

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

2023

Cristina Ferrara

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ
KATEDRA EKOLOGIE

POTRAVNÍ EKOLOGIE NEKROFÁGNÍCH
BROUKŮ (COLEOPTERA: SILPHIDAE)

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

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

Bakalant: Cristina Ferrara

2023

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Cristina Ferrara

Aplikovaná ekologie

Název práce

Potravní ekologie nekrofágních brouků (Coleoptera: Silphidae)

Název anglicky

Food ecology of necrophagous beetles (Coleoptera: Silphidae)

Cíle práce

Úkolem studenta je zpracovat literární rešerši shrnující faktory které mohou ovlivňovat a případně i manipulovat potravní chování u vybraných druhů. Zároveň bude diskutovat způsoby kategorizace druhů dle jejich potravní ekologie a navrhne vlastní metodiku, kterou bude možné aplikovat v laboratorních podmínkách.

Metodika

Poznání potravní ekologie nekrobiontního hmyzu nám umožňuje lépe pochopit vazby mezi jednotlivými druhy zapojenými do těchto specializovaných potravních sítí a zároveň i pochopit jejich funkci v rámci těchto ekosystému. Úkolem studenta je zpracovat literární rešerši shrnující faktory které mohou ovlivňovat a případně i manipulovat potravní chování u vybraných druhů. Zároveň bude diskutovat způsoby kategorizace druhů dle jejich potravní ekologie a navrhne vlastní metodiku, kterou bude možné aplikovat v laboratorních podmínkách.

Doporučený rozsah práce

30

Klíčová slova

potravní ekologie, entomologie, behaviorální ekologie

Doporučené zdroje informací

- Ikeda, H., Kagaya, T., Kubota, K. & Abe, T. (2008) Evolutionary relationships among food habit, loss of flight, and reproductive traits: Life-history evolution in the Silphinae (Coleoptera: Silphidae). *Evolution*, 62, 2065–2079.
- Ikeda, H., Kagaya, T., Kubota, K. & Abe, T. (2008) Evolutionary relationships among food habit, loss of flight, and reproductive traits: Life-history evolution in the Silphinae (Coleoptera: Silphidae). *Evolution*, 62, 2065–2079.
- Pimm, S.L. & Lawton, J.H. (1978) On feeding on more than one trophic level. *Nature*, 275, 542–544.
- Polis, G.A. & Holt, R.D. (1992) Intraguild predation: The dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 7, 151–154.
- Qubaiová, J., Jakubec, P., Montoya-Molina, S., Novák, M. & Šuláková, H. (2021) Influence of Diet on Development and Survival of *Thanatophilus rugosus* (Coleoptera: Silphidae). *Journal of Medical Entomology*, 58, 2124–2129.
- Pimm, S.L. & Lawton, J.H. (1978) On feeding on more than one trophic level. *Nature*, 275, 542–544.
- Polis, G.A. & Holt, R.D. (1992) Intraguild predation: The dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 7, 151–154.

Předběžný termín obhajoby

2022/23 LS – FŽP

Vedoucí práce

Ing. Pavel Jakubec, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 22. 2. 2023

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 23. 2. 2023

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 29. 03. 2023

Prohlášení

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

Prohlašuji, že tištěná verze se shoduje s verzí odevzdanou přes

Univerzitní informační systém.

V Praze dne 29.3.2023

.....

Cristina Ferrara

Poděkování

Chtěla bych poděkovat vedoucímu práce doktoru Pavlu Jakubcovi za trpělivost, ochotu a doporučení zdrojů, které mi pomohly ke zpracování této práce. Také mojí rodině, přátelům a kolegům za podporu a umožnění studia.

V Praze dne 29.3.2023

.....

Cristina Ferrara

Abstrakt

Tato práce je zaměřena na potravní preference mrchožravých brouků z čeledi (Coleoptera: *Silphidae*), kteří pomáhají při rozkladu organické hmoty z uhynulých zvířat. Živiny z těchto mršin se potom mohou rychleji a efektivněji vstřebávat zpět do ekosystémů. Zároveň, díky odklizení mršin z půdního povrchu snižují šíření choroboplodných zárodků a patogenů do okolního prostředí. Z tohoto důvodu brouci z čeledi *Silphidae* hrají významnou roli ve fungování suchozemských ekosystémů. Navzdory tomuto faktu, jsou ekologie, fenologie a potravní preference této čeledi, poměrně málo prostudované. Potravní zvyklosti těchto zvířat jsou však klíčové pro pochopení ekologických sítí a evoluční ekologie. Mimo jiné nám tyto druhy mohou poskytnout cenná data, která se dají využít ve forenzní entomologii, kde tito brouci mohou sloužit jako důležité bioindikátory posmrtného intervalu (PMI). Potravní preference těchto druhů jsou však stále nejasné a známé jen z neoficiálních pozorování v terénu. Druhy jsou pak rozděleny do jednoduchých kategorií tj. nekrofágové, býložravé druhy a dravé druhy. Tyto kategorie často neodpovídají jejich kompletním potravním zvyklostem.

V této práci jsem se snažila shrnout důvody, které ovlivňují potravní preference mrchožravých brouků a zároveň přiblížit jejich chování, roli v potravním řetězci a ekologické nároky, které ovlivňují jejich potravní preference. K objasnění a lepšímu pochopení jejich potravních preferencí jsem navrhla jednoduchý experiment, který lze provést v laboratorních podmínkách. Zároveň umožňuje kvantifikovat potravní preference nekrofágních druhů a může pomoci pochopit jejich rozhodovací proces při vybírání preferované potravy.

Klíčová slova: mršina, nekrofágové, potravní preference, chování hmyzu, ekologická klasifikace

Abstract

This work is focused on the food preferences of scavenging beetles from the family (Coleoptera: *Silphidae*), which help in the decomposition of organic matter from dead animals. Nutrients from these carcasses can then be absorbed back into ecosystems more quickly and efficiently. At the same time, thanks to the removal of carcasses from the soil surface, they reduce the spread of disease-causing germs and pathogens into the surrounding environment. For this reason, beetles from the *Silphidae* family play an important role in the functioning of terrestrial ecosystems. Despite this fact, the ecology, phenology and food preferences of this family are relatively poorly studied. However, the feeding habits of these animals are key to understanding ecological networks and evolutionary ecology. Among other things, these species can provide us with valuable data that can be used in forensic entomology, where these beetles can serve as important postmortem interval (PMI) bioindicators. However, the food preferences of these species are still unclear and known only from anecdotal observations in the field. Species are then divided into simple categories, i.e. necrophagous, herbivorous species and predatory species. These categories often do not correspond to their complete food habits.

In this work, I tried to summarize the reasons that influence the food preferences of scavenging beetles and at the same time describe their behavior, role in the food chain and ecological demands that influence their food preferences. To clarify and better understand their food preferences, I designed a simple experiment that can be carried out in laboratory conditions. At the same time, it makes it possible to quantify the food preferences of necrophagous species and can help to understand their decision-making process when choosing their preferred food.

Key words: carrion, necrophagous, food preferences, insect behavior, ecological classification

Obsah

1. Úvod	1
1.1 Cíl práce	2
2. Chování hmyzu	3
2.1 Popis chování hmyzu	3
2.2 Význam porozumění hmyzímu chování	6
2.3 Význam studia chování nekrofágních brouků	7
2.4 Metodika studie chování hmyzu	8
3. Ekologie a biologie Silphidae	11
3.1 Hlavní rozdíly podčeledí Silphinae a Nicrophorinae	11
3.2 Silphidae morfologie	12
3.2.1 Smysly hmyzu	13
3.2.2 Funkce a význam feromonů, alomonů a kairomonů	16
3.3 Hledání partnera a rozmnožování	18
3.3.1 Nicrophorinae	18
3.3.2 Silphinae	20
4. Potravní ekologie nekrofágních brouků	22
4.1 Role v potravinové síti	22
4.2 Kategorizace druhů dle jejich potravní ekologie	22
4.3 Nutriční nároky mrchožroutů	23
4.4 Může mít hmyz potravní preference?	25
4.4.1 Potravní preference čeledi Silphidae	26
5. Mršina a nekrofágní brouci	29
5.1 Fáze rozkladu	29
5.2 Jak brouci hledají a rozhodují se při výběru mršiny	29
5.2.1 Lokalita mršiny	30
6. Návrh metodiky na zjištění potravních preferencí u druhu <i>Oiceoptoma thoracicum</i> (Coleoptera: Silphidae)	32
6.1 Cíl výzkumu	32

6.2 Popis druhu a vybrané potraviny	32
6.2.1 Popis druhu	32
6.2.2 Potrava	33
6.3 Materiály a ostatní zdroje	34
6.3.1 Biologický materiál	34
6.3.2 Laboratorní materiál	34
6.4 Metodologie	35
6.4.1 Příprava párového testu	35
6.4.2 Provedení párového testu	35
6.4.3 Postup vyhodnocení	36
6.4.4 Limitace výzkumu	37
6.4.5 Doporučení na odvozené nebo rozšířené experimenty	37
7. Diskuse	38
8. Závěr	40
Seznam literatury	41
Seznam příloh	48

1. Úvod

Lidé se o chování zvířat zajímají již po mnoho tisíc let a to primárně z praktických důvodů. Nejdříve to bylo kvůli potřebě lovit, která byla pro lidi nejdůležitější a později to byly další potřeby, jako například vyhnout se kousavému hmyzu až po potřeby, jako byl chov zvířat, které člověk využíval jako potravu (Matthews, 2009). Už dávní řečtí a římské učenci jako Aristoteles a Plinius často psali o přírodě, včetně zvířat a hmyzu. Avšak až přesnější vědecké studium chování zvířat v druhé části devatenáctého století začalo ukazovat plnohodnotnější souvislosti. To hlavně díky konvergenci tří nejdůležitějších vývojových směrů - teorie evoluce s přirozeným výběrem, vývoj systematické srovnávací metody a studium genetiky a dědičnosti (Matthews, 2009). Později ve 40. a 50. letech 20. století (a poté) přišel velký rozvoj biochemie a jejích metod. Díky tomu přišel i rozvoj biochemie hmyzu (Scharrer, Snodgrass, Williems). Ale až v 80. a 90. letech 20. století přišel mohutný rozvoj molekulární biologie, biochemie a chemie organických látek, které jsou tolik důležité k pochopení fungování řady biologických procesů v hmyzím těle, a to včetně metamorfózy.

Řád Brouci (Coleoptera) jsou jednou z nejvíce rozmanitých skupin hmyzu. Zároveň jsou skupinou, která je jednou z nejuspěšnějších a nejpočetnějších na Zemi (Cardé, 2003). Tento hmyz může lidem poskytnout mnoho zajímavých informací o přírodě a ekosystémech. Pochopení jejich chování přispívá ke zlepšení technologií, vědy a pochopení ekologických principů. Nekrofágní brouci (Coleoptera: *Silphidae*) likvidují mrtvá těla z přírody a tím pomáhají eliminovat případné zdroje nákaz. Zároveň vracejí základní stavební prvky z těl uhynulých zvířat zpět do koloběhu živin a proto jsou nenahraditelnou součástí potravních řetězců.

Potrava nekrofágů se zvláště neliší od potravy ostatních zvířat. Stejně jako my, potřebují tři základní makroživiny - tuky, sacharidy a bílkoviny, akorát je konzumují v jiné podobě. Přesné údaje o potravních zvyklostech nekrofágních druhů brouků nejsou stále dobře pochopeny, ač jsou potravní zvyklosti těchto zvířat klíčové pro pochopení ekologických sítí a evoluční ekologie. Mimo jiné nám tyto druhy mohou poskytnout cenná data, která se dají využít ve forenzní entomologii, kde tyto brouci mohou sloužit jako důležité bioindikátory posmrtného intervalu (PMI). Potravní preference těchto druhů jsou však stále nejasné a známé jen z neoficiálních pozorování v terénu. Druhy jsou pak rozděleny do jednoduchých kategorií, tj. nekrofágové, omnivorní druhy a dravé druhy, tyto kategorie často neodpovídají jejich kompletním potravním zvyklostem (Jakubec et al., 2021).

1.1 Cíl práce

Cílem této práce je:

- Zdůvodnit důležitost pochopení chování a potravních preferencí brouků z čeledi *Silphidae*.
- Popsat čeleď *Silphidae* a potravní preference této čeledi.
- Zpracovat literární rešerši shrnující faktory, které mohou ovlivňovat a případně i manipulovat potravní chování u nekrofágních druhů z čeledi *Silphidae*.
- Zároveň diskutovat způsoby kategorizace druhů dle jejich potravní ekologie a navrhnout vlastní metodiku, kterou bude možné aplikovat v laboratorních podmínkách.

2. Chování hmyzu

Chování hmyzu je výsledkem kombinace vrozených reakcí a naučeného chování, které jsou formovány přirozeným výběrem a evoluční historií každého druhu. Hmyz interaguje mezi sebou, jinými druhy a okolním prostředím prostřednictvím různých činností, včetně krmení, páření, komunikace, agrese a sociální organizace. Proto behavioristé rozlišili tyto činnosti do dvou kategorií: za první, chování jednotlivého hmyzu, jako je pohyb, orientace, rozptyl a krmení; a za druhé, komunikační chování hmyzu, jako je obrana, rozmnožování a sociální chování (Dukas, 2008).

Přestože hmyzí obyvatelé byli předmětem zájmu již v době Aristotela a Plinia, teprve ve druhé polovině devatenáctého století se stalo chování hmyzu předmětem vědeckého bádání. Primárními úspěchy v této oblasti bylo publikování evoluční teorie, vytvoření systematických srovnávacích metod a studie v oblasti genetiky a dědičnosti. V další fázi, ve třicátých letech 20. století, „moderní evoluční syntéza“ spojila Darwinův přírodní výběr a Mendelovu dědičnost, aby ilustrovala, jak se přírodní výběr a geny propojují (Matthews, 2009).

V následujících letech se vyvinuly četné studie o chování zvířat. Jedna metoda zkoumala, jak je chování regulováno. To vedlo k rozvoji srovnávací zvířecí psychologie a fyziologie. Druhá strategie, neboli etologie, zdůraznila význam evoluce a funkčních behaviorálních rysů, zejména v přirozeném prostředí. Později byla vyvinuta disciplína behaviorální ekologie, která se zaměřila na biologické interakce mezi organismem a jeho prostředím, zejména z ekologického a evolučního pohledu. Hlavní technologický vývoj v genetice podpořil vznik behaviorální genetiky a behaviorální genomiky jako nových studijních oblastí (Matthews, 2009).

