšuje zakřivení podél osy x a při snižující se teplotě nastává nekonečné množství, kdy je dosaženo teploty T_0, vývoj je dokončen, pokud křivka je rovnoběžná s osou x. Graf rovnice (4) ukazuje teplotní reakční normu pro rozvojovou míru obsaženou u jedinců určitého druhu, populace nebo kolonie. Počátek přímky protíná osu x v bodě T_0, kde se rychlost rovná nule (viz Obr. č. 9) (Kipyatkov & Lopatina, 2010).



Obr. č. 9 Hlavní parametry charakterizující teplotní reakce na vývoj hmyzu (Kipyatkov & Lopatina, 2010).

3.4.3 Matematické nelineární modely

Klasický lineární model velmi dobře popisuje závislost rychlosti vývoje hmyzu na teplotě v rozmezí určitých teplot. Nicméně mimo tento rozsah teplot lineární rovnice neplatí a dává nesmyslné hodnoty rychlosti a délky vývoje. Je třeba poznamenat, že při teplotě odpovídajícímu spodnímu vývojovému prahu T_0 vypočtenou z lineární regrese, skutečná rychlost není nula, ale jen číslo, které se vyskytuje kolem nuly. Při dostatečně vysokých teplotách, jsou pozorovány odchylky

od lineární závislosti a také odchylky, které ukazují výrazné zvýšení délky vývoje (pokles v rychlosti vývoje). Na základě této skutečnosti, bylo postupováno s přítomností tzv. rozvojového optima, tj. hodnota, při níž je rychlost vývoje nejrychlejší a s UDT, ve kterém se vývoj zastaví. Téměř všechny druhy vykazují značnou mortalitu již při teplotě, kdy je jejich vývoj optimální. Vzhledem k tomu UDT lze jen obtížně určit (Kipyatkov & Lopatina, 2010).

Jedinou výhodou nelineárních modelů je, že umožňují vypočítat přesnou rychlost vývoje při teplotách odlišných od optimálního teplotního rozsahu. Použití těchto modelů ve výzkumu je omezeno v důsledku mnoha faktorů například:

1. je obtížné vybrat nejvhodnější materiál,
2. vývoj musí probíhat v několika teplotách a tato práce může být obtížná a náročná,
3. optimální teplota musí být stanovena experimentálně a to též může být obtížné,
4. Parametry nelineárních rovnic většinou nemají přímý biologický aplikovatelný význam (Kipyatkov & Lopatina, 2010).

Pouze dva modely relativně nedávné, jsou biologicky realistické a jednoduché. Umožňují simulaci nelineární vývojové reakce na teplotě. Pro stanovení minimální a maximální teploty pro vývoj každé populace je vztah vyjádřen jako vzájemné hodnoty vývojového času ve dnech (1/d). Toto definuje model od Lactina et al. (1995) a od Briere (1999).

Briere (1999) je model pro rychlost vývoje r, která je pozitivní funkcí teploty T ve stupních Celsia, potřebuje pouze tři parametry:

$$r(T) = aT(T - T_0)\sqrt{T_L - T} \qquad (8)$$

kde a je konstanta určující závislost, T_0 (T_{min}) je hodnota spodního vývojového prahu a T_L (T_{max}) je hodnota horního vývojového prahu, tj teplota smrtící.

Na druhé straně Lactin (1995) modifikoval model na rovnici o čtyřech neznámých:

$$r(T) = e^{\rho T} - e^{(\rho T_{max} - (T_{max} - T/\Delta))} + \lambda \qquad (9)$$

kde r je rychlost vývoje při teplotě T ve stupních Celsia, ρ je změna rychlosti vývoje při zvýšení optimální teploty, T_{max} je letální teplota (T_L v Briere modelu), Δ je rozdíl mezi letální a optimální teplotou vývoje a λ je průsečíkem křivky, která určuje zakřivení k ose x. Lactin (1995) model dává lepší celkové výsledky než Briere (1999).

