

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie



Rychlost vývoje u vybraných zástupců podčeledi

Cholevinae

Rate of development in selected species of subfamily

Cholevinae

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vedoucí práce: ING. PAVEL JAKUBEC

Bakalant: TEREZA RAČÁKOVÁ

2015

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra ekologie

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Tereza Račáková

Aplikovaná ekologie

Název práce

Rychlost vývoje u vybraných zástupců podčeledi Cholevinae

Název anglicky

Rate of development in selected species of subfamily Cholevinae

Cíle práce

1. Zpracovat literární rešerši na téma: Vývoj hmyzu a měření jeho rychlosti.
2. Nachytat živé dospělé podčeledi Cholevinae a rozmnožit je v laboratorních podmínkách.
3. Zjistit jak dlouho trvá vývoj u odchycených druhů.

Metodika

K získání živých jedinců ze zájmové podčeledi položí studentka modifikované padací pasti s návnadou bez fixační kapaliny dle Růžičky (2007). Ty budou umístěny ve vhodných biotopech. Pasti budou exponovány do dubna do srpna a pravidelně vybírány. Odchycení brouci budou určeni do druhu a jednotlivé populace společně přesunuty do laboratorního chovu. Vajíčka budou po naklazení odebrána a umístěna jednotlivě v Petriho miskách v jedné ze tří stálých teplot (klimabox). Průběh vývoje u každého jedince (vajíčko, 3 larvální instary, kukla a dospělec) bude zaznamenáván 2x denně.

Výpočet T_{min} a SET pro každou populaci bude proveden pomocí lineární regrese. Nejprve student zjistí rychlost vývoje (R) pro každého jedince z populace (převrácená hodnota jeho délky vývoje) a tyto hodnoty dosadí do lineárního tvaru ($R=a+bt$), kde (t) je teplota v které probíhal vývoj konkrétního jedince. na základě takto získaných parametrů regrese (a) a (b) lze dosazením do vzorce vypočítat T_{min} a SET i s jejich konfidenčními intervaly (Kipyatkov & Lopatina 2010).

Doporučený rozsah práce

30 stran

Klíčová slova

rychlost vývoje; Coleoptera; laboratorní experiment; teplota; suma efektivních teplot

Doporučené zdroje informací

- BEGON M., HARPER J.L. & TOWNSEND C.R. 2006: Ecology, From Individuals to Ecosystems. Blackwell Publishing, Oxford.
- DIXON A.F.G., HONĚK A., KEIL P., KOTELA M.A.A., SIZLING A.L. & JAROŠÍK 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 Patters. Oxford University Press, Oxford.
- KIPYATKOV V.E. & LOPATINA E.B. 2010: Intraspecific variation of thermal reaction norms for development in insects: New approaches and prospects. Entomological Review 90: 163 184.
- PECK S.B. 1998: Phylogeny and evolution of subterranean and endogean Cholevidae (=Leiodidae, Cholevinae): an introduction. In: GIACHINO P.M. & PECK S.B. (Eds.), Phylogeny and Evolution of Subterranean and Endogean Cholevidae (=Leiodidae Cholevinae). Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, pp. 11 40.
- TOPP W. 2003: Phenotypic plasticity and development of cold-season insects (Coleoptera: Leiodidae) and their response to climatic change. European Journal of Entomology 100: 233 234.

Předběžný termín obhajoby

2015/06 (červen)

Vedoucí práce

Ing. Pavel Jakubec

Elektronicky schváleno dne 13. 12. 2013

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 18. 12. 2013

prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.

Děkan

V Praze dne 07. 04. 2015

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Ing. Pavla Jakubce a že jsem uvedla všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpala.

V Praze, 15. 4. 2015

Podpis:

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala Ing. Pavlu Jakubcovi za odbornou pomoc, cenné rady, vstřícnost a věcné připomínky při vedení bakalářské práce. Poděkování patří také mým kolegům, se kterými jsem spolupracovala na výzkumu.

ABSTRAKT

Tato práce řeší vliv teploty na rychlost vývoje životních stádií hmyzu. Literární rešerše se zabývá především ekologií, bionomií, morfologií a geografickým rozšířením podčeledi *Cholevinae*. Zejména nekrofágními druhy, které preferují polní stanoviště a louky.

V praktické části jsme provedli odchyt jedinců (druhů *Ptomaphagus sericatus*, *Nargus wilkini*, *Sciodrepoides watsoni*) na pěti nezávislých lokalitách (Praha, Běstvína, Klatovy, Domažlice a Dobříš). Materiál byl sbírán pomocí zemních padacích pastí s návnadou rybího masa. Dospělci, vajíčka a larvy všech tří instarů byli chováni ve čtyřech klimatizovaných boxech se stálými teplotami 15, 18, 21 a 25°C.

Při statistickém vyhodnocení získaných dat se nám podařilo potvrdit závislost vývoje na teplotě u stádia vajíčka, larvy prvního a druhého instaru. Dále jsme odhadovali teplotní konstanty SET a T_{min} dle dvou metod, které jsme následně porovnávali. První metodou podle Kipyatkova & Lopatiny a druhou metodou podle Ikemota & Takaie. Obě metody se od sebe výrazně lišily. Přesnější metoda se ukázala jako metoda vypracovaná Ikemotem & Takaiem (2000).

Klíčová slova: rychlost vývoje, Coleoptera, laboratorní experiment, teplota, suma efektivních teplot.

ABSTRACT

This thesis discusses the effect of temperature on the rate of development of insect life cycles. The background research mainly deals with the ecology, bionomics, morphology and geographical expansion of the Cholevinae family, particularly necrophagous species that prefer field sites.

During the field work, we trapped specimens of the *Ptomaphagus sericatus*, *Nargus wilkini* and *Sciodrepoides watsoni* in five independent localities (Prague, Běstvína, Klatovy, Domažlice and Dobříš). The material was collected using baited pitfall traps with a fish bait. Adults, eggs and larvae of all three instars were kept in four climaboxes with a constant temperature of 15, 18, 21 and 25°C.

The statistical evaluation of the obtained data confirmed the dependence of development on temperature in the egg and larva stage in the first and second instar. Furthermore, we estimated thermal constants SET and T_{\min} using two methods that we subsequently compared. The first method was according to Kipyatkov & Lopatina and the second method according to Ikemoto & Takai. Both methods were considerably different. A more accurate method has proved to be a method developed by Ikemoto & Takai (2000).

Key words: development rate, Coleoptera, laboratory experiments, temperature, sum of effective temperature.

OBSAH

1. ÚVOD	9
2. CÍLE PRÁCE	10
3. LITERÁRNÍ REŠERŠE	11
3.1 Taxonomie	11
3.2 Morfologie	11
3.2.1 <i>Dospělci</i>	11
3.2.2 <i>Larvy</i>	14
3.2.3 <i>Studované druhy</i>	15
3.3 Ekologie a bionomie	16
3.4 Geografické rozšíření studovaných druhů	18
3.4.1 <i>Evropa</i>	18
3.4.2 <i>Česká republika</i>	20
3.5 Vliv teploty na rychlost vývoje hmyzu	22
3.6 Matematické modely.....	23
4. MATERIÁL A METODIKA	26
4.1 Pasti	26
4.2 Výběr a charakteristika lokalit	26
4.3 Třídění a determinace materiálu	28
4.4 Analýza a zpracování dat	30
5. VÝSLEDKY	32
6. DISKUZE	35
7. ZÁVĚR	37
8. LITERATURA	38
9. PŘÍLOHY	44

1. ÚVOD

Hmyz (Insecta) obecně patří mezi ektotermní a poikilotermní organismy. To jsou organismy, které přijímají teplotu okolního prostředí, tzn. že rychlost vývoje hmyzu je závislá na této teplotě. Teplota je jedním ze základních fyziologických dějů ovlivňující vývojový proces hmyzu (Begon & kol. 2006; Kipyatkov & Lopatina 2010). Jedním z mnoha řádů třídy hmyzu je i řád brouci (Coleoptera), který je mimořádně druhově bohatou skupinou zahrnující přes 360 000 popsanych druhů (Bouchard & kol. 2009).

Ve své práci se zaměřuji hlavně na nekrofágní druhy podčeledi Cholevinae. *Cholevinae* (= *Catopinae*) jsou největší a nejvýznamnější podčeledí čeledi *Leiodidae*. Dospělí jedinci a larvy jsou obecně úzce vázáni na lesní hrabanku a vlhká půdní stanoviště bohatá na tlející organickou hmotu, kterou se i živí. Je to např. hnůj, mršiny, tlející houby, nory obratlovců a hmyzích hnízd. Jsou k nalezení často také v jeskyních a jeskynních prohlubních a štěrbinách (Peck 1973, 1998; Szymczakowski 1961; Wheeler & Blackwell 1984). *Leiodidae* patří do čeledi brouků malé velikosti (od 1 do 9 mm). Tvar jejich těla je oválný a pravidelný. Zbarvení těla mají hnědé (od světle do tmavě hnědé) a černé. Tykadla jsou oproti tělu světlejší barvy (Szymczakowski 1961).

Podčeleď Cholevinae se zdá být nezajímavou skupinou bezobratlých, je tomu ale naopak. Nabízí širokou škálu témat pro budoucí studium v systematické evoluci, fylogenezi, ekologii a biogeografii (Peck 1998). Rozšíření jednotlivých druhů podčeledi Cholevinae ve střední Evropě je poměrně málo známé, oproti jiným lákavějším čeledím brouků (Růžička 1993b). Pochopením morfologie těchto živočichů je základním kamenem pro pochopení jejich vývoje (Peck 1998).

O těchto saprofágních broucích vyšlo pouze malé množství zajímavých studií. V minulosti se jimi zabývali např. Topp (1990, 1994, 2003), který řešil vliv faktorů prostředí na vývoj vybraných druhů této čeledi. Peck (1998), Růžička & kol. (2006), Růžička 1994 a Kočárek 2002b se zabývali ekologií a jejich chováním. Szymczakowski (1961) a Růžička & Vávra (1993) se ve svých pracích zabývají determinací a morfologií těchto malých a zajímavých brouků.

2. CÍLE PRÁCE

1. Zpracovat literární rešerši o vybraných zástupcích podčeledi Cholevinae, jejich taxonomii, výskyt, morfologii, ekologii, bionomii a sezónní dynamiku.
2. Provést odběry pomocí padacích pastí s návnadou na nezávislých lokalitách od dubna do června 2013.
3. Provést laboratorní odchov v klimaboxech se stálými teplotami.
4. Statisticky zhodnotit získaná data pomocí lineární regrese a porovnat dvě metody odhadu teplotních konstant.

3. LITERÁRNÍ REŠERŠE

3.1 Taxonomie

Prvotnímu studiu podčeledi Cholevinae se začal věnovat René Jeannel (1911, 1914a, 1914b, 1922, 1924, 1925, 1936), který vypracoval monografickou práci zabývající se revizí jeskyní v Eurasii s výskytem tribusu *Leptodirini*. Ve světě se zabýval monografií čeledi *Catopidae*. Stejnou skupinu těchto nekrofágních brouků nazýval Hatch (1933) *Leptodiridae*. Díky jeho práci se tento nesprávný název začal používat v Severní Americe. Peck (1998) zjistil, že podle Mezinárodních pravidel zoologické nomenklatury je správné pojmenování této čeledi Cholevidae Kirby, 1837. Vznikl rozkol taxonu Cholevidae, v kontinentální Evropě se označuje jako čeleď a v anglicky mluvících zemích jako podčeleď Cholevinae (Peck 1998). Nyní se již v celé Evropě a také Asii označuje jako podčeleď Cholevinae (Löbl & Smetana 2004).

V této práci se zabývám zejména třemi druhy brouků *Ptomaphagus sericatus* (viz Obr. č. 21), *Nargus wilkini* (viz Obr. č. 22) a *Sciodrepoides watsoni* (viz Obr. č. 23). Tyto druhy jsou zařazeny do podčeledi *Cholevinae*, čeledi *Leiodinae*, řádu *Coleoptera*, třídy *Insecta*, kmenu *Arthropoda*, říše *Animalia* (Szymczakowski 1961). Do této čeledi (*Leiodidae*) patří dalších pět podčeledí, jako je *Camiarinae*, *Catopocerinae*, *Leiodinae*, *Coloninae* a *Platypsyllinae*. Cholevinae Kirby, 1837 je nejpočetnější podčeleď čeledi *Leiodidae* (Bouchard & kol. 2011).

Důležitým znakem pro stanovení monofylie na úrovni čeledě *Leiodidae* je výskyt specializovaných článků tykadel s vnitřními váčky (Hamman 1989).

3.2 Morfologie

3.2.1 Dospělci

Dospělí jedinci podčeledi Cholevinae (viz Obr. č. 1) dorůstají do velikosti od 1,2 do 5 mm. Tělo mají 1,22 – 2,35 krát tak dlouhé než je jejich šířka. Jsou pokrytí chlupy, které jsou rostlé buď při těle, nebo od těla. Tvar těla mají více či méně oválný bez vnějších výčnělků. Výjimku tvoří druhy, které žijí pouze podzemním způsobem života. Ty mají přední část těla úzkou a protáhlou, tykadla a nohy rovněž protáhlé. Štít

a krovky se liší v bočním zaoblení, jsou mírně až silně konvexní (Larence & kol. 2013; Szymczakowski 1961).

Hlava je prognátní nebo hypognátní. Pouze u Cholevinae je náhle zúžená hned za očima. Přední část hlavy tvoří lichoběžníkový klypeus, který může a nemusí být oddělen švem od zbytku hlavy (Larence & kol. 2013; Szymczakowski 1961).

Čelisti jsou krátké a široké, hladké nebo ozubené. Vrchol obvykle s jedním zoubkem nebo s jedním až několika subapikálními zoubky. Maxila s dvoučládkovou galeou a lacinií s chloupkami nebo s ostny. Maxilární palpy čtyřčládkové s apikálním palpárním článkem, který je často poněkud užší než preapikální. Mentum obvykle lichoběžníkovité a příčné; labiální palpy třísegmentové, někdy s apikálním palpomerem, který je kratší anebo užší než preapikální palpomer. Ligula obvykle vykrojená (Larence & kol. 2013).

Štít (pronotum) je 0,38 – 0,90 krát tak delší, než širší. Obvykle je nejširší posteriorně nebo uprostřed, nikdy není výrazně užší. Boční pronotální šev je celistvý, zpravidla se zvýšeným okrajem nebo patkou. Prosternum je před kyčli mírně kratší. Prosternální výběžek je téměř vždy neúplný a na vrcholu ostrý nebo zaoblený. Hypomeron bez tykadlových váčků (Larence & kol. 2013).

Krovky 0,80 – 1,75 krát tak delší než širší a 1,78 – 4,20 krát tak dlouhé než je pronotum. Strany mírně až silně zaoblené a vrcholy obvykle zaoblené kryjící všechny břišní tergity (u některých druhů Cholevinae jsou vrcholy utáaté a můžou odkrývat pygidium). Krovky často s devíti výraznými řádky teček bez štítkového vroubku. Tečkování nepravidelné. Mesoventrit na mesanepisternu často alespoň částečně spojený. Přední hrana mesoventritu obvykle na stejné rovině jako metaventrit. Hlavní část ventritu je někdy s podélnou středovou rýhou. Mesocoxy mírně až silně příčné, zpravidla s odhalenými trochantery (Larence & kol. 2013).

Tykadla jsou středně dlouhá, téměř vždy složena z jedenácti článků s vyvinutou pěti článkovanou paličkou. Osmý tykadlový článek je užší než sedmý a devátý. První tykadlový článek není obvykle modifikovaný (Larence & kol. 2013; Szymczakowski 1961).

Oči jsou oválné, zpravidla dobře vyvinuté, vyčnívající. Jsou složeny z hrubých facet (s mezifacetovými sety nebo bez mezifacetových set). U některých podčeledí čeledi *Leiodidae* jsou oči redukovány nebo nevyčnívají nad boční část hlavy. (Larence & kol. 2013; Szymczakowski 1961).

Nohy středně dlouhé a štíhlé tvořené pěti články. Stehna a holeně jsou občas u samců modifikované. Holeně často ostré, někdy silně rozšířené; holenní ostruhy zpravidla dobře vyvinuté. Tarsi obvykle 5-5-5. Bazální tarsální články u samců někdy rozšířeny; empodium se dvěma štětinkami (Larence & kol. 2013).

Abdomen zpravidla s pěti nebo šesti volnými ventrity. U *Leiodinae* jsou na prvním až osmém abdominálním článku funkční průduchy. U *Agyrtodini* a *Cholevinae* jsou funkční průduchy na prvním až sedmém abdominálním článku. Abdominální tergity obvykle málo sklerotizované (Larence & kol. 2013).

Penis modifikovaného typu. Paramery volné, spojné s penisem nebo chybí. U samic je devátý tergít rozdělen do dvou částí. Kladélko krátké a široké (Larence & kol. 2013).

Samec od samice se rozpozná již na první pohled, podle prvních tří až čtyř článků předních nohou (Szymczakowski 1961; Szymczakowski 1961).

Zbarvení mají hnědé, v odstínech od světle hnědé až černé, někteří jedinci jsou žlutí a vzácně i dvojbarevní. Tykadla jsou oproti tělu světlejší barvy (Larence & kol. 2013; Szymczakowski 1961).



Obr. č. 1. Dorsální strana dospělého podčeledi Cholevinae – *Sciodrepoides watsoni*, samec
Zdroj: J. Růžička a P. Jakubec

3.2.2 Larvy

Tělo podlouhlé, paralelně jednostranné nebo mírně se zužující dozadu (viz Obr. č. 2). U Sogdini a Leiodini jsou dorsaly mírně zakřivené. Hlava a tergity slabě až silně sklerotizované. Ochlupení je rozptýleno po celém těle (Larence & kol. 2013).

Hlava prognátní a dobře viditelná, více či méně přímá, výrazně zaoblená, boční strany mírně zploštělé. Epikraniální rýhy krátké až středně dlouhé. Frontální švy ve tvaru písmene V nebo U. Obvykle tři nebo méně stemat na každé straně. Frontoklypeální šev chybí. Labium volné, obvykle přímé a široce zaoblené na vrcholu (Larence & kol. 2013).

Tykadla zpravidla středně dlouhá tvořená 3 články s palpiformním sensoriem na druhém tykadlovém článku (Larence & kol. 2013).

Kusadla symetrická nebo asymetrická tvořená jedním nebo dvěma zoubky. Mola obvykle dobře vyvinutá a příčně rýhovaná. Ventrální část ústního ústrojí silně zatažená. Cardo volné a rozdělené. Mala často hluboce rozštěpena. Tvoří fixovanou galei a lacinii. Galea s vnějším ochlupeným okrajem a lacinie srpovitá s několika trny podél vnitřního okraje. Palpy tři segmentové. Labium sestávající z prementum, mentum a submentum. Ligula téměř vždy podlouhlá, vykrojená nebo uťatá. Gula je krátká a prothorax není o moc delší než mesothorax nebo metathorax (Larence & kol. 2013).

Nohy dobře vyvinuté, štíhlé a tvořené pěti články. Poslední článek tvoří drápek se dvěma sety. Kyčle méně až středně daleko od sebe. Tergum IX stejně dlouhé až o něco kratší než VIII. Segment X viditelný shora více či méně válcovitý obvykle s dvojicí vychlípitelných laloků. Funkční průduchy prstencovité s uzavírajícím aparátem umístěným po stranách na mesothoraxu a na prvním až osmým abdominálním článku (Larence & kol. 2013).



Obr. č. 2. Larva podčeledi Cholevinae - *Choleva oblonga*

Zdroj: J. Růžička a P. Jakubec

3.2.3 Studované druhy

3.2.3.1 *Ptomaphagus sericatus*

P. sericatus patří do rodu *Ptomaphagus*, jeho délka těla je 1,7 – 7,5mm. Tykadla středně dlouhá, téměř vždy tvořena jedenácti články (viz Obr. č. 4). Hlavním znakem k rozpoznání druhů a pohlaví je holeň třetího páru nohou. Samci mají extrémně rozšířená a prodloužená chodidla prvního páru nohou. U samců je hlavním morfologickým znakem jejich penis (viz Obr. č. 3). V horní části je krátký a strany jsou téměř rovnoběžné (Szymczakowski 1961).



Obr. č. 3. Penis (kopulační orgán) druhu *P. sericatus*
Zdroj: Szymczakowski 1961



Obr. č. 4. Tykadlo *P. sericatus*
Zdroj: <http://cholevidae.myspecies.info>

3.2.3.2 *Nargus wilkini*

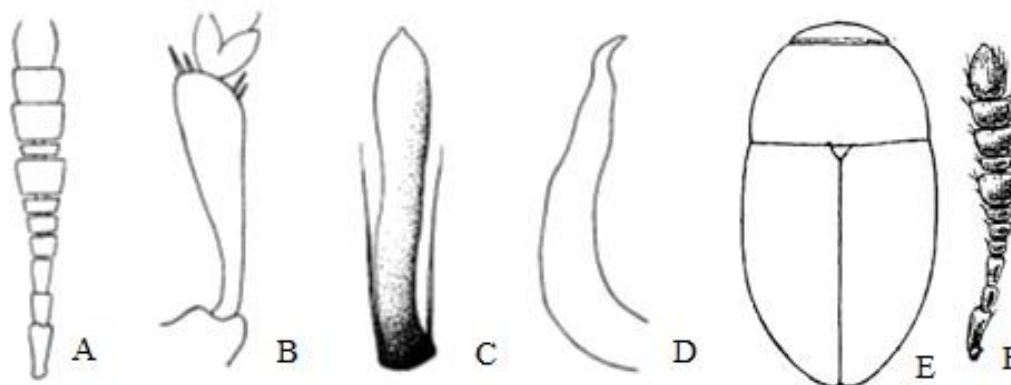
N. wilkini spadá pod rod *Nargus*. Tělo těchto malých brouků je 2,2 – 2,4mm dlouhé a štíhlé, štít (pronotum) široké. Tvar kopulačního orgánu (penisu) (viz Obr. č. 5). Chlupy na těle má dlouhé, vystupující (trčící od těla). Tykadla má krátké, devátý a desátý článek je širší než delší (Szymczakowski 1961).



Obr. č. 5. Kopulační orgán *N. wilkini*
Zdroj: <http://cholevidae.myspecies.info>

3.2.3.3 *Sciodrepoides watsoni*

S. watsoni patří do rodu *Sciodrepoides*. Délka těla *S. watsoni* je 2,6 – 3,4mm. Ochlupení tohoto rodu je dlouhé (přiléhající k tělu). Penis je mírně dlouhý asymetrický a zploštělý (viz Obr. č. 6 – C, D). Tykadla mají masivní. Šestý a osmý článek těchto tykadel mají velmi úzký (viz Obr. č. 6 – A) (Szymczakowski 1961).



Obr. 6. *S. watsoni*: A - tykadlo samice, B - první pár holenních nohou samce, C - penis, D - penis z boční strany, E – tělo, F - tykadlo

Zdroj: <http://cholevidae.myspecies.info>

3.3 Ekologie a bionomie

Jedinci z podčeledi Cholevinae jsou ve straších studiích všeobecně uváděni jako vzácní. Žijí skrytě (skrytým způsobem života) a neznalost efektivních metod sběru těchto saprofágních brouků způsobilo to, že informací o jejich rozšíření a chování není mnoho (Růžička & Vávra 1993). Některé druhy Cholevinae se vyskytují i v hnízdech mravenců, přičemž jsou často vázáni na konkrétní druh mravence (Peck & Cook 2007). Ekologií této zajímavé skupiny nekrofágních brouků se zabýval zejména Topp (1990, 1994, 2003), Růžička (1994) a Kočárek (2002b). Přitom znalost vnějších vlivů prostředí a jejich faktorů na určitý druh mají zásadní význam pro pochopení geografického rozšíření (Begon & kol. 2006; Chown & Nicolson 2004)

Dospělci a larvy podčeledi Cholevinae se obecně vyskytují na stanovištích bohatých na tlející organické hmoty a lesní hrabanku. Jsou to např. mršiny, tlející houby, hnůj, nory obratlovců. Jsou k nalezení často také v sutích, jeskyních a jeskynních prohlubních a štěrbinách (Peck 1998; Růžička 2007; Szymczakowski 1961; Wheeler & Blackwell 1984). Některé druhy mohou být i sporofágní, proto se uvažuje o jejich využití ve forenzní entomologii (Archer 2003). Topp (1990) zmiňuje,

že Cholevinae jsou jedni z mála hmyzu, kteří se živí mrtvolami i v chladném zimním období, kdy většina dvoukřídlého hmyzu chybí. Proto čeled' Cholevinae mohou být cenným nástrojem pro vyšetřování smrti člověka.

Szymczakowski (1961) zmiňuje, že v zimním období jedinci podčeledi Cholevinae přežívají v klidu v norách savců, kde jsou chráněny před mrazem a uhynutím. Oproti tomu Topp (2003) tvrdí, že existuje několik druhů hmyzu, kteří se rozmnožují a rozvíjejí v průběhu podzimu a zimy, kdy je teplota nízká, zatímco nejteplejší měsíce v roce tráví v klidu.

Studium o sezónní dynamice mrchožravého hmyzu má mimořádný význam. Poskytuje dynamický profil sezónní početnosti jednotlivých mrchožravých druhů a dává náhled na proměnlivost druhového složení mrchožravého společenství se střídáním ročních období (Kočárek 2003). Biologie, fenologie, biogeografie nebo stanovištní preference mrchožravého hmyzu jsou zásadní pro forenzní entomologii, zatím se ale těmito aspekty zabývalo málo studií (Catts & Goff 1992).

V letech 1986 a 1987 Růžička (1994) zkoumal biotopové preference a sezónní dynamiku čeledi *Leiodidae:Cholevinae* v okolí Velkého Blaníku (střední Čechy). Jedince odchytil ve dvou různých biotopech (lesní a polní). Z čeledi *Leiodidae:Cholevinae* se *P. sericatus* v lesním biotopu téměř nevyskytuje (pouhých 5 jedinců). Preferuje spíše suchá polní stanoviště, obzvláště okraje kukuřičných polí a keřovitých ekotonů (Kočárek 2002b; Růžička 1994).

S. watsoni watsoni je všudypřítomný (vyskytuje se téměř všude), jak v bukových porostech, smíšených lesích, suchých a mokřích jehličnatých lesích, tak i na okrajích kukuřičných polí a polí s ječmenem. Růžička (1994) tvrdí, že nejvíce obydluje stanoviště polní (s kukuřicí a ječmenem). Kočárek (2002b) ve své práci potvrzuje a doplňuje, že v okolí Litovelského Pomoraví se *S. watsoni watsoni* vyskytuje na polních stanovištích a také keřovitých ekotonech.

N. wilkini nebyl odchyten vůbec, zřejmě se v těchto oblastech nevyskytoval (Kočárek 2002b; Růžička 1994).

Dospělci *S. watsoni watsoni* mají unimodální aktivitu s vrcholem v letních měsících. Byli odchyťováni od dubna do října, přičemž nejvyšší aktivita byla

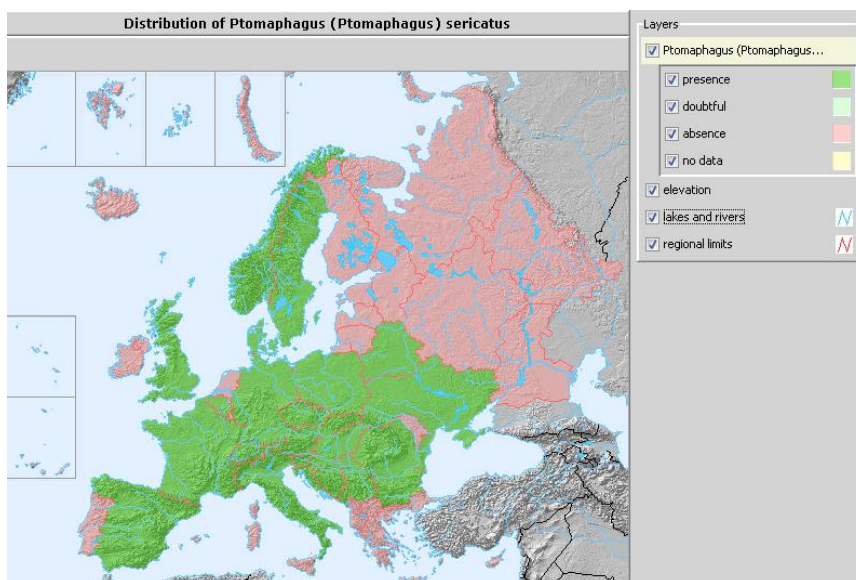
zaznamenána od června do srpna. Dospělci *P. sericatus* mají bimodální aktivitu. Byli odchyťováni od dubna do listopadu, přičemž jejich slabý vrchol byl zaznamenán v červnu a vysoký od srpna do listopadu. Imaturní jedinci (čerstvě vylíhli a tedy plně nevybarvení) byli nalezeni od srpna do listopadu (Peck & Anderson 1985; Růžička 1994).

Shubeck (1971) zjistil, že Cholevinae hledali potravu především ve dne a hojněji se zaměřovali na odkryté mršiny (vystavené vnějším vlivům a rychleji tlející) než na mršiny ukryté (zakopané v zemi).

3.4 Geografické rozšíření studovaných druhů

3.4.1 Evropa

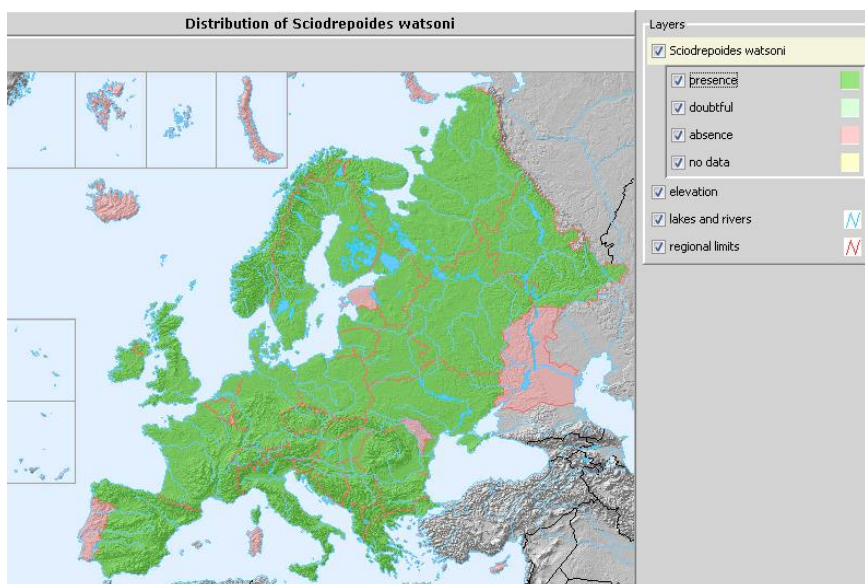
Rozšíření druhu *P. sericatus* (viz Obr. č. 7) je rozprostřeno téměř v celé střední a západní Evropě a také Skandinávii, Výjimku tvoří Portugalsko, Irsko, Řecko, Sicílie, Nizozemsko, Moldavsko a také celá východní Evropa.



Obr. č. 7. Rozšíření druhu *Sciodrepoides watsoni* v Evropě.

Zdroj: <http://www.faunaeur.org/>

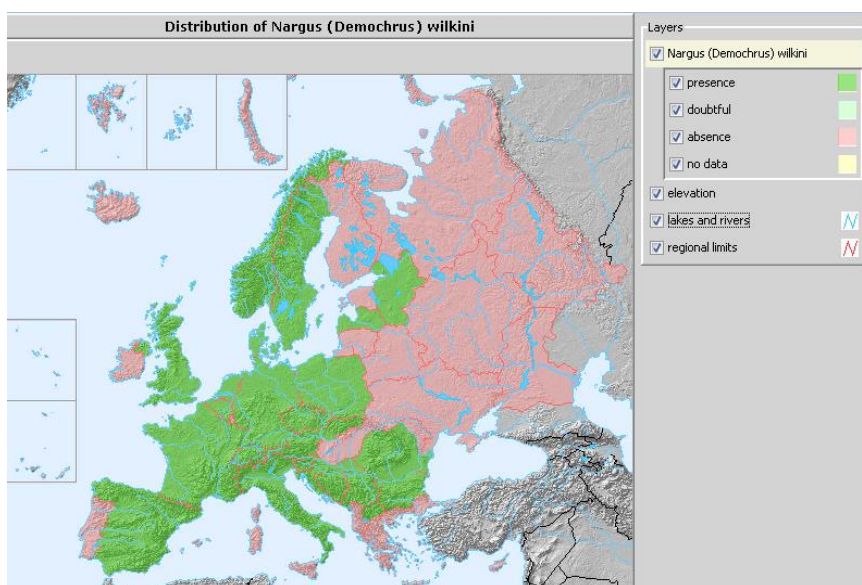
Rozšíření druhu *S. watsoni* (viz Obr. č. 8) je rozprostřeno téměř po celé Evropě, výjimku tvoří Portugalsko, Lucembursko, Estonsko, Moldavsko, Sardinie a oblast pohoří Kavkazu, kde se *S. watsoni* nevyskytuje.



Obr. č. 8. Rozšíření druhu *Ptomaphagus sericatus* v Evropě.

Zdroj: <http://www.faunaeur.org/>

N. wilkini (viz Obr. č. 9) se vyskytuje téměř v celé střední a západní Evropě, Britských ostrovů a Skandinávii. Výjimku tvoří Portugalsko, Irsko, Řecko, Sicílie, Maďarsko, Finsko, a východní Evropa, kde se *N. wilkini* nevyskytuje.



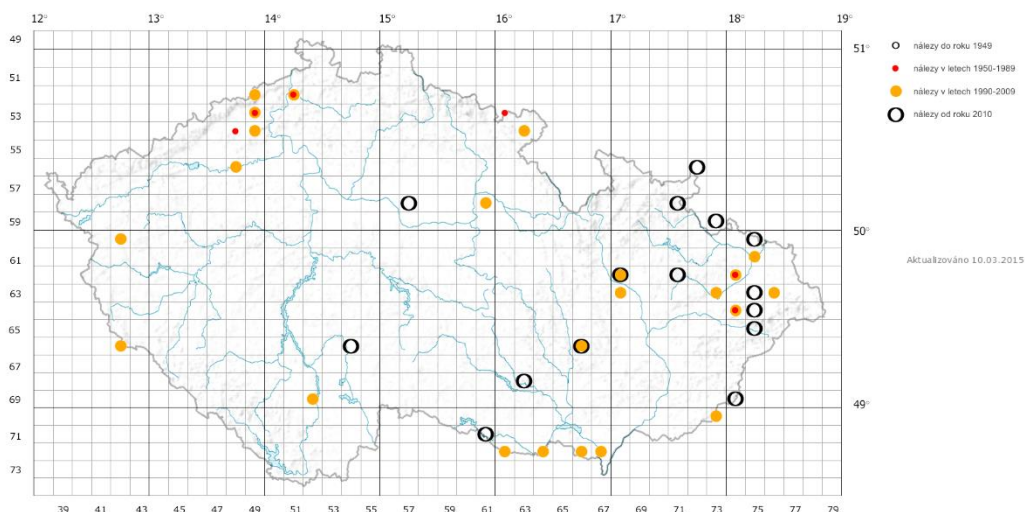
Obr. č. 9. Rozšíření druhu *Nargus wilkini* v Evropě.

Zdroj: <http://www.faunaeur.org/>

3.4.2 Česká republika

V České republice se podčeleď Cholevinae nejvíce zabýval Růžička (1993b, 1994, 1996a, 1996b, 1996f, 1999a, 2000b, 2007), Růžička & Vávra (1993, 2005, 2009, 2012) a Růžička & Vonička (1999).

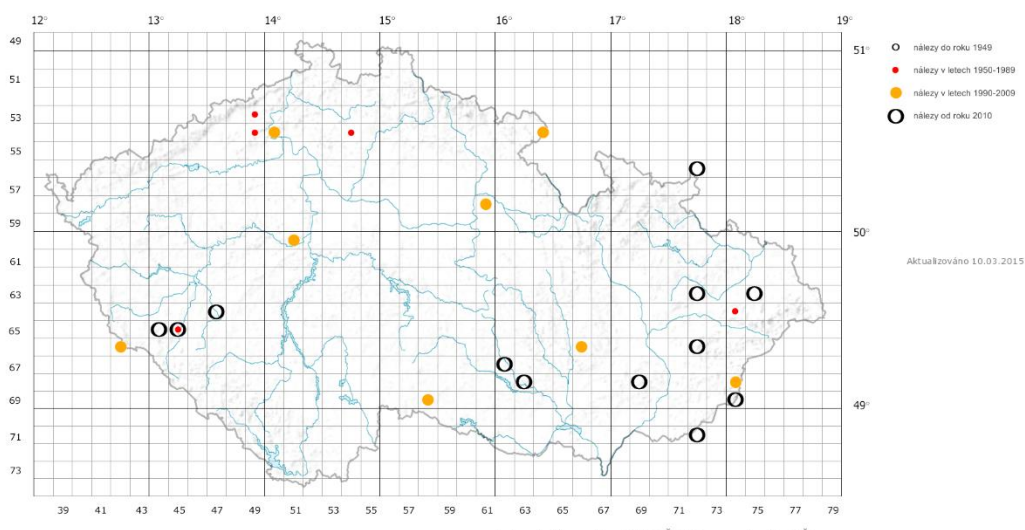
Nálezy druhu *P. sericatus* se v České republice začaly zaznamenávat již před rokem 1949 (viz Obr. č. 10). Jedinci byli nacházeni v Krušných horách, okolo řeky Dyje a v okolí Broumova, Morava, Slezsko, řeka Labe – Poděbrady, řeka Lužnice - Tábor. Tyto oblasti většinou spadají do klimatické oblasti mírně teplé až teplé.



Obr. č. 10. Přehled studovaných lokalit v ČR, schematicky vyjádřených pomocí faunistických čtvrců (mapový podklad AOPK, Praha).

Zdroj: <http://portal.nature.cz/>

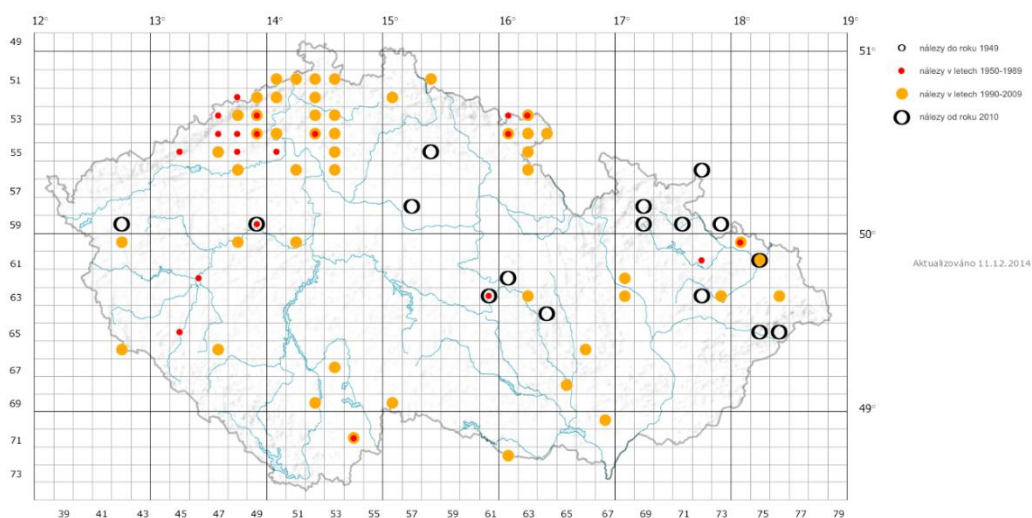
Nálezy druhu *N. wilkini* se v České republice začaly zaznamenávat již od roku 1949 (viz Obr. č. 11). Tento druh není v České republice tolik rozšířený. Jedinci tohoto druhu byli nacházeni na Moravě, v Slezských Pavlovicích, Švihovské vrchovině. Tyto oblasti většinou spadají do klimatické oblasti mírně teplé až teplé.



Obr. č. 11. Přehled studovaných lokalit v ČR, schematicky vyjádřených pomocí faunistických čtverců (mapový podklad AOPK, Praha).

Zdroj: <http://portal.nature.cz/>

Nálezy druhu *S. watsoni* se začaly v České republice zaznamenávat již od roku 1949 (viz Obr. č. 12). Jedinci byli nacházeni v Krušných horách, Českém středohoří a v okolí Trutnova, Broumova, Moravy, Slezska, Slavkovského lesa, u řeky Berounky. Tyto oblasti většinou spadají do klimatické oblasti mírně teplé, teplé a některé oblasti spadají i do chladné.



Obr. č. 12. Přehled studovaných lokalit v ČR, schematicky vyjádřených pomocí faunistických čtverců (mapový podklad AOPK, Praha).

Zdroj: <http://portal.nature.cz/>

3.5 Vliv teploty na rychlost vývoje hmyzu

Vlivem teploty na rychlost vývoje životních stádií hmyzu se zabýval např. Dixon & kol. (2009), Honěk (1999), Ikemoto & Takai (2000), Jarošík & kol. (2002), Kipyatkov & Lopatina (2010) a Saska & kol. (2010), Saska & kol. (2014).

Hmyz patří mezi ektotermní a poikilotermní organismy. Ektotermní znamená, že organismus získává teplo z vnějšího prostředí a je na něm bezpochyby závislý. Poikilotermní organismus je takový organismus, který si nedokáže udržet stálou tělesnou teplotu. Teploty, jež nejsou optimální pro ektotermní organismy mohou způsobovat zpomalení rychlosti vývoje a rozmnožování, stagnaci vyhledávání potravy a pomalý pohyb, který zabraňuje organismu uniknout před predátory (Begon & kol. 2006; Honěk 1999; Saska & kol. 2010).

Fyziologické děje ovlivňuje řada vnějších faktorů, jako jsou např. teplota, fotoperioda, potravní dostupnost, vlhkost prostředí, mutageny, toxiny nebo predátoři. Jedním z nejdůležitějších vnějších podmínek je vliv teploty na tempo růstu a dobu vývoje hmyzu. Vývoj je proces, při kterém organismus prochází různými stádií během svého životního cyklu. K dokončení tohoto cyklu je zapotřebí určitá teplota a čas, tj. pravidlo akumulace a efektivních teplot (Kipyatkov & Lopatina 2010; Ikemoto & Takai 2000).

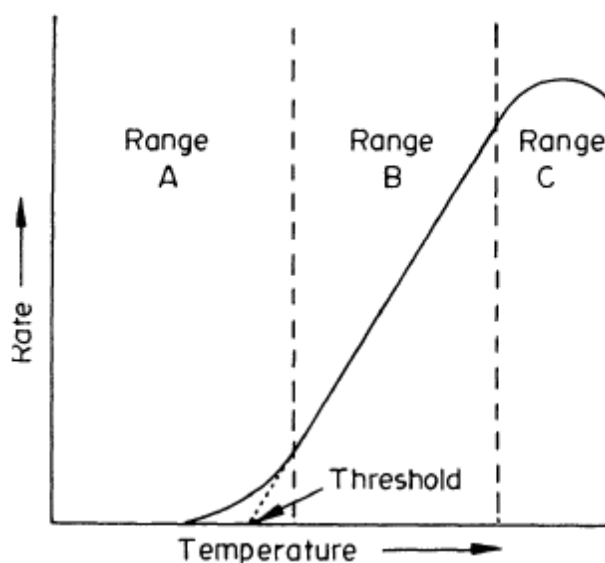
Vztah mezi rychlostí vývoje a teploty je znázorněn na Obr. č. 13, kde s klesající teplotou se růst a vývoj hmyzu zpomaluje až do bodu, kde se vývoj úplně zastaví (viz Obr. č. 13 – část A). Naopak je tomu při vyšších teplotách, kde se růst a vývoj zrychluje až do tzv. teplotního optima (viz Obr. č. 13 – část B). Za tímto teplotním optimem se rychlost vývoje se vzrůstající teplotou snižuje (viz Obr. č. 13 – část C) (Campbell & kol. 1974; Jarošík & kol. 2002).

Teplota potřebná k dokončení určitých vývojových stádií hmyzu (viz Obr. č. 13 – část B) je tzv. efektivní teplota, která se pohybuje u hmyzu kolem 20°C (Dixon & kol. 2009).

Vliv teploty na vývoj hmyzu se vztahuje k účinku enzymatických aktivit. Základním krokem k enzymatické reakci je konformace enzymů, která závisí na teplotě. Při nízkých teplotách není enzym tak dostatečně přizpůsobivý, což mu

neumožňuje vstoupit do reakce. Naopak při vyšších teplotách ztrácí přijatelnou strukturu a neumožňuje reakci katalyzovat (Damos & Savopoulou-Soultani 2012).

Spodní práh vývoje (T_{\min}) je minimální teplota, při které začíná vývoj. Před touto teplotou je hodnota (T_{\min}) rovna nule. Horní práh vývoje je teplota, do které se organismus ještě vyvíjí. Za touto teplotou dochází ke zpomalení vývoje nebo k úplnému zastavení (Kipyatkov & Lopatina 2010).



Obr. č. 13. Vztah mezi rychlostí vývoje a teplotou, který obsahuje nelineární části A, C a lineární část B.

Zdroj: Campbell & kol. (1974)

3.6 Matematické modely

Bylo vytvořeno již mnoho matematických modelů, které popisují teplotu a délku vývoje. Tento vztah popsal např. Blunck (1914, 1923), Kozhanchikov (1946, 1961), Mednikov (1966, 1977) a Campbell & kol. (1974).

Podle Kipyatkova & Lopatinové (2010) je závislost rychlosti vývoje na teplotě prostředí dána hlavní rovnicí:

$$D = \frac{K}{T - T_0} \quad (1)$$

kde D je délka vývoje určitého vývojového stádia, vyjádřena ve dnech nebo v hodinách, T je teplota okolního prostředí v °C, při které vývoj probíhá, T_0 (LDT) je tepelný práh vývoje a K (SET) je konstanta, která vyjadřuje sumu efektivních teplot (Lopatina & kol. 2012a; Kipyatkov & Lopatina 2010; Saska & kol. 2014).

Praktická aplikace hyperbolického vztahu (1) je příliš složitá, proto je využíván model lineární regrese rychlosti vývoje ($R = 1/D$) na teplotě, založený na rovnici:

$$R = a + bT \quad (2)$$

kde R je rychlost vývoje, a je konstanta a b je součinitel lineární regrese rychlosti vývoje na teplotě. Hodnota konstanty a je obvykle negativní (Kipyatkov & Lopatina 2010).

Na základě koeficientů je možné určit hodnotu T_0 (spodní vývojový práh):

$$T_0 = -a/b \quad (3)$$

Jedním z důsledků lineárního vztahu mezi rychlostí vývoje a teplotou je tzv. suma efektivních teplot (Kipyatkov & Lopatina 2010). Ve skutečnosti rovnice (1) může být transformována jako:

$$D \cdot (T - T_0) = K \quad (4)$$

To znamená, že hodnota z délky vývoje násobená tzv. efektivní teplotou musí být rovna konstantě K (Kipyatkov & Lopatina 2010). Není-li průměrná denní teplota stejná v každém dni vývoje, může se rovnice (4) převést jako:

$$\sum_{n=1}^{n=D} d \cdot (T - T_0) = K \quad (5)$$

kde hodnota d se uvádí za časovou jednotkou, v které byla měřena délka vývoje (obvykle udávána jako jeden den), D je počet dní (v hodinách nebo ve dnech), kdy

probíhal vývoj. Parametr K má tedy rozměry $T \cdot D$ (Lopatina & kol. 2012a; Kipyatkov & Lopatina 2010; Jarošík & kol. 2002).

I přesto, že rovnice (4) a (5) jasně vymezují matematickou povahu a rozměr parametru K , jsou tyto rovnice jen zřídka používány pro přímé výpočty tohoto parametru, zejména proto, že variabilita vývoje je přirozená (Kipyatkov & Lopatina 2010).

Suma efektivních teplot K (SET) představuje převrácenou (reciprokou) hodnotu regresního koeficientu, která je vyjádřena takto (Kipyatkov & Lopatina 2010):

$$K = 1/b \quad (6)$$

Tato rovnice může být odvozena nahrazením D z rovnice (4) reciproční rychlostí vývoje z rovnice (2). Tento klasický model (6) je platný pouze v rámci určitého rozpětí teplot mezi T_0 a optimální teplotou, přičemž popisuje vztah závislosti vývoje hmyzu na teplotě okolního prostředí pouze v rozsahu teplot, jež jsou příznivé pro jeho žití. Hodnota K je odhadnuta na základě získaných koeficientů (Kipyatkov & Lopatina 2010).

Pro výpočet vztahu teploty a vývoje hmyzu byly vytvořeny tři kategorie modelu. Prvním je model nelineární, který umožňuje zmapovat přesnou rychlost vývoje (jeho cílem je popis rychlosti vývoje v širokém rozpětí teplot). Slabinou tohoto modelu je, že parametry mají malý biologický význam. Nicméně nelinearita odráží nejen skutečnou tendenci, ale i zkreslení v datech. Druhým modelem je nelineární aproximace, která obsahuje fyziologické a biochemické konstanty. Tento typ modelu má podobné slabiny jako u prvního modelu. Třetím modelem je lineární aproximace, která umožňuje výpočty dvou „virtuálních“ konstant – spodní vývojový práh (T_0) a součet efektivních teplot (K) (Honěk 1999; Jarošík & kol. 2002; Kipyatkov & Lopatina 2010).

4. MATERIÁL A METODIKA

4.1 Pasti

Materiál byl shromažďován od dubna do konce června roku 2013 pomocí zemních padacích pastí s návnadou (viz Obr. č. 24). Pasti byly tvořeny nádobou o objemu 1080 ml a o rozměru 106x130x117 mm (průměr dna x průměr vrchní části x výška), pletivem na přikrytí nádoby, které slouží k zabránění přístupu obratlovců k návnadě. Dále byly pasti tvořeny plechovou stříškou, která byla natřena z vrchu na zeleno, aby nebyla nápadná a spíše zapadla do prostředí. Stříška byla upevněna do země pomocí čtyř hřebíků umístěných v rozích stříšky. Pasti se ještě před zakopáním naplnily do 1/3 vlhkým substrátem a návnadou rybího filé. Takto připravené a naplněné nádoby byly umístěny do úrovně země až po okraj, dle metodiky viz Růžička (2007).

4.2 Výběr a charakteristika lokalit

Bylo vybráno pět nezávislých lokalit (Praha, Běstvina, Domažlice, Klatovy a Dobříš), (viz Obr. č. 14), kde na každé lokalitě bylo umístěno deset padacích zemních pastí po 50 - 100 m. Pasti byly kontrolovány po týdnu.

Praha se nachází ve středních Čechách. Lokalita se nachází ve smíšeném lesíku v Sedlci - Praha 6. GPS souřadnice (50°7'43.437"N, 14°23'39.912"E). Faunistický čtverec je 5852. Půdní typ kambizem modální. Tyto půdy se vyvíjejí především ve svažitých pahorkatinách, vrchovinách a hornatinách. Jsou tvořeny středně těžkými a lehčími středními substráty. Potencionální přirozená vegetace jilmová doubrava. Geologické podloží na této lokalitě je tvořeno spraší a sprašovými hlínami. Lokalita je v klimatické oblasti teplé (BIBLIOTEKA 2015, CENIA 2015, Němeček 2004).

Běstvina se nachází v Pardubickém kraji okresu Chrudim. Lokalita se nachází ve smíšeném lese u Hlubošského rybníku. Faunistický čtverec 6159. GPS souřadnice (49°49'51.441"N, 15°34'46.731"E). Tato lokalita leží na půdním typu kambizem modální. Tyto půdy se vyvíjejí především ve svažitých pahorkatinách, vrchovinách a hornatinách. Jsou tvořeny středně těžkými a lehčími středními substráty. Potencionální přirozenou vegetací je zde čenýšová dubohabřina. Geologické podloží je granolit.

Klima je v této oblasti mírně teplé (BIBLIOTEKA 2015, CENIA 2015, Němeček 2004).

Klatovy leží v Plzeňském kraji v šumavském podhůří poblíž jihozápadní hranice České republiky s Německem. Tato lokalita leží ve faunistickém čtverci 6645. GPS souřadnice (49°22'1.280"N, 13°18'36.862"). Na tomto území se vyskytuje půdní typ kambizem modální. Tyto půdy se vyvíjejí především ve svažitých pahorkatinách, vrchovinách a hornatinách. Jsou tvořeny středně těžkými a lehčími středními substráty. Potencionální přirozená vegetace je zde biková a/nebo jedlová doubrava. Na lokalitě je geologické podloží tvořeno ortorulami. Tato lokalita je v teplé klimatické oblasti (BIBLIOTEKA 2015, CENIA 2015; Němeček 2004).

Domažlice jsou okresní město v Plzeňském kraji. Lokalita s GPS souřadnicemi (49°25'1.214"N, 12°58'17.113"E) a faunistický čtverec 6543 leží mezi Domažlicemi a Spánovem v Domažlickém háji. Vyskytují se zde převážně půdní typy – kambizem eutrofní. Tyto půdy se vyvíjejí především ve svažitých pahorkatinách, vrchovinách a hornatinách. Jsou tvořeny eutrofními substráty. Potencionální přirozená vegetace je zde biková a/nebo jedlová doubrava. Geologické podloží je zde tvořeno epidotickým amfibolitem a svorem. Lokalita je v klimatické oblasti teplé (BIBLIOTEKA 2015, CENIA 2015; Němeček 2004).

Dobříš leží ve Středočeském kraji v okrese Příbram. Lokalita Podedruhlice se nachází přibližně 8 km od Dobříše. Faunistický čtverec 6251. GPS souřadnice (49°43'24.330"N, 14°10'27.846"E). Vyskytují se zde převážně půdní typy – kambizem modální. Tyto půdy se vyvíjejí především ve svažitých pahorkatinách, vrchovinách a hornatinách. Jsou tvořeny středně těžkými a lehčími středními substráty. Potencionální přirozená vegetace je zde biková a/nebo jedlová. Geologické podloží je zde tvořeno převážně granitem a částečně granitovým porfyrem. Lokalita je v klimatické oblasti teplé (BIBLIOTEKA 2015, CENIA 2015; Němeček 2004).



Obr. č. 14. Obecná mapa - Přehled studovaných lokalit v ČR (vyznačené červenými body).

Zdroj: <http://geoportal.cenia.cz/>

4.3 Třídění a determinace materiálu

Brouci (*Coleoptera*) byli vybráni z pastí, roztrženi a rozděleni podle pohlaví a umístěny do laboratorního chovu, kde byli uloženi do klimatizovaných boxů s udržovanými stálými teplotami (15°C, 18°C, 21°C a 25°C) a vlhkostí. Podčeleď Cholevinae determinoval Ing. Pavel Jakubec, ostatní materiál byl uchován v 75% ethanolu pro případné další studium.

V odchyceném materiálu se z podčeledi Cholevinae nejvíce vyskytovaly druhy *P. sericatus*, *N. wilkini* a *S. watsoni*. Tyto druhy byly roztrženi podle pohlaví a uloženi do Petriho misek, kde se dále rozmnožovaly. V těchto miskách byla do 1/2 nasypaná sterilovaná zemina (tj. prosátá hlína vložená do sušičky, sušená při 180°C na dvě hodiny), která byla navlhčena čistou vodou z rozprašovače. Dále byla do misky přidána návnada rybího masa, která se po dvou dnech měnila, aby nedocházelo k tvorbě plísní. Na každou Petriho misku byl napsán kód dospělce.

Následující den ve stejnou hodinu se všechny Petriho misky ze všech klimatizovaných boxů vyndaly a dospělí jedinci se entomologickou pinzetou přendávali do nových Petriho misek s navlhčenou sterilovanou hlínou a návnadou. Tyto misky byly opět opatřeny kódem dospělce a na staré misky s potencionálními vajíčky byl dopsán datum včerejšího dne.

Třetí den a všechny následující dny se prováděl stejný postup s dospělci a potencionálními vajíčky. Dále se k tomuto postupu museli kontrolovat Petriho misky opatřené kódem vajíček, zda se již nevylíhla a nejsou v nich larvy. Pokud se vajíčka vylíhla, tak se každá larva přemístila do nové připravené misky a opatřila se kódem larvy.

Každý den každá nově nalezená i starší larva se fotografovala binokulární lupou (viz. Obr. č. 15) s fotoaparátem. Ukládání fotografií mělo také svůj specifický kód.

Na konci laboratorního chovu těchto saprofágních brouků byly změřeny hlavové kapsule u larev pomocí námi získaných fotografií. Údaje o rozměrech hlavových kapsulí nám umožnili zjistit, kdy se daná larva svlékla a proměnila se na vyšší larvální stádium.



1a



1b



2a



2b

Obr. č. 15. 1a: Larva prvního instaru *S. watsoni* chovaná v 15°C, skutečná velikost: 2,4 mm; 1b: larva druhého instaru *S. watsoni* chovaná v 15°C, skutečná velikost: 2,5 mm; 2a: larva druhého instaru *S. watsoni* chovaná v 18°C, skutečná velikost: 2,9 mm; 2b: larva třetího instaru *S. watsoni* chovaná v 18°C; skutečná velikost: 3,5 mm.

Zdroj: autor, Jiří Pšajdl, Ing. Pavel Jakubec

4.4 Analýza a zpracování dat

Pro zhodnocení získaného souboru dat byla použita lineární regrese se závislou proměnou vajíčko, larva prvního instaru a larva druhého instaru a nezávislou proměnou teplota a lokalita.

Byla změřena délka vývoje v hodinách (D) všech stádiích života jedinců (vajíčko, larva 1., 2., a 3. instaru a kukla) chovaných ve stálých teplotách.

Statistické zhodnocení dat bylo provedeno dvěma způsoby:

A) podle Kipyatkov & Lopatina (2010). Jako první byl proveden výpočet rychlosti vývoje (R) pro každého jedince pomocí výrazu $R = 1/D$, což je převrácená hodnota délky vývoje (D) v hodinách. Poté byla vyhodnocena regresní analýza celého souboru získaných dat podle rovnice (2). Z výsledků byli následně vypočteny hodnoty spodního vývojového prahu (T_{min}) a sumy efektivních teplot (SET).

B) dle Ikemoto & Takai (2000). Jako první byl proveden přepočtení délky vývoje (D) na délku vývoje násobenou teplotou (DT). Dále byla vyhodnocena regresní analýza podle rovnice:

$$(DT) = k + tD, \quad (7)$$

kde D je délka vývoje, T je teplota v $^{\circ}\text{C}$, t je spodní vývojový práh a k (SET) je suma efektivních teplot (konstanta). Výsledné parametry regresního vztahu jsou přímo hodnoty spodního vývojového prahu (T_{min}) a sumy efektivních teplot (SET).

Teplotní konstanty T_{min} a SET byly počítány pouze z dat pro vajíčka a larvální stádia prvního a druhého instaru, jelikož ostatní data nebylo možné použít. Důvodem byla velká mortalita jedinců. Dále byla navíc poskytnuta data z předešlého roku, která nashromáždil Ing. Pavel Jakubec. V okolí Dobříše se nepodařilo odchytit dostatek jedinců pro vyhodnocení výsledků, proto nebyla data z této lokality použita.

Na závěr bylo posouzeno, zda se T_{min} a SET podle metody A liší od metody B. K porovnání více modelů se nejčastěji používá Akaikeho informační kritérium AIC a bayesovské Schwarzovo informační kritérium BIC (Akaike 1972; Raftery 1995). Výběr podle AIC se řídí jednoduchým pravidlem: čím je hodnota AIC menší, tím je testovaný model lepší. AIC upřednostňuje malé modely díky inherentní penalizaci velikosti modelu. Penalizace úzce souvisí s možnostmi generalizace výsledků modelu

za data, na nichž byl vytvořen, je tedy obecně žádoucí vlastností (Pekár & Brabec 2009). Vztah pro výpočet Akaikého informačního kritéria:

$$AIC = -2Lm + 2m$$

kde Lm je maximalizovaná logaritická pravděpodobnost a m je počet parametrů v modelu (Everitt & Dunn 1998).

(8)

Práce s kritériem není nikterak složitá. Nejprve se stanoví hodnota AIC pro všechny modely, které si navzájem konkurují, a poté se vybere nejmenší hodnota AIC. Pro preferenci modelu byla vždy vybrána nejmenší hodnota, která se lišila alespoň o čtyři jednotky. Pokud byl rozdíl dvou nejmenších hodnot menší než čtyři jednotky, byl vybrán model, u kterého byl menší počet stupňů volnosti (df). Toto popsali i Burnham & Anderson (2004).

Vztah pro výpočet bayesovské Schwarzovo informační kritérium:

$$BIC = -2Lm + m \cdot \log(N)$$

(9)

kde N je velikost použitého souboru. BIC oproti kritériu AIC vychází z bayesovské statistiky. Jeho cílem je porovnávat věrohodnost modelu a modelu saturovaného. I u tohoto kritéria platí, že se upřednostňují modely s nižším BIC a nejprve se srovnává se saturovaným modelem. Kromě porovnávání se saturovaným modelem umožňuje BIC také porovnávání dvou modelů mezi sebou. Pravidla pro preferenci modelu jsou stejná jako u AIC. Kritérium BIC je více konzervativní (dává přednost jednodušším modelům) (Schwarz 1978).

Pro výpočty byly použity programy RStudio a MS Excel 2013 (R Core Team 2014)

5. VÝSLEDKY

V rámci laboratorního chovu byli ve čtyřech klimaboxech se stálou teplotou (15°C, 18°C, 21°C a 25°C) chováni tři druhy *P. sericatus*, *S. watsoni* a *N. wilkini* podčeledi *Cholevinae*. Data byla shromážděna roku 2013 na 5 různých lokalitách (Praha, Běstvína, Klatovy, Domažlice a Dobříš). Další data byla poskytnuta Ing. Pavlem Jakubcem z roku 2012 ze dvou lokalit (Praha, Běstvína) (viz Tab. č. 1).

Na lokalitě v okolí Dobříše se nepodařilo odchytit dostatek jedinců pro vyhodnocení výsledků, proto nebyla data z této lokality použita.

Tab. č. 1. Počet chovaných přeživších jedinců *S. watsoni* ve čtyřech stálých teplotách z let 2012 a 2013.

teplota	S. watsoni								celkem	
	15°C		18°C		21°C		25°C			
rok	2012	2013	2012	2013	2012	2013	2012	2013	2012	2013
Praha	33	16	0	45	6	72	0	2	39	135
Běstvína	39	10	0	38	23	43	25	0	87	91
Klatovy	0	0	0	19	0	0	0	0	0	19
Domažlice	0	0	0	28	0	0	0	0	0	28

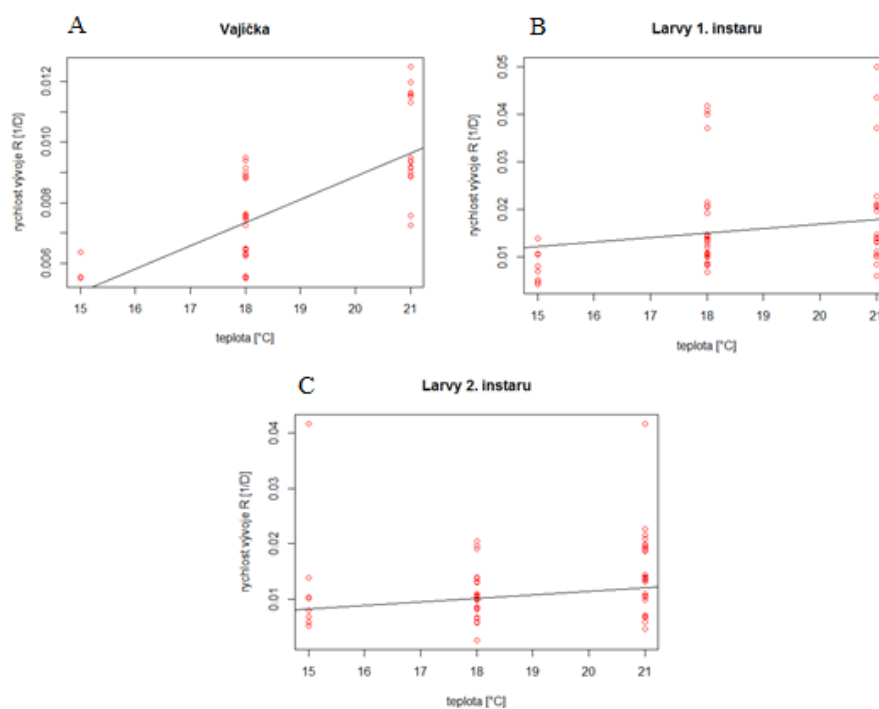
Pro výpočet teplotních konstant (SET a T_{\min}) (viz Tab. č. 17) byly použity data pouze druhu *S. watsoni*. Tento druh jako jediný neuhynul a dále se rozmnožoval a vyvíjel. Přesto i u tohoto druhu docházelo k velké mortalitě larev. U ostatních dvou druhů (*N. wilkini* a *P. sericatus*) byla mortalita obrovská a nepodařilo se shromáždit dostatek dat pro analýzu.

Předpokládaná závislost rychlosti vývoje na teplotě (s vyšší teplotou se zkracovala průměrná délka vývoje) byla prokázána jak u stádia vajíčka ($t = 10,81$; $p < 0,001$), tak i larvy prvního instaru ($t = 3,615$; $p < 0,001$) a druhého instaru ($t = 2,103$; $p < 0,05$). I v krabicových grafech (viz Obr. č. 18, 19 a 20) je znázorněna tato závislost. V bodovém grafu (viz Obr. č. 17) závislosti proměnné D (délka vývoje) na DT (délka vývoje násobená teplotou) můžeme vidět stoupající trend, což naznačuje linearitu vztahu.

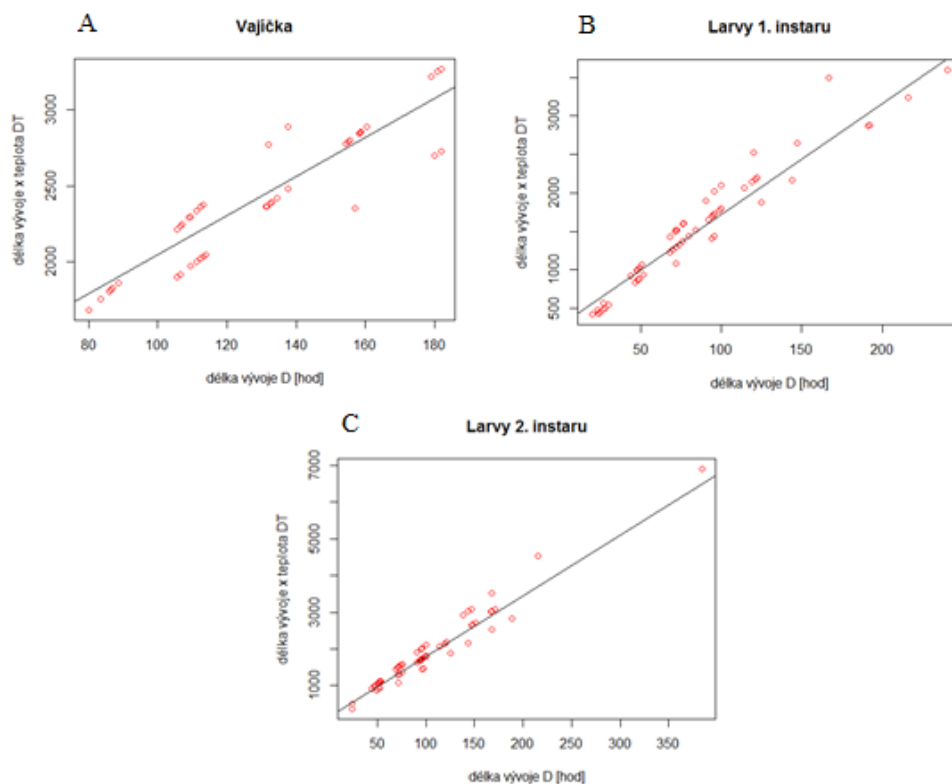
V modelu A podle Kipyatkov & Lopatina (2010) byla zahrnuta další proměnná a to lokalita. Porovnáním modelů (s lokalitou a bez lokality) bylo provedeno pomocí kritérií AIC a BIC. U proměnných vajíčko ($df = 3$; $AIC = -1050,241$; $BIC = -1042,456$) a larva prvního instaru ($df = 3$; $AIC = -1083,155$; $BIC = -1073,930$) kritéria vyhodnotila nejlepší modely, jako ty nejjednodušší, které nezahrnují vysvětlující proměnnou lokalitu. Naopak je tomu u proměnné larvy druhého instaru ($df = 7$; $AIC = -1140,315$; $BIC = -1118,789$), kde nejlepší model vyšel ten nejsložitější, tj. model s interakcí vysvětlující proměnné lokalita. Interakce lokality a teploty se ukázala průkazná pouze u larvy druhého instaru a to v lokalitě Praha ($t = -3,844$; $p < 0,001$).

Hodnoty SET a T_{min} které byly odhadnuty dle metod A a B se od sebe výrazně lišily (viz Tab. č. 17). Podle koeficientu determinace (R^2) bylo možné zjistit procento vysvětlené variability (úspěšnost regrese). Z tabulky č. 17 je vidět, že ve všech třech stádiích vývoje (vajíčko, larva prvního a druhého instaru) metoda B vysvětluje větší procento variability než metoda A.

Z obrázků č. 16 a 17 je na první pohled patrné, že model vytvořený na základě metody B lépe zachycoval linearitu vztahu a teplotní konstanty SET a T_{min} (viz Tab. č.17).



Obr. č. 16. Bodový graf dle metody A proložený regresní přímkou. A: závislost teploty na rychlosti vývoje (R) vajíček, B: závislost teploty na rychlosti vývoje (R) prvního instaru, C: závislost teploty na rychlosti vývoje (R) druhého instaru.



Obr. č. 17. Bodový graf dle metody B proložený regresní přímkou. A: závislost délky vývoje (D) vajíček na (DT), B: závislost délky vývoje (D) larev prvního instaru na (DT), C: závislost délky vývoje (D) larev druhého instaru na (DT).

Tab. č. 17. Srovnání teplotních konstant SET a T_{min} , podle metod A (Kipyatkov & Lopatina 2010) a B (Ikemoto & Takai 2000). egg – vajíčko, L1 – larva prvního instaru, L2 – larva druhého instaru, SET – suma efektivních teplot, T_{min} - spodní vývojový práh, R^2 – koeficient determinace.

Stádium	Metoda	Teplotní konstanty		R^2
		SET	T_{min}	
egg	A	1 308,2	8,4	0,547
	B	760,921	12,8794	0,849
L1	A	1 044,9	2,3	0,076
	B	272,0064	14,4268	0,907
L2	A	184,33	1,88	0,008
	B	144,453	16,513	0,904

6. DISKUZE

Hmyz získává teplo z okolního prostředí, tudíž jeho vývoj, reprodukce a pohybová aktivita je na teplotě bezpochyby závislá (Begon & kol. 2006; Saska & kol. 2010). Není tomu jinak ani u výše studovaných druhů podčeledi *Cholevinae*, kteří byli chováni v klimaboxech se stálými teplotami 15 °C, 18 °C, 21 °C a 25 °C. Nejrychleji se jedinci vyvíjeli v teplotě 21 °C, což potvrzuje závěry kolektivu Dixon & kol. (2009), podle kterých se rozmezí ekologicky významných teplot, které označili jako „termální okno“, pohybuje v šíři přibližně 20 °C. V teplotě 25 °C se jedinci nevyvíjeli téměř vůbec. Je tedy možné, že teplota 25 °C se blíží teplotě, za kterou se jedinci přestávají vyvíjet, tj. maximální teplota.

V rámci experimentu byly pro odhad teplotních konstant (SET) a (T_{\min}) použity dvě lineární metody (A - podle Kipyatkov & Lopatina 2010, B - podle Ikemoto & Takai 2000). Obě metody se od sebe výrazně lišily jak v konstantě SET, tak i v T_{\min} . Z výsledků (viz Tab. č. 17) je patrné, že ve všech třech stádiích vývoje (vajíčko, larva prvního a druhého instaru) metoda A vysvětluje nižší procento variability (nižší hodnota koeficientu determinace R^2) než metoda B, tj. data použita v metodě A se odklání od regresní přímky více než data použita v metodě B. Nejnižší koeficient determinace ($R^2 = 0,008$) byl zjištěn u larvy druhého instaru při použití metody A. Též podle obrázků výše, které znázorňují linearitu vztahu, je metoda B vyhodnocena jako metoda vhodnější.

Podle autorů Ikemoto & Takai (2000) má lineární model (B) hlavní výhody v tom, že je matematicky jednoduchý, všechny parametry lze snadno určit pomocí regresní analýzy a tepelné konstanty mají adaptivní ekologický význam.

Odhad teplotních konstant je většinou zatížen určitými chybami. Nejčastěji jsou tyto chyby v měření. Pokud jsme si stanovili pravidelný interval kontroly jeden den, může se stát, že k proměně z jednoho vývojového stupně na druhý dojde krátce po kontrole. Tudíž nepřesně zaznamenáme délku vývoje až druhý den a tato délka bude prodloužena (Ikemoto & Takai 2000). Další chybou může být chyba v naměřených teplotách. Celkové vlivy chyb v měření jsou tím vyšší, čím je kratší stádium vývoje (Ikemoto & Takai 2000). Při porovnání délky vývoje určitých stádií, má stádium vajíčka nejkratší dobu vývoje.

K porovnání vytvořených modelů v této práci byly použito AIC (Akaikeho informační kritérium) a BIC (bayesovské Schwarzovo informační kritérium). BIC je konzervativnější tzn., že preferuje jednodušší modely. AIC je liberálnější tzn., že preferuje složitější modely. Weakliem (1999) upozorňuje na základní modely BIC, jako jsou: a) směřování k příliš jednoduchým modelům, b) nezohlednění rozložení proměnných a c) výzkumníkům vnucuje jistou apriorní (předem danou) pravděpodobnost. Tuto kritiku také podpořil Firth & Kuha (1999). Kromě těchto dvou zmíněných kritérií (AIC, BIC) existují ještě další srovnávací kritéria, jako je AGFI a RAMSEA. AGFI je kritérium shody, jehož hodnota by měla přesahovat 0,95. Toto kritérium testuje shodu mezi napozorovanou kovariantní maticí a namodelovanou kovariantní maticí. Pokud kritérium nedosahuje hodnoty 0,95, matice se neshodují. RAMSEA je kritérium, které se zaměřuje na chyby měření a jeho hodnota by neměla přesahovat 0,05 (až 0,08) (Urbánek 2000).

Mortalita byla vysoká, neboť fázi dospělosti u druhu *S. watsoni* dosáhlo jen malé procento jedinců. V teplotě 18°C se vyvinuli do fáze dospělosti 4 jedinci a v teplotě 21°C dosáhlo fáze dospělosti 10 jedinců. Vysokou mortalitu mohlo způsobovat několik faktorů. Jsou jimi například vlhkost prostředí (substrátu), potrava a někdy i plísně. Haggstrum & Miliken (1988) se zabývali, zda teplota, vlhkost a potrava mají vliv na průběh vývoje brouků. Zjistili, že vývoj hmyzu je nejvíce ovlivňován teplotou, méně pak vlhkostí a nakonec potravou. Dále zjistili, že jinak je tomu v optimální teplotě, kdy má větší vliv vlhkost a potrava a menší vliv, pak teplota.

7. ZÁVĚR

Ve své bakalářské práci na téma Rychlost vývoje u vybraných zástupců podčeledi Cholevinae jsem se pokusila shrnout již publikované poznatky o vybraných zástupcích podčeledi Cholevinae. Zabývala jsem se jejich taxonomií, morfologií, rozšířením v České republice a Evropě a vlivem teploty na jejich vývoj.

Dále jsme se s kolegy snažili nashromáždit potřebný materiál pro následný laboratorní chov pomocí padacích pastí s návnadou rybího masa. V laboratorním chovu jsme se pokoušeli zaznamenávat délku vývoje jednotlivých životních stádií (vajíčko, larvy prvního a druhého instaru) v konstantních teplotách. Data jsme získali pouze pro druh *S. watsoni*. Z těchto dat jsem provedla statistickou analýzu pomocí dvou metod. Metoda (A) vytvořena dvojicí Kipyatkovem & Lopatinovou (2010) a metoda (B) vytvořena Ikemotem & Takaiem (2000). Dle těchto metod jsem odhadla hodnoty T_{\min} (spodní vývojový práh) a SET (sumu efektivních teplot) vývoje nekrofágního brouka *S. watsoni*.

Mojí snahou bylo potvrdit, zda rychlost vývoje druhů *S. watsoni*, *P. sericatus* a *N. wilkini* závisí na teplotě okolního prostředí, v němž se vyskytují. Toto tvrzení se mi podařilo potvrdit u druhu *S. watsoni*. Dále jsem se snažila o porovnání dvou metod (A, B) výpočtu pro odhad teplotních konstant. Přesnější metoda se ukázala jako metoda B vypracovaná Ikemotem & Takaiem (2000).

8. LITERATURA

AKAIKE H. 1972: *Information theory and an extension of the maximum likelihood principle*. Proceedings of 2nd international symposium. Information theory, support to problems of control and information theory: 267-281.

ARCHER M. S. 2003: Annual variation in arrival and departure times of carrion insects at carcasses: implications for succession studies in forensic entomology. *Australian Journal of Zoology*, 51: 569-576.

BEGON M., HARPER J. L. & TOWNSEND C. R. 2006: *Ecology, From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.

BLUNCK H. 1914: Die Entwicklung von *Dytiscus marginatus* L. vom Ei bis Imago. *Zeitschr. Wiss. Zool*, 111: 76-151.

BLUNCK H. 19123: Die Entwicklung von *Dytiscus marginatus* L. vom Ei bis Imago. II Teil. Die Metamorphose. *Zeitschr. Wiss. Zool*, 121: 279-321.

BOUCHARD P., GREBENNIKOV V. V., SMITH A. B. T. & DOUGLAS H. 2009: *Biodiversity of Coleoptera*, pp. 265-301. In: FOOTITT R. G. & ADLER P. H. (eds.). *Insect biodiversity: Science and society*. Wiley-Blackwell, Chichester, UK.

BOUCHARD P., BOUSQUET Y., DAVIES A., ZARAZAGA M. A., LAWRENCE J., LYAL C., NEWTON A., REID CH., SCHMITT M., SLIPINSKI A. & SMITH A. 2011: *Family-group names in Coleoptera (Insecta)*. PenSoft Publishers, Sofia-Moscow, pp. 972.

BURNHAM K. P. & ANDERSON D. R. 2004: Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research*. Vol. 33: 261-304.

CAMPBELL A., FRASER B. D. & GILBERT N. 1974: Temperature requirements of some aphids and their parasites. *Journal of Applied Entomology*, 11: 431-438.

CATTS E. P. & GOFF M. L. 1992: Forensic entomology in criminal investigations, *Annu. Rev. Entomol* 37: 253-272.

DAMOS P., SAVOPOULOU-SOULTANI M. 2012: *Temperature-driven models for insect development and vital thermal requirements*. Hindawi Publishing Corporation Psyche, pp. 13.

DIXON A. F. G., HONĚK A., KEIL P., KOTELA M. A. A., ŠIZLING A. L. & JAROŠÍK V. 2009: Relationship between the minimum and maximum temperature thresholds for development in insects. *Functional Ecology*, 23: 257-264.

EVERITT B. S. & DUNN G. 1998: *Statistical Analysis of Medical Data*. Arnold.

FIRTH D. & KUHA J. 1999: Comments on „A Critique of the Bayesian Information Criterion for Model Selection“. *Sociological Methods & Research*, 27: 398-402.

- HAGSTRUM D. W. & MILLIKEN G. A. 1988: Quantitative analysis of temperature, moisture, and diet factors affecting insect development. *Annals of the Entomological Society of America*, 81(4): 539–546.
- HAMANN O. 1898: Mittheilungen zur Kenntnis der Hohlenfauna. – *Zool. Anzeiger* 21: 529-531.
- HATCH M. H. 1933: Studies on the Leptodiridae (Catopidae) with descriptions of new species. – *J. New York Entomol. Soc.*, 41: 187-238.
- HONĚK A. 1999: Constraints on thermal requirements for insect development. *Entomological Science*, 2: 615–621.
- CHOWN S. L. & NICOLSON S. W. 2004: *Insect Physiological Ecology: Mechanism and Patterns*. Oxford University Press, Oxford.
- 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 subjects to error. *Environmental Entomology*, 29 (4): 671-682.
- JAROŠÍK V., HONĚK A. & DIXON A. F. G. 2002: Developmental rate isomorphy in insects and mites. *American Naturalist*, 160: 497–510.
- JEANNEL R. 1911: Biospeologica XIX. Révision des Bathysciinae (Coléoptères: Silphides). Morphologie, distribution géographique, systématique. – *Arch. Zool. Exp. Gén.*, (5) 7: 1-641, Pls. 1-24.
- JEANNEL R. 1914a: Biospeologica XXXIV. Sur la systématique des Bathysciinae (Coléoptères: Silphides). Les séries phylétiques de cavernicoles. - *Arch. Zool. Exp. Gén.* 54: 57 – 78.
- JEANNEL R. 1914b: *Silphidae: Subfam. Bathysciinae*. In: SCHENKLING S. (ed.). – *Coleopterorum Catalogus, Pars 60*. W. Junk, Berlin. 62 pp.
- JEANNEL R. 1922: Biospeologica XLVII. Silphidae: Catopinae (Coléoptères) (deuxième série) avec une étude phylogénique et paléolographique de la sous-famille. - *Arch. Zool. Exp. Gén.* 61: 1-98.
- JEANNEL R. 1924: Biospeologica L. Monographie des Bathysciinae. - *Arch. Zool. Exp. Gén.* 63: 1-436.
- JEANNEL R. 1925: Premier supplément a la monographie des Bathysciinae. - *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 64, Notes et Revue No. 3, pp. 71-77.
- JEANNEL R. 1936: Monographie des Catopidae (Insectes: Coléoptères). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle (Nouvelle Série)* 1: 1–433.
- KIPYATKOV V. E. & LOPATINA E. B. 2010: Intraspecific variation of thermal reaction norms for development in insects: New approaches and prospects. *Entomological Review*, 90 (2): 163-184.

KOČÁREK P. 2002b: Small carrion beetles (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae) in Central European lowland ecosystem: seasonality and habitat preference. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 66: 37–45.

KOČÁREK P. 2003: Decomposition and Coleoptera succession on exposed carrion of small mammal in Opava, the Czech Republic. *European Journal of Soil Biology*, 39: 31–45.

KOZHANCHIKOV I. V. 1946: On the thermal optimum of life. VIII. On the lability of insect development in relation to thermal influences. *Zool. Zh.* 25 (1): 27-35.

KOZHANCHIKOV I. V. 1961: *Methods of studying insect ecology*. Vysshaya Shkola, Moscow.

LAWRENCE J. F. & ŚLIPÍŃSKI A. 2013: *Australian beetles: morphology, classification and keys*. Csiro publishing, Australia, pp. 561.

LÖBL I. & SMETANA A. 2004: *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 2*. Apollo Books, pp. 942.

LOPATINA E. B., KIPYATKOV V. E., BALASHOV S. V., DUBOVIKOFF D. A. & SOKOLOVA I. V. 2012a: Interspecific and intraspecific variation of the duration and thermal requirements for egg development in carabid beetles (Coleoptera. Carabidae) in the north-west Russia. *Entomological Review*, 92 (1): 32-45.

MEDNIKOV B. M. 1966: Evolutionary aspects of thermolability of insect development. *Uspekhi Sovrem. Biol.* 61 (2): 247-259.

MEDNIKOV B. M. 1966: *Temperature as a development factor*. In environment and the developing organism, pp. 7-52.

NĚMEČEK J., VOKOUN J., SMEJKAL J., MACKŮ J., KOZÁK J., NĚMEČEK K. & BORŮVKA L., 2004: *Taxonomický klasifikační systém půd ČR: Systematický soupis půd v ČR*. Online: <http://klasifikace.pedologie.czu.cz/>, staženo: 30. 3. 2015.

PECK S. B. 1973: A systematic revision and the evolutionary biology of the Ptomaphagus (Adelops) beetles of North America (Coleoptera: Leiodidae: Catopinae), with emphasis on cave-inhabiting species. *Bull. Mus. Comparat. Zool.* 145: 29-162.

PECK S. B. 1998: Phylogeny and evolution of subterranean and endogean Cholevidae (=Leiodidae, Cholevinae): an introduction. In: GIACHINO P. M. & PECK S. B. (Eds.), *Phylogeny and Evolution of Subterranean and Endogean Cholevidae (=Leiodidae Cholevinae)*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, pp. 11–40.

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

PEKÁR S. & BRABEC M. 2009: *Moderní analýza biologických dat: Zobecněné lineární modely v prostředí R, 1. díl*. Scientia, pp. 225.

Raftery A. E. 1995: Bayesian model selection in cosial research. In Mardsen P. V. *Sociological Metodology*. MA: Cambridge. Blackwell.

R CORE TEAM 2014: *R - A language and environment for statistical computing*. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria. Online: <http://www.R-project.org/>, staženo: 8. 1. 2015.

RŮŽIČKA J. 1993b: Příspěvek k faunistice brouků podčeledi Cholevinae z Moravy a Slovenska (Coleoptera: Leiodidae). *Klapalekiana*, 29:45-48.

RŮŽIČKA J. & VÁVRA J. 1993: Rozšíření a ekologie brouků rodu Choleva (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae) na území Čech, Moravy a Slovenska (The distribution and ecology of the genus Choleva (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae) trough Bohemia, Moravia and Slovakia). *Klapalekiana*, 29:103-130.

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

RŮŽIČKA J. 1996a: Brouci (Insecta: Coleoptera) sutí vrchu Plešivec (severní Čechy, CHKO České středohoří). (The beetles (Insecta: Coleoptera) in rock debis of the Plešivec hill (northern Bohemia, České středohoří Protected Landscape Area). *Klapalekiana*, 32: 229-235.

RŮŽIČKA J. 1996b: Brouci (Insecta: Coleoptera) Ledových slují a okolí (Beetles (Insecta: Coleoptera) of the Ledové sluje caves and the adjacent area). *Příroda, Sborník prací z ochrany přírody (Praha)*, 3: 133-139.

RŮŽIČKA J. 1996f: Faunistic records from the Czech Republic – 50. Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae. *Klapalekiana*, 32: 235.

RŮŽIČKA J. 1999a: Beetle communities (Insecta: Coleoptera) of rock debris on the Boreč hill (Czech Republic: České středohoří mts.). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 63: 315-330.

RŮŽIČKA J. & VONIČKA P. 1999: Brouci (Coleoptera) suťových ekosystémů Jizerských hor a Ještědu (severní Čechy) (Beetles (Coleoptera) of rock debris ecosystems in the Jizerské hory Mts. And the Ještěd Mt. (northern Bohemia)). *Sborník Severočeského Muzea, Přírodní Vědy*, 21: 189-201.

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

RŮŽIČKA J. 2007: Brouci (Coleoptera) v sutích Komářího vrchu v katastrálním území Nová Ves u Kraslic. *Příroda Kraslická*, 1:83-102.

RŮŽIČKA J., JANSSON N. & COSCUN M. 2006: Complementary description of *Catops hanusi* (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae), with notes on its bionomy and occurrence in Turkey. *Entomological Problems* 36: 43-46.

RŮŽIČKA J. & VÁVRA J. Ch. 2005: Leiodidae, pp. 431-432. In: FARKAČ J., KRÁL D. & ŠKORPÍK M. (eds): *Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. (Red list of threatened species in the Czech Republic. Invertebrates)*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, pp. 760.

RŮŽIČKA J. & VÁVRA J. 2009: Interesting records of small carrion beetles (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae) from Slovakia. *Klapalekiana*, 45: 233-245.

RŮŽIČKA J. & VÁVRA J. 2012: Faunistic records from the Czech Republic – 334. Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae. *Klapalekiana*, 48: 190.

SASKA P., MARTINKOVA Z. & HONĚK A. 2010: Temperature and rate of seed consumption by ground beetles (Carabidae). *Biological Control*, 2: 91-95.

SASKA P., VLACH M., SCHMIDTOVÁ J. & MATALIN A. V. 2014: Thermal constants of egg development in carabid beetles – variation resulting from using different estimation methods and among geographically distant European populations. *Eur. J. Entomol.*, 111 (5): 621-630.

SHUBECK P. P. 1971: Diel periodicity of certain carrion beetles (Coleoptera; Silphidae). *Co-opts. Bull.*, 25:41-46.

SCHWARZ G. 1978: Estimating the Dimension of a Model. *Annals of Statistics*, (6): 461-464.

SZYMCZAKOWSKI W., 1961: *Klucze do oznaczania owadów Polski, Część XIX Chrząszcze - Coleoptera, Zeszyt 13 Catopidae. [Keys to identification of Poland insects, Part XIX Beetles - Coleoptera, Issue 13 Small carrion beetles - Catopidae]*. Państwowe wydawnictwo naukowe, Warszawa.

TOPP W. 1990: Selection for an optimal monovoltine life cycle in an unpredictable environment. Studies on the beetle *Catops nigricans* (Col., Catopidae). *Oecologia*, 84: 134–141.

TOPP W. 1994: Seasonal time partitioning and polymorphism in the developmental cycles of sympatric Staphylinoidea (Coleoptera) living in an unstable environment. In: DANKS H. V. (Ed.), *Life-Cycle Polymorphism: Theory, Evolution and Ecological Consequences for Seasonality and Diapause Control Series: Series Entomologica, Vol. 52*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, p. 396.

TOPP W. 2003: Phenotypic plasticity and development of cold-season insects (Coleoptera: Leiodidae) and their response to climatic change. *European Journal of Entomology*, 100: 233–234.

URBÁNEK T. 2000: *Strukturální modelování*. Brno: Psychologický ústav.

WEAKLIEM D. L. 1999: A critique of the Bayesian Information Criterion for Model Selection. *Sociological Methods & Research*, 27: 359-397.

WHEELER Q. & BLACKWELL M. 1984: Fungus-insect Relationships: Perspectives in Ecology and Evolution. *Columbia University Press, New York*, 508.7.

YAMAOKA K, NAKAGAWA T. & UNO T. 1978: *Application of Akaike's information criterion (AIC) in the evaluation of linear pharmacokinetic equations*. *Journal of Pharmacokinetics and Biopharmaceutics*, pp. 165-175.

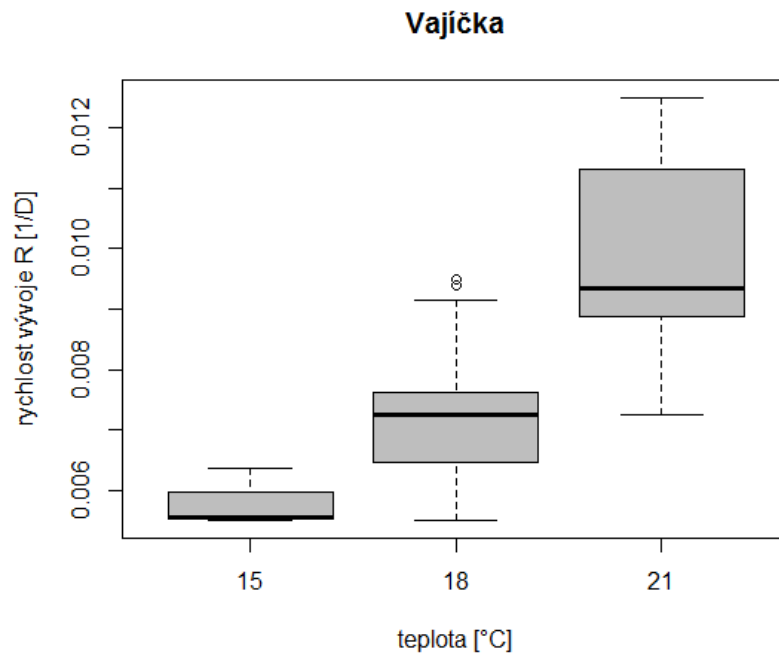
Internetové zdroje

BIBLIOTEKA, 2015: České přírodovědné bibliotéky. Online: http://www.biblioteka.cz/Pages/Lokality/MapovaPole_MapasiteCR.aspx. Staženo: 30. 3. 2015.

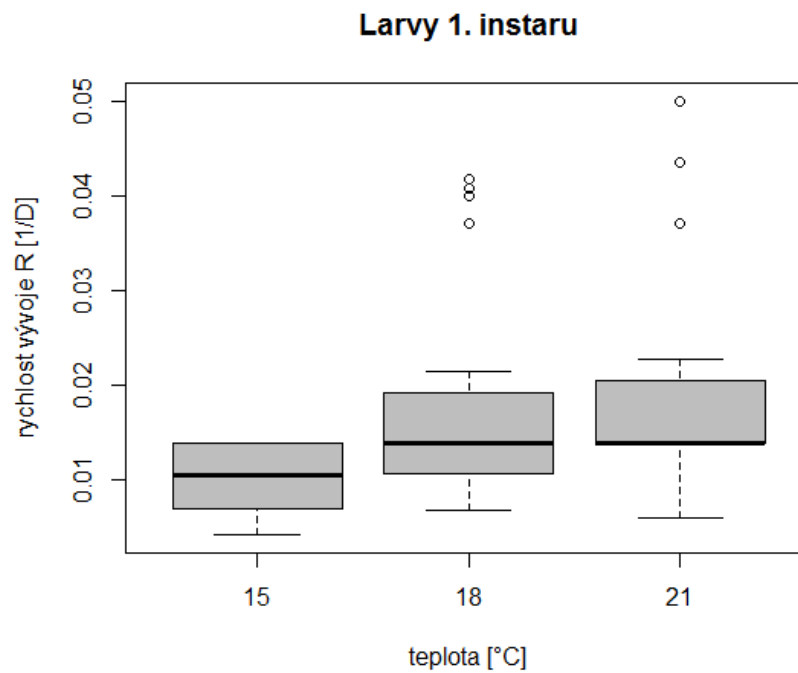
CENIA, 2015: Česká informační agentura životního prostředí. Online: <http://geoportal.gov.cz/web/guest/home>. Staženo: 30. 3. 2015.

AOPK, 2015: Agentura ochrany přírody a krajiny: Mapový server AOPK ČR. Online: http://portal.nature.cz/publik_syst/nd_nalez-public.php?idTaxon=8541. Staženo: 30. 3. 2015.

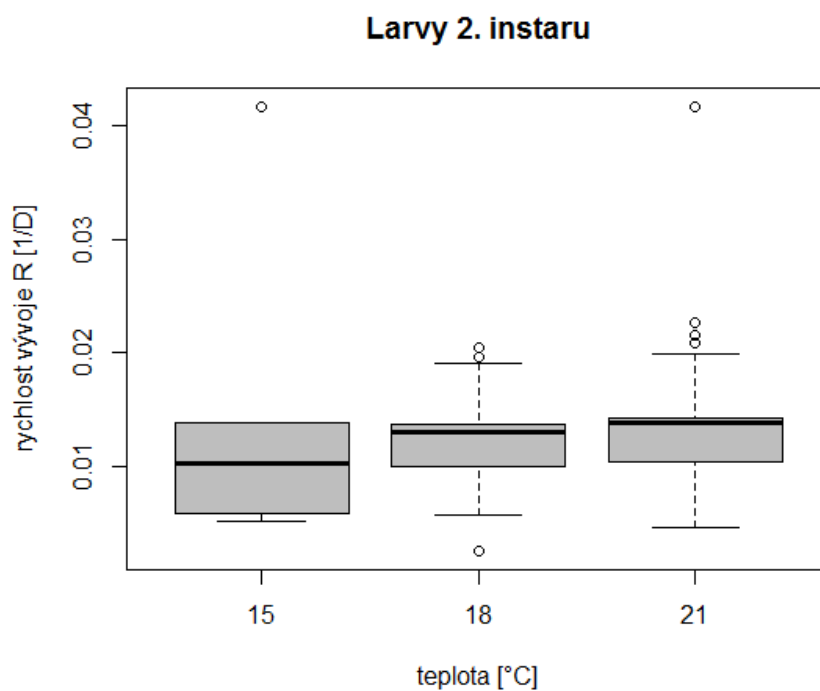
9. PŘÍLOHY



Obr. č. 18. Krabicový graf (boxplot) závislosti rychlosti vývoje vajíček (R) na teplotě. Jednotlivé body v grafu značí odlehle hodnoty.



Obr. č. 19. Krabicový graf (boxplot) závislosti rychlosti vývoje larev prvního instaru (R) na teplotě. Jednotlivé body v grafu značí odlehle hodnoty.



Obr. č. 20. Krabicový graf (boxplot) závislosti rychlosti vývoje larev druhého instaru (R) na teplotě. Jednotlivé body v grafu značí odlehlé hodnoty.

Tab. č. 18. Pomocná tabulka s parametry lineárních modelů vytvořených dvěma metodami: A (Kipyatkov & Lopatina 2010) a B (Ikemoto & Takai 2000). egg – vajíčko, L1 – larva prvního instaru, L2 – larva druhého instaru, a je průsečík regresní přímky s osou y, b je sklon regresní přímky.

Stádium	Metoda	Parametry regresní přímky	
		a	b
egg	A	-0,00642	0,0007644
	B	760,921	12,8794
L1	A	-0,0022122	0,000957
	B	272,0064	14,4268
L2	A	-0,001196	0,005425
	B	114,453	16,513



Obr. č. 21. *P. sericatus*

Zdroj:<http://cholevidae.myspecies.info/sites/cholevidae.myspecies.info/files/1037.PtomaphagussericatusChaudoir1845.jpg>



Obr. č. 22. *N. wilkini*

Zdroj:http://cholevidae.myspecies.info/sites/cholevidae.myspecies.info/files/Nargus20wikinii_ov.jpg



Obr. č. 23. *S. watsoni* (samec)

Zdroj: J. Růžička a P. Jakubec



Foto. č. 24. Ukázka padací pasti

Foto: autor