To znamená, že čtyři hlavní disciplíny byly integrované do studia chování, fyziologie (zejména neurofyziologie), ekologie, etologie a psychologie.

2.1 Popis chování hmyzu

Chování hmyzu se dělí do dvou základních kategorií. První kategorie je vrozené chování, které odkazuje na geneticky determinované chování hmyzu, které vykazuje bez jakékoli předchozí zkušenosti nebo učení. Takové chování je tvořeno přirozeným výběrem

a je nezbytné pro přežití a reprodukci druhu. Příklady přirozeného chování hmyzu zahrnují schopnost detekovat a reagovat na podněty prostředí, jako jsou změny světla a teploty (Matthews, 2009).

Druhá kategorie je chování naučené, to se dá definovat jako veškeré behaviorální změny, které jsou důsledkem životní zkušenosti. Hmyz se může učit na základě předchozích zkušeností, například pokud je zvyklý na jeden druh potravy, bude ho na základě zkušenosti konzumovat i v budoucnosti. Výzkumy ukazují, že hmyz se na schopnost učení spoléhá více, než se předpokládalo. Hmyz aktivně mění své chování a přizpůsobuje ho svému okolí na základě předchozích zkušeností - a to téměř ve všech oblastech života. Dokonce bylo zjištěno, že schopnost učení u hmyzu je podmíněná geneticky, někteří jedinci jsou tedy v učení lepší než ostatní, ač se může jednat o stejný druh. Schopnost učení je také úzce spojená s kondicí daného jedince - tj. čím lepší fyzický stav, tím daný jedinec bude mít lepší předpoklady k učení (Dukas, 2008). Naučené chování může být pro hmyz někdy lepší než vrozené chování, a to v případě, kdy musí reagovat na rychlé nebo náhlé změny v prostředí.

Učení hmyzu může mít různé formy, jako je habituace, klasické podmiňování a operantní podmiňování. Habituace neboli přivyknání znamená oslabení behaviorální reakce. Zvíře je tak často vystavené podnětu, že si na něj po nějaké době zvykne a jeho původní reakce na podnět už nejsou patrné. Klasické podmiňování se dá jednoduše popsat jako učení pomocí asociací. Něco se stane a zvíře se nějak zachová, do budoucna si chování zapamatuje a reakce na podnět příště bude stejná. Operantní podmiňování na druhé straně se dá jednoduše popsat jako učení důsledky. Zvíře něco udělá a stanou se nějaké následky. Zvíře chování opakuje pokud jsou následky pozitivní. Jsou-li negativní, většinou se danému chování v budoucnu vyhne. Hmyz si také může vytvářet dlouhodobé vzpomínky, které mohou ovlivnit jeho chování po delší dobu (Kimble, 2023).

Hmyz má celou řadu chování, kterým se projevuje. Většina tohoto chování je kombinací vrozeného a naučeného chování. Nelze říct, že jedna část hmyzího chování je čistě naučená, nebo naopak vrozená a podmíněná geny. Mezi základní chování hmyzu samozřejmě patří chování při hledání potravy. Chování hmyzu při hledání potravy je ovlivněno řadou faktorů, včetně kvality a dostupnosti zdrojů potravy, přítomností predátorů nebo konkurentů a fyziologickým stavem hmyzu (Matthews, 2009). Hmyz dokáže preferovat určité typy potravy na základě předchozí zkušenosti. Při pokusech s včelami se přišlo na to, že včely i čmeláci jsou schopni si zapamatovat barvu květů, ve kterých našli nejvíce potravy (Mitchell, 1981). Tyto experimenty se často provádějí s blanokřídlým hmyzem a právě se včelami

především, jelikož jsou to potravní specialisté a konzumují pouze nektar a pyl z květů rostlin. Je tedy jednodušší porovnávat u nich potravinové preference, protože nektar má jen tři hlavní složky, kterými jsou sacharóza a glukóza nebo fruktóza. Výzkumy se tedy zaměřují na pokusy s poměry těchto látek nebo na množství, kterému dá včela přednost. U zvířat řadících se mezi polyfágy jsou takové výzkumy mnohem náročnější, protože do výzkumu vstupuje mnoho proměnných a mnoho látek, jejichž preference se u každého druhu liší.

Reprodukční chování ovlivňuje řada faktorů, jako je dostupnost partnera, jeho kvalita a fyziologický stav. Hmyz může vykazovat různé strategie partnerství, včetně monogamie, polygamie a promiskuity. Námluvy se u hmyzu vyskytují jen sporadicky (Matthews, 2009). Mezi hmyz, který má velmi propracované projevy, jež předchází páření, můžeme jmenovat samce ovocných mušek *Drosophila*, kteří provádí mnoho rituálů aby samici zaujali. Je však pravděpodobné, že hmyz má velmi propracované způsoby, kterými si vybírá partnera. Lidé spíše zatím nedokáží pochopit všechny aspekty, které se do procesu zapojují. Experimenty s motýly prokázaly, že reprodukční chování některých druhů motýlů silně závisí na vizuálních vodítkách. Je potřeba si uvědomit, že hmyz vnímá své okolí zcela odlišně a jejich zrak je jiný než zrak obratlovců. Většina hmyzu má zrak, který je citlivý na ultrafialové světlo, které člověk a ostatní obratlovci běžně nevnímají. Motýli mohou pro lidi vypadat všichni stejně - se stejnými barevnými vzory na svých křídlech. Avšak při bližším pohledu pod ultrafialovým světlem se vzory drasticky liší. Motýli jsou podle jedinečného vzoru na svých křídlech schopni určit, jestli se jedná o jejich vlastní druh, ale třeba i jakého je jedinec pohlaví. Bylo zjištěno, že právě tyto vzory na křídlech jsou pro některé druhy motýlů klíčové při výběru partnera (Smith, 2022).

Hmyz ke vzájemné komunikaci používá různé signály, včetně vizuálních, sluchových a chemických. Komunikace je nezbytná pro sociální chování hmyzu, jako je páření a tvorba kolonií. Hmyz se také může pomocí komunikace bránit predátorům a dalším hrozbám (Matthews, 2009). Jednou z nejdůležitějších látek, které ovlivňují hmyzí chování jsou feromony, tj. vylučované chemické látky, které spouští sociální odezvu u členů stejného druhu. Feromony působí stejně jako hormony, akorát mimo tělo vylučujícího jedince. Následně ovlivňují chování jedinců, kteří s těmito látkami přijdou do kontaktu (Davis, 2021). Účinky feromonů můžeme pozorovat například u mravenců, když jdou v řadě za sebou. Ve skutečnosti sledují stopu feromonů, které za sebou každý mravenec zanechává. Tyto stezky mravenci používají při hledání potravy a následnému návratu do hnízda (Jackson, 2006).

Některé druhy hmyzu vykazují složité sociální chování, jako jsou mravenci, včely a termity. Toto chování je charakterizováno dělbou práce, kooperativní péčí o potomstvo a komunikací mezi členy kolonie. Sociální hmyz může také vykazovat složité sociální struktury, jako jsou kastovní systémy, například královna a dělnice. Sociální chování hmyzu nezahrnuje jen vztahy, které má organismus s vlastním druhem, ale i s příslušníky ostatních druhů a zároveň se svým prostředím. Každý druh se v rámci evoluce musí chovat takovým způsobem, aby přežil alespoň do té doby, než se rozmnoží a zároveň tak, aby jeho potomstvo mělo co nejlepší šance na přežití (Matthews, 2009).

2.2 Význam porozumění hmyzímu chování

Aby mohla vzniknout kvalitní a celistvá environmentální politika, je klíčové zkoumat a porozumět tomu, jak hmyz reaguje mezi sebou a na své okolí. Je důležité nezapomenout, že chování hmyzu má velký význam pro ostatní přírodní populace, komunity a jednotlivé environmentální dílčí prvky.

Kupříkladu výzkum vlivu disturbovaných prostředí a ekosystémů na hmyzí chování je klíčový pro pochopení individuálních principů adaptace. Zároveň je to klíčem k tomu, jak lépe pochopit a předvídat druhové adaptace, populační strategie, struktury jednotlivých komunit a jejich úspěšnost nebo systémové procesy ekosystémů. Pro některé druhy mohou jakékoliv disturbance znamenat narušení reprodukčních cyklů nebo dokonce lokální vyhubení, jiné populace z toho mohou naopak těžit a využít nové podmínky ve svůj prospěch.

Hmyz má zásadní vliv na biologickou rozmanitost, je proto nutné porozumět vazbám a rolím, které hmyz má v přírodních ekosystémech. Tyto vazby nejsou stále plně pochopeny a proto nemůžeme plně porozumět tomu, jaké má hmyzí chování dopad na ekosystémy a jejich rozmanitost. Po pochopení těchto principů by bylo možné navrhnout, jak se lépe vypořádat s antropogenními aktivitami, které se jeví jako primární příčina těchto disturbovaných prostředí (Schowalter, 2006).

Lepší pochopení hmyzího chování má význam pro odvětví jako je zemědělství a lesní hospodářství. Nejen z důvodu zlepšení produkce některých potravin, díky hmyzím opylovačům, ale také kvůli vyvinutí lepších metod a opatření pro boj se škůdci. Pochopení chování hmyzu je také důležité pro správnou implementaci nástrojů v ochraně přírody nebo při obnově druhů. Například při záchraně ohrožených endemických druhů, jako je

Nicrophorus americanus, který je kriticky ohroženým druhem Severní Ameriky. Zjednodušeně řečeno, porozumění hmyzímu chování je klíčové pro řešení problémů životního prostředí (Schowalter, 2006).

2.3 Význam studia chování nekrofágních brouků

Nekrofágní Brouci mohou lidem poskytnout mnoho zajímavých informací o přírodě a rozkladu těl. Pochopení jejich chování přispívá ke zlepšení technologií, vědy a pochopení ekologických principů. Zkoumání role brouků v ekosystémech zlepšuje jejich využití v procesu rozkladu, protože rozkládají tuhé pojivové tkáně zvířecích těl. Jelikož brouci konzumují velké množství masa a kůže, mohli by se do budoucna využít k redukcí organického odpadu (Evans, 2023).

Chování nekrofágních brouků je široce využíváné ve forenzní entomologii. Jsou jedním z prvních nekrofágů, kteří kolonizují mrtvolu, a jejich chování lze využít k odhadu doby smrti - neboli Post-mortem Intervalu (PMI). Brouci kolonizují mrtvolu v předvídatelném vzoru – s určitými druhy, které přicházejí v různých fázích rozkladu. Studium věkového a druhového složení hmyzí komunity na mrtvole, dokážou forenzní entomologové odhadnout, jak dlouho se tělo rozkládá (Byrd, 2000). Když dojde k přemístění těla, lze díky nim poznat, že k přemístění došlo nebo přibližně určit, kde se tělo původně nacházelo. Brouci obývají různé biotopy, díky tomu se dá detekovat, pokud někdo s tělem manipuloval a například převezl larvy druhu, který se primárně vyskytuje ve městech třeba do lesního biotopu. To může napovědět, že s tělem bylo manipulováno a místo nálezů nemusí být místo činu (Byrd, 2000).

Pochopení toho, jak se brouci rozhodují při výběru potravy, je klíčové pro odhadování ekologické role druhu. Mrchožrouti jsou dnes stále více považováni za důležité indikátory ve forenzní entomologii. Jejich potravní ekologie je stále nedostatečně pochopena a do určité míry je nepřesná, často se jedná spíše o odhady toho, co konzumují. Ne o přesně strukturované výzkumy, jaké potravě dávají přednost a je pro ně esenciální (Jakubec at al., 2019).

2.4 Metodika studie chování hmyzu

Chování je jakákoliv akce, kterou jedinec provádí v reakci na nějaký podnět nebo jeho prostředí. Hmyz se však chová velice často spontánně, z lidského pohledu by se dalo říct, bez zjevného podnětu. Metodologie studia chování hmyzu zahrnuje studium toho, jak vůbec hmyz přijímá informace ze svého okolí, jak dále tyto informace zpracovává a jak je poté interpretuje. Zpracování těchto informací v centrálním nervovém systému může zahrnovat sjednocení informací v průběhu času a to včetně podnětů, jako jsou hormony, protože ty v chování každého organismu hrají důležitou roli (Hoy, 2003).

K analýze chování hmyzu se používá mnoho metod. Mezi ty nejdůležitější patří molekulární a genetické analýzy. Nástroje, jako je genetická manipulace a sekvenování hmyzích genomů, se používají k identifikaci genů a molekulárních drah, které jsou základem chování hmyzu. Další techniky, např. PCR, sekvenování DNA, interference RNA (RNAi) nebo editace genů CRISPR/Cas9, se používají k manipulaci s geny a ke studiu jejich vlivů na chování (Sun, 2017). Genetická analýza může sloužit k lepšímu pochopení mnoha věcí. Může se využívat k určení pohlaví hmyzu, studiu fylogeneze a taxonomie, studiu biologie hmyzu, ekologie nebo populační genetiky. V neposlední řadě také k analýze dědičného chování hmyzu. Chování je určováno mnoha geny. Díky použití molekulárních genetických metod je možné zmapovat počet a umístění genů ovlivňující chování a jejich korelaci s dědičností (Hoy, 2003).

Mezi další důležité nástroje patří mikroskopické metody, které se používají za účelem studia morfologie a fyziologie hmyzu. Používají se techniky, jako je elektronová mikroskopie, konfokální mikroskopie a rentgenová mikrotomografie (Bernays, 1993). Mechanické vlastnosti přírodních materiálů závisí na typu a zejména skladbě molekulárních složek. Pomocí mikroskopie se mohou lépe pozorovat jednotlivé části těla hmyzu. Poté je možné určit, z jakých látek jsou tyto části složeny a jaký to má na život hmyzu vliv, či jaké benefity mu to přináší (Kreuz, 2001).

Důležité jsou i neurofyziologické nástroje. Ty se používají ke studiu nervových mechanismů chování hmyzu, jako je elektrofyziologický záznam nervové aktivity, neuroanatomické techniky a neurochemické manipulace. Tyto techniky mohou pomoci identifikovat nervové okruhy a neurotransmitery zapojené do chování hmyzu. Neurověda je v pochopení chování hmyzu velmi důležitý obor, pomáhá totiž objasnit fungování nervového systému - tedy mozku a břišní (ventrální) nervové pásky i jejich poruch. Jde

o multidisciplinární vědu, která kombinuje mnoho dalších oborů například fyziologii, anatomii, biologii, psychologii a informatiku. Pomáhá pochopit skutečné mechanismy myšlení, učení, paměti, vnímání a vědomí (Córdoba-Aguilar et al., 2018).

K pochopení hmyzího chování se používají i srovnávací studie, které zahrnují porovnávání chování různých druhů hmyzu s cílem identifikovat společné rysy a také rozdíly v jejich chování. To může výzkumníkům pomoci porozumět vývoji a funkci různých způsobů chování.

Terénní studie chování hmyzu v přirozeném prostředí poskytují pohled na chování při hledání potravy, reprodukční strategie a vývoj hmyzího chování. Metody pro studium chování a ekologie hmyzu v terénu zahrnují pozorování, experimenty s manipulací stanovišť a studie populační dynamiky. Tyto techniky mohou pomoci identifikovat faktory, které ovlivňují distribuci a početnost populací hmyzu. Pozorovat hmyz v jeho přirozeném prostředí je nenahraditelný způsob, jak získat kvalitní data o chování hmyzu v jeho běžném prostředí. Na druhou stranu jsou tyto terénní studie náročné na čas, vyhodnocení i finanční prostředky (Matthews, 2009).

Behaviorální experimenty zkoumají preference krmení, učení a paměť, vyhýbání se predátorům a sociální chování. To může pomoci pochopit mechanismy chování hmyzu a ekologické a evoluční faktory, které jej utvářejí (Córdoba-Aguilar et al., 2018). Chování pak může být klasifikováno na základě pohybových vzorců nebo jiných vlastností. Vyhodnocovat data dnes může být snadnější, díky počítačovým algoritmům (Noldus et al., 2002). Analyzují se i pohybové vzorce hmyzu. Parametry jako rychlost, zrychlení a úhly, ve kterých se hmyz pohybuje, nám mohou prozradit více o navigačních strategiích, které hmyz používá (Noldus et al., 2002).

K výzkumu chování hmyzu se používá i široká veřejnost. Například při sběru údajů o chování a výskytu hmyzu. Občansko vědecké projekty mohou výzkumníkům pomoci shromáždit velké množství dat z celé řady míst, která lze použít ke studiu vzorců chování. K takovým projektům patří například on-line aplikace iNaturalist, které pomáhá určit polohu zvířat a rostlin na základě pozorování veřejnosti. Do aplikace stačí vyfotit fotku a aplikace pozná o jakého živočicha nebo rostlinu se jedná, sama pak přidá místo kde pozorování probíhalo. To může pomoci vědcům shromáždit více dat o poloze organismů a ušetřit tak mnoho hodin práce (Aristeidou, 2021). Mezi další způsoby zapojení veřejnosti, může být využití vysokoškolských studentů k navrhování projektů a sběru dat. K takovým projektům například patří projekt na monitorování larev motýlů *Danaus plexippus*, kde studenti

pomáhali sbírat data o výskytu larev tohoto motýla. Data se následně použila k vyhodnocení lokalit, kde se larvy vyskytovaly nejvíce a bylo pak jednodušší tyto lokality chránit (Oberhauser, 2012). Ač díky těmto projektům může dojít k rychlému záznamu dat o výskytu živočichů, nevýhodou těchto výzkumů může být zkreslení dat subjektivním vnímáním jednotlivců, kteří výzkum provedli (Aristeidou, 2021).

3. Ekologie a biologie Silphidae

Mrchožraví brouci (Coleoptera: *Silphidae*) jsou součástí skupiny mrchožroutů, kteří pomáhají při rozkladu organismů. Živiny z uhynulých zvířat se potom mohou rychleji a efektivněji vstřebávat zpět do ekosystémů. Zároveň díky odklizení mršin z půdního povrchu snižují šíření choroboplodných zárodků a patogenů do okolního prostředí (Šípková & Růžička, 2009). Díky tomu jsou velice důležitou součástí potravního řetězce. Jsou velice citliví ke změnám prostředí a proto se využívají jako bioindikátoři. V Evropě se vyskytují téměř ve všech terestrických ekosystémech a tvoří důležitou součást půdní fauny (Kissová, 2009). Na druhou stranu v tropických oblastech téměř chybí, protože je jednoduše překonají účinnější mravenci a supi, kteří se také živí mršinami (Ratcliffe, 1996). Nekrofágní brouci se obecně nacházejí spíše ve vyšších nadmořských výškách. Mohlo by to být způsobeno tím, že neobstojí konkurenci dalších nekrofágů (Sikes, 2005). Je rozpoznáno asi 210 druhů, které jsou rozděleny do dvou velkých podčeledí (*Silphinae* a *Nicrophorinae*) a na celém světě bylo rozpoznáno celkem 13 rodů (Kalinová et al., 2009).

Některé z nejznámějších rodů *Silphidae* zahrnují *Nicrophorus*, *Silphinae* a *Necrodes*. Brouci rodu *Nicrophorus* neboli hrobařiči, jsou snad nejznámějším rodem čeledi *Silphidae*. Jsou populární hlavně díky svému jedinečnému chování, které spočívá v zahrabávání malých mršin. Mršinu používají hlavně jako zdroj potravy pro své potomstvo, o které se starají, což je pro hmyz ojedinělé chování.

Podčeleď *Nicrophorinae* je přitahovaná spíše čerstvými mršinami, k jejíž nalezení používá svůj čich. *Silphinae* brouci jsou druhou podčeledí čeledi *Silphidae*. Často se vyskytují spíše na větších mrtvolách a mohou se živit různými tkáněmi, včetně svalů, tuku a kostí. *Silphinae* brouci potravu hledají taktéž pomocí čichu a většinou jsou tyto brouci aktivnější v noci. Další známou skupinou *Silphidae* jsou *Necrodes*, neboli šestinedělky. Zahrabávají malé mršiny, jako jsou malí hlodavci nebo hmyz. Podobně jako *Nicrophorus* i brouci *Necrodes* preferují izolovaná mrtvá těla, na kterých nemusí bojovat s jinými konkurenčními druhy mrchožroutů (Ratcliffe 1996).

3.1 Hlavní rozdíly podčeledí *Silphinae* a *Nicrophorinae*

Čeledi *Silphinae* a *Nicrophorinae* mají odlišné ekologické nároky, proto mezi nimi dochází k ekologické konkurenci spíše výjimečně a to hlavně v případech, kdy brouk

Silphinae nalezne menší mrtvolu a použije ji ke krmení, ale ne k rozmnožování (Ratcliffe, 1996). Hlavní rozdíly mezi nimi jsou v počtu druhů, distribuci, potravě a životním cyklu. Zatímco *Silphinae* zahrnuje 120 druhů rozšířených v Eurasii, Severní Americe, Nebrasce a Austrálii, *Nicrophorinae* zahrnuje 90 druhů žijících v Evropě, Asii a Severní a Jižní Americe (Ratcliffe, 1996).

Brouci z podčeledi *Nicrophorinae* se zaměřuje na malé savce, ptáky a plazy, narozdíl od *Silphinae*, kteří se živí velkými mrtvolami, jako jsou jeleni, medvědi a lidé. *Nicrophorinae* jsou častokrát prvním druhem, který se vyskytuje na mrtvém těle, takže soutěží s larvami much. Naopak *Silphinae* mají delší vývojový cyklus svých vajec, který trvá 3-6 dnů, takže jejich larvy kolonizují mršinu později. (Byrd, 2000).

Životní cyklus brouka *Nicrophorinae* probíhá následovně: brouk nejprve posoudí velikost a vhodnost mršiny, potom ji zahrabe, nebo se ji pokusí přesunout na jiné místo. Samice pak klade vajíčka do mateřské komůrky. Jakmile se larvy vylíhnou, živí se tekutou stravou, kterou jim poskytnou rodiče. Toto krmení pomáhá rychlejšímu růstu, ale není nutné pro vývoj larev. Larvy procházejí třemi stádii a dokončí je asi za 22 až 26 dní, než opustí mršinu, aby se zakuklily v okolní půdě.

Naopak u *Silphinae* nejsou známy žádné interakce mezi rodiči a larvami a vývoj je pomalejší než u *Nicrophorinae*. Po páření a nalezení vhodné mršiny, samice kladou vajíčka do okolní půdy v blízkosti mršiny. Larvy se vylíhnou a následně se stěhují do mršiny, aby se nakrmily. Prodělají tři larvální instary, než se zakuklí v půdě mimo mršinu. Kuklení trvá 14 až 21 dní (Ratcliffe, 1996).

3.2 Silphidae morfologie

Silphidae brouci jsou obvykle střední až větší velikosti, typicky v rozmezí od 7 do 45 mm (Ratcliffe, 1996). Ačkoliv se brouci napříč druhy v mnohém liší, mají některé spolehlivé znaky, díky kterým jsou jednoduše rozpoznatelní.

Většina druhů má tělo ploché, oválné nebo mírně klenuté. Jejich zbarvení je většinou tmavé, černé nebo hnědé, velmi zřídka může být kovové. Horní strana těla je holá, spodní strana bývá velmi hustě a dlouze ochlupená (Šustek 1981).

Hlava je většinou mírně protáhlá a se silnými zahnutými kusadly, která mohou být zakončena dvěma zuby. Čelistní makadla jsou čtyřčlenná, pyskové tříčlenná. Přední okraj

horního pysku je často porostlý hustou řadou dlouhých a tuhých brv. Tykadla mají jedenáctičlenná a jsou směrem ke konci kyjovitě rozšířená nebo zakončená oboustrannou kulatou paličkou. Tykadla jsou většinou vkloubena nad bází kusadel. Oči jsou velké a silně vystupují do stran (Šustek 1981).

Štít je na povrchu většinou holý a hladký. Tvarem je příčně oválný, polokruhovitý nebo čtvercovitý, velmi zřídka srdčitý (Šustek, 1981). Štítek je trojúhelný nebo pětiúhelný, na špici bývá zaoblený. Shora je štítek vždy viditelný (Šustek, 1981). Krovky pokrývají celý zadeček, nebo mohou být vzadu uťaté. Na krovkách jsou často vyvinutá tři podélná žebra, zřídka jsou na krovkách podélné řádky teček. U některých druhů vystupuje v zadní třetině krovek výrazná boule (Šustek, 1981).

Předohrud' a středohrud' jsou nepatrně delší než kyčle. Zadohrud' je dlouhá (Šustek 1981). Kyčle jsou zpravidla velké a kuželovité. Zadní stehna bývají u samců zesílená. Holeně jsou u některých druhů uzpůsobeny k hrabání. Chodidla jsou pětičlenná a jejich spodní strana je často hustě a žlutě ochlupená (Šustek, 1981).

Zadeček je složen ze šesti pohyblivých článků, jejichž zadní okraje jsou opatřeny krátkými štětinami (Šustek, 1981).

Larvy jsou buď kampodeiformní u většiny zástupců podčeledi *Silphinae* nebo eruciformní u zástupců podčeledi *Nicrophorinae*. Jejich délka je zpravidla mezi 12 až 40 mm (Sikes, 2005, Šustek, 1981). Tvarově se larvy čeledi *Silphidae* dělí na dvě skupiny, které odpovídají vnitřnímu uspořádání čeledi. Mohou být silně pigmentované a sklerotizované (*Silphinae*) nebo lehce pigmentované a lehce sklerotizované (*Nicrophorinae*) (Ratcliffe, 1996).

Hlava je menší a po jejích stranách je šest omatidií. Ústní ústrojí směřuje dopředu někdy i dolu (Šustek, 1981). Čelistní makadla jsou tříčlenná a pysková makadla jsou dvoučlenná. Kusadla jsou bez molární plošky. Tykadla mají tři články. První dva páry nohou jsou kratší než poslední pár. Zadeček kampodeiformních larev má deset zadečkových článků, na posledním jsou vyvinuty dvoučlenné urogomfy (Šustek, 1981).

3.2.1 Smysly hmyzu

Hmyz má vysoce vyvinuté smysly. Smyslové orgány hmyzu, dokážou detekovat různé typy podnětů, jako je světlo, zvuk, dotek a chemické látky. Tyto smyslové orgány jsou

umístěny v různých částech těla, včetně tykadél, ústních částí, nohou a křídel. Hmyz používá smysly k hledání potravy, partnera, úkrytů, komunikaci s jiným hmyzem, vyhýbání se predátorům a orientaci ve svém okolí (Sherman, 1909). Pro nekrofágy je jeden z nejdůležitějších smyslů čich. Mršina je jen velmi omezený zdroj potravy, který se v prostředí nachází velice nahodile a rychle podléhá degradačním procesům (Swift et al., 1979, Moore et al., 2004). Pro živočichy, kteří se mršinami živí, je klíčové potravu najít co nejdříve. Proto mají mrchožrouti citlivý a dobře vyvinutý čich (Byrd, 2002).

Chemoreceptory rozeznávají přítomnost a množství určitých molekul. Zároveň hmyzu zajišťují používání chuti a čichu, vnímání pH a například i obsah dýchacích plynů (Kumar, 2012). Jsou pro hmyz zvláště důležitým orgánem, protože díky nim probíhá majoritní komunikace se zástupci stejného druhu i s ostatním okolím. Oproti obratlovcům je u hmyzu používání chemických látek k vzájemné komunikaci mnohem běžnější. Ke komunikaci mezi hmyzem slouží hlavně feromony (viz. kapitola 3.3.2). Feromony nejvíce používá sociální hmyz, proto jsou u nich receptory zvláště vyvinuté. Chuťové receptory hmyzu se většinou nachází v okolí úst, ale u některých druhů hmyzu jako jsou včely, vosy a mravenci, lze chuťové orgány nalézt i na tykadlech (Kodrík, 2004). Múry a motýly mají zase chuťové orgány na svých chodidlech, pokud dojde u motýla ke kontaktu chuťových buněk s cukrem, způsobí to reflexní vysunutí sosáku. U členovců plní funkci chemoreceptorů tzv. senzily, což jsou chlupovité výběžky vybíhající z kutikuly. Pod těmito výběžky jsou smyslové buňky, které se často nacházejí na tykadlech hmyzu (McGavin, 2023). U obratlovců plní podobnou funkci chuťové pohárky, ty jsou u suchozemských živočichů umístěny na jazyku, kde jsou soustředěny do chuťových papil (Roček, 1998). Citlivost chemoreceptorů souvisí s koncentrací pachu. V některých látkách je velmi vysoká a když je pro hmyz tato látka atraktivní, je schopen takový pach detekovat na kilometry daleko od původního zdroje (Triplehorn, 2005).

Mechanoreceptory - jsou receptory, které jsou drážděny mechanicky, většinou podněty z vnějšího prostředí. Receptory zaznamenávají tlak, dotyk, vibrace, a gravitaci. Mezi tento druh receptorů patří, receptory dotykové, poziční a sluchové. Hmyz se může díky těmto receptorům orientovat v prostředí, pohybovat se a mnoho dalších činností, které jsou spojené s pohybem (Triplehorn, 2005). Tělo hmyzu je kryto kutikulou, což může pro hmyz znamenat limitaci v možnosti vnímání podnětů z vnějšího okolí. Proto si hmyz vyvinul speciální struktury, které slouží k vnímání těchto externích podnětů. Mezi základní struktury patří trichoidní senzila, ta se skládá ze smyslového kutikulárního chlupu, ten je propojen se

senzorickým neuronem, konkrétně jeho dendritickým výběžkem. Funkce této senzily spočívá v tom, že mechanickým drážděním chloupků dojde zároveň k podráždění nervových výběžků senzorického neuronu a vzniku vzruch o stejné frekvenci, která odpovídá intenzitě podráždění (Kodrík, 2004). Tyto chloupky a struktury na povrchu kutikuly hmyzu se nazývají setae a jsou citlivé na dotek i zvuk (McGavin, 2023).

Hmyz potřebuje stále vnímat polohu svého těla, vůči zemské gravitaci, to může provádět díky pozičním mechanoreceptorům. Vnímání této informace se nazývá propriocepce a slouží k udržení rovnováhy těla v prostoru a informuje nervový systém o změnách polohy celého těla. Podnětem pro tyto receptory je zemská a gravitace, pohyb těla nebo jeho částí. Orgán, který polohu hmyzu vnímá je pozměňená trichoidní senzila, která je přeměněna na mnoho malých chloupků nebo plošku, která je vždy v kontaktu s kutikulou (Kodrík, 2004).

Sluchové struktury nebo bubínkové orgány jsou umístěny na různých částech těla, jako jsou křídla, břicho, nohy a tykadla. Ty mohou reagovat na různé frekvence, hmyz je schopen vnímat vibrace od velmi nízkých hodnot 1-2 Hz až po ultrazvuk do hodnoty 100 kHz v závislosti na druhu hmyzu (Kodrík, 2004).

Hmyz vnímá teplotu a její změny, pomocí termoreceptorů. Jak přesně termoreceptory fungují, není ještě dopodrobna známo. Receptory, které vnímají teplotu, jsou často spojovány s hygromoreceptory, tyto kombinované senzily se často nachází na povrchu hmyzích tykadel. V některých případech i na povrchu chodidel, například u švábů (Kodrík, 2004). Hygromorecepce je schopnost detekovat změny obsahu vlhkosti prostředí. Je to smysl, který se u lidí nevyskytuje. Hmyz je obecně považován za studenokrevné živočichy, jeho tělesná teplota stoupá a klesá s prostředím. Létající hmyz však zvyšuje svou tělesnou teplotu prostřednictvím letu (Triplehorn, 2005). Tělesná teplota motýlů a kobylek za letu může být o 5 °C nebo 10 °C vyšší než teplota prostředí, avšak mury a čmeláci, izolovaní chloupky, mohou během letu zvýšit teplotu letových svalů o 20–30 °C nad teplotu prostředí. Většina létajícího hmyzu musí udržovat své letové svaly nad určitou teplotou, aby získal dostatečnou sílu k letu. Chvění nebo vibrace křídelních svalů umožňují většímu hmyzu aktivně zvyšovat teplotu letových svalů, což umožňuje let (Triplehorn, 2005).

Fotoreceptory, tedy zrakové ústrojí, je pro hmyz neméně důležitým smyslem. Nejčastěji má hmyz složené oči, které mu poskytují poměrně dobrý zrak. Složené oko se skládá z ommatidií, to jsou světelně vnímavé jednotky, každé z nich vnímá malý výřez okolí. Ommatidia jsou základní stavební i funkční jednotkou složeného oka. Jsou kuželovitého tvaru a z vnější strany přikryta facetou, která plní funkci rohovky. Faceta je tvořena pevnou

průhlednou hmotou, jejím úkolem je oko chránit. Například mravenci mohou mít jedno nebo dvě ommatidia, vážky jich mohou mít přes deset tisíc. Čím více má hmyz ommatidií, tím je jeho zrak ostřejší (McGavin, 2023). Složené oči u hmyzu představují nejdokonalejší typ hmyzího vizuálního orgánu. Nachází se téměř u všech hmyzích dospělců. Stavba očí umožňuje hmyzu obrazové vidění, ale obraz je roztržštěn. Rozpoznávací schopnost oka hmyzu je menší, než je tomu u očí obratlovců. Avšak díky přítomnosti mnoha ommatidií, umožňuje velmi dobrou percepci především při pohybu, což je důležité především pro létavý hmyz. Složené oči hmyzu poskytují dobrý odhad vzdálenosti, což je přínosné hlavně pro predátory, kteří potřebují lovit kořist. Hmyz dobře vnímá barvy, touto schopností vynikají především opylovači květin. Hmyz také lépe vnímá ultrafialové záření než infračervené (Kodrík, 2004).

3.2.2 Funkce a význam feromonů, alomonů a kairomonů

Hmyz využívá chemické látky hlavně ke komunikaci. Allelochemikálie, tedy feromony, allomony, kairomony, synomony a další chemické signály mohou také hrát roli při hodnocení kvality potravy. Chemické látky mohou poskytnout informace o nutričním obsahu, toxicitě a přítomnosti konkurentů nebo predátorů v potenciálních zdrojích potravy. Čeled' *Silphidae* zahrnuje několik druhů nekrofágních brouků, kteří používají chemické látky k lokalizaci a hodnocení kvality mršin jako zdroje potravy (El-Ghany, 2020). Feromony jsou vylučovány exokronními žlázami do okolního prostředí. Látky se pak snadno šíří vzduchem. Žláznaté buňky, které feromony syntetizují, jsou umístěny v různých částech na těle samců i samic. Uvolňování feromonů je pravděpodobně ovlivněno hormonálně, řada mechanismů ale zůstává stále neobjasněna. Hmyz zachycuje molekuly těchto látek nejčastěji svými čichovými orgány na tykadlech. Signál je po zachycení dále vyhodnocen v mozku, kde vznikne odpověď na tuto látku a vyvolá určitý typ chování (Kodrík, 2004).

Feromony u hmyzu rozlišujeme podle účelu. Sexuální feromony tvoří nejvýznamnější skupinu. Většinou jsou sexuální feromony produkovány samicemi a působí jako stimul na samce, výjimečně je to i naopak. Samec po zachycení těchto látek zpravidla vyhledá samici a následuje páření. Tyto feromony jsou velice důležité pro rozmnožování organismů a ke spuštění chování jako je namlouvání. Výstražné feromony jsou nejtypičtější pro sociální hmyz. Tyto feromony spouští agresivní chování u vos, mravenců nebo termitů. Výstražné feromony však zajišťují i obranné chování a únikové reakce v přítomnosti predátora. Agregační feromony jsou produkovány oběma pohlavími, za účelem shromáždění většího

počtu jedinců. Narozdíl od sexuálních feromonů nepůsobí jen na opačné pohlaví, ale na všechny jedince v okolí. Shromažďování většího počtu jedinců může mít více důvodů. Často je to nalezení vhodného zdroje potravy nebo za účelem reprodukce, může to být i kombinace obojího (Kodrík, 2004, El-Ghany, 2020). Některé druhy *Silphidae* používají feromony k lokalizaci mršin. Například druh *Nicrophorus vespilloides* uvolňuje feromon, který přitahuje partnery a pomáhá jim tak najít mršinu. Samci hrobařika dokážou také detekovat feromony jiných samců, které jim mohou pomoci najít vhodnou mršinu (Eisner, 1982).

Allelochemikálie jsou chemické látky, které vypouští jedinci jednoho druhu a ovlivňuje to jedince druhu jiného. Využívá je velké množství parazitických i symbiotických organismů. Paraziti mohou látku zachytit jako signál k napadení hostitele a endoparazité mohou produkcí různých látek ovlivnit vývoj a růst hostile. Paraziti následně těží z lepších podmínek pro svůj vývoj. Například někteří vylučují juvenilní hormon, který udrží hostitele déle v larválním stádiu a tím si vytváří lepší podmínky pro svůj růst (Kodrík, 2004).

Podle svého účinku můžeme allelochemikálie rozdělit na:

Kairomony slouží k užitku příjemcům, kteří je zachytí, ovšem primárnímu producentovi přinášejí nevýhody (Kodrík, 2004). Příkladem může být borovice *Pinus ponderosa*, která produkuje terpen zvaný myrcén, který láká kůrovce. Pomocí kairomonů může také nalézt predátor svoji kořist, například rys po čichu najde zajíce (Wyatt, 2003).

Allomony přináší užitek producentovi, pro příjemce však nemají žádný pozitivní efekt, nebo jsou pro něj neutrální. Jsou to například obranné a repelentní chemikálie, které mohou odradit predátora před útokem (Kodrík, 2004). I někteří brouci *Silphidae* jsou známí tím, že používají allomony k odrazení konkurentů od krmení se na jejich přivlastněné mršině. Například brouk *Necrodes littoralis* uvolňuje ze svých análních žláz obranný sekret, který je toxický pro jiný hmyz a může ho odradit od krmení se na stejné mršině (Eisner, 1982). Tomuto chování se říká intraguild predace, neboli IGP a znamená zabití nebo odrazení potenciálního konkurenta jiného druhu od zdroje potravy. Tato interakce představuje kombinaci predace a soutěžení, protože oba druhy se spoléhají na stejný zdroj potravy. U hmyzu je toto chování častým jevem (Polis, 1992).

Synomony přináší užitek jak příjemci tak i producentovi (Kodrík, 2004). Terpeny produkované poškozenými borovicemi jsou kairomony pro škůdce, ale pokud prospěšní parazitoidi použijí stejné chemikálie k lokalizaci a napadení kůrovce, terpeny fungují jako synomony prospěšné pro producenta i příjemce (Wyatt, 2003).

Bylo provedeno mnoho výzkumů na to, jak *Silphidae* brouci reagují na chemické látky. Například výzkum, který pomohl objasnit, jak moc jsou tykadla druhů *Nicrophorus vespillo* a *Nicrophorus vespilloides* citlivé na konkrétní látky a jak moc jsou pro ně tyto látky přitažlivé. Pozorování čerstvých myších těl Kalinová et al., (2009) zjistili, že:

Chemická analýza ukázala, že bezprostředně po smrti se emitované těkavé látky nelišily od těch, které emitoval živý organismus. Postupem času se však objevují chemikálie obsahující síru, konkrétně methanthiol, methylthioacetát, dimethylsulfid, dimethyldisulfid a dimethyltrisulfid. Měření elektroantennografie (metoda elektroantennografie, EAG umožňuje pozorovat čichové vnímání hmyzu), odhalilo citlivost tykadel na tyto sloučeniny. Behaviorální testy v laboratorním prostředí ukázaly, že dimethylsulfid, dimethyldisulfid a dimethyltrisulfid jsou pro oba studované druhy vysoce atraktivní. Údaje naznačují, že látky obsahující síru se podílejí na zprostředkování přitažlivosti čerstvé mršiny pro *N. vespillo* a *N. vespilloides*. Síra je tedy jednou z hlavních složek, která určuje atraktivitu, při vybírání potravy u těchto druhů (Kalinová et al., 2009).

3.3 Hledání partnera a rozmnožování

3.3.1 Nicrophorinae

Samci používají feromony (viz výše), pomocí kterých naleznou vhodnou partnerku (Haberer et al., 2017). Pokud vhodnou mršinu nalezne samec, začne do okolí vypouštět feromony. Samec častokrát vyleze na vyvýšené místo, kde odhalí poslední zadečkový článek - zaujme pozici hlavou dolů a stojí pouze na předních končetinách. Z posledního článku na zadečku vypouští feromony do svého okolí (Ratcliffe 1996).

Výzkumy ukazují, že potrava má pro nekrofágní brouky velký význam i v sociálním životě a následném rozmnožení se. Nejenže ovlivňuje velikost, která je klíčová při hledání partnera, brouci totiž dávají přednost větším partnerům, které si vybírají k páření, takže výběr kvalitní potravy hraje v životě brouka primární roli (Barlett, 1988). Dostupnost jídla však ovlivňuje i jejich sociální chování. Při dostupnosti potravy se chování brouků rapidně změní a to jak reprodukční chování, tak i agresivita k ostatním jedincům svého druhu. Přestože se *Nicrophorus* i *Ptomascopus mori* rozmnožují pomocí malých mršin obratlovců, rodičovskou péčí o své larvy zajišťují pouze brouci *Nicrophorus*. Brouci *Nicrophorus* vykazují intenzivní konkurenci a boje mezi páry brouků, které se na mršinách nachází. Zatímco *Ptomascopus*

morio nevykazuje agresivitu mezi samicemi, oproti tomu samci projevují agresivitu vůči sobě i bez přítomnosti samice. Agresivita je dokonce větší, pokud je přítomen zdroj potravy, než když je přítomná samice. To naznačuje, že samci *Ptomascopus morio* si chrání své zdroje, aby se poté mohli pářit s více samicemi (tj. polygynie na obranu zdrojů). Navíc bylo pozorováno, že větší samci tohoto druhu upřednostňují větší samice před menšími, což naznačuje, že se zabývají výběrem partnera (Suzuki et al., 2005).

U podčeledi *Nicrophorinae* je unikátní jejich péče o potomky, které se účastní oba rodiče. Kromě péče o potomky jsou výjimeční také tím, že vykazují komunikaci mezi jednotlivci i sociální chování. Ač je na mršině ze začátku větší počet párů brouků a mohou se podílet na zahrabávání mršiny, nakonec nejsilnější pár přemůže ostatní a mršinu má jen pro svoji potřebu - musí ji však stále bránit. Samci rodu *Nicrophorus* mohou samičky i „volat“ - když naleznou vhodnou mršinu. Dělají to chvěním špičky břicha a jeho hlazením zadními nohama (Pukowski, 1933).

Samec a samice po nalezení vhodné mršiny vyhrabou společně prohlubeň, dostatečně velkou pro tělo zvířete. Hrabání je neorganizované. Zahrabávání zdroje je účinný prostředek k vyloučení konkurence, hlavně ostatního hmyzu. Poté tělo uhynulého zvířete patřičně upraví, aby svým potomkům zabezpečili co nejlepší možné podmínky. Brouci svými velkými čelistmi nejdříve ze zvířete svléknou srst nebo peří a zbylou část těla zpracují do kompaktní koule. Bylo prokázáno, že členové podčeledi *Nicrophorinae* zpomalují rozklad těla tak, že potírají tělo sekrety, které jsou inhibitory pro bakteriální růst. Brouci mají v orálních a análních sekretech speciální enzymy, které inhibují růst bakterií. Je zajímavé, že tyto enzymy u podčeledi *Silphinae* chybí (Hoback et al., 2004). Pravděpodobně kvůli odlišné životní strategii. Samice si pak nad mršinou vyhrabe krátkou komůrku, do které naklade 10-30 vajíček (Ratcliffe, 1996).

Hodnota přítomnosti obou rodičů spočívá v tom, že mohou bránit mrtvolu proti konkurenci. Včetně ochrany před jinými druhy - například zabraňují mouchám snášet vajíčka do mršiny. Mladým larvám zároveň předpřipraví potravu. Toto chování je extrémně vzácné a na hmyz vysoce vyvinuté. Krmení larev se běžně vyskytuje pouze u společenských včel, vos, mravenců a termitů. Potravu pro larvy nejprve zpracují a natráví, poté je samice touto směsí krmí, ač se larvy mohou samy nasytit. Pro larvy je to obrovská výhoda, protože nemusí vynakládat energii na pohyb a trávení potravy v takové míře. Pro tyto brouky je nejlepší dosáhnout rovnováhy mezi velikostí a počtem larev. Když je larev hodně a mršina je malá, jsou slabé a ani dospělci nevyrostou do takové velikosti. To bylo dokázáno chovem brouka

Nicrophorus vespilloides na mrtvolách myší. První skupina larev byla chovaná na mrtvolkách myší, které byly výrazně menší. Druhá skupina larev byla chována na mrtvolách větších myších, alespoň nad 30g. Ukázalo se, že larvy, které se vyvíjeli na menších mrtvolách, vždy vyrostou i v menší a slabší jedince (Barlett, 1988).

Müller a kol. (1990) došli k závěru, že počet vajíček pozitivně koreluje s hmotností mrtvého těla a že neexistuje žádná korelace mezi velikostí těla samice a velikostí snůšky, jak uvádí Wilson a Fudge (1984).

Velikost je pro ně stěžejní, kvůli získání vhodné mršiny a následnému boji s konkurencí. Toto chování rodičů zvyšuje šanci na přežití a umožňuje jim rychlejší vývoj (Gennard, 2012).

Vědci také zkoumali, zda přítomnost konspecifických vetřelců ovlivňuje biparentální péči nekrofágních brouků. Nenašli žádný důkaz, že přítomnost vetřelců způsobuje posun k větší spolupráci, ale samice prodlužují dobu péče, když se množí na větších zdrojích. Hrozby od konspecifických – příslušníků stejného druhu – vetřelců mění rozdíly mezi pohlavími v rodičovské péči, aniž by změnilly rovnováhu mezi spoluprací a konfliktem (Ratz et al., 2022).

3.3.2 Silphinae

O biologii a ekologii druhů podčeledi *Silphinae* nemáme tolik informací jako o její příbuzné podčeledi *Nicrophorinae* (Ratcliffe, 1996). Brouci čeledi *Silphinae* jsou stejně jako *Nicrophorinae* často mrchožraví. Mohou se však živit i dravě, nebo být omnivorní. Na jejich jídelníček patří další obyvatelé mršin, často to jsou vajíčka much, ostatní brouci a červy (Hatch, 1927).

Někteří *Silphinae* ztratili v důsledku změny potravy schopnost letu, což ovlivnilo i jejich rozmnožování. Ztráta letu u *Silphinae* způsobuje změny v potravních návycích, reprodukčních vlastnostech a početnosti vajec. Experimenty ukazují, že hmyz ztrácí schopnost létat, když přejde od nekrofagie – požívání mrtvých zvířat – k dravému krmení – lovu. Vzhledem k tomu, že schopnost letu je ztracena, produkují více vajec a velikost jejich vajec se zvětší. Tyto změny ovlivnily vzorce životní strategie různých druhů *Silphinae* (Ikeda et al., 2008).

Silphinae brouci vyhledávají a mají v oblibě spíše větší mrtvoly. Potřebují je totiž k rozmnožení, proto kladou vajíčka na mršiny, které jsou velké (alespoň více jak 300 g). Uhynulé zvíře musí být totiž dostatečný zdroj potravy pro všechny brouky, kteří se na mršině nachází. *Silphinae* můžeme najít i na menších mršinách, takové mršiny nepoužívají k rozmnožování, ale jen jako zdroj potravy. Proto zde mohou konkurovat například hrobaříkům. *Silphinae* mohou kolonizovat mršiny i v počátečních fázích rozkladu, kde mohou konkurovat mouchám a jejich vajíčka i larvy se stanou vítaným zpestřením jídelníčku. Častěji však kolonizují mršinu během střední fáze rozkladu (Sikes, 2005).

Poté, co pár brouků objeví mršinu a úspěšně se spáří, samička naklade vajíčka do půdy nebo na ni. Vajíčka klade v těsné blízkosti mrtvého těla. Životní cyklus *Silphinae* brouků je mnohem delší než u jejich příbuzné čeledi *Nicrophorinae*. Může to být tím, že u *Silphinae* se rodiče o larvy nijak nestarají, tudíž jim vývoj trvá déle. Vývoj vajíček trvá čtyři až pět dní. Larvy se vyvíjí ve třech instarech na mrtvém těle, které je pro ně zdrojem potravy. Po třetím larválním instaru mršinu opustí a zakuklí se do země někde poblíž mršiny. Po zakuklení brouk plně dospěje a dosáhne pohlavní dospělosti, jeho životní cyklus začne znovu (Dekeirsschieter et al., 2011).

4. Potravní ekologie nekrofágních brouků

4.1 Role v potravinové síti

Nekrofágní brouci jsou důležitou součástí ekologické komunity, hrají klíčovou roli při rozkladu a recyklaci živin v ekosystémech a slouží jako zdroj potravy pro řadu dalších organismů. Krmením mršinami pomáhají brouci *Silphidae* rozkládat zbytky mrtvých zvířat a vracet živiny do půdy a ekosystému. Tento proces také pomáhá předcházet šíření nemocí tím, že snižuje dostupnost rozkládajícího se masa, které může přitahovat mrchožrouty a potenciálně šířit škodlivé patogeny. Kromě toho brouci *Silphidae* sami slouží jako zdroj potravy pro řadu dalších organismů, včetně ptáků, savců a jiného hmyzu. Například ptáci, jako jsou datli, brhlíci, koroptve i bažanti se mohou živit brouky *Silphidae* a jejich larvami. Brouci slouží jako potrava i savcům, rádi si na nich pochutnají například rejsci, mývalové nebo krtci. Z hmyzu je nejčastěji konzumují draví střevlíkovití, zejména velké druhy rodu *Carabus* (Šefrová, 2014).

4.2 Kategorizace druhů dle jejich potravní ekologie

Brouci z čeledi *Silphidae* konzumují různé druhy potravy. Podle jejich preferencí mohou být rozdělení do pěti potravních kategorií: na nekrofágní druhy, saprofágy, predátory, herbivory, a omnivorní druhy (Kočárek, 2003). Většina druhů je přitahována a zároveň se i živí rozkládajícími se mrtvolami zvířat. Zdechlina pro ně může být potravou, místem kde loví nebo místem kde vychovávají své potomstvo (Kalinová et al., 2009).

Nekrofágní druhy požírají tkáň a tekutiny, které se uvolňují z rozkládajícího se těla. Kvůli tomu mají také největší vliv na rozklad mršiny a ubývání organické hmoty (Kočárek, 2003). Jejich trávení je velmi podobné masožravým druhům zvířat. Brouci mohou být nekrofágové a zároveň dravci (Jakubec, 2021). To se týká hlavně podčeledi *Silphinae*, kde dospělci jsou často dravci a jejich larvy jsou nekrofágové (Ratcliffe 1996). Podčeleď *Nicrophorinae* se zpravidla živí malými mrtvolkami zvířat v závislosti na jeho životní fázi. Preferují mrtvolky obratlovců a hledají je pomocí čichových senzil na konci tykadel, které jsou schopné zachytit zápach jen hodinu mrtvého zvířete na vzdálenost až tří kilometrů. Obvykle však brouci najdou mršinu až po pár dnech (Ratcliffe 1996).

Saprofágní druhy jsou spojené s odumřelou organickou hmotou, hmota může být rostlinného i živočišného původu. Mohou se nacházet na mrtvolách zvířat, ale nemusí to být jejich jediný zdroj potravy. Někteří *Silphinae* se živí i rozkládajícími se houbami, mezi tyto houby patří například hadovka smrdutá *Phallus impudicus*, jejíž hniјící plodnice s oblibou požírá mrchožrout rudopsrý *Oiceoptoma thoracicum*. Zástupce podčeledi *Silphinae* je možné také najít na hnoji, výkalech nebo hniјících rostlinných zbytcích (Ratcliffe, 1996, Sikes, 2005).

Predátoři v podčeledi *Silphinae* existují druhy, které se živí dravě. Častokrát se živí na samotných mršinách a loví červy, vajíčka nebo jiný hmyz, zatímco jejich larvy konzumují mršinu. V podčeledi *Silphinae* existují však i druhy, které konzumují ostatní suchozemské bezobratlé a jsou predátoři. K jejich potravě patří hlemýždi, slimáci, červy a jiní brouci. Takový typ potravy konzumuje například mrchožrout černý *Phosphuga atrata*. Jiné druhy mají v oblibě housenky jako je například *Dendroxena quadrimaculata*. Tyto druhy jsou pro lidi obzvláště užitečné, protože redukují počty škůdců v zahradách a v lesích (Ratcliffe 1996). Predátoři jsou významnou skupinou, která se na mršině vyskytuje, ovlivňují totiž počty ostatního hmyzu (Kočárek, 2003).

Herbivoři mezi *Silphinae* jsou i býložravci, kteří mohou být považováni za škůdce. Mezi tyto druhy spadá mrchožrout zploštělý *Aclypea opaca* nebo mrchožrout vlnitý *Aclypea undata*, kteří si rádi pochutnají na listech řepy, listy konzumují jak dospělci, tak i larvy (Šefrová, 2014).

Omnivorní druhy ty se mohou živit mršinami, tak i hmyzem, který je na nich přítomný. Případně mohou kombinovat výše uvedené způsoby výživy (Kočárek, 2003). Mezi takové druhy můžeme řadit například mrchožrouta znamenaneho *Oiceoptoma thoracicum*, který konzumuje zdechliny, tlející rostliny i exkrementy savců (Ratcliffe, 1996)

4.3 Nutriční nároky mrchožroutů

Nutriční požadavky nekrofágů se liší v závislosti na faktorech, jako je druh, věk a zdraví zvířete, stejně jako složení a stav mršin, kterými se živí. Obecně však vyžadují bílkoviny, lipidy a sacharidy, stejně jako vitamíny a minerály. Protein je nezbytný pro růst a obnovu tkání, zatímco lipidy a sacharidy poskytují energii. Tuky jsou pro nekrofágní druhy obzvláště důležitý zdroj energie. Někteří nekrofágové, jako jsou supi, mohou trávit a využívat velké množství tuku. Tato adaptace vznikla kvůli tomu, že tyto ptáci požírají velké množství

tučné potraviny najednou a poté dlouhé dny hladoví. Proto se jejich těla naučila lépe využívat zásoby tuku, který se jako zdroj energie uvolňuje pozvolněji než například sacharidy. Nekrofágové také vyžadují vitamíny a minerály pro různé fyziologické procesy, jako je vývoj kostí a srážení krve. Například vápník a fosfor je nezbytný pro tvorbu kostí, zatímco železo je nezbytné pro tvorbu hemoglobinu v krvi (Benbow et al., 2015).

Tyto minerály lze získat z kostí a dalších tkání rozkládajících se zvířat. Je nutné poznamenat, že i když nekrofágové mohou pokrýt mnoho svých nezbytných živin z rozkládající se živočišné hmoty, stále vyžadují vyváženou stravu, aby si udrželi dobré zdraví. V závislosti na druhu mohou někteří nekrofágové doplňovat svou stravu živou kořistí nebo rostlinnou hmotou.

Strava ovlivňuje růst a přežití larválních stádií brouků *Silphinae*, která se běžně vyskytují na velkých mrtvolách, včetně lidí a mohla by být užitečná při forenzních vyšetřováních. Různé masné tkáně ze tří živočišných zdrojů byly použity k identifikaci nejlepší stravy pro chov těchto brouků a pro další studium ve forenzním a entomologickém výzkumu. Qubaiová et al., (2022) popisují výsledky výchovy 203 jedinců do dospělosti při konstantní teplotě 20 °C takto: “*Naše výsledky představují první robustní datový soubor doby vývoje pro rod Thanatophilus. Dále potvrdili významný vztah mezi přežitím a typem stravy, protože nejvyšší míry přežití byly zjištěny u larev krměných vepřovými játry nebo vepřovou svalovinou*” (Qubaiová et al., 2022).

Rod *Thanatophilus* je rozšířená skupina mrchožroutů, která si v poslední době získává větší pozornost pro svou užitečnost při odhadu doby kolonizace a posmrtného intervalu na velkých mršinách, včetně člověka. Zkoumání larválních stádií *Thanatophilus sinuatus* ukazuje, že tento druh se vyvíjí rychleji na vepřové svalovině a vepřových játrech, zatímco vývoj na drůbežím masu je o několik dní prodloužen. Brouci krmění vepřovým masem a játry, jsou také výrazně větší a těžší, oproti těm jedincům, kteří jsou krměni pouze kuřecím masem. Zároveň brouci, kterým bylo pravidelně podáváno vepřové maso, měli také lepší fyzickou kondici a byli aktivnější (Jakubec et al., 2019).

Podobné pokusy se prováděly s druhem *Oiceoptoma thoracicum*, který je také často pozorovaný na velkých zdechlinách, včetně člověka. Brouci byli po dobu svého vývoje krměni několika typy stravy - kuřecí svalovina, hovězí svalovina, vepřová svalovina a vepřová játra. Bylo zjištěno, že úmrtnost blízce koreluje s typem potravy, protože nejmenší úmrtnost prokazovali brouci, kteří byli krměni vepřovými játry nebo vepřovou svalovinou

(Qubaiová et al., 2022). Výsledky prokazují, že broukům vyhovuje vepřové maso a vepřová játra. Na kterých se vyvíjejí rychleji nebo na nich mají nejmenší úmrtnost.

Strava by neměla být opomíjena při výzkumu forenzně relevantních druhů, protože brouky ovlivňuje v mnoha aspektech. Správná strava je důležitá, především při chovu larválních stádií forenzně relevantních druhů. Objasnění požadavků larev a dospělců na optimální stravu, je klíčové pro spolehlivé a referenční vývojová data. Ty zase pomáhají s určením PMI - minimálního posmrtného intervalu (Jakubec, et al., 2019).

4.4 Může mít hmyz potravní preference?

Potravinová preference hmyzu se týká tendence hmyzu vybírat a konzumovat určité druhy potravin před ostatními. Hmyz může mít různé potravní preference v závislosti na jeho druhu, životní fázi a podmínkách prostředí. Některý hmyz konzumuje pouze jeden druh potravy, zatímco jiné druhy mají obecnější stravu a konzumují různé druhy potravy. Potravinové preference hmyzu ovlivňuje několik faktorů, včetně chuti, zápachu, obsahu živin a toxicity. Hmyz má na svých tykadlech a ústních ústrojích receptory, které mu umožňují detekovat a rozlišovat mezi různými chemickými sloučeninami v potravě (viz kapitola 3.3.1).

Měření preference potravy u hmyzu je založeno na pozorování a experimentování. Často se měří pomocí behaviorálních testů, jako jsou testy volby nebo preferenční testy, kdy je hmyzu dána volba mezi různými možnostmi potravy a jeho chování je zaznamenáno a analyzováno (Borkakati et al., 2019).

Provádění testů na potravní preference, není úplně snadné u zvířat, kteří jsou polyfágové a jejich potrava je rozmanitá. Je důležité si uvědomit, že nutriční hodnota potravy nekoreluje s jejím kalorickým obsahem. Za druhé krmení je výsledkem smyslových reakcí na chemické podněty, které nemusí být nezbytně nutné pro krmení, to se týká zejména receptorů cukru, které má některý hmyz na svých chodidlech, například u motýlů dojde k reflexnímu vysunutí sosáku a následnému krmení, pokud se jeho chuťové receptory na chodidlech dotknou látky s přítomností cukru (viz kapitola 3.3.1). Za třetí potravní nároky se velmi mění v průběhu života hmyzu, tj. potrava na které se dobře vyvíjí larvy, nemusí být vhodnou potravou pro dospělý hmyz. Také životní fáze hmyzu a hormonální změny v organismu mají vliv na výběr potravy. Bylo zjištěno, že samice rodu *Nicrophorus*, preferují v různých částech života, různou potravu. Když byly samice mladé a jejich vaječníky nebyly plně vyvinuté,

preferovaly potravu větší a více rozloženou (Von Hoermann, 2013, Wilson, 1984). Pokud však samice dospěla do pohlavní dospělosti (její vaječníky se zvětšily), samice začaly vyhledávat potravu, která by sloužila i jako potrava pro jejich larvy tj. preferovaly malé mrtvolky myší oproti velkým návnadám s velkými kusy masa. Za čtvrté krmení a vyhledávání potravy, je kombinací vrozených reakcí a naučeného chování, pokud má hmyz určité preference k nějakému typu potravy, nemusí to nutně znamenat, že tato potrava je pro neoptimálnější, ale jen, že je na ni naučený. Za páté výběr potravy, je dynamický proces, který se může v přirozeném prostředí poměrně rychle měnit. Výzkumy ukazují, že například včely mohou rychle měnit zdroj potravy, pokud najdou rostliny, které jim poskytnou více nektaru (Mitchell, 1981).

Behaviorální výzkumy, které zajišťovaly potravní preference včel zjistily, že včely dávají přednost více sladkým roztokům, které pro ně neměly všechny potřebné živiny a umíraly na nich rychleji než na roztocích méně sladkých, které obsahovaly více živin a kalorií. To ukazuje, že hmyz si v některých případech nemusí vybrat optimální potravu, ale dá přednost potravě, která je pro něj chuťově atraktivnější (Mitchell, 1981).

4.4.1 Potravní preference čeledi Silphidae

Strava hraje zásadní roli v celkové výkonnosti hmyzu, protože může významně ovlivnit aspekty jako je velikost, vývoj, rychlost růstu, schopnost přežití a reprodukci (House, 1969). Nekrofágní brouci, včetně *Silphidae*, mají potravní preference, které se liší v závislosti na druhu, pohlaví, fázi rozkladu mršiny a přítomnosti dalších mrchožroutů. Důležitá je pro ně i velikost. Hlavně u čeledi *Nicrophorinae* je velikost jeden z hlavních faktorů. Potřebují totiž mršinu přemístit a zahrabat. Dále je to stáří, obecně lze říci, že *Silphinae* raději kolonizují zdechliny ve vyšším stádiu rozkladu, ale *Nicrophorinae* rádi hledají i mršiny čerstvější. Čerstvost mršiny by mohla souviset s vyšším obsahem živin, protože čerstvější mrtvolky obsahují vyšší hladiny lipidů a bílkovin (Smith & Heese, 1995). Některé druhy mají také specifické preference pro určité typy tkání, jako jsou svaly nebo kosti. Dále je to umístění mršiny, přirozeně obě podčeledi raději hledají mršiny bez konkurenčních mrchožroutů. Místo, kde se mršina nachází, je pro ně důležité i z jiného důvodu. Bylo totiž zjištěno, že velká část brouků *Nicrophorinae* dává přednost mrtvolám, které jsou v otevřeném prostranství a zároveň na sluníčku. Teplo je pro ně důležité, protože larvy se vyvíjejí rychleji v teplém prostředí, než ve stinném a chladném (Smith & Heese, 1995).

Není tomu tak, ale vždy. Výzkumy ukazují, že na otevřených stanovištích se vyskytují druhy, které jsou větší a silnější. Kdežto na uzavřených stanovištích jsou naopak druhy menší a slabší. Může to být z důvodu konkurence a také povrchu na zahrabání mršiny. Na otevřených stanovištích je půda více kompaktní a pro brouky je zde těžší hrabat. Oddělením ekologických nik pak profitují oba typy druhů, jelikož si navzájem nekonkurují (Scott, 1998).

Nekrofágní brouci z čeledi *Nicrophorinae* raději zahrabávají a živí se mrtvolami malých hlodavců, jako jsou hraboši a rejsci, než ptáky nebo plazy. Pokud mají na výběr. Obecně lze také říct, že brouci z čeledi *Silphidae* dávají přednost teplokrevným živočichům před studenokrevnými. Jsou to například druhy: *Necrodes littoralis*, *Thanatophilus latericarinatus*, *Nicrophorus vestigator* a *Nicrophorus morio* (Eremeev, 2017). To naznačuje preferenci související s velikostí těla, snadností jeho zahrabávání a teplokrevností živočicha. Behaviorální studie, která se pokoušela přijít na to, jakou velikost mrtvolky čeled' *Nicrophorinae* preferuje, ukázala, že nekrofágní brouci odmítají mrtvá těla menší než 16 g nebo větší než 55 g, i když mají přístup k mrtvým tělům všech velikostí. Je zajímavé, že brouci dokáží poměrně přesně určit minimální velikost mrtvolky, kterou potřebují pro výchovu larev, ale naopak její maximální velikost, kterou jsou schopni zahrabat. Pozorování chování brouků předtím, než mrtvolu zahrabou, poskytlo vysvětlení toho, jak brouci vůbec zjišťují vhodnou velikost těla k zahrabání. Brouci lezou pod mrtvolku a zvedají ji zadními nohama, zatímco jejich záda jsou na zemi. Mají velmi silné nohy a je u nich známo, že je používají v této poloze hlavou dolů pro přemístování zdechlin. Vysvětlením toho, proč je pro brouky tak důležitá velikost těla mrtvého zvířete, je pravděpodobně fakt, že brouci nezahrabávají větší zdechliny buď proto, že jsou příliš těžké na přemístění nebo proto, že je pár brouků nemůže pohrbit dostatečně rychle, aby zabránili příchodu konkurentů (Smith & Heese, 1995).

Smith & Heese (1995) zmiňují, že: *Nicrophorus Investigator* téměř vždy dorazí k mršině dříve než ostatní mrchožrouti jako je *Thanatophilus lapponica*. To jim dává výhodu, protože pak nemusí bojovat s ostatní konkurencí jakou jsou mravenci, obratlovci, mouchy, ale i ostatními brouky *Silphidae*. Brouci raději hledají mršiny v oblastech s nízkou konkurencí ostatních mrchožroutů, což naznačuje, že konkurence hraje roli v jejich výběru potravy (Wilhelm et al., 2001). *Silphinae* brouci obvykle preferují velké mrtvolky, obvykle větší než 300g, protože takto velká těla jsou schopna poskytnout dostatečný zdroj potravy pro početné množství brouků, kteří se na nich mohou vyskytovat (Dekeirsschieter et al., 2011).

Silphidae brouci si někdy vybírají mršiny, které jsou v pokročilém stádiu rozkladu, protože tyto mrtvolky poskytují živiny, které jsou snadněji přístupné a metabolizovatelné.

Pokud je však zdechlina příliš rozložená, nemusí poskytovat dostatek živin pro vyvíjející se potomstvo. Při výběru potravy používají brouci *Silphidae* k nalezení mršiny kombinaci čichových a vizuálních podnětů. Jakmile mršinu naleznou, brouci posoudí její kvalitu a mohou se selektivně živit konkrétními částmi těla, v závislosti na jejich preferencích (Dekeirsschieter et al., 2011). Pokusy na samicích druhu *Nicrophorus vespilloides* prokázaly, že čerstvě vylíhlé samice dávají přednost mršinám, které jsou starší a více metabolizované, nejspíše proto, že v takové potravě jsou pro ně živiny lépe dostupné (Von Hoermann, 2013).

Další behaviorální pokus, který se snažil zjistit, jaké mají nekrofágní brouci potravní preference, se prováděl v terénu pomocí padacích pastí. Bylo chyceno 3183 nekrofágních brouků z jedenácti odlišných druhů. Každá návnada se umístila do speciální pasti, odkud brouci následně nemohli vylézt, poté se jen porovnávali jejich počty na jednotlivých návnadách. Jako návnada bylo použito kuřecí maso, hovězí játra, ryba a selata. Studie porovnávala, která z návnad přiláká nejvíce druhů brouků. Přišlo se na to, že hovězí játra přilákala největší počet jedinců celkově, ale ryba a kuřecí maso přilákaly nejvíce rozdílných druhů. Nejhůře obstály mršiny selat, které přilákaly nejméně brouků (Coyle, 1998). Zdá se tedy, že i kuřecí maso a ryby jsou pro přilákání brouků dobrou volbou a brouci je vnímají jako atraktivní potravu. V dalším pokusu bylo do pastí umístěno kuřecí maso a ryba. Více brouků bylo přilákáno do pastí, kde byla umístěna rybí návnada než do těch kde bylo kuřecí maso (Shubeck, 1977).

Z výzkumů vyplývá, že nekrofágní brouci mají preference ve výživě. Při behaviorálních pokusech bylo prokázáno, že různé druhy brouků preferují hovězí játra nebo ryby a dávají jim přednost před ostatní nabídnutou potravou (Coyle, 1998). Bylo také prokázáno, že výběr potravy ovlivňuje teplokrevnost živočicha, velikost, stáří mršiny, konkurence a životní fáze brouka (Von Hoermann, 2013).

5. Mršina a nekrofágní brouci

5.1 Fáze rozkladu

Mrtvé tělo má v přirozených podmínkách čtyři fáze rozkladu. První část je Fresh stage (čerstvá mršina). Fáze, která nastává bezprostředně po smrti. Jakmile se zastaví krevní oběh a dýchání, tělo nemá žádnou možnost získat kyslík nebo odstranit odpad. Nadbytek oxidu uhličitého způsobuje kyselé prostředí, které způsobuje praskání membrán v buňkách. Membrány uvolňují enzymy, které začnou rozkládat buňky zevnitř. Tato fáze končí mírným nafouknutím těla. Teplota těla se sníží a na mrtvolu přiletí první hmyz (Vass, 2001).

Bloated stage (nadýmání). Fáze je typická přítomností anaerobních bakterií, které jsou zodpovědné za nadýmání těla, nejdříve jeho břišní části. Také dochází k produkci plynů, které jsou zodpovědné za hnilobný zápach. Barva kůže postupně zesvětlá. Vnitřní teplota se v této fázi naopak zvyšuje. Dojde také k prudkému poklesu hmotnosti (Reed, 1958).

Decay stage (hnutí). Dojde k ní po skončení nadýmání a odchodu plynů z těla. Z těla se uvolňují tekutiny a to ukazuje počátek aktivního rozpadu. Orgány, svaly a kůže se začnou rozkládat. Když se veškerá měkká tkáň těla rozloží, zůstanou vlasy, kosti, chrupavky a další vedlejší produkty rozkladu. V této fázi ztrácí mrtvola nejvíce hmoty. Kůže je v této fázi většinou začne vysychat, zároveň obsahuje větší množství děr. Pomalu začíná aerobní rozklad. Diference teploty uvnitř těla a jeho okolí, dosahuje maxima (Vass, 2001). Fáze decay můžeme ještě rozlišit na dvě části. Active decay (aktivní hnutí). Rozkládající se tělo zapáchá méně a jeho teplota dosáhne maxima. Jeho hmotnost se rapidně sníží. Advance decay (pokročilé hnutí). Nastane vyschnutí těla, kůže se oddělí od orgánů (Reed, 1958).

Dry stage (vysychání). Zůstanou pouze kosti, chrupavky a části kůže. Tělo postrádá vlhkost a neláká téměř žádný hmyz. Protože skelet má rychlost rozkladu založenou na ztrátě organických složek (kolagen) a anorganických složek, není stanoven žádný časový rámec, kdy ke skeletonizaci dojde. Zápach je už pouze minimální (Payne, 1965).

5.2 Jak brouci hledají a rozhodují se při výběru mršiny

Brouci *Silphidae* používají chemické látky k lokalizaci mršin, mezi tyto podněty často patří těkavé sloučeniny produkované během všech fází rozkladu. Při hledání potravy se brouci orientují podle tykadel. Tykadla jsou pro hmyz nejen orgány čichu, ale často slouží i jako

orgány chuti a hmatu (viz kapitola 3.3.1). Brouci jsou schopni najít mršinu na vzdálenost několika kilometrů (Kalinová, et al. 2009). Jakmile objeví přesné místo nebo polohu mršiny, mohou pomocí vizuálních vodítek, jako je barva a struktura masa, určit, zda je vhodná ke krmení či rozmnožování.

Jakmile naleznou vhodnou mršinu, mohou se zapojit do konkurenčního boje s ostatními mrchožrouty, včetně jiných brouků *Silphidae* a ostatního hmyzu, o přístup k mršině. Chování některých druhů *Silphidae* může pomoci snížit konkurenci o zdroje potravy tím, že zahrabou mršinu, což jim může poskytnou konkurenční výhodu před ostatním hmyzem, zároveň také mohou selektivně spotřebovávat různé části těla a regulovat jeho mikrobiální rozklad (Scott, 1998).

Při výběru mršiny mohou brouci zvážit i přítomnost jiných organismů, které se živí mršinami. Někteří brouci mohou například preferovat krmení mršinami kolonizovanými určitými druhy larev much, které mohou změkčit maso a usnadnit konzumaci. Brouci z čeledi *Silphidae*, se mohou vyhýbat mršinám kolonizovaným konkurenty nebo nebezpečnými predátory. Rozhodovací proces nekrofágních brouků může mít důležité důsledky pro jejich přežití a reprodukční úspěch. Výběr správné mršiny může poskytnout broukům živiny, které potřebují k růstu a rozmnožování. A naopak, výběr špatné mršiny má za následek plýtvání energií a ztracenou příležitost (Dorsey, 1940).

Schopnost nekrofágních brouků vyhledávat mršiny a rozhodovat se o jejich vhodnosti ke konzumaci, je zásadní pro jejich přežití a hraje důležitou roli ve fungování ekosystémů. Zpracováváním mršiny a recyklací živin zpět do půdy tyto brouci pomáhají udržovat rovnováhu živin v prostředí a přispívají ke zdraví ekosystémů (Benbow et al., 2015).

5.2.1 Lokalita mršiny

Různé druhy *Silphidae* mají odlišné ekologické preference, včetně jejich stravy (mršina, půdní bezobratlí nebo rostliny), časové aktivity (jaro, léto nebo podzim), preferencí stanovišť (les nebo otevřená stanoviště) (Dekeirsschieter et al., 2011). Bylo provedeno několik studií, které se zabývaly dobou a lokalitou ve které se mršina nachází. Například studie, která se prováděla na mrtvolách potkanů, které byly umístěny na loukách a v listnatých lesích, během tří 40 denních období na jaře, v létě a na podzim. Zjistilo se, že rychlost rozkladu je v létě rychlejší a mrtvoly vystavené hmyzu se rozkládají rychleji než ty, které byly od hmyzu izolované. Vědci zaznamenali na zdechlinách 145 druhů brouků z 22 čeledí,

s největší diverzitou na jaře, poté v létě a nakonec na podzim. Také bylo zjištěno, že více druhů nekrofágních brouků se vyskytuje v lese než na louce (Kočárek, 2003). Pravděpodobně to bude kvůli lesní půdě, která je méně kompaktní než půda na otevřených stanovištích, tudíž se broukům *Nicrophorus* v takové půdě lépe hrabe.

Pro zkoumání nekrofágních čeledí Coleoptera (Dermestidae a Silphidae) ve středním Španělsku - výzkum analyzoval jejich složení, prostorovou distribuci a sezónní výkyvy. Výsledky ukazují, že druhy brouků mají různé sezónní vzorce chování, přičemž většina druhů se nejvíce vyskytuje na jaře a v létě. Martín-Vega (2012) zdůraznil, že léto je nejpříznivější roční období, protože vysoké teploty způsobují rychlejší vývin larev. Nicméně, někteří brouci, jako jsou *Silphidae* mají nízkou toleranci k velmi vysokým teplotám, proto jsou aktivní spíše na jaře.

Půdní typ také velmi ovlivňuje výskyt mrchožravých brouků *Silphidae*. Pomocí padacích pastí vědci sesbírali v roce 2009 43 856 exemplářů 15 druhů brouků. Výsledky ukazují, že sedm druhů je hojnější v oblastech s černozeměmi nebo fluvizemy. To naznačuje, že typ půdy může hrát klíčovou roli při určování toho, v jakých lokalitách se nekrofágní mrchožraví brouci vyskytují nejvíce. Což by mohlo pomoci určit důležité chráněné oblasti (Jakubec a Růžička, 2015).

6. Návrh metodiky na zjištění potravních preferencí u druhu *Oiceoptoma thoracicum* (Coleoptera: *Silphidae*)

6.1 Cíl výzkumu

Cílem výzkumu je určit stravovací preference nekrofágního druhu *Oiceoptoma thoracicum* (Linnaeus, 1758) v rámci srovnávacích párových testů. Výstupem výzkumu je preferenční matice párových kombinací různých druhů stravy. Korelace mezi přežitím a potravou byla u tohoto druhu již zkoumána (viz kapitola 4.3). Přišlo se na to, že brouci se nejlépe vyvíjejí na vepřových játrech nebo vepřovém mase. Zároveň na této potravě vykazovali nejmenší úmrtnost (Qubaiová et al., 2022, Jakubec et al., 2019). Ráda bych zjistila, jestli brouci budou tuto stravu upřednostňovat před ostatními možnostmi potravy.

6.2 Popis druhu a vybrané potraviny

6.2.1 Popis druhu

Oiceoptoma thoracicum je běžným druhem, který se nachází v celé palearktické oblasti. Můžeme ho pozorovat téměř na všech stanovištích včetně zahrad, lesů i luk. Nejaktivnější je od dubna do září.

Má oválné tělo, černě zbarvené s podélnými vystupujícími žebry. Rudě nebo oranžově zbarvený štít, který je u mladých jedinců pokrytý zlatavým obrvením. Má krátká tmavá tykadla, která jsou kyjovitě zakončená.

Brouka můžeme nejčastěji spatřit na rozkládajících se mrtvolách živočichů, ale nepohrdne ani tlejícími rostlinami nebo exkrementy savců. Vyskytuje se i na plodnicích hadovky smrduté *Phallus impudicus*, kterou také konzumuje (Říha, 2012). Tento druh je často pozorován na velkých mrtvolách, včetně lidí a proto může mít potencionální forenzní význam (Qubaiová et al., 2022).

6.2.2 Potrava

Jako potravou, kterou použiji v testu - jsem vybrala vepřová játra, vepřovou svalovinu, hovězí játra a kuřecí maso.

Vepřová játra se ukázala jako jedna z neoptimálnějších možností potravy, brouci na nich vykazovaly nejmenší úmrtnost. Nutriční hodnoty vepřových jater na 100 g - Bílkoviny 21,18 g, Sacharidy 2,2 g, Tuky 4,71 g, Nasycené mastné kyseliny 1,58 g, Cholesterol 308 mg, Vápník 7 mg, Železo 6,5 mg (USDA 2019).

Vepřová svalovina spolu s játry se ukázala jako nejlepší možná potrava. Nutriční hodnoty vepřové svaloviny na 100 g - Bílkoviny 18,7 g, Sacharidy 0 g, Tuky 12 g, Nasycené mastné kyseliny 4,77 g, Cholesterol 63 mg, Vápník 7 mg, Železo 0,9 mg (USDA 2019).

Hovězí játra se při pokusech s mrchožravými brouky ukázala jako jedna z nejvíce atraktivních návnad (viz kapitola 4.3). Nutriční hodnoty hovězích jater na 100 g - Bílkoviny 19,19 g, Sacharidy 4,53 g, Tuky 3,96 g, Nasycené mastné kyseliny 1,77 g, Cholesterol 310 mg, Vápník 9 mg, Železo 17,9 mg (USDA 2019).

Kuřecí maso nejvyšší úmrtnost u brouků byla zaznamenána právě na kuřecím mase. Jako potrava pro brouky se tedy kuřecí maso ukazuje jako méně vhodné. Jako návnada, funguje kuřecí maso dobře (viz kapitola 4.3). Nutriční hodnoty kuřecího masa na 100 g - Bílkoviny 23,1 g, Sacharidy 0 g, Tuky 1,5 g, Nasycené mastné kyseliny 0,3 g, Cholesterol 88 mg, Vápník 15 mg, Železo 1,3 mg (USDA 2019).

6.3 Materiály a ostatní zdroje

6.3.1 Biologický materiál

Brouk druhu *Oiceoptoma thoracicum* v četnosti 100 jednotlivců běžného populačního rozdělení s ohledem na stáří a pohlaví z homogenní oblasti výskytu pro každý z párových testů.

Od každého vzorku vezmu 100 stejně velkých kousků o velikosti 1 x 1 cm, zpracované do jednotné podoby, všechny kousky budou mít stejnou velikost, stejný stav, plochu i váhu, broukům budou podávány v pokojové teplotě. Cíleně budu broukům vybírat kousky, které jsou spíše libové.

Potrava A - Vepřová játra

Potrava B - Vepřová svalovina

Potrava C - Hovězí játra

Potrava D - Kuřecí maso

6.3.2 Laboratorní materiál

Petriho miska pro každý z párových testů - Petriho misku potřebuji vždy v laboratorní kondici, vyčištěnou, bez vad, v konstantní pokojové teplotě.

Laboratorní váhy - kalibrované, očištěné, s odchylkou menší než polovina nejmenší měrné jednotky vah za podmínky, že tato odchylka nepřekračuje 5% původní váhy nejmenšího potravinového vzorku užitého v experimentu.

6.4 Metodologie

6.4.1 Příprava párového testu

1. Vzorek 100 brouků druhu *Oiceoptoma thoracicum* umístím do individuálních nádob.
2. Každému z jednotlivců poskytnu běžnou stravu mrtvolky hlodavců a to v dotaci na další 24 hodin.
3. Po 24 hodinách zkontroluji, že došlo ke konzumaci běžné stravy u každého jednotlivce.
4. Po dalších 24 hodin nechám jednotlivce v oddělených nádobách bez přísunu standardizované potravy.
5. Mezitím začnu připravovat 100 ks od každého ze dvou vzorků, které připravím tak, aby vzorky byly ideálně totožně veliké, měli stejnou plochu, stejnou váhu a to jak v rámci jednoho druhu potravy, tak i mezi srovanými druhy.
 1. Vzorek připravím a skladuji tak, aby nepřišel do styku s externími vlivy, v laboratorních a homogenních podmínkách.
6. Pro experiment si připravuji petriho misku.

6.4.2 Provedení párového testu

1. Petriho misku umístím na stůl.
2. Oba dva vzorky potravy v rámci konkrétního opakování párového testu před vložením na petriho misku zvážím, jejich hodnotu zapíši, poznamenám si i čas a datum vážení.
3. Vzorky potravy vložím na petriho misku tak, aby vzdálenost od středu petriho misky byla totožná pro každý ze vzorků a aby vzorky mezi sebou byly co nejdále.
4. Jednotlivce druhu *Oiceoptoma thoracicum* zvážím před vložením do petriho misky a tuto hodnotu si zapíši ke konkrétnímu opakování.
5. Jednotlivce vkládám pomocí pinzety právě do středu petriho misky.
6. Jednotlivce nechávám 12 hodin být umístěného na petriho misce.
7. Po 12 hodinách měřím váhu jednotlivce a jednotlivých vzorků, zapisuji čas a datum vážení.

8. Postup v bodech 1.-12. opakuji 100x než zpracuji celý set pro daný párový test, pro každé opakování měním jednotlivce a konkrétní jednotky předpřipravené potravy v daném párovém testu.
9. Postup v bodech 1-8. opakuji pro každou kombinaci párového testu.

6.4.3 Postup vyhodnocení

Na základě sběru dat je nyní možné vyhodnotit druhové preference pro jednotlivé páry potravy. Výsledkem tohoto vyhodnocení je maticová tabulka určující tendenci ke konzumaci určité potravy v rámci testu. Pro každý párový test používám jako základ celkový počet opakování testu, kdy si jednotlivec vybral právě a pouze jeden ze dvou druhů potravy. Pokud si jednotlivec vybral oba dva druhy potravy v rámci jednoho opakování testu, takový vzorek vyřazuji z testu - tato data příkládám spolu se závěrem experimentu jako přílohu. Párový test považuji za nevyhodnotitelný, pokud je počet vyřazených vzorků pro konkrétní test signifikantní pro jeho prokazatelnost. Úspěšná opakování mohou mít vždy jednu ze dvou hodnot, podmínkou přijetí úspěšného párového testu je i splnění minimální procentuální konzumace z daného vzorku, který vyplývá z průměrné prahové úrovně pro danou potravinu. Jinak řečeno, jednotlivec musí zkonzumovat určité množství ze vzorku, aby se test považoval za úspěšný. Počet opakování jednotlivých hodnot srovnávám poměrově oproti sobě. Výsledky pak zanáším do Tabulky 1 níže (tabulka slouží jako vzor).

Tabulka 1: Příklad pro párový test

mezi A a B jsou hodnoty rovnice: $(\text{četnost A} / \text{celková četnost úspěšných opakování}) = \text{pravděpodobnost pro A}$
 $1 - \text{pravděpodobnost A} = \text{pravděpodobnost pro B}$

%sloupec/%řádek	Potravina A	Potravina B	Potravina C	Potravina D
Potravina A		80%/20%	60%/40%	75%/25%
Potravina B	20%/80%		70%/30%	15%/85%
Potravina C	40%/60%	30%/70%		90%/10%
Potravina D	25%/75%	85%/15%	10%/90%	

Z tabulky lze vytvořit ordinalizovaný list, který seřadí agregované preference každé z potravin skrz celý test. Takového listu dosáhneme tím, že pro každou potravinu sečteme v rámci každého párového testu případy, kdy byla daná potravina vybrána jednotlivcem a porovnáme tento součet s celkovým počtem nevyřazených opakování skrz veškeré párové testy. Výsledná hodnota je procentuální zastoupení preference každé z potravin skrz veškeré provedené testy. Tyto preference lze seřadit od nejvyšší hodnoty po nejnižší.

6.4.4 Limitace výzkumu

Jasným nedostatkem je vyřazení konkrétních opakování kvůli oboustrannému výběru jednotlivce. Tato data lze teoreticky pro daný párový test použít jako důvěryhodnost testu. Procento vyřazených testů, oproti přijatým, by se dalo použít jako proxy hodnota, v rámci prokázání jednoznačného trendu.

V rámci výzkumu nejsem schopna odstínit efekt naučeného chování a s ním související preferenční asymetrie v rámci stravovacích návyků jednotlivců v tomto experimentu. V rámci nedesignovaného experimentu nejsme schopni odstínit dopad návykových preferencí konzumace, které konkrétní jednotlivci mají. To může mít za dopad zkreslení výsledků našeho experimentu. Tato limitace by se dala kontrolovat skrze rozšíření přípravné fáze experimentu o část pěstování biologického vzorku - brouků druhu *Oiceoptoma thoracicum* od larválního stádia. S tím spojit a sjednotit jejich stravovací návyky. Tím samozřejmě nedojde k odstranění preferencí asymetrie vlivem předchozí konzumace, ale minimálně standardizuje výstup vzorku. Pro úplné odstínění tohoto efektu by bylo třeba jednotlivce daného druhu vystavit potravě hned v první instanci konzumace stravy v dospělém stavu jednotlivce.

6.4.5 Doporučení na odvozené nebo rozšířené experimenty

Na základě výsledku srovnávací matice by bylo žádoucí prokázat společný jmenovatel preferencí skrz jednotlivé párové testy a to například na úrovni makro nutričních hodnot jednotlivých surovin. To by bylo možné prokázat skrze odvozený, dvoufázový experiment, kdy v první fázi cílíme na odhalení konkrétních preferenčních makro nutričních hodnot a ve fázi druhé se pokusíme určit sílu dopadu těchto hodnot na stravovací preference.

7. Diskuse

Při pokusech s chováním hmyzu, bylo zjištěno, že hmyz se dokáže učit a používat paměť. Dle Mitchella (1981) hmyz také dokáže preferovat určité typy potravy na základě předchozí zkušenosti. Při pokusech s včelami se přišlo na to, že včely i čmeláci jsou schopni si zapamatovat barvu květů, ve kterých našli nejvíce potravy. Stejné trendy by mohly fungovat i mezi nekrofágními brouky. Je však nutné, takové chování více prozkoumat.

Smysly jsou pro nekrofágní druhy brouků zvláště důležité při hledání potravy, výzkumy ukazují, že se neorientují jen podle čichu, ale i podle barvy a vizuálních vodítek (Smith, 2022, Dekeirsschieter et al., 2011). Komunikace mezi nimi probíhá primárně pomocí feromonů a allelochemikálií (Kodrík, 2004). Tyto látky ovlivňují procesy a komunikaci hmyzu na mršině.

Nekrofágní brouci mají nezastupitelnou roli v potravní řetězci. Potravní preference konkrétních druhů jsou stále spíše nejasné (Jakubec et al., 2019). Nutriční nároky jednotlivých druhů se velmi liší. Brouci často kombinují více druhů potravy a doplňují si tak živiny, které jim chybí z konzumace masité stravy.

Výsledky prokazují, že broukům vyhovuje vepřové maso a játra (viz kapitola 4.3). Mohlo by být obsahem tuků a kalorií, které jsou u vepřového vyšší než u kuřecího (USDA, 2019). Možná také tím, že kuřecí maso má menší nutriční kvalitu než vepřové maso nebo játra. U rodu *Thanatophilus* vepřová játra a svalovina, dokonce ovlivnily rychlost vývoje larev. Vývoj na nich byl signifikantně rychlejší. Testované bylo i hovězí maso, která ač má podobný obsah tuku jako vepřové, tak na něm byla zjištěna stejná úmrtnost jako na kuřecím mase, tedy signifikantně vyšší než na vepřovém mase a játrech. Výsledky by mohly být způsobeny faktem, že druh *Oiceoptoma thoracicum* je všežravý a vyskytuje se i na mršinách v pokročilém stádiu rozkladu (Říha, 2021). Oproti druh *Thanatophilus rugosus*, který se vyskytuje na mršinách dříve, by mohl být citlivější na změny potravy. V pozdějších fázích rozkladu je v těle spousta metabolických odpadních produktů od předchozích kolonizátorů a bakterií, a proto již nejsou zachovány stejné nutriční kvality jako v dřívějších fázích. Proto *O. thoracicum* může být tolerantnější ke snížené kvalitě zdroje potravy a je následně lépe přizpůsoben ke krmení alternativní potravou (Qubaiová et al., 2022, Jakubec et al., 2019).

Z výzkumů vyplývá, že hmyz má potravní preference. Ovšem tyto preference nemusí korelovat s obsahem klíčových živin, které hmyz potřebuje ke svému životu (Mitchell, 1981). Chování hmyzu u krmení ovlivňuje mnoho faktorů jako jsou smyslové reakce, které reagují

na přítomnost preferované potravy nebo látek, které se v ní nacházejí. Krmení a vyhledávání potravy je proces, který ovlivňují předchozí zkušenosti. Pokud tedy hmyz má preference k nějakému typu potravy, nemusí to nutně znamenat, že tato potrava je pro neoptimálnější, ale jen že je na ni zvyklý (Mitchell, 1981).

Z výzkumů vyplývá, že nekrofágní brouci mají preference ve výživě. Při behaviorálních pokusech bylo prokázáno, že různé druhy brouků preferují hovězí játra nebo ryby a dávají jim přednost před ostatní nabídnutou potravou (Coyle, 1998). Bylo také prokázáno, že výběr potravy ovlivňuje teplokrevnost živočicha, velikost, stáří mršiny, lokalita a životní fáze brouka (Von Hoermann, 2013). Pokusy potravních preferencí, ale nemusí být vždy přesné a nemusí vykazovat reálná data o preferenci druhu k určitému typu potravy. Je důležité pozorovat hmyz v přirozených podmínkách a zároveň přijít na živiny, které brouci potřebují a upřednostňují. K tomu je vždy nutné zahrnout všechny proměnné faktory, které pokusy ovlivňují.

8. Závěr

Cílem této práce bylo zpracování literární rešerše k problematice a pochopení potravních preferencí čeledi *Silphidae*. Zároveň jsem chtěla shrnout faktory, které mohou ovlivňovat a případně i manipulovat potravní chování u nekrofágních druhů z čeledi *Silphidae*. Po čtení dostupné vědecké literatury mohu říci, že i když se hmyz a jeho chování zkoumají od starověkého Egypta a Číny (Byrd, 2009), není ani v současné době dostatek informací o zástupcích druhů tohoto hmyzu, které by šlo využívat například ve forenzní entomologii.

Práce popisuje chování hmyzu a co jej ovlivňuje, zároveň představuje metody, které se používají pro pochopení hmyzího chování. Chápání chování hmyzu je klíčové pro pochopení potravních zvyklostí hmyzu. Bylo prokázáno, že paměť a učení ovlivňují výběr potravy. Dále byla představena čeleď *Silphidae* a byli přiblíženy její ekologické nároky. Popsala jsem potravní ekologii čeledi *Silphidae*. V návaznosti na jejich potravní preference jsem se snažila kategorizovat do patřičných potravních guild. Shrнула jsem faktory, které ovlivňují výběr potravy u brouků z čeledi *Silphidae*. Jsou to například teplokrevnost živočicha, velikost, stáří mršiny, lokalita a životní fáze brouka.

U hmyzu bylo prokázáno, že se někdy nechá zlákat potravou, která je pro něj chuťově atraktivnější, ale pro jeho fitness a vývoj nemá dobrý vliv. U nekrofágních brouků takové experimenty ještě nebyly provedeny. Proto jsem chtěla toto chování otestovat. Z výzkumů je patrné, že druh *Oiceoptoma thoracicum* se nejlépe vyvíjí na vepřových játrech nebo svalovině. Z toho důvodu jsem navrhla jednoduchý párový test, který by mohl pomoci pochopit potravní preference zmíněného druhu. Na testu by mělo být zjistitelné, jestli brouci dají taktéž přednost vepřovým játrům před ostatními druhy potravy a potvrdí se úvaha, že si vybírají potravu, které je pro ně výživově optimální.

Seznam literary

ARISTEIDOU, Maria, et al. Exploring the participation of young citizen scientists in scientific research: The case of iNaturalist. *Plos one*, 2021, 16.1: e0245682.

BARTLETT, J.; ASHWORTH, C. M. Brood size and fitness in *Nicrophorus vespilloides* (Coleoptera: Silphidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1988, 22: 429-434.

BERNAYS, Elizabeth A. Aversion learning and feeding. *Insect learning: Ecology and evolutionary perspectives*, 1993, 1-17.

Britannica, The Editors of Encyclopaedia. "habituation". *Encyclopedia Britannica*, 20 Jul. 1998, <https://www.britannica.com/topic/habituation>. Accessed 14 March 2023.

BYRD, J. H.; CASTNER, J. L. Insects of Forensic Importance. *Forensic Entomology. The Utility of Arthropods in Legal Investigations. CRC, Boca Raton, Florida*, 2001, 43-79.

CÓRDOBA-AGUILAR, Alex; GONZÁLEZ-TOKMAN, Daniel; GONZÁLEZ-SANTOYO, Isaac (ed.). *Insect behavior: from mechanisms to ecological and evolutionary consequences*. Oxford University Press, 2018.

COYLE, David R.; LARSEN, Kirk J. Carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) of northeastern Iowa: A comparison of baits for sampling. *Journal of the Iowa Academy of Science: JIAS*, 1998, 105.4: 161-164.

DAVIS, Charles Patrick. *Medical Microbiology*. 4th.

DEKEIRSSCHIETER, Jessica, et al. Carrion beetles visiting pig carcasses during early spring in urban, forest and agricultural biotopes of Western Europe. *Journal of Insect Science*, 2011, 11.1: 73.

DORSEY, Carl K. A comparative study of the larvae of six species of *Silpha* (Coleoptera, Silphidae). *Annals of the entomological Society of America*, 1940, 33.1: 120-139.

DUKAS, Reuven. Evolutionary biology of insect learning. *Annu. Rev. Entomol.*, 2008, 53: 145-160.

EISNER, Thomas; MEINWALD, Jerrold. Defensive spray mechanism of a silphid beetle (*Necrodes surinamensis*). *Psyche*, 1982, 89.3-4: 357-367.

EREMEEV, E. A. The tropical preferences of carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) of the north-eastern part of Altai. *Евразийский энтомологический журнал*, 2017, 16.4: 353-359.

EVANS, Arthur V. *The Lives of Beetles: A Natural History of Coleoptera*. Princeton University Press, 2023.

GENNARD, Dorothy. *Forensic entomology: an introduction*. John Wiley & Sons, 2012.

HATCH, Melville H. Studies on the Silphinae. *Journal of the New York Entomological Society*, 1927, 35.4: 331-371.

MCGAVIN, George C.; DAVRANOGLU, Leonidas-Romanos. *Essential entomology*. Oxford University Press, 2023.

HEEPS, Jerry. *Insect management for food storage and processing*. Elsevier, 2016.

HOBACK, W. Wyatt, et al. Differences among antimicrobial properties of carrion beetle secretions reflect phylogeny and ecology. *Journal of chemical ecology*, 2004, 30: 719-729.

HOY, Marjorie A. *Insect molecular genetics: an introduction to principles and applications*. Academic Press, 2003.

HUYNH, Man P.; SHELBY, Kent S.; COUDRON, Thomas A. Recent advances in insect rearing methodology to promote scientific research and mass production. *Insects*, 2021, 12.11: 961.

JAKUBEC, Pavel, et al. Description of immature stages of *Thanatophilus sinuatus* (Coleoptera: Silphidae). *International Journal of Legal Medicine*, 2019, 133: 1549-1565.

JAKUBEC, Pavel; KADLEC, Jakub; ŠÍPEK, Petr. Standardized laboratory methodology for the evaluation of foraging strategies in Necrophilous beetles: A case study of *Necrophila* (Calosilpha) *brunnicollis* (Coleoptera: Silphidae). *Journal of Medical Entomology*, 2021, 58.1: 40-46.

JAKUBEC, Pavel; RŮŽIČKA, J. A. N. Is the type of soil an important factor determining the local abundance of carrion beetles (Coleoptera: Silphidae)?. *European Journal of Entomology*, 2015, 112.4.

JACKSON, Duncan E.; RATNIEKS, Francis LW. Communication in ants. *Current biology*, 2006, 16.15: R570-R574.

KALINOVÁ, B., et al. Irresistible bouquet of death—how are burying beetles (Coleoptera: Silphidae: *Nicrophorus*) attracted by carcasses. *Naturwissenschaften*, 2009, 96: 889-899.

KIMBLE, Gregory A.. "learning theory". *Encyclopedia Britannica*, 14 Dec. 2022, <https://www.britannica.com/science/learning-theory>. Accessed 26 March 2023.

KISSOVÁ, Lucie. Vliv různého managementu na primární produkci a biodiverzitu epigeických a hemiedafických brouků v modelových povodích na Šumavě. *Diplomová práce, ZF JU. České Budějovice, 2009.*

KOČÁREK, Petr. Decomposition and Coleoptera succession on exposed carrion of small mammal in Opava, the Czech Republic. *European journal of soil biology*, 2003, 39.1: 31-45.

KODRÍK, Dalibor. *FYZIOLOGIE HMYZU UČEBNÍ TEXTY*. Entomologický ústav Akademie věd České republiky a Biologická fakulta, Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích, 2004. Učební texty.

KREUZ, P., Arnold, W. & Kesel, A.B. Acoustic Microscopic Analysis of the Biological Structure of Insect Wing Membranes with Emphasis on their Waxy Surface. *Annals of Biomedical Engineering* 29, 1054–1058 (2001). <https://doi.org/10.1114/1.1424921>.

KUMAR, Prem; PRABHAKAR, Nanduri R. Peripheral chemoreceptors: function and plasticity of the carotid body. *Comprehensive Physiology*, 2012, 2.1: 141.

MATTHEWS, R.W. and Matthews, J.R. (2009) *Insect Behavior*. Springer Science & Business Media.

MITCHELL, Rodