

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie

**Ekologie společenstev mrchožroutovitých
brouků (Coleoptera: Silphidae)**

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Bakalant: Vojtěch Brož

Vedoucí práce: doc. Mgr. Jan Růžička, Ph.D.

2018

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Vojtěch Brož

Aplikovaná ekologie

Název práce

Ekologie společenstev mrchožroutovitých brouků (Coleoptera: Silphidae)

Název anglicky

Ecology of communities in large carrion beetles (Coleoptera: Silphidae)

Cíle práce

Nekrofágní brouci jsou ve střední Evropě významná složka ekosystémů otevřené i lesní krajiny. Mrchožroutovití brouci jsou skupina se zajímavou bionomií, využitelná i ve forenzní entomologii. Cílem bakalářské práce bude zpracovat rešerši o ekologii čeledi Silphidae, se zaměřením na sezónní dynamiku a biotopovou preferenci středoevropských druhů.

Metodika

Rešerše shrne stručně klasifikaci i základní morfologii dospělců i larev mrchožroutovitých brouků. Zaměří se na ekologii společenstev této skupiny, zejména na rozdíly v sezónní dynamice i biotopové preferenci druhů, s popisem rozdílu v rámci obou podčeledí (Silphinae, Nicrophorinae) a se zaměřením na druhy střední Evropy. Okrajově zpracuje také biogeografii této skupiny, a zhodnotí rozdíly v druhové diverzitě v různých zoogeografických oblastech.

Doporučený rozsah práce

30 stran

Klíčová slova

Coleoptera, Silphidae, ekologie, sezónní dynamika, biotopové preference, diverzita

Doporučené zdroje informací

- JAKUBEC P. & RŮŽIČKA J. 2012: Rozšíření mrchožroutovitých brouků (Coleoptera: Silphidae) otevřené krajiny ve vybraných nížinných oblastech České republiky. (Distribution of open landscape carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) in selected lowlands of the Czech Republic. *Klapalekiana* 48: 169-189.
- 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.
- RŮŽIČKA J. & JAKUBEC P. 2016: *Icones Insectorum Europae Centralis. Coleoptera: Agyrtidae, Silphidae.* *Folia Heyrovskiana, Series B*, 26: 1-17.
- RŮŽIČKA J. 2015: Silphidae, pp. 5, 291-304. In: LÖBL I. & LÖBL D. (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera Volume 2/1. Hydrophiloidea – Staphylinoidea, Revised and Updated Edition.* Brill, Leiden & Boston, xxvi + 900 pp.
- SIKES D.S. 2005: Silphidae Latreille, 1807, pp. 288-296. In: BEUTEL R.G. & LESCHEN R.A.B. (eds): *Handbook of Zoology, Volume IV: Arthropoda: Insecta, Part 38: Coleoptera, Beetles. Volume 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adepaga, Myxophaga, Polyphaga partim).* Walter de Gruyter, Berlin & New York, 632 pp.
- SIKES D.S. 2008: Carrion beetles (Coleoptera: Silphidae), pp. 749-758. In: CAPINERA J.L. (ed.): *Encyclopedia of Entomology.* Springer, Berlin, 4346 pp.
- ŠUSTEK Z. 1981: Mrchožroutovití brouci Československa (Coleoptera: Silphidae). Klíče k určování hmyzu. *Zprávy Československé Společnosti Entomologické při ČSAV* 2: 1-46.
-

Předběžný termín obhajoby

2017/18 LS – FŽP

Vedoucí práce

doc. Mgr. Jan Růžička, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 27. 3. 2018

doc. Ing. Jiří Vojar, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 27. 3. 2018

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 19. 04. 2018

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně pod vedením doc. Mgr. Jana Růžičky, Ph.D. a že jsem uvedl všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpal.

Prohlašuji, že tištěná verze se shoduje s verzí odevzdanou přes Univerzitní informační systém.

V Praze dne 25. 4. 2018

.....

Podpis autora

Poděkování

Tímto bych rád poděkoval především doc. Mgr. Janu Růžičkovi, Ph.D. za odborné vedení bakalářské práce, za zajímavé informace, cenné rady a za jeho ohromnou ochotu při konzultacích. Dále děkuji Ing. Pavlovi Jakubcovi, Ph.D. za odbornou pomoc při bakalářské práci. V neposlední řadě bych chtěl poděkovat celé své rodině a svým přátelům za trpělivost a podporu.

Abstrakt

Ekologie společenstev mrchožroutovitých brouků (Coleoptera: Silphidae)

Nekrofágní brouci čeledi Silphidae jsou ve střední Evropě důležitá složka ekosystémů otevřené i lesní krajiny. Tato práce shrnuje klasifikaci a základní morfologii dospělců i larev obou podčeledí Silphinae a Nicrophorinae. Zaměřuje se na ekologii společenstev čeledi Silphidae, především na rozdíly v sezónní dynamice, cirkadiánní aktivitě i biotopové preferenci druhů, s popisem rozdílů v rámci obou podčeledí (Silphinae, Nicrophorinae). Práce se soustředí na druhy střední Evropy a jejich porovnání s druhy nearktickými. Okrajově se zaměřuje také na biogeografii čeledi Silphidae, a zhodnocuje rozdíly v druhové diverzitě v různých zoogeografických oblastech. Dále se práce dotýká etologie podčeledi Nicrophorinae. V práci je na závěr také nastíněno využití ekologie nekrofágních brouků ve forenzních vědách.

Klíčová slova: Coleoptera, Silphidae, ekologie, sezónní dynamika, biotopové preference, diverzita

Abstract

Ecology of communities in large carrion beetles (Coleoptera: Silphidae)

Necrophagous beetles of the family Silphidae are an important part of both open and forest ecosystems in central Europe. This study summarizes the classification and basic morphology of adults and larvae within both subfamilies Silphinae and Nicrophorinae. The study describes the ecology of communities of the family Silphidae with focus on differences in seasonal dynamics, circadian activity and habitat preferences of each species and compares both subfamilies (Silphinae, Nicrophorinae). Central European species are also compared to Nearctic ones. The study pays marginal attention to biogeography of the family Silphidae and describes differences in various zoogeographical regions. Basic of ethology within the subfamily Nicrophorinae is also mentioned. The final part of the study is dedicated to the application of ecology of necrophagous beetles in forensic sciences.

Key words: Coleoptera, Silphidae, ecology, seasonal dynamics, habitat preferences, diversity

Obsah

| | |
|--|----|
| 1. Úvod..... | 1 |
| 2. Cíle práce | 2 |
| 3. Taxonomie, biogeografii a druhová diverzita | 3 |
| 4. Morfologie čeledi Silphidae..... | 7 |
| 4.1 Dospělci | 7 |
| 4.2 Larvální morfologie | 11 |
| 5 Obecný úvod do ekologie Silphidae | 12 |
| 5.1 Podčeleď Silphinae | 12 |
| 5.2 Podčeleď Nicrophorinae | 13 |
| 6 Sezónní dynamika Silphidae..... | 17 |
| 6.1 Evropské druhy | 17 |
| 6.2 Nearktické druhy..... | 18 |
| 7 Cirkadiánní aktivita druhů | 20 |
| 7.1 Úvod..... | 20 |
| 7.2 Evropské druhy | 20 |
| 7.3 Nearktické druhy..... | 21 |
| 8. Biotopová preference | 21 |
| 8.1 Úvod..... | 21 |
| 8.2 Podčeleď Silphinae | 21 |
| 8.3 Podčeleď Nicrophorinae | 21 |
| 9. Využití mrchožroutovitých brouků ve forenzní entomologii..... | 22 |
| 10. Diskuse..... | 24 |
| 11. Literatura..... | 24 |

1. Úvod

Nekrofágní brouci jsou ve střední Evropě významná složka ekosystémů otevřené i lesní krajiny. Díky své potravní vazbě na rozkládající se těla mrtvých živočichů (Kočárek & Roháčová 2001), se podílejí na rozkladu neživé organické hmoty v ekosystémech. Zároveň likvidací mrtvých živočichů snižují riziko přenosu choroboplodných zárodků v okolí (Šípková & Růžička 2009).

V počátku práce shrnuje taxonomii čeledi, její biogeografii, a zhodnocuje rozdíly v druhové diverzitě v různých zoogeografických oblastech. Dále popisuje morfologii čeledi a obecné ekologické znaky. Práce se především zaměřuje na populační ekologii čeledi Silphidae. Shrnuje poznatky o sezonní dynamice, cirkadiánní aktivitě a biotopové preferenci dané čeledi a srovnává jak podčeledi Silphinae a Nicrophorinae, tak jejich jednotlivé druhy. Celá rešerše se soustředí spíše na evropské druhy brouků, ale ukazuje i jejich porovnání s druhy nearktickými.

Mrchožroutovití (Silphidae) brouci jsou skupina zajímavá také svou bionomií a využitelností i ve forenzní entomologii (Dekeirsschieter et al. 2011). Obě témata jsou v práci také okrajově zpracována.

2. Cíle práce

Cílem bakalářské práce je zpracovat rešerši o ekologii čeledi Silphidae, se zaměřením na sezónní dynamiku, cirkadiánní aktivitu a biotopovou preferenci středoevropských druhů. Dílčím cílem práce je porovnání středoevropských druhů s druhy nearktickými.