Davidsonův model (1942,1944):

$$r(T) = \frac{K}{1 + e^{a - bT}} \qquad (10)$$

kde $r(T)$ je střední rychlost vývoje, K je konstanta definující horní hranici sigmoidní křivky, a je hodnota, která definuje umístění regresní čáry ve vztahu k ose x, b určuje sklon křivky.

Stinnerův model (1974):

$$r(T) = \frac{c}{1 + e^{K1 + K2T}} \qquad (11)$$

kde $r(T)$ je rychlost vývoje, e^{K1+K2T} je asymptota, $K1, K2$ a c jsou empirické konstanty.

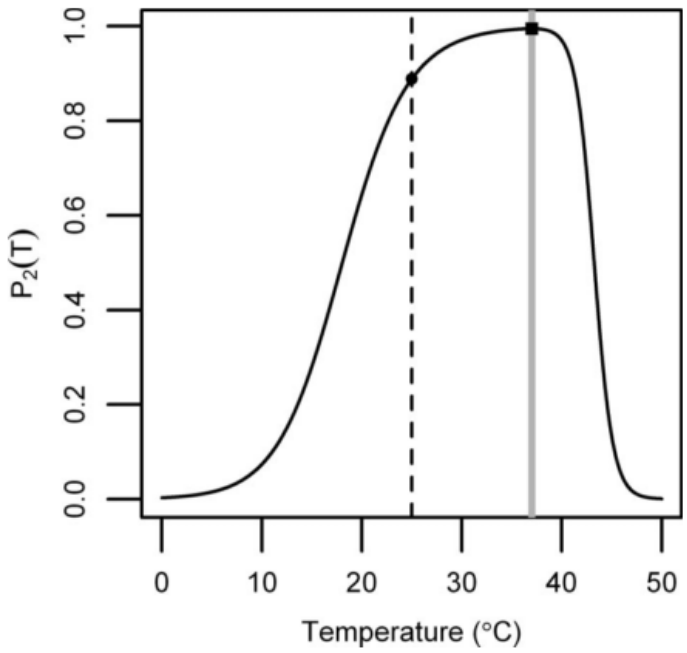
Enkegaard model (1993):

$$r(T) = (a + b \times T) \times [e(-(c + d \times T)))] \qquad (12)$$

kde $r(T)$ je rychlost vývoje, T je teplota, ve stupních Celsia, a, b, c jsou empirické konstanty.

Existuje mnoho nelineárních matematických modelů pro popisování rychlosti vývoje v závislosti na teplotě. Teplota je nejdůležitějším parametrem v nelineárních termodynamických a biofyzikálních modelech. Z těchto modelů je nejvíce populární model Sharpe & DeMichelle (1977) a Schoolfielda et al. (1981) o šesti neznámých parametrů. Tento model je založený na biologických procesech. Model představuje pravděpodobnost aktivních enzymů. K dispozici je referenční teplota 25 °C, která byla definována jako teplota, při které je pravděpodobnost, že enzym v aktivním

stavu dosahuje svého maxima. Nicméně u některých případů, enzymy v aktivním stavu nedosáhli svého maxima na 25 °C (viz Obr. č. 10). Pro různé taxonomické skupiny, jsou teploty, při kterých je pravděpodobnost, že enzym v aktivním stavu, dosáhne maximální hodnoty, by mohly být jiné (Shi et al., 2011).



Obr. č. 10 Křivka ukazující, že 25 °C není ideální teplota pro vývoj. Plný kruh ukazuje pravděpodobnost enzymů v aktivním stavu, $P_2(T)$, kde je příslušná teplota 25 °C. Plný čtverec ukazuje nejvyšší pravděpodobnost enzymů v aktivním stavu, kde je příslušná teplota 37 °C (Shi et al., 2011).

Sharpe & DeMichelle (1977) a Schoolfield et al. (1981) dále jen SS model, vzorec:

$$R_D = \left[\frac{T \times e^{\frac{\left(\emptyset - \frac{H_A^{\neq}}{T}\right)}{R}}}{1 + e^{\frac{\left(\Delta S_L - \frac{\Delta H_L}{T}\right)}{R}} + e^{\frac{\left(\Delta S_H - \frac{\Delta H_H}{T}\right)}{R}}} \right] \qquad (13)$$

kde R_D je rychlost vývoje, T je absolutní teplota, $\emptyset$ je převodní faktor, který nemá termodynamický význam, $H_A^{\neq}$ je entalpie aktivací reakcí, která je katalyzována enzymem, R je univerzální konstanta, ΔS_L je změna entropie odpovídající nízko teplotní aktivací enzymů, ΔH_L je změna entalpie spojená s aktivací enzymů v nízkých teplotách,ΔS_H je změna entropie spojená a aktivací enzymů při vysoké

teplotě, ΔH_H je změna entalpie spojená s aktivací enzymů při vysoké teplotě (Shi et al., 2011; Ikemoto & Egami, 2013).

Ikemoto (2005) upravil SS model na nový model SSI (Sharpe-Schoolfield-Ikemoto), který může splnit podmínku, že při určité teplotě, může pravděpodobnost enzymů v aktivním stavu dosáhnout svého maxima. To je velmi důležitý parametr při fyziologických procesech hmyzu. Model SSI je vyjádřen následujícím způsobem:

$$r(T) = \frac{\rho_{\emptyset} \frac{T}{T_{\emptyset}} exp\left[\frac{\Delta H_A}{R}\left(\frac{1}{T_{\emptyset}} - \frac{1}{T}\right)\right]}{1 + exp\left[\frac{\Delta H_L}{R}\left(\frac{1}{T_L} - \frac{1}{T}\right)\right] + exp\left[\frac{\Delta H_H}{R}\left(\frac{1}{T_H} - \frac{1}{T}\right)\right]} \qquad (14)$$

kde $r(T)$ je rychlost vývoje, $\rho_{\emptyset}$ je rychlost vývoje při vnitřní teplotě $T_{\emptyset}$ za předpokladu, že není aktivní žádný enzym, $T_{\emptyset}$ vnitřní optimální teplota, při které je pravděpodobnost, že enzym je v maximálním aktivním stavu, T je absolutní teplota, ΔH_A je entalpie aktivací reakcí, která je katalyzována enzymem, R je plynová konstanta, ΔH_L je změna entalpie spojená s aktivací enzymů v nízkých teplotách, T_L je teplot, při které je enzym aktivní z poloviny a polovina je aktivní při nízkých teplotách, ΔH_H je změna entalpie spojená s aktivací enzymů při vysoké teplotě, T_H je teplota, při které je enzym aktivní z poloviny a polovina je aktivní při vysokých teplotách (Ikemoto, Kurahashi & Shi, 2013). Vnitřní teplota $T_{\emptyset}$ musí mít vztahy s jinými konstantami:

$$T_{\emptyset} = \frac{\Delta H_L - \Delta H_H}{R \times \ln\left(-\frac{\Delta H_L}{\Delta H_H}\right) + \left(\frac{\Delta H_L}{T_L}\right) - \left(\frac{\Delta H_H}{T_H}\right)} \qquad (15)$$

Za podmínek uvedených v rovnicích (13) a (14), obrácený jmenovatel rovnice (13) označuje pravděpodobnost enzymů v aktivním stavu při teplotě optimální pro vývoj, jako je buněčné dělení a násobení:

$$P_2(T) = \frac{1}{1 + exp\left[\frac{\Delta H_L}{R}\left(\frac{1}{T_L} - \frac{1}{T}\right)\right] + exp\left[\frac{\Delta H_H}{R}\left(\frac{1}{T_H} - \frac{1}{T}\right)\right]} \qquad (16)$$

obrácený jmenovatel ukazuje maximum při $T_{\emptyset}$. To znamená, že $T_{\emptyset}$ je nejcennější tepelný parametr pro všechny vývojové procesy u ektotermních organismů, ale interval spolehlivosti odhadované $T_{\emptyset}$ není dosud znám (Ikemoto, Kurahashi & Shi, 2013).

Nejčastěji se pro výpočet pro určení délky vývoje používají lineární modely, jsou jednodušší na výpočet a umožňují vypočítat spodní vývojový práh (T_0) a sumu efektivních teplot (SET nebo K), který jsou nejdůležitějšími parametry (Honěk, 1991; Kipyatkov & Lopatina, 2010).

3.5 Využití ve forenzní entomologii

Znalost druhů, které nalézáme na mrtvole, můžeme použít ve studiích forenzní entomologie. Studium členovců na mrtvole nám dává informace o místě, času a podmínkách, kterým byla mrtvola vystavena, před tím než jsme ji našli. První studie na rozkládajících se mrtvolách byly provedeny v polovině roku 1600. Forenzní entomologie je metoda umožňující určit dobu úmrtí člověka neboli post- mortem interval (PMI). Forenzní entomologie je důležitým nástrojem při vyšetřování trestných činů (Hall, 2008; Byrd & Castner, 2010).

Prvním krokem v entomologii je správná identifikace hmyzu, který je přítomný na mrtvole. Tato identifikace umožňuje určit správnou rychlost vývoje určitého druhu. Vývoj larev je závislý především na teplotě a znalost cyklů larev a jejich vztahu při různých teplotách, mohou být použity pro odhad úmrtí. S pokroky v molekulární biologii a genetiky je identifikace hmyzu podle DNA stále běžnější. Genetická analýza má výhodu v přesné identifikaci druhu. Nicméně, tyto analýzy jsou náročné na výdaje, proto morfologické vyšetření je z hlediska nákladů výhodnější a rychlejší (Byrd & Castner, 2010).

Hmyz se na mrtvole začíná objevovat v určité posloupnosti. První koho můžeme vidět na mrtvole jsou bzučivky (Calliphoridae), masařky (Sarcophagidae), mouchy (Muscidae) a poté brouci (Coleoptera). V dnešní době se začínají používat i druhy z čeledi Silphidae. Mnohé výzkumy již proběhli, ale není jich dostatek, aby tato specifická čeleď mohla být využívána (Hall, 2008; Dekeirsschieter et al., 2011).

4 Diskuze

Není pochyb o tom, že hmyz má optimální teplotu pro rozvoj. Podle Ikemota (2005) máme málo informací o této teplotě. Optimální teplota pro enzymovou reakci je obecně definována jako teplota, při které je dosažena maximální rychlost reakce. Použití optimální teploty na rychlost vývoje hmyzu a maximální teplota je viditelná jako vrchol křivky vyjádřená v matematických nelineárních modelech (viz Obr. č. 10). Taková maximální teplota překračuje horní prahovou hodnotu optimálního teplotního rozsahu. Je užitečné určit skutečnou optimální teplotu. Na tento problém poukázal Sharpe & DeMichele (1977), vývojový proces zahrnuje komplexní sérii reakcí, které zahrnují četné enzymové systémy, a přestože je biochemicky složitá na první pohled, evoluce zajistila, že vývoj organismu odpovídá jeho prostředí, zejména teplotě prostředí.

Načasování vývoje je řízeno více faktory, mezi hlavní patří teplota a fotoperioda. Podle těchto faktorů hmyz začíná svůj vývoj nebo přípravu na přezimování, ale jak uvádí Topp (2003) a WallisDeVries et al. (2011) pokud jsou vysoké teploty v zimě, hmyz je oklamám těmito faktory a začíná svůj vývoj dříve. K vývoji využije svoje energetické zásoby, které si nastřádal na přezimování a nezbyde mu dostatečná zásoba k přežití bez možnosti najít zdroj potravy, a může vzniknout vyšší mortalita.