3. Taxonomie, biogeografii a druhová diverzita

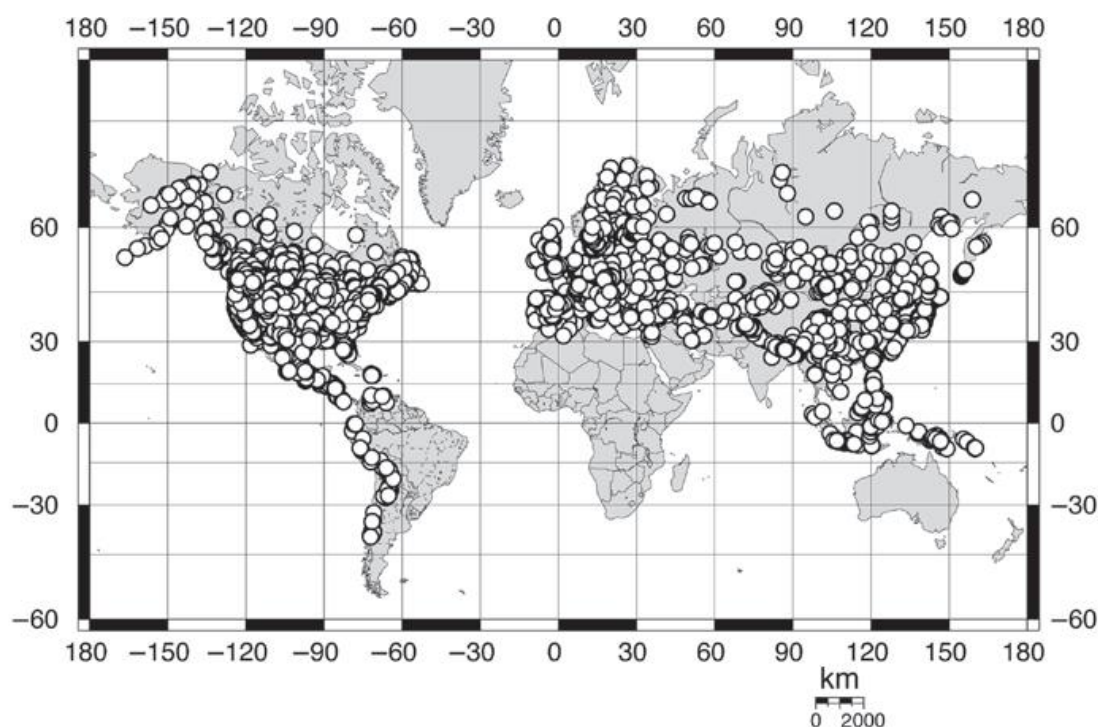
Čeď Silphidae je součástí nadčeledi Staphylinoidea a je dále rozdělena do dvou podčeledí, Silphinae a Nicrophorinae. V anglických odborných i laických textech se často setkáváme s výrazy „large carrion beetles”, „sexton beetles” či „burying beetles“, které všechny označují právě čeď Silphidae (Ratcliffe 1996, Sikes 2005). Ve starší literatuře je také možné se setkat s odlišným členěním této čeledi, kdy kromě podčeledí Silphinae a Nicrophorinae občas autoři zařazují ještě třetí podčeď – Agyrtinae. V současnosti se však Agyrtidae považuje za samostatnou čeď (Newton 1992). Zároveň došlo v minulých letech k aktualizaci počtu druhů a znalostí o jejich biogeografickém rozšíření (viz Tabulka 1). Čeď Silphidae tedy v současné době obsahuje 183 druhů rozdělených do 15 rodů (Ratcliffe 1996, Sikes 2008). Distribuce organismu je výsledkem jednak ekologie, ale také evoluční historie. Mrchožroutovití, zvláště potom hrobařici jsou vzácnější v teplých biotopech, jako je například nížinný tropický les a prakticky je nenalezneme v suchých biotopech jakými je například poušť (Scott 1998, Sikes 2005). Tato ekologická vymezení značně limituje jejich výskyt v místech, jakými jsou Afrika, Austrálie či Tibet. Několika druhům čeledi Silphidae se daří v severní Africe přežívat v chladnějších a vlhčích horských oblastech, ale poušť Sahara pravděpodobně zabraňuje výskytu dále směrem na jih (Scott 1998, Sikes 2005). Čeď Silphidae má nejspíše původ na severní polokouli paleokontinentu Laurasie. Podčeď Nicrophorinae tuto domněnku dosvědčuje tím, že na území původního jižního kontinentu Gondwany se vyskytují pouze tři druhy. Tyto tři druhy se pravděpodobně rozšířily podél pohoří Andy v Jižní Americe, kde jim chladné horské podnebí umožnilo přežít. (Scott 1998, Sikes 2005, 2008). Podčeď Nicrophorinae je tedy rozšířena zejména na severní polokouli (obr. 1) (Peck 2001, Sikes 2005). V historii však paralelně proběhla druhová radiace podčeledi Nicrophorinae také na Malajském souostroví, kde vzniklo mnoho endemických ostrovních druhů vázaných na horská stanoviště (Sikes et al. 2006). Další směr druhové radiace vedl podél již zmíněného pohoří Andy v Jižní Americe (Peck & Anderson 1985). Nicrophorinae nenalezneme jižně od Sahary na Africkém kontinentu, v Austrálii ani na Antarktidě. O těchto broucích se dříve domnívalo, že se nevyskytují ani na území Indie, jižně od Himalájí. Nové nálezy však ukazují na výskyt druhu *Nicrophorus sausai* Růžička, Schneider et Háva, 2000 v Měghaláji, v severovýchodní Indii, což je horská oblast

oddělená od Himaláji. Tato nezvyklá a možná reliktní populace si však žádá dalších studií (Ratcliffe 1996, Scott 1998, Sikes 2005).

Tabulka 1. Taxonomie a rozšíření Silphidae (podle Sikese 2008)

| | |
|--|--|
| Řád Coleoptera | 15 rodů, 183 druhů |
| Nadčeleď Staphylinoidea | 12 rodů, 111 druhů |
| Čeleď Silphidae Latreille, 1807 | 13 druhů, Holarktická oblast |
| Podčeleď Silphinae Latreille, 1807 | 2 druhy, Eurasie |
| <i>Aclypea</i> Reitter, 1884 | 2 druhy, Asie, Austrálie |
| <i>Dendroxena</i> Motschulsky, 1858 | 2 druhy, Západní Nearktická oblast |
| <i>Diamesus</i> Hope, 1840 | 3 druhy, Afrika, Kanáry |
| <i>Heterosilpha</i> Portevin, 1926 | 3 druhy, Holarktická oblast |
| <i>Heterotemna</i> Wollaston, 1864 | 17 druhů, Holarktická oblast |
| <i>Necrodes</i> Leach, 1815 | |
| <i>Necrophila</i> Kirby and Spence, 1828 | |
| podrod <i>Necrophila</i> Kirby & Spence, 1828 | |
| podrod <i>Eusilpha</i> Semenov-Tian-Shanskij, 1890 | |
| podrod <i>Calosilpha</i> Portevin, 1920 | |
| podrod <i>Deutosilpha</i> Portevin, 1920 | |
| podrod <i>Chrysosilpha</i> Portevin, 1921 | |
| <i>Oiceoptoma</i> Leach, 1815 | 9 druhů, Holarktická oblast |
| <i>Oxelytrum</i> Gistel, 1848 | 8 druhů, JZ Nearktická/Neotropická oblast |
| <i>Ptomaphila</i> Kirby & Spence, 1828 | 3 druhy, Austrálie, Nová Guinea |
| <i>Silpha</i> Linnaeus, 1758 | 25 druhů, Eurasia, Africa ^a |
| podrod <i>Silpha</i> Linnaeus, 1758 | |
| podrod <i>Phosphuga</i> Leach, 1817 | |
| podrod <i>Ablattaria</i> Reitter, 1884 | |
| <i>Thanatophilus</i> Leach, 1815 | 24 druhů, Holarktická oblast & Afrika, Madagaskar |
| Podčeleď Nicrophorinae Kirby, 1837 | 3 rody, 72 druhů |
| <i>Eonecrophorus</i> Kurosawa, 1985 | 1 druh, Nepál |
| <i>Ptomascopus</i> Kraatz, 1876 | 3 druhy, Asie |
| <i>Nicrophorus</i> Fabricius, 1775 | 68 druhů, Holarktická oblast, S Afrika, S Amerika, JV Asie |

a - Jeden evropský druh *Silpha tristis* (Illiger, 1798) byl introdukován v Severní Americe (jižní Québec).



Obrázek 1. Mrchožroutovítí (Coleoptera: Silphidae), mapa rozšíření podčeledi Nicrophorinae (Silphidae). 6736 lokalit, 17250 zkoumaných vzorků (99 % všech vzorků tvoří rod *Nicrophorus*). Absence rozšíření v oblasti Ruska je způsobena nedostatkem dat z dané oblasti. Naopak absence výskytu v subsaharské Africe, Austrálii, většině území Indie a Jižní Ameriky je nezkreslená (Sikes 2008).

Čeď Silphinae jsou více rozšířené podčeledí oproti Nicrophorinae (Ratcliffe 1996, Sikes 2005). Mají také větší zastoupení na území bývalého kontinentu Gondwana. Za důvod jejich širší distribuce se považuje větší rodová diverzita (12 rodů) a také to, že jsou historicky starší podčeledí. Čtyři rody můžeme nalézt v Austrálii a na Nové Guinei (*Ptomaphila* Kirby & Spence, 1828, 3 endemické druhy, a *Diamesus* Hope, 1840, 1 endemický druh). Zároveň i druhová radiace do Jižní Ameriky je širší oproti čeledi Nicrophorinae (*Oxelytrum* Gistel, 1848, 8 druhů) (Ratcliffe 1996, Sikes 2008). Předpokládá se, že tato druhová radiace Silphinae do Jižní Ameriky a Austrálie proběhla zhruba před 50–60 miliony lety. V jižní Africe můžeme nalézt další tři rody podčeledi Silphinae (*Thanatophilus* Leach, 1815, 2 druhy, a *Silpha* Linnaeus, 1758 1 druh). Na Kanárských ostrovech při severozápadním pobřeží Afriky je zase rod *Heterotemna* Wollaston, 1864 (3 druhy) endemický pouze pro tyto ostrovy (Sikes et al. 2002, Sikes 2005).

Ačkoliv se zdají být Silphinae více tolerantní k teplejším stanovištím, tak se stejně jako u Nicrophorinae většina druhů vyskytuje na severní polokouli (Dekeirsschieter et

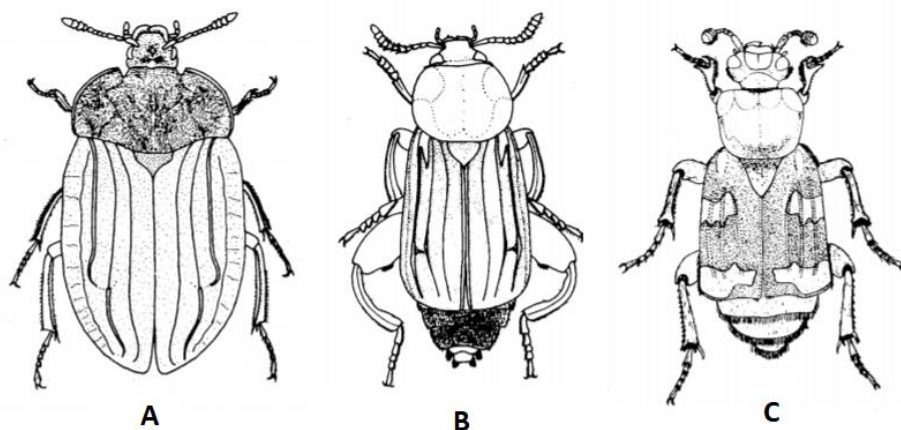
al. 2011). Tato tolerance se zřejmě vyvinula z preference větších mršin, které si před svými kompetitory nechrání. Naopak rod *Nicrophorus* Fabricius, 1775 se zřejmě kvůli svým preferencím menších mršin, které mohou být zakopány a chráněny tak proti ostatním nekrofágním živočichům, nejví jako schopný konkurence proti mravencům, dvoukřídlým a jiným nekrofágním broukům, kteří se více vyskytují v teplejších oblastech (Peck 1990). Společně tedy Silphidae vykazují amfitropické a amfipolární rozšíření. To znamená, že jsou omezeni na mírný podnebný pás severní a jižní polokoule a celkově se nevyskytují v tropických částech (s výjimkou tropických horských stanovišť) (Ratcliffe 1996, Sikes 2005). Menší rodová diverzita Nicrophorinae (3 rody) v porovnání se Silphinae, v kombinaci s jejich výskytem téměř pouze na oblasti původní Laurasie podporuje předběžné odhady jejich mladší druhové radiace, založené na fosilních a molekulárních metodách určení stáří (Sikes et al. 2002, Sikes 2008). Všechny známé fosilie rodu *Nicrophorus* jsou eocénského původu nebo mladší, tedy 50 milionů let staré, s převážnou většinou pocházející z doby Pleistocénu. Molekulární metody pro odhad stáří naznačují, že druhová radiace proběhla mezi 50–24 miliony let. Přejít mezi Eocénem a Oligocénem představuje jednu z nejdramatičtějších změn podnebí v Kenozoiku, kdy se podnebí celé planety dramaticky ochladilo (Sikes 2008). Bereme-li v potaz biotopové preference rodu *Nicrophorus*, je pravděpodobné, že právě během tohoto prudkého oligocénního ochlazování se druhová radiace Nicrophorinae uskutečnila (Sikes et al. 2002, Sikes 2008). Dalším podkladem této teorie je radiace různých čeledí hlodavců, kteří jsou ideální kořisti pro brouky rodu *Nicrophorus*. Kromě radiace drobných savců, se ještě v této době objevila a rozšiřovala většina řádů a čeledí současných ptáků, kteří jsou také častou kořistí Nicrophorinae (Ratcliffe 1996, Sikes 2008). Původem čeledi Silphidae se označuje Eurasie. Toto tvrzení podčeledi Nicrophorinae podporuje tím, že až na jeden z pěti rodů/podrodů jsou všechny endemické pro Asii. Neartická oblast má menšinové zastoupení všech rodů nalezených paleartické oblasti a pouze dva endemické rody: *Oxelytrum* a *Heterosilpha* (Ratcliffe 1996, Peck 2001). Jeden nový druh rodu *Nicrophorus* byl nedávno objeven a popsán v Dominikánské republice. Před tímto nálezem byl naposledy nový druh v neartické a neotropické oblasti popsán roku 1925. V neartické a neotropické oblasti je tedy celkem 21 druhů rodu *Nicrophorus*, 25 druhů podčeledi Silphinae a 46 druhů podčeledi Nicrophorinae (Ratcliffe 1996, Sikes et al. 2002, Sikes 2005). Na území Evropy se vyskytuje zhruba 45 druhů brouků čeledi Silphidae, 28 druhů žije v severozápadní části Evropy (11 z podčeledi

Nicrophorinae a 17 z podčeledi Silphinae) a 30 druhů ve střední Evropě (z toho 20 Silphinae a 10 Nicrophorinae). Na území České republiky se vyskytuje 23 druhů čeledi Silphidae (Dekeirsschieter et al. 2011, Růžička 2015).

4. Morfologie čeledi Silphidae

4.1 Dospělci

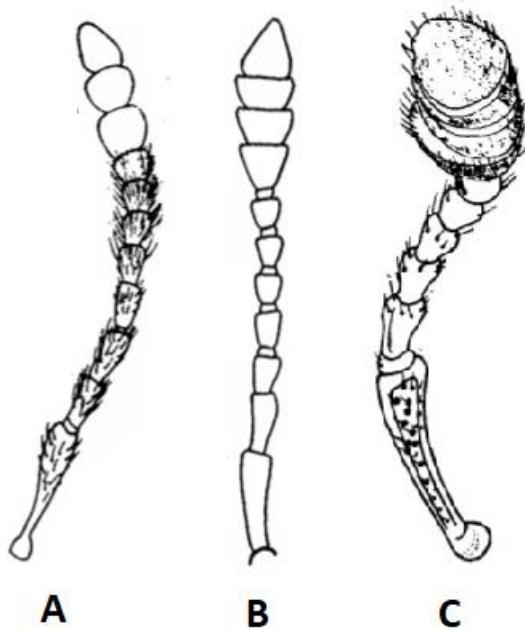
Zástupci čeledi Silphidae jsou 7–45 mm dlouzí brouci, ale převážná většina druhů je střední velikosti (10–25 mm) (Šustek 1981, Dekeirsschieter 2011). Přestože se larvy a dospělci výrazně odlišují tvarem a ekologickými nároky, tělo je u většiny dospělců oválné, zploštělé nebo mírně vypouklé (obr. 2) a vyznačuje se do strany vyčnívajícím párem očí (Dekeirsschieter 2011, Ratcliffe 1996). Zbarvení je obvykle tmavší, hnědé či černé, zřídka také kovové (Šustek 1981). Výjimkou je rod *Nicrophorus*, jehož někteří zástupci mají velmi nápadné oranžovo-červené skvrny nebo pásy na krovkách (Ratcliffe 1996). Na spodní straně těla bývají brouci z čeledě Silphidae hustě a dlouze ochlupení, naopak horní strana je zpravidla holá.



Obrázek 2. Tělní typy Silphinae (A), (B) a Nicrophorinae (C); A – *Oiceoptoma thoracicum* (Linnaeus, 1758), B – *Necrodes littoralis* (Linnaeus, 1758), C – *Nicrophorus interruptus* (Stephens, 1830) podle Šustka (1981).

Hlava bývá povětšinou lehce protáhlá, opatřená silnými, zahnutými kusadly, která mohou být zakončena dvěma zuby. Čelistní makadla se skládají ze čtyř článků (palpomer) a pysková makadla ze tří. Horní pysk je na předním okraji většinou porostlý hustou řádkou dlouhých, tuhých brv. Čelní štítek neboli klypeus bývá často od předního okraje čela oddělen příčným švem. Přední část čelního štítu bývá blanitá

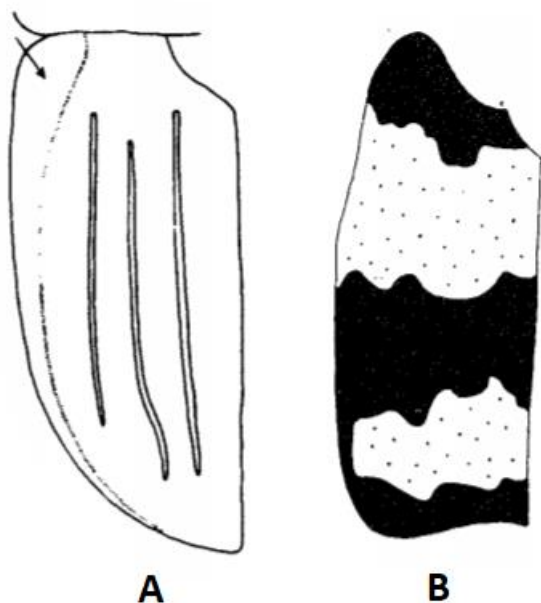
a světlejší barvy. Tykadla, která jsou od sebe poměrně vzdálená, jsou vložena na laterální straně hlavy. Tykadla tvoří jedenáct článků a bývají většinou kyjovitá nebo jsou zakončena oboustrannou kulovitou paličkou tvořenou čtyřmi apikálními články (obr. 3). Oči jsou složité, velké a většinou vyčnívají do stran (Šustek 1981, Dekeirsschieter 2011).



Obrázek 3. Typy tykadel podčeledi Silphinae (A), (B) a podčeledi Nicrophorinae (C); A – *Phosphuga atrata* (Linnaeus, 1758), B – *Silpha carinata* (Herbst, 1783) C – *Nicrophorus humator* (Gleditsch, 1767) podle Šustka (1981).

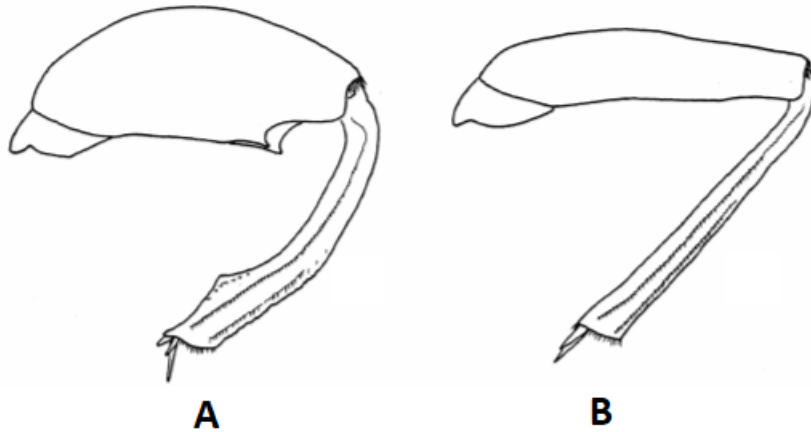
Tvar štítu je oválný, půlkruhovitý, čtvercový nebo srdčitý. Povrch štítu je povětšinou holý a velmi tvarově rozmanitý. Štítek je zaoblený a vždy viditelný při pohledu shora. Tvarem je trojúhelníkový nebo pětiúhelníkový (Šustek 1981).

Krovky buď pokrývají celý zadeček nebo mohou být vzadu zkrácené a odkrývají tak několik zadečkových článků (obr. 4B) (Sikes 2005). Často jsou na krovkách utvořena tři podélná žebra, méně časté bývají podélné řádky teček (obr. 4A). Blaná křídla jsou vždy vyvinuta. Žilnatina křídel je staphylinoidního typu (Šustek 1981).



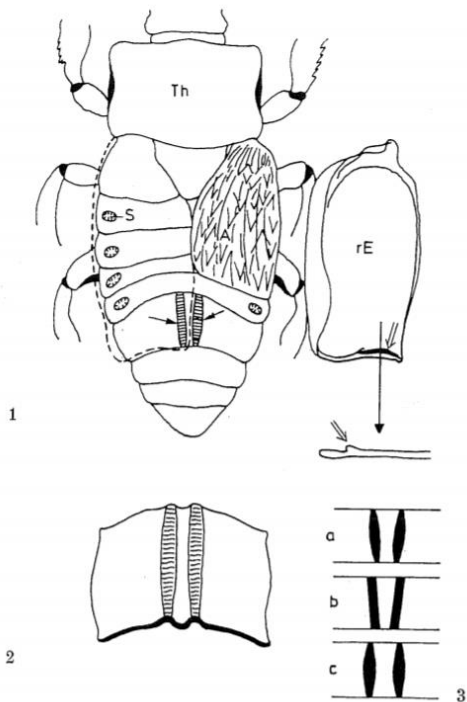
Obrázek 4. A – levá krovka *Silpha obscura* (3 podélná žebra), B – levá krovka *Nicrophorus vespilloides* (Herbst, 1784) (ochranné oranžové zbarvení). Podle Šustka (1981).

Kyčle jsou velké, zpravidla kuželovité. Příkyčlí mohou být na vnější straně trnovitě prodloužené. Stehna dvou předních párů nohou jsou normální, ale třetí pár stehien na zadních končetinách může být u samců zesílen (obr. 5). Holeně mohou být u několika druhů uzpůsobena k hrabání. Chodidla jsou pětičlenná a často bývají u samců na dvou předních párech končetin rozšířená. Chodidlové články bývají ze spodní straně hustě ochlupené (Šustek 1981).



Obrázek 5. Ventrální pohled na levé zadní stehno a holeň u A – samečka, B – samičky *Necrodes surinamensis* (Fabricius, 1775). Podle Ratcliffa (1996).

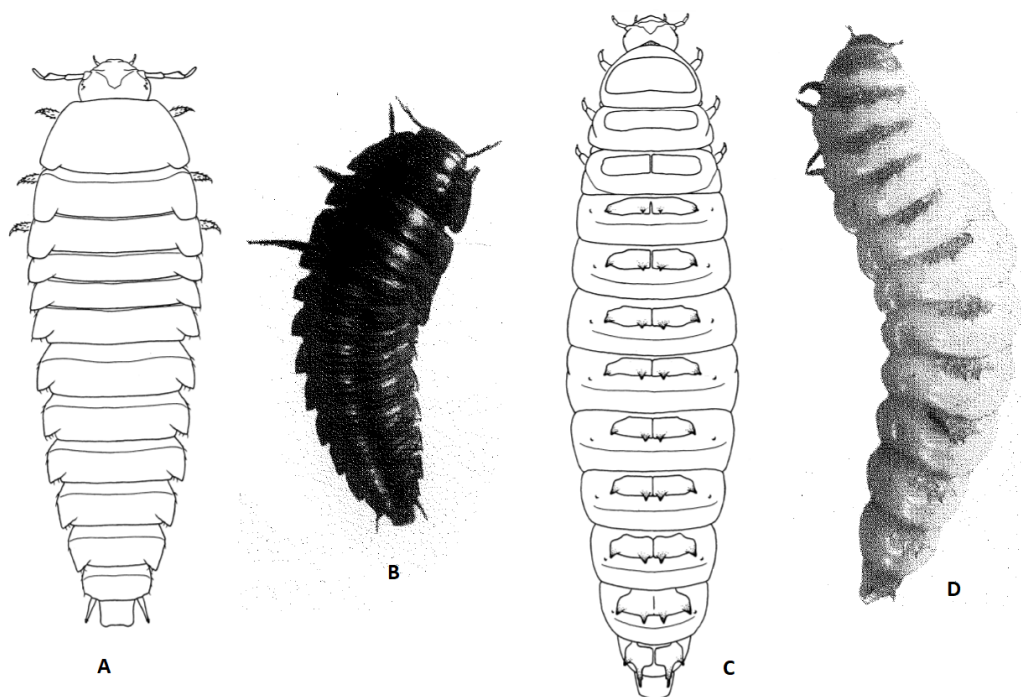
Zadeček (abdomen) je tvořen šesti, méně často pěti vzájemně velmi pohybu schopnými zadečkovými články. Ze zadních okrajů článků vyrůstají krátké štětinky. U rodu *Nicrophorus* se na pátém tergitu zadečku a zespodu na apexu krovek nachází stridulační orgán (obr. 6) (Schumacher 1973).



Obrázek 6. 1 – Dorzální pohled na dospělé rodu *Nicrophorus*. 2 – Stridulační orgán 3 – a *Nicrophorus humator*, b *Nicrophorus investigator* (Zetterstedt, 1824), c *Nicrophorus vespilloides*. Podle Schumachera (1973).

4.2 Larvální morfologie

Larvy mohou být kampodeoformní (podčeleď Silphinae) nebo eruciformní (podčeleď Nicrophorinae). Velikost těla larev se pohybuje mezi 4 a 12 mm (Sikes 2005). Tvar a barva larev čeledi Silphidae se liší u obou podčeledí. Larvy podčeledi Silphinae bývají silně pigmentované a sklerotizované, zatímco larvy podčeledi Nicrophorinae mají lehkou pigmentaci a jsou mírněji sklerotizované (obr. 7). Zároveň zástupci čeledi Nicrophorinae nemají zadečkové a hrudní segmenty překryté hřbetními sklerity (Ratcliffe 1996, Růžička 1992). Hlava je drobná a na jejích stranách se nachází jednoduchá očka – ommatidia. Jeden pár očí u larev Nicrophorinae a šest párů očí u larev Silphinae. Ústní ústrojí může směřovat dopředu nebo dospodu. Čelistní makadla jsou tříčlenná, pysková makadla dvoučlenná. Tykadla jsou složena ze tří článků (antennomer). Poslední pár nohou bývá delší než první dva páry. Zadeček kampodeoformních larev má 10 zadečkových článků, přičemž na posledním článku se nacházejí jednočlenné či dvoučlenné urogomfy (Šustek 1981).



Obrázek 7. A, B – larvy podčeledi Silphinae, C, D – larvy podčeledi Nicrophorinae. Podle Ratcliffea (1996) a Sikese (2005)

5 Obecný úvod do ekologie Silphidae

5.1 Podčeled' Silphinae

Ekologie zástupců podčeledi Silphinae je oproti ekologii podčeledi Nicrophorinae neprozkoumaným tématem (Ratcliffe 1996). Převážnou většinu mrchožroutů (Silphinae) tvoří nekrofágové, potravně vázaní na rozkládající se těla mrtvých živočichů (Kočárek & Roháčová 2001). Kromě samotné mršiny se Silphinae živí také dravě jinými živočichy obývajícími mršinu jako jsou dvoukřídlí (konkrétně jejich vajíčka), nebo jinými nekrofágními brouky. Existují ale i druhy, které upřednostňují dravý způsob obstarávání potravy. Mrchožrout housenkář, *Dendroxena quadrimaculata* (Scopoli, 1772) je, jak název napovídá, predátorem housenek. Dalším zástupcem dravých Silphinae je například mrchožrout černý (*Phosphuga atrata*), který aktivně loví šneky, slimáky, hmyz a žížaly. Tyto druhy jsou považovány za užitečné, jelikož jejich potravou jsou právě škůdci jako šneci, slimáci nebo housenky. Několik brouků se může příležitostně, přestože jsou nekrofágové, živit mykofágně. Například mrchožrout rudoprsý (*Oiceoptoma thoracicum*) se občas živí plodnicemi hadovky smrduté, *Phallus impudicus* (Linnaeus, 1753). Převážně fytofágním druhem je poté mrchožrout zploštělý, *Aclypea opaca* (Linnaeus, 1758), jehož potravu tvoří listy řepy. Mnoho zástupců podčeledi Silphinae můžeme také najít na výkalech obratlovců, hnoji nebo tlejících rostlinách (Javorek 1964, Ratcliffe 1996, Scott 1998, Sikes 2005). Ty jsou citlivé na sirovodík a některé cyklické sloučeniny uhlíku, které se uvolňují z rozkládajících se těl (Ratcliffe 1996). Brouci lokalizují mršinu, výkaly, rozkládající se houby apod. svými obzvláště senzitivními chemoreceptory (Scott 1998). Jako již zmiňované chemoreceptory slouží specializované senzily umístěné na třech koncových tykadlových člancích (Ernst 1969, 1972). Vzdálenost, na kterou jsou mrchožroutoví brouci schopni najít zdroj zápachu se pohybuje od 500 m do 5 km, v závislosti na druhu a přírodních podmínkách (Petruška 1975).

Mrchožroutoví se potýkají s velkou konkurencí, jelikož mršiny jsou vždy jen nahodilým a dočasným zdrojem potravy. Konkurenci jim vytváří hlavně dvoukřídlí, a to jak dospělci, tak larvy, dále obratlovci živící se mršinami, jiní nekrofágní brouci, ale také ostatní druhy čeledi Silphidae. Aby přežili mezidruhové kompetici, odlišují se jednotlivé druhy ekologickými nároky k životu a rozmnožování, ale především časovou aktivitou v průběhu roku. Mezi druhy s jarní aktivitou v severní Americe patří například *Necrophila americana* (Linnaeus, 1758), *Oiceoptoma rugulosum* (Portevin,

1903) nebo *O. inaequale* (Fabricius, 1781), jejichž aktivita vrcholí již brzo na jaře. V létě a na začátku podzimu mají vysokou aktivitu například *Oiceoptoma noveboracense* (Forster, 1771), *Silpha tristis* (Illiger, 1798) nebo *Thanatophilus truncatus*. Aktivita většiny druhů končí nejpozději začátkem podzimu (Mullins et al. 2013). Co se týče biotopových preferencí, tak se druhově velmi odlišují. Některé druhy, např. *Oiceoptoma noveboracense* či *Dendroxena quadrimaculata* preferují lesní biotopy, jiné, jako *Thanatophilus truncatus*, obývají naopak otevřenější biotopy (Šustek 1981, Růžička 1994, Mullins et al. 2013).

K rozmnožování a kladení vajíček si mrchožraví brouci podčeledi Silphinae vybírají především mršiny větších obratlovců s váhou nad 300 gramů. Větší váha mrtvoly znamená dostatek potravy pro vylíhnuté larvy. Menší mršiny využívají čistě k potravě, nikoliv k množení, a konkurují na nich podčeledi Nicrophorinae. Brouci podčeledi Silphinae kolonizují mršiny v průběhu počáteční nebo střední fáze rozkladu. Konkurují si navzájem s dvoukřídlými, kteří jim často slouží jako vedlejší zdroj potravy (Sikes 2005, Dekeirsschieter et al. 2011).

Když samička a sameček objeví dostatečně velkou mršinu, proběhne páření a samička naklade oplodněná vajíčka v blízkosti mršiny. Vajíčka klade do půdy nebo na její povrch (Sikes 2005)

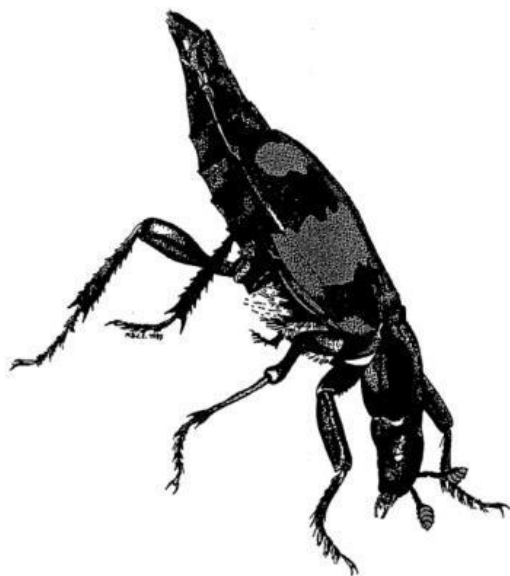
Podčeleď Silphinae se vyznačuje delším životní cyklem než podčeleď Nicrophorinae. Jedním možným důvodem tomu může být absence péče dospělců Silphinae o jejich potomky. První larvální instary se z vajíček zhruba po 4–5 dnech. Larvy prochází na mršině třemi instary, během kterých se mrtvým tělem také živí. Po skončení třetího (posledního) larválního instaru opouští mrtvé tělo a přechází do stádia kuklení v zemi v jeho blízkosti. V průběhu kuklení prochází brouci velkými morfologickými změnami, při nichž se například plně vyvinou křídla a brouci dosahují pohlavní dospělosti (Dekeirsschieter et al. 2011).

5.2 Podčeleď Nicrophorinae

Podčeleď Nicrophorinae je oproti podčeledi Silphinae lépe prozkoumaná z hlediska ekologie, biologie i etologie. Mezi druhy je velká konkurence. Aby se vyhnuly této konkurenci, liší se mezi jednotlivými druhy sezonní aktivita. Zároveň se jednotlivé druhy adaptovaly na odlišné typy stanovišť. Listnaté lesy například preferuje *Nicrophorus humator*, zatímco v otevřených biotopech luk a polí najdeme druhy

Nicrophorus vespillo a *Nicrophorus germanicus*. Co se týče sezonní aktivity, *Nicrophorus vespillo* je aktivní od dubna do října a jeho aktivita vrcholí během června. *Nicrophorus humator* také aktivuje v průběhu dubna, ale má dva měsíce vrcholové aktivity, květen a září. Naopak mezi druhy, které aktivují až v létě, patří *Nicrophorus interruptus*. Tento druh začíná svou aktivitu v červnu a vrcholy aktivity vykazuje v červenci a v srpnu (Šustek 1981, Růžička 1994).

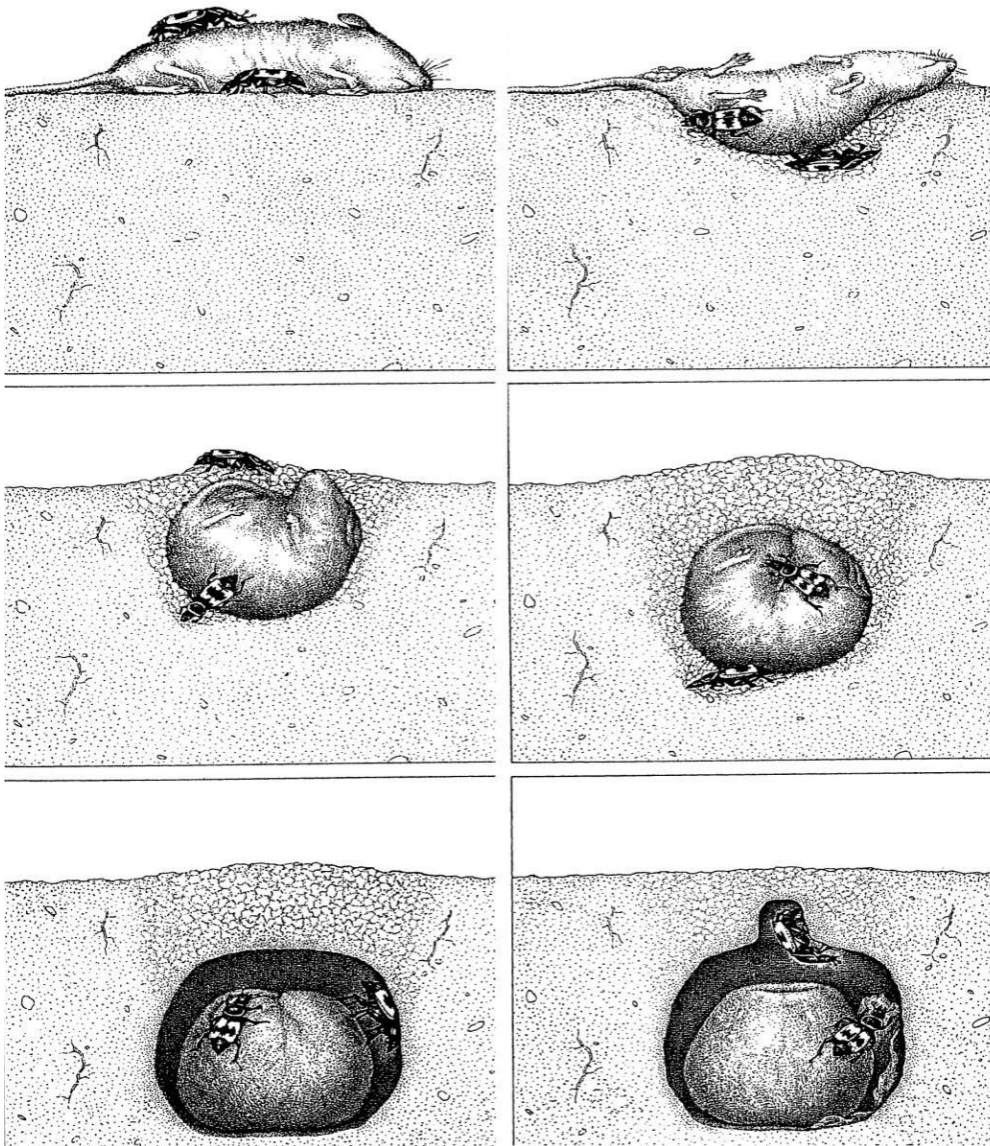
Narozdíl od podčeledi Silphinae vyhledávají zástupci podčeledi Nicrophorinae, zejména rod *Nicrophorus* mršiny drobných obratlovců (lehčí než 300 g) (Sikes 2008). Mršiny vyhledávají pomocí čichových senzil, které se nachází na konci jejich tykadel. Hrobařící umí pomocí senzil zachytit i jen hodinu staré mršiny drobných savců na vzdálenost až 3 km (Petruška 1975). Proces hledání mršiny však většinou trvá jeden až dva dny (Shubeck 1975). Objeví-li sameček mršinu, vhodnou k reprodukci, začne vypouštět ze svého těla feromony, kterými láká k mršině samičku (Pukowski 1933, Eggert and Müller 1989, Haberer et al. 2008, 2017). Sameček najde vhodné vyvýšené místo, kde zaujme specifickou polohu, při které hlavou směřuje k zemi, a naopak abdomen zcela napřímí směrem nahoru. V této pozici se mu odhalí poslední abdominální článek, ze kterého vypouští kmitavým pohybem tohoto posledního článku feromony (obr. 8) (Eggert and Müller 1989).



Obrázek 8. Typický postoj samečka rodu *Nicrophorus* vypouštějícího feromony. Podle Ratcliffa (1996).

Po lokalizaci mršiny samcem i samičkou začne pár ohledávat, zda je okolí mršiny vhodné pro její zahrabání. Je-li půda v okolí nevhodná pro zahrabání mršiny, mohou

jí brouci přemístit na vhodnější místo v kratší vzdálenosti od těla (Fetherston et al. 1990). Pár brouků začne pomocí hlavy, kterou odhrnuje půdu do stran, mršinu podhrabávat. Pakliže narazí na kořeny, odhrnují je stranou nebo je pečlivě rozkousají. Když se dostane mršina dostatečně hluboko pod úroveň země, brouci jí ještě zasypou půdou (obr. 9) (Milne & Milne 1976).



Obrázek 9. Zahrabání mršiny párem brouků rodu *Nicrophorus*. Podle Ratcliffa (1996).

Celý proces zahrabání mršiny trvá 5–8 hodin, přičemž může trvat i několik dnů, zdržují-li brouky četné překážky v půdě. Zahrabávání mršiny je pro podčeleď Nicrophorinae typické a důležité. Braní totiž konkurenci ze strany jiných mrchožravých brouků, ale hlavně dvoukřídlech, kteří kladou do mršin vajíčka a znemožňují tak rozmnožování podčeledi Nicrophorinae (Sikes 2008).

Po zahrabání mršiny použijí brouci svá kusadla, aby od těla odtrhli kožešinu nebo peří a poté ze zbytku hmoty mršiny vytvoří kompaktní kouli, kterou potřou konzervačními sekrety. Sekrety brání vytvoření plísně a mění průběh rozkladu mršiny. Samička poté vytvoří nad potravou chodbičku, kde naklade 10–30 vajíček. Počty nakladených vajíček přímo souvisí s hmotností mršiny a také velikostí samice (Sikes 2008, Scott 1989).

Když se vajíčka vylíhnou, zůstávají u nich prvních pár dnů oba rodiče, sameček poté opouští mršinu a samička pokračuje v péči o larvy po čas celého jejich vývoje, který může trvat až čtyři týdny. Tento druh rodičovské péče je u řádu Coleoptera nezvyklým jevem. Podobné rodičovské projevy sledujeme spíše u jiného hmyzu, např. včel nebo mravenců (Scott 1989). Prvních několik dnů po vylíhnutí krmí dospělci larvy potravou, kterou sami předtráví. Krmení může trvat celý larvální vývoj, ale povětšinou končí prvním instarem, kdy už jsou larvy schopné krmit se sami z přítomné mršiny. Samička larvy chrání před útokem predátorů, stará se o čištění mršiny a svými sekrety jí zbavuje patogenů. Zhruba po týdně larvy zkonzumují celou mršinu s výjimkou kostí, samička se o ně přestává starat a odlétá. Larvy se poté zakuklí v půdě a o měsíc později vylézají jako dospělci (Scott 1998, Sikes 2005).

Velkou zajímavostí je mutualistický vztah dospělců rodu *Nicrophorus* a roztočů rodu *Poecilochirus* G. Canestrini & R. Canestrini, 1882. Téměř u každého hrobařika jsou k nalezení deuteronymfy těchto roztočů rodu *Poecilochirus*. Roztoči však nepůsobí na hrobařících jako parazité. Roztoči brouky využívají jako dopravní prostředek. Když brouk nalezne mršinu, deuteronymfy z něho slezou a živí se vajíčky a larvami dvoukřídlých, kteří jinak podčeledi Nicrophorinae konkurují. Tento zvláštní vztah je tedy oboustranně prospěšný (Springett 1968).

6 Sezónní dynamika Silphidae

Časová aktivita v průběhu sezóny je u každého druhu mírně odlišná. Důvodem rozdílné sezónní aktivity je zabránění mezidruhové konkurence při obstarávání potravy (Šustek 1981). Tématem sezónní dynamiky se zabývalo již více odborných prací. Dynamiku mrchožroutovitých ve střední Evropě popsal například Novák (1961) či Růžička (1994). V Severní Americe se tomuto tématu věnoval například Anderson (1982) nebo Bedick (1997). Sezónní dynamika u mrchožroutovitých se zpravidla zkoumá dlouhodobou expozicí pastí s návnadou v podobě hnijícího masa různých druhů nebo zralých sýrů. Zkoumá se počet dospělých jedinců a larev v pastích a jejich stadium vývoje. Výsledky se poté vizualizují pomocí grafů s křivkou sezónní populační dynamiky. Vrcholy křivky tedy vyznačují období s největší aktivitou daného druhu. Na počty odchycených druhů, mají kromě sezónního období, samozřejmě vliv také povětrnostní podmínky a počet srážek (Novák 1962, Petruška 1968).

6.1 Evropské druhy

Mezi druhy s brzkou aktivací v Evropě patří například *Thanatophilus sinuatus* (Fabricius, 1775), který se objevuje již od dubna a jeho období nejvyšší aktivity je v květnu a červenci. Jemu příbuzný *Thanatophilus rugosus* (Linnaeus, 1758) má velmi podobnou dobu aktivity i vrchol aktivity, ale o jejich mezidruhové konkurenci zatím neexistují žádné studie (Novák 1966). Stejně tak mezi jarní druhy lze zařadit *Oiceoptoma thoracicum*, který aktivuje také od dubna a jeho aktivita vrcholí v květnu až červnu a také v srpnu (Růžička 1994).

Co se týče sezónní aktivity je ve střední Evropě zřejmě nejpodrobněji zpracovaná podčeleď Nicrophorinae. Jedním z nejhojnějších druhů je *Nicrophorus vespillo* (Linnaeus, 1758), který se vyznačuje velmi dlouhou dobou aktivity od dubna do října s vrcholy aktivity v květnu, červenci a srpnu až říjnu. Přezimující jedinci tedy opouštějí úkryt již brzo na jaře, vyhledávají mršiny a koncem května až v červnu kladou vajíčka. Larvy rostou velmi rychle, prochází třemi instary a zakuklují se. První tzv. rodičovská generace zaniká v průběhu června a července, zároveň dospívají larvy druhé tzv. dceřiné generace a celý proces se opakuje. Na podzim, v září až říjnu vylézají z půdy jedinci třetí – vnukovské generace. Všechny tyto události se projeví na křivce populační dynamiky jako již zmiňované vrcholy aktivity (Novák 1962, Růžička

1994). Podobnou dobu aktivace i vrcholových aktivit jako *N. vespillo* mají také *Nicrophorus humator* a *Nicrophorus vespilloides*, druhý jmenovaný s tím rozdílem, že jeho výskyt byl zaznamenán až do prosince a jeho vrchol aktivity trvá od května až do poloviny října (Novák 1961, Růžička 1994). V larvální podobě přezimují v půdě druhy *Nicrophorus investigator* a *Nicrophorus interruptus*. Jejich dospělci se objevují později v sezóně, a to od května do října nebo od června do října s vrcholnou aktivitou od července do srpna (Růžička 1994). Další důležitým zástupcem hrobaříků je *Nicrophorus germanicus* (Linnaeus, 1758), jehož jedinci opouštějí zimní úkryt zhruba v dubnu a jejich aktivita pomalu v průběhu května stoupá a dosahuje maxima v pozdním květnu. V červnu se u jedinců začínají projevovat instinkty k zabezpečení další generace a jsou více vázáni na nálezy zdechlin. V červenci zástupci rodičovské generace hynou, ale zároveň dospívá dceřinná generace, což se na křivce populační dynamiky v srpnu projeví nárůstem. V září a říjnu většina jedinců dceřinné generace již vyhledává zimní úkryt (Novák 1961). *N. germanicus* má tedy v roce pouze jednu generaci, tudíž přezimuje dceřinná generace na rozdíl, od již zmiňovaného *N. vespillo*, který má v roce dvě nové generace a přezimuje u něj vnukovská generace (Novák 1962). Podobnou aktivitu jako *N. germanicus* má *Nicrophorus sepultor* (Charpentier, 1825), který má vrchol aktivity v červenci. V srpnu až říjnu jejich počty výrazně klesají. Jedinci *N. sepultor* jsou tedy výskytem omezeni na krátké a velmi teplé období podobně jako *N. germanicus*. Přezimují jako larvy a kuklí se až na jaře (Novák 1961, Petruška 1968).

6.2 Neartické druhy

Z podčeledi Silphinae v severní Americe mezi prvními aktivuje *Oiceoptoma noveboracense* a to zhruba v půlce dubna (Ulyshen & Hanula 2004). Na jaře také ihned začíná jejich reprodukční aktivita. Důkazem tomu jsou samičky chycené v průběhu dubna, které již nosí vajíčka ve svých pohlavních cestách, a čerstvě vylíhlé larvy chycené v květnu. V červnu začne dospělců první generace ubývat, ale naopak v červenci aktivita druhu vrcholí, a to díky čerstvě dospělým jedincům z generace dceřinné (Anderson 1982). Blízce příbuzný druh *Oiceoptoma inaequale* má téměř identický vzorec sezónní dynamiky, první dospělci se objevují brzo na jaře a vrchol aktivity druh vykazuje v průběhu července a srpna. Podobný sezónní cyklus se projevuje i u druhu *Necrophilla americana*. Jeho přezimující dospělci vykazují aktivitu v dubnu, zhruba dva až tři týdny po *O. noveboracense*. Velkým rozdílem

oproti *O. noveboracense* je delší aktivita v průběhu letních měsíců, zejména v červenci a srpnu, kdy dospívá dceřiná generace (Anderson 1982, Ulyshen 2004). Dalším běžným druhem z podčeledi Silphinae v severní Americe je *Thanatophilus lapponicus* (Herbst, 1793), který již nevykazuje stejný vzorec sezonní dynamiky jako předchozí dva druhy. První dospělci *T. lapponicus* se objevují již dubnu a první larvy lze nalézt hned počátkem května. Samičky nosící vajíčka je možné najít ve stejnou dobu jako larvy a jsou přítomné i na začátku června. První ještě plně nesklerotizovaní (teneralní) dospělci, jejichž exoskelet se ještě plně nevytvrdil, se objevují už uprostřed června a jejich přítomnost trvá do půlky září (Anderson 1982, Bedick et al. 1999) Zároveň stálá přítomnost samic s vajíčky v pozdním červnu až červenci společně s početnými nálezy larev v tomto období naznačují, že *T. lapponicus* má během sezóny dvě maxima reprodukční aktivity. Výskyt nových dospělců v pozdních částech podzimu zároveň naznačuje, že zimu přečkávají dospělci vnukovské generace (Anderson 1982). Poměrně málo dat je shromážděno o druhu *Necrodes surinamensis*, ale podle nálezů čerstvě dospělých jedinců počátkem jara se usuzuje, že nepřechází zimu ve stádiu dospělce (Anderson 1982).

Podrobně zpracovaná je také sezonní dynamika podčeledi Nicrophorinae v severní Americe. Konkrétně sezonní dynamika druhu *Nicrophorus americanus* (Olivier, 1790), který je endemický pro severní Ameriku a v současné době je kriticky ohrožený (Bedick et al. 2004). Přestože byl v minulosti tento druh hojně rozšířen po celé severovýchodní Americe, jeho počty poklesly během 20. století o 90 % (Lomolino & Creighton 1996, Bedick et al. 1999, Sikes et al. 2002). Dospělec *Nicrophorus americanus* většinou žije jeden rok. Dospělci dceřiné generace přečkávají zimu v půdě a páří se v létě. Dospělci umírají po vychování svých potomků (Ratcliffe 2008). V červnu se objevují první přezimující jedinci z loňského roku. Vrchol aktivity dospělců nastává mezi posledním týdnem v červnu a prvním týdnem v červenci. V tomto čase nejaktivněji hledají mršinu, na které by vychovali svá mláďata. První zástupci dceřiné generace se objevují začátkem srpna (Bedick et al. 1999). Ještě o něco pozdější aktivaci má druh *Nicrophorus tomentosus* (Weber, 1801), u něhož se první teneralní jedinci objevují až v druhé polovině června. Vrcholem aktivity je pozdní srpen až září, kdy se vyskytují už převážně plně vyvinutí dospělci. *Nicrophorus orbicollis* (Say, 1825) v kontrastu s druhem *N. tomentosus* aktivuje již v průběhu března, vrcholí svou aktivitu v červnu a červenci, přičemž nová generace dospělců se

objevuje od srpna do září (Anderson 1982). Další běžným druhem, který zahajuje aktivitu již brzo v sezóně je *Nicrophorus sayi* (Laporte, 1840). První dospělci se objevují v půlce dubna a aktivita vrcholí rychle v průběhu května. Následuje červnový úpadek v aktivitě, která se opět zvýší v červenci s dospělci další generace, kteří jsou aktivní až do října. Poslední velmi častým druhem je *Nicrophorus marginatus* (Fabricius, 1801). Jedná se taktéž o druh s brzkou jarní aktivací. Dospělce můžeme nalézat již v březnu a dceřiná generace u tohoto druhu dospívá obvykle během července až srpna (Anderson 1982, Bedick et al.1999).

7 Cirkadiánní aktivita druhů

7.1 Úvod

Tématikou aktivity v průběhu dne u čeledi Silphidae se zabývalo již mnoho prací (Reed 1958, Payne 1968, Shubeck 1971, Schoenly 1983). Tyto práce zpravidla rozlišovaly brouky na diurnální (denní), krepuskulární (soumračné) a nokturnální (noční). Špicarová (1974) řeší ve svých pracích přímo diurnální aktivitu druhu *Nicrophorus germanicus*, konkrétně jeho líhnoucích se imag. Kočárek (1998, 2001) řeší ve svých pracích diurnální rytmy v aktivitě druhů vázaných na mršiny.

7.2 Evropské druhy

Mezi typicky diurnální druhy ve střední Evropě patří oba zástupci rodu *Thanatophilus*: *Thanatophilus sinuatus* a *Thanatophilus rugosus*. Stejně tak druh *Oiceoptoma thoracicum* je striktně diurnální. Většina zkoumaných druhů podčeledi Silphinae je tedy diurnální (Kočárek 2001). Větší rozdíly se poté objevují u podčeledi Nicrophorinae, kde je řada druhů i čistě nokturnální. Již zmiňovaný druh *Nicrophorus germanicus* vykazuje ve stádiu imaga čistě nokturnální aktivitu (Špicarová 1974). *Nicrophorus humator* je částečně krepuskulární druh, ale projevuje vyšší aktivitu po půlnoci. Dalším částečně nokturnálním druhem je *Nicrophorus vespillo*, který je ovšem aktivní po celý den, nejvíc v odpoledních hodinách. *Nicrophorus vespilloides* vykazuje také i částečnou noční aktivitu, ale je zdaleka nejvíc aktivní během dne. Mezi čistě krepuskulární druhy hrobaříků patří *Nicrophorus interruptus* a *Nicrophorus investigator*, kteří mají největší stupeň aktivity od pozdního odpoledne do setmění (Kočárek 1998, 2001).

7.3 Nearktické druhy

Co se týče severoamerických druhů z čeledi Silphinae, nejčastěji zkoumané druhy *Oiceoptoma inaequalis* (Fabricius, 1781), *Oiceoptoma noveboracense* (Forster, 1771) a *Necrophila americana* (Linnaeus, 1758) jsou spíše diurnální. Výjimkou je *Necrodes surinamensis*, který ve studiích prokazoval spíše nokturnální aktivitu (Ratcliffe & Leudtke 1969, Shubeck 1971). Mezi druh z podčeledi Nicrophorinae s diurnální aktivitou patří například *Nicrophorus tomentosus*. Naopak *N. orbicollis* se ve studiích ukázal být nokturnálním druhem (Shubeck 1971).

8. Biotopová preference

8.1 Úvod

Většina mrchožroutovitých brouků se vyznačuje velkým překryvem ve využívání biotopů (Anderson 1982, Otronen 1988). Ačkoliv je většina druhů adaptována na chladné a stinné podmínky, druhy aktivní ve stejnou sezonní dobu mají tendenci odlišovat se ve využívaných biotopech. Zajímavostí z ekologického hlediska je čeleď Silphidae tím, že většinu jejich druhů tvoří nekrofágové, ale potravní nároky některých druhů se mohou výrazně lišit. Existují totiž čistě karnivorní, saprofágní i fytofágní druhy (Sikes 2005). Stejná rozličnost platí i u jejich biotopové preference. Část druhů preferuje otevřené biotopy, jakými jsou např. pole a louky a jiní častěji upřednostňují lesní stanoviště (Anderson 1982, Růžička 1994).

8.2 Podčeleď Silphinae

Například druh *Silpha tristis* je vázán především na polní biotopy a v lesních se téměř nevyskytuje. Stejně tak *Thanatophilus sinuatus* preferuje spíše otevřené polní prostředí. Naproti tomu druh *Oiceoptoma thoracicum*, ač je přítomný i na polích, nalezneme spíše na lesních stanovištích (Růžička 1994).

8.3 Podčeleď Nicrophorinae

Rod *Nicrophorus* se vyskytuje na všech typech stanovišť, ale jeho jednotlivé druhy mají odlišné preference. Všechny běžné druhy se orientují spíše na lesní biotopy. Výjimkou je však druh *N. vespillo*, který se častěji vyskytuje na polích a částečně také na vlhkých loukách. Druh *N. humator* jeví preferenci v suchých jehličnatých lesech. Bukové lesy preferuje druh *N. interruptus* a částečně také obývá suché jehličnaté lesy (Otronen 1988, Růžička 1994). Druh *N. vespilloides*, který se v Evropě vyskytuje spíše

v lesních biotopech (Müller & Eggert 1987, Otronen 1988) se v Kanadě reprodukuje zásadně na rašeliništích (Anderson 1982, Anderson & Peck 1985). Historicky se soudilo, že tato změna nebo spíše adaptace na jiný habitat je patrně způsobena druhem *Nicrophorus defodiens* (Mannerheim, 1846), který v nearktické oblasti obývá zpravidla listnaté nebo jehličnaté lesy ve stejných geografických oblastech a má i podobnou dobu sezonní aktivity (Anderson 1982) Recentně byly ale tyto populace potvrzeny jako samostatný druh (Sikes et al. 2016).

9. Využití mrchožroutovitých brouků ve forenzní entomologii

Většina forenzních studií se soustředí na dvoukřídle (Diptera), zatímco brouci (Coleoptera) bývají opomíjeni (Midgley & Villet 2009, Midgley et al. 2010). Když je nalezená mrtvola kolonizována hmyzem, mohou nastat dvě situace (Amendt et al. 2007, Lefebvre et al. 2009). První a také častější situací ve forenzním vyšetřování je, že je mrtvola obsazena takzvaným pionýrským hmyzem, zpravidla dvoukřídlymi (Diptera) a minimální post mortem interval (PMI) (tedy doba od smrti nalezeného těla) je poté odhadnut podle věku nejstaršího vzorku ihned v místě nálezu mrtvoly (Amendt et al. 2007, Lefebvre et al. 2009). Druhou možností je nalezení mrtvoly až ve fázi kolonizace pozdějšími nekrofágními druhy, zpravidla po odchodu pionýrských druhů. Odhad PMI je poté možné pouze analýzou chronologické sukcese (Amendt et al. 2007, Lefebvre et al. 2009). Částou námitkou proti využívání brouků (Coleoptera) ve forenzních výzkumech je fakt, že dvoukřídla jakožto pionýrský druh lokalizují mrtvoly dříve. Tím pádem jsou odhady post mortem intervalu podle Diptera přesnější, zvláště pak u čeledí Calliphoridae a Sarcophagidae (Smith 1986, Midgley et al. 2010). Nicméně poslední studie ukazují, že někteří brouci čeledi Silphidae, například *Thanatophilus micans* (Fabricius, 1794), umí najít mrtvolu do 24 hodin a jejich larvy byly nalezeny na mrtvolách již brzo po úmrtí, během prvních fází dekompozice (Midgley & Villet 2009, Midgley et al. 2010). To naznačuje, že někteří mrchožroutoví brouci mají při nejmenším stejně zajímavé forenzní charakteristiky jako zástupci dvoukřídlech a mohou být také považováni za pionýrské druhy. Tím pádem některé druhy brouků (Coleoptera) mohou být využity jako spolehlivé forenzní indikátory (Midgley & Villet 2009, Midgley et al. 2010). Bohužel nejsou žádné dostupné informace o brzkých post mortem kolonizacích mrtvol evropskými druhy

nekrofágních brouků. Některé novější práce (Matuszewski et al. 2008, 2010) spojují s brzkou aktivitou na mršinách zejména s druhy podčeledi Silphinae. Nejdůležitějším využitím hmyzu ve forenzních vyšetřováních je odhadnutí minimální PMI (Greenberg 1991, Amendt et al. 2004, 2007). Tyto minimální odhady PMI jsou zakládány na době vývinu nedospělých stádií dvoukřídlých (Diptera) (Amendt et al. 2007). Narozdíl od dvoukřídlých existuje pouze málo studií ohledně vývoje jedinců Coleoptera ve smyslu forenzních věd (Midgley & Villet 2009, Midgley et al. 2010). Například Midgley & Villet (2009) se zabývali vývojem druhu *T. micans* v 10 různých konstatních teplotách. Vytvořili rozsáhlý statistický model o životním cyklu tohoto běžné afrotropického druhu. Bohužel v současné době neexistuje žádný podobný statistický model pro evropské silphidy, přestože forezní výzkum evropských by mohl být užitečným nástrojem pro lékařsko-právní entomology (Midgley et al. 2010). Navíc mrchožroutovití brouci mají obecně delší životní cyklus než dvoukřídlí (Diptera) (Midgley & Villet 2009, Midgley et al. 2010). Mohou kolonizovat mrtvolu v pozdních stádiích rozkladu, kdy už ostatní nekrofágní živočichové mrtvolu opustili (Kocarek 2003, Matuszewski et al. 2008, Midgley et al. 2010). PMI odhady mohou být postaveny na základě analýzy společenstva členovců přítomných na mršině, a to včetně zástupců Coleoptera, i v pozdějších stádiích rozkladu (Smith 1986). Pro zvýšení přesnosti a důvěryhodnosti PMI odhadů je nutné pokračovat ve sběru dat týkajících se sezonních aktivit a sukcese hmyzu a brouků i v jiných geografických oblastech (Catts et al. 1992, Amendt et al. 2004, Sharanowski et al. 2008, Lefebvre et al. 2009). Všichni mrchožroutovití brouci nemají stejnou váhu pro forenzní vědy. Jak již bylo řečeno, podčeleď Silphinae se zdá být důležitější bioindikátorem pro forenzní vědy (Matuszewski et al. 2010). Nicméně rod *Nicrophorus* může být také často nalezen na lidských mrtvolách, a to i uvnitř obydlí (Chauvet et al. 2008). Midgley et al. (2010) na základě 700 konkrétních forenzních případů, které byly během patnácti let forezně vyšetřovány ve Francii, navrhují soustředit se na biologii rodů *Silpha* a *Thanatophilus*. Matuszewski et al. (2010) zase vyzdvihuje užitečnost druhu *Necrodes littoralis* (larev i dospělců), druhů rodu *Thanatophilus* (larev i dospělců a larev druhu *Oiceoptoma thoracicum*). V některých případech mohou nekrofágní brouci dokonce upozornit na přítomnost omamných látek nebo jedů v mrtvole (entomotoxikologie) pomocí bioakumulace dané látky ve svém těle (Bourel et al. 2001, Introna et al. 2001, Carvalho 2010). Dospělci, larvy nebo ostatky brouků mohou být použity pro toxikologický

rozběr v případě absence konvenčních prostředků (krev, moč, vnitřní orgány) (Miller et al. 1994, Bourel et al. 2001, Introna et al. 2001, Carvalho 2010).

10. Diskuse

Práce slouží spíše jako review k dané tématice, na které by bylo vhodné navazovat diplomovou prací. Navazující práce by mohla obsahovat rozsáhlý experiment s odchycem nekrofágních brouků do pastí a jejich následné statistické zpracování. Za pozornost by rozhodně stála podčeleď Silphinae, jelikož o ní neexistuje zdaleka tolik vědeckých studií jako o druhé podčeledi Nicrophorinae. Jelikož mě zaujalo zejména využití nekrofágních brouků ve forenzní entomologie, diplomová práce by se zřejmě ubírala tímto směrem. Další možností je prostudovat důkladně vliv různých druhů návnad na přitažlivost brouků k pastem či studie vlivu typů půdy na druhovou skladbu brouků. Toto téma zkrátka skýtá mnoho neprostudovaných oblastí, které by bylo vhodné v budoucnu detailněji prozkoumat.

11. Literatura

Amendt J., Krettek R. & Zehner R. 2004: Forensic entomology. *Naturwissenschaften*, 91: 51-65.

Amendt J., Campobasso C. P., Gaudry E., Reiter C., LeBlanc H. N., Hall M. J. 2007: Best practice in forensic entomology. Standards and guidelines. *International Journal of Legal Medicine*, 121: 90-104.

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

Anderson R. S. & Peck S. B. 1985: The Insects and Arachnids of Canada, Part 13: The Carrion Beetles of Canada and Alaska (Coleoptera: Silphidae & Agyrtidae). Ottawa: Can. Gov. Print. Centre, 121 pp.

Bedick J. C. 1997: Distribution and ecology of the American burying beetle (*Nicrophorus americanus* Olivier) in south-central Nebraska. Master's Thesis, Univ. Nebraska, 94 pp.

Bedick J. C., Ratcliffe B. C., Hoback W. W. & Higley L. G. 1999: Distribution, ecology, and population dynamics of the American burying beetle [*Nicrophorus americanus* Olivier (Coleoptera, Silphidae)] in south-central Nebraska, USA. *Journal of Insect Conservation*, 3: 171-181.

Bedick J. C., Ratcliffe B. C. & Higley L. G. 2004: A new sampling protocol for the endangered American burying beetle, *Nicrophorus americanus* Olivier (Coleoptera: Silphidae). *The Coleopterists Bulletin*, 58: 57-70.

Bourel B., Tournel G., Hedouin V., Deveaux M., Goff M. L., Gosset D. 2001: Morphine extraction in necrophagous insects remains for determining ante-mortem opiate intoxication. *Forensic Sciences International*, 120: 127-131.

Carvalho L. M. P. 2010: Toxicology and forensic entomology. In: Amendt J., Campobasso C.P., Goff M.L. & Grassberger M. (eds): *Current concepts in forensic entomology*. Dordrecht, The Netherlands; Heidelberg, Deutschland; London; New York, USA: Springer: 163-178.

Catts E. P. & Goff M. L. 1992: Forensic entomology in criminal investigations. *Annual Review of Entomology*, 37: 253-272.

Dekeirsschieter, J., Verheggen F., Lognay G., Haubruge E. 2011: Large carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) in Western Europe: a review. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment* 15: 435-447.

Eggert A. K. & Müller J. K. 1989: Mating success of pheromone-emitting *Nicrophorus* males: do attracted females discriminate against resource owners? *Behaviour*, 110: 248-257.

Ernst K.-D. 1969: Die Feinstruktur von Reichsensillen auf der Antenne des Aaskäfers *Nicrophorus* (Coleoptera). *Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie*, 94: 72-102.

Ernst K.-D. 1972: Sensillum coelosphaericum, die Feinstruktur eines neuen olfaktorischen Sensillentyps. *Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie*, 132: 95-106

Fetherston I. A., Scott M.P. & Traniello J. F. A. 1990: Parental care in burying beetles: the organization of male and female brood-care behavior. *Ethology*, 85: 177-190.

Greenberg B. 1991: Flies as forensic indicators. *Journal of Medical Entomology*, 28: 565-577.

Haberer W., Schmitt T., Peschke K. Schreier, P. & Mueller J. K. 2008: Ethyl 4-methyl heptanoate: a male-produced pheromone of *Nicrophorus vespilloides*. *Journal of Chemical Ecology*, 34: 94-98.

Haberer W., Schmitt T., Schreier P., Eggert A.-K. & Müller J. K. 2017: Volatiles Emitted by Calling Males of Burying Beetles and *Ptomascopus morio* (Coleoptera: Silphidae: Nicrophorinae) Are Biogenetically Related. *Journal of Chemical Ecology*, 43: 971-977.

Chauvet B., Dourel L. Vincent B., Pasquerault T., Gaudry E., 2008: Répartition des *Nicrophorus F.*, 1775 récoltés sur des cadavres humains (Coleoptera, Silphidae). *L'Entomologiste*, 64(1): 15-19.

Introna F., Campobasso C.P. & Goff M.L. 2001: Entomotoxicology. *Forensic Science International*, 120: 42-47.

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

Kočárek P. 1998: Daily periodicities in arthropods visiting carrion. In: Brunhofer V. & Soldán T. (eds): Book Abstracts, VIth European Congress of Entomology, České Budějovice, August 23-29, 1998, p. 387.

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

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

- Lefebvre F. & Gaudry E. 2009: Forensic entomology: a new hypothesis for the chronological succession pattern of necrophagous insect on human corpses. *Annales de la Société entomologique de France*, 45: 377-392.
- Lomolino M. V. & Creighton J.C. 1996: Habitat selection, breeding success and conservation of the endangered American burying beetle (*Nicrophorus americanus*). *Biological Conservation* 77: 235-241.
- Matuszewski S., Bejerlein D., Konwerski S. & Szpila K. 2008: An initial study of insect succession and carrion decomposition in various forest habitats of Central Europe. *Forensic Science International*, 180: 61-69.
- Matuszewski S., Bejerlein D., Konwerski S. & Szpila K. 2010: Insect succession and carrion decomposition in selected forests of Central Europe. Part 2: Composition and residency patterns of carrion fauna. *Forensic Science International*, 195: 42-51.
- Midgley J. M. & Villet M. H. 2009: Development of *Thanatophilus micans* (Fabricius 1794) (Coleoptera Silphidae) at constant temperatures. *International Journal of Legal Medicine*, 123: 285-292.
- Midgley J. M., Richards C. S. & Villet M. H. 2010: The utility of Coleoptera in forensic investigations. In: Amendt J., Goff M. L., Campobasso C.P. & Grassberger M. (eds): *Current concepts in forensic entomology*. Dordrecht: Springer, pp. 57-68.
- Milne L. J. & Milne M. 1976: The social behavior of burying beetles. *Scientific American*, 235: 84-89.
- Miller M. L., Lord W., Goff M., Donnelly B., McDonough E. & Alexis J. 1994: Isolation of amitriptyline and nortriptyline from fly puparia (Phoridae) and beetle exuviae (Dermestidae) associated with mummified human remains. *Journal of Forensic Sciences*, 39: 1305-1313.
- Müller J. K. & Eggert A. K. 1987: Effects of carrion-independent pheromone emission by male burying beetles (Silphidae: *Nicrophorus*). *Ethology*, 76: 297-304.
- Mullins P. L., Riley E. G. & Oswald J. D. 2013: Identification, distribution, and adult phenology of the carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) of Texas. *Zootaxa*, 3666: 221-251.

- Newton A. F., Jr. 1992: Current Classification and Family-Group Names in Staphyliniformia. *Fieldiana, Zoology (New Series)*, 67: 1-92.
- Novák B. 1961: Sezónní výskyt hrobaříků v polních entomocenózách (Col. Silphidae). (Saisonmässiges Vorkommen von Totengräbern in Feldbiozönosen (Col. Silphidae)). *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium*, 6: 45-114.
- Novák B. 1962: Příspěvek k faunistice a ekologii hrobaříků (Col. Silphidae). *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium*, 11: 263-300.
- Novák B. 1966: Dynamika populací brouků ze skupiny Silphini (Coleoptera) (Populationsdynamik der Silphini (Coleoptera)). *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium*, 22: 129-151.
- Otronen M. 1988: The effects of body size on the outcome of fights in burying beetles (*Nicrophorus*). *Annales Zoologici Fennici*, 25:191-201.
- Payne J. A. & King E. W. 1968: Coleoptera associated with pig carrion. *The Entomologist's Monthly Magazine*, 105: 224-232.
- 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.
- Peck S. B. 1990: Insecta: Coleoptera Silphidae and the associated families Agyrtidae and Leiodidae, pp. 1113-1136. In: Dindal D. L. (ed.): *Soil Biology Guide*. New York: John Wiley & Sons, xviii + 1349 pp.
- Peck S. B. 2001: 21. Silphidae Latreille, 1807, pp. 268-271. In: Arnett R. H. & Thomas M. C. (eds): *American beetles, Volume 1: Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga: Staphyliniformia*. Boca Raton, London, New York & Washington: CRC Press, xv + 443 pp.
- Petruška F. 1968: Hrobaříci jako součást entomofauny polí Uničovské roviny (Col. Silphidae). (The carrion-beetles as a component part of the insects fauna of the fields in the Uničov plain). *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium*, 28: 159-187.

- Petruška F. 1975: Vliv převládajících směrů větrů na nálet některých druhů brouků z čeledi Silphidae do zemních pastí. (The effect of predominating winds on the flight of some species of beetles from the group of Silphidae into pitfall traps (Col. Silphidae)). Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium, 51: 155-175.
- Pukowski E. 1933: Ökologische Untersuchungen an Necrophorus F. Zeitschrift für Ökologie und Morphologie der Tiere, 27: 518-586.
- Ratcliffe B. & Leudtke R. 1969: A comparison of silphids taken from covered and uncovered carrion (Coleoptera: Silphidae). Coleopterists Bulletin, 23: 103-105.
- Ratcliffe B. C. 1996: The carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska. Bulletin of the University of Nebraska State Museum, 13: 1-100.
- Reed H. B. 1958: A study of dog carcass communities in Tennessee, with special reference to the insects. The American Midland Naturalist 59: 213-245.
- Růžička J. 1992: The immature stages of central European species of Nicrophorus (Coleoptera, Silphidae). Acta Entomologica Bohemoslovaca, 89: 113-135.
- 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. 2015: Silphidae, pp. 5, 291-304. In: Löbl I. & Löbl D. (eds): Catalogue of Palaearctic Coleoptera Volume 2. Hydrophiloidea – Staphylinoidea, Revised and Updated Edition. Leiden & Boston: Brill, xxvi + 1702 pp.
- Scott M. P. 1998: The ecology and behaviour of burying beetles. Annual Review of Entomology, 43: 595-618.
- Sharanowski B. J., Walker E. G. & Anderson G. S. 2008: Insect succession and decomposition patterns on shaded and sunlit carrion in Saskatchewan in three different seasons. Forensic Science International, 179: 219-240.
- Shubeck P. P. 1971: Diel Periodicities of Certain Carrion Beetles (Coleoptera: Silphidae). The Coleopterists Bulletin, 25: 41-46.

Shubeck P. P. 1975: Do carrion beetles use sight, as an aid to olfaction, in locating carrion? *The William L. Hutcheson Memorial Forest Bulletin*, 3: 36-39.

Schoenly K. 1983: Microclimate Observations and Diel Activities of Certain Carrion Arthropods in the Chihuahuan Desert. *Journal of the New York Entomological Society*, 91: 342-347.

Schumacher R. 1973: Beitrag zur Kenntnis der Stridulationsapparate einheimischer Necrophorus-Arten (*Necrophorus humator* Ol., *Necrophorus investigator* Zetterst., *Necrophorus vespilloides* Herbst) (Insecta, Coleoptera). *Zeitschrift für Morphologie der Tiere*, 75: 65-75.

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

Sikes D. S. 2005: Silphidae Latreille, 1807, pp. 288-296. In: Beutel R. G. & Leschen R. A. B. (eds): *Handbook of Zoology, Volume IV: Arthropoda: Insecta, Part 38: Coleoptera, Beetles. Volume 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim)*. Berlin & New York: Walter de Gruyter, 632 pp.

Sikes D. S., Madge R. B. & Trumbo S. T. 2006. Revision of *Nicrophorus* in part: new species and inferred phylogeny of the nepalensis-group based on evidence from morphology and mitochondrial DNA (Coleoptera: Silphidae: Nicrophorinae). *Invertebrate Systematics*, 20: 305-365.

Sikes D. S. 2008: Carrion beetles (Coleoptera: Silphidae), pp. 749-758. In: Capinera J. L. (eds): *Encyclopedia of Entomology*. Berlin: Springer, 4346 pp.

Sikes D. S., Trumbo S. T. & Peck S. B. 2016: Cryptic diversity in the New World burying beetle fauna: *Nicrophorus hebes* Kirby; new status as a resurrected name (Coleoptera: Silphidae: Nicrophorinae). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 74: 299-309.

Smith K. G. V., 1986: *A manual of forensic entomology*. London: The Trustees of the British Museum, Natural History, 68 pp.

Springett B. P. 1968: Aspects of the relationship between burying beetles, *Necrophorus* spp., and the mite, *Poecilochirus necrophori* Vitz. *Journal of Animal Ecology*, 37: 417-424.

Špicarová N. 1974: Diurnal activity of young individuals of the species *Necrophorus germanicus* (Col. Silphidae). *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium*, 47: 179-188.

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

Šustek Z. 1981: Mrchožroutovití Československa (Coleoptera, Silphidae). [Key to identification of insects: Carrion beetles of Czechoslovakia (Coleoptera, Silphidae)]. *Zprávy Československé Společnosti Entomologické při ČSAV, Klíče k určování hmyzu*, 2: 1-47.

Ulyshen M. D. & Hanula J. L. 2004: Diversity and seasonal activity of carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) in northeastern Georgia. *Journal of Entomological Science*, 39: 460–463.