Honěk (1991) uvádí, že tělesná hmotnost je faktorem, který by mohl mít účinek na délku rychlosti vývoje. Pozitivní vztah mezi ziskem biomasy a sumou efektivních teplot může být důležitým faktorem v růstu u různých druhů. Nedostatek biomasy by mohl omezit fyziologii procesu růstu. Výsledky v různých studií prokázaly, že larva, která se živila potravou s nízkou výživovou hodnotu a s nízkým obsahem vody měla pomalejší vývoj.

Jarošík (2002) si myslí, že pokud chceme potvrdit nebo vyvrátit hypotézu o rychlost vývoje jednotlivých populací, musí být prováděno přesnější měření při více teplotách.

Podle mého názoru je velice těžké určit rychlost vývoje, máme mnoho parametrů, které, ale nejsou vždy na sto procent přesné. Rychlost vývoje závisí na mnoha proměnných, jako je teplota, potrava, vlhkost, fotoperioda, klima a

vnitrodruhová konkurence. Musí se potýkat s nepříznivými životními podmínkami. Dále musíme vzít potaz, že studie, které byli provedeny na jiném kontinentu, v našich podmínkách už nemusejí výsledky těchto studií platit.

Návrh metodiky:

Prvním krokem metodiky je výběr druhu, pro tuto metodiku je zájmový druh *T. rugosus*. Pro tento druh je provedeno málo studií na rychlost vývoje a výsledky by se dali aplikovat ve forenzní entomologii. Musíme zjistit T_0 a SET a zároveň zjistit jak se tyto parametry mohou lišit mezi geograficky vzdálenými populacemi.

Dalším krokem je sběr zájmového jedince, v předběžném pokusu jsme zjistili, že zemní pasti lákají nejen brouky, ale i divokou zvěř. Tento pokus od Jakubce (2015) není příliš vhodný. Zvolili bychom pasti zavěšené na stromech, které uvádí Novák et al. (1969). Pasti je vhodné umístím aspoň do dvou lokalit, které se geograficky liší, k tomu můžeme využít Národní geoportál INSPIRE. Pasti musíme pravidelně navštěvovat a vybírat.

Po odchytu jedinců, následuje chov, který probíhá v klimaboxu. Zajišťujeme optimální stravu = stejná strava jako v jeho prostředí, vhodné podmínky = teplota, fotoperioda, substrát. V předběžném pokusu jsme zjistili, že *T. rugosus* vyžaduje fotoperiodu 12:12, aby docházelo k reprodukci chovaných jedinců. Ve fotoperiodách delších 16:8nebylo pozorováno úspěšné množení.

Chování může probíhat pouze v jednom klimaboxu, kde se budou nacházet obě populace druhu nebo minimálně ve třech klimaboxech s různými teplotami. Výsledkem bude T_0 a SET. Pro lepší výsledky je nutné chovat jedince odděleně od vajíčka (Jakubec, 2015).

Na začátku vývoje je třeba provádět časté kontroly ideálně dva krát za den, po přechodu do poslední fáze vývoje stačí kontroly jednou za den. Dokumentaci je vhodné provádět fotografováním.

Závěrem metodiky je zpracování dat, nejvhodnější výpočet by byl podle SSI modelu, ale jak bylo již dříve řečeno, tento model je na výpočet složitý. Rychlost vývoje bychom spočítali pomocí základní lineární rovnice (2). Pozorování je velice náročné na čas, výzkumníci by měli spolupracovat a střídat se z dokumentování dat.

5 Závěr

Ve své bakalářské práci na téma Variabilita rychlosti vývoje u mrchožroutovitých brouků, jsem se pokusila shrnout publikované poznatky o morfologii, ekologii a rozšíření čeledi Silphidae. Pokusila jsem se popsat a shrnout vlivy na rychlost vývoje, kde jsem zjistila, že teplota je nejdůležitějším faktorem ovlivňující délku trvání vývoje hmyzu.

Teplota je nepostradatelná v celkovém životě hmyzu. Hmyz potřebuje určité rozmezí teplot, aby byl schopen se vyvíjet. Pro kvantifikaci tohoto vlivu nám slouží matematické modely, lineární a nelineární, díky kterým můžeme vypočítat délku trvání vývoje, teplotu, při které se hmyz začne vyvíjet, teplotu při které vývoj přestává a sumu efektivních teplot, kterou musí hmyz nastřádat, aby byl schopen se posunout do další vývojové fáze. Tyto modely se využívají v mnoha zahraničních a českých studií zaměřených na následné využití získaných dat v aplikovaných oborech, jako je zemědělství a forenzní entomologie. Modely se postupem času vyvíjí a vylepšují, což dokazuje řada studií, jako je Ikemoto (2005), Kipyatkov & Lopatina (2010) a Ikemoto et al. (2011).

Nejvhodnějším oborem pro uplatnění studia rychlosti vývoje nekrofágních druhů jako je *T. rugosus* je forenzní entomologie. Forenzní entomologové zkoumají rychlost vývoje hmyzu na prasečích tělech, ale je méně experimentů na lidských tělech (u nás především v důsledku zákonných omezení). V tomto ohledu by bylo velkým přínosem studie na lidských ostatcích v přirozených podmínkách pro jejich rozklad. Výzkum by se dal využít v kriminalistice pro určení času, ve kterém studovaná osoba zemřela.

V rámci práce jsem navrhla metodiku pro budoucí studium variability rychlosti vývoje a zjišťování důležitých parametrů pro její modelování (T_0 a SET). Tato metodika bude možná v budoucnu využita pro moji diplomovou práci.

6 Seznam Literatury

Anderson R. 1982. Resource partitioning in the carrion beetle (Coleoptera:Silphidae) fauna of southern Ontario: ecological and evolutionary considerations.

Angilletta MJ. 2009. *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford University Press Inc., New York.

Begon M., Harper JL., Townsend CR. 2006. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*.

Briere J., Pracros P., Le roux A. 1999. A novel rate modelof temperature-dependent development for Arthropods. *Journal Environmental Entomology*. 22-29

Byrd J., Castner J. 2010. Insects of Forensic Importance. In: *Forensic Entomology*. United States of America: Taylor and Francis Group, LLC, 39–127.

Campbell A., Frazer BD., Gilbert N., Gutierrez a P., Mackauer M. 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *Journal of Applied Ecology* 11:431–438.

Davidson J. 1942. On the speed of development of insect eggs atconstaint temperatures. Australian *Journal of biological Med. Science.*

Davidson J. 1944. On the relationship between temperature and rate of development of insects at constants temperature. *Journal of Animal Ecology. 26-38*

Dekeirsschieter J., Verheggen FJ., Lognay G., Haubruge E. 2011. Large carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) in Western Europe: a review. *Aging*.

Dekeirsschieter J., Frederickx C., Lognay G., Brostaux Y., Verheggen FJ., Haubruge E. 2013. Electrophysiological and behavioral responses of thanatophilus sinuatus fabricius (Coleoptera: Silphidae) to selected cadaveric volatile organic compounds. *Journal of Forensic Sciences* 58:917–923.

Denlinger DL. 2009. Diapause. In: *Encyclopedia of Insects*. Elsevier, Inc. All rights reserved, 267–271.

Farkač J., Král D., Škorpík M. 2005. Úvod. In: *Červený seznam ohrožených druhů České republiky Bezobratlí*. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR,.

Fuller M. 1934. The Insect Inhabitans of Carrion: a Study in Animal Ecology. *Bull.*

Coun. Sci. Industr. Res.:1–62.

Gullan P., Cranston P. 2010. *THE INSECT An Outline of Entomology*. P.J. Gullan and P.S. Cranston.

Hall R. 2008. Forensic Entomology. In: *Encyclopedia of Entomology*. USA: Springer Science+Business Media B.V., 1518–1520.

Heinrich B. 2009. Thermoregulation. In: *Encyclopedia of Insects*. London: Elsevier, Anc. All rights reserved, 993–999.

Holecová M. 2012. *Úvod Do Lesníckej Entomológie*. Bratislava: AQ-BIOS, spol. s. r. o.

Honěk A. 1991. Constraints on Thermal Requirements for Insect Development. In: *The Entomological Society of Japan NII-Electronic Library Service*. 11.

Chapman RF. 1998. *The Insect Structure and Function*.

Chown SL., Gaston KJ. 1999. Exploring links between physiology and ecology at macro-scales: the role of respiratory metabolism in insects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 74:87–120.

Chown SL., Nicolson SW. 2004. Thermoregulation. In: *Insect physiological ecology*. United States: Oxford University Press Inc., New York, 154–165.

Ikemoto T. 2005. Intrinsic Optimum Temperature for Development of Insects and Mites. *Environmental Entomology* 34:1377–1387.

Ikemoto T., Egami C. 2013. Mathematical elucidation of the Kaufmann effect based on the thermodynamic SSI model. *Applied Entomology and Zoology* 48:313–323.

Ikemoto T., Kurahashi I., Shi PJ. 2013. Confidence interval of intrinsic optimum temperature estimated using thermodynamic SSI model. *Insect Science* 20:420–428.

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. *Environmental Entomology* 29:671–682.

Jakubec P. 2015. Thermal summation model and instar determination of all

developmental stages of necrophagous beetle, Sciodrepoides watsoni (Spence) (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae).

Jakubec P., Růžička J. 2015. Is the type of soil an important factor determining the local abundance of carrion beetles (Coleoptera: Silphidae)? *European Journal of Entomology* 112:747–754.

Jarosík V., Honek A., Dixon AFG. 2002. Developmental rate isomorphy in insects and mites. *The American naturalist* 160:497–510.

Kipyatkov VE., Lopatina EB. 2010. Intraspecific variation of thermal reaction norms for development in insects: New approaches and prospects. *Entomological Review* 90:163–184.

Lactin D., Holliday N., Johnson D. 1995. Improved rate model of temperature-depent development by arthropods. *Journal of Environmental Entomology*. 68-75

Likovský Z. 1967. Příspěvek k poznání fauny mršin (Insecta, Coleoptera). *Acta Musei Reginaehradecensis, Series A* 8:97–116.

McMaster GS., Wilhelm WW. 1997. Growing degree-days: One equation, two interpretations. *Agricultural and Forest Meteorology* 87:291–300.

Midgley JM., Villet MH. 2009. Effect of the killing method on post-mortem change in length of larvae of Thanatophilus micans (Fabricius 1794) (Coleoptera: Silphidae) stored in 70% ethanol. *International Journal of Legal Medicine* 123:103–108.

Miko L. 2005. Předmluva. In: *Červený seznam ohrožených druhů České republiky Bezobratlí*. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR,.

Mroczkowski M. 1955. Klucze do oznaczania owadów Polski.

Nedvěd O. 2009. The temperature effects on the development and growth. In: *Encyclopedia of Insects*. London: Elsevier, Anc. All rights reserved,.

Novák B. 1966. Dynamika populací brouků ze skupiny Silphini (Coleoptera). *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium* 22:129–151.

Peck S., Anderson R. 1985. Taxonomy, phylogeny and biogeography of the carrion

beetles of Latin America (Coleoptera: Silphidae). *Quaestiones Entomologicae* 21:247–317.

Petruška F. 1964. Příspěvek k poznání pohyblivosti několika druhů brouků nalétávajících na mršiny (Col. Silphidae et Histeridae) (Beitrag zur Bewegungsaktivitńt einiger Aaskńfer-Arten (Col. Silphidae et Histeridae). *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium* 16:159–187.

Philogene BJR. 2008. Diapause. In: *Encyclopedia of Entomology*. USA: Springer Science+Business Media B.V., 1206–1210.

Pikula J., Sedláčková J., Banďouchová H. 2012. *Ekologie pro veterinární lékaře s ohledem na kvalitu a bezpečnost potravin*. Brno: Veterinární a farmaceutivká univerzita Brno.

Plesník J. 2005. Význam červených seznamů pro ochranu bezobratlých. In: *Červený seznam ohrožených druhů České republiky Bezobratlí*. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR,.

Plesník J., Cepáková E. 2005. Kategorie a kritéria IUCN - Světového svazu ochrany přírody pro červené seznamy ohrožených druhů. In: *Červený seznam ohrožených druhů České republiky Bezobratlí*. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR,.

Ratcliffe BC. 1996. The carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* 13:1–100.

Růžička J. 2005. Silphidae (mrchožroutovití). In: Farkač J, Král D, Škorpík M eds. *Červený seznam ohrožených druhů České republiky Bezobratlí*. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, 429–431.

Růžička J., Schneider J. 2003. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. 1:291–304.

Sanborn A. 2008. Thermoregulation in Insects. In: *Encyclopedia of Entomology*. USA: Springer Science+Business Media B.V., 3757–3760.

Sharpe P., De Michele D. 1977. Reaction kinetics of poikilotherm development. *Theoretical Biology*.

Sharpe P., Schoolfield R., Butler G. 1981. Distribution model of heliothis zea

(Lepidoptera). *The Canadian Entomologist*.

Shi P., Ikemoto T., Egami C., Sun Y., Ge F. 2011. A modified program foreEstimating the parameters of the SSI model. *Environmental Entomology* 40:462–469.

Sikes DS. 2005. Silphidae Latreille, 1807. In: *Handbook of Zoology, Volume IV: Arthropoda: Insecta, Part 38: Coleoptera, Beetles.Volume 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim)*. 288–296.

Sikes DS. 2008. Carrion Beetles (Coleoptera: Silphidae). In: *Encyclopedia of Entomology*. USA: Springer, 749–758.

Speight MR., Hunter MD., Watt AD. 1999. *Ecology of insects: Concepts and applications*.

Šípková H., Růžička J. 2009. Preference různě staré mršiny u nekrofágních mrchožroutovitých brouků (Coleoptera: Silphidae) ve střední Evropě. *Klapalekiana* 45:213–219.

Škapec L. 1992. *Červená kniha ohrožených a vzácných druhů rostlin a živočichů ČSFR. Bezobratlí*. Bratislava: Príroda.

Špicarová N. 1982. K ekologii druhů čeledí Silphidae a Staphylinidae. *Olomouc: Ediční středisko University Palackého*:27.

Šustek Z. 1981. Klíče k určování hmyzu 2: Mrchožroutovití Československa (Coleoptera: Silphidae). *Zprávy Československé Společnosti Entomologické při ČSAV* 2:1–47.

Tomečková K. 2015. Proč se liší tělesná velikost brouků z hor od těch z nížin? *Česká zemědělská univerzita v Praze* 1:29.

Topp W. 2003. Phenotypic plasticity and development of cold-season insects (Coleoptera: Leiodidae) and their response to climatic change. *European Journal of Entomology* 5.

Trudgill DL., Honěk A., Li D., Straalen NM. 2005. Thermal time - concepts and utility. *Annals of Applied Biology* 146:1–14.

Trumbo ST., Robinson GE. 2004. Nutrition, hormones and life history in burying beetles. *Journal of Insect Physiology* 50:383–391.

Wheeler., Morton W. 1893.A contribution to insect embryology

Zahradník J. 2008. *Brouci*. Praha: AVENTINUM s.r.o.

Zachariassen KE. 1996. The water conserving physiological compromise of desert insects. *European Journal of Entomology* 93:359–367.

Internetové zdroje

AOPK ČR, 2016: Agentura ochrany přírody a krajiny, Praha, online:

http://portal.nature.cz/publik_syst/nd_nalez-public.php?idTaxon=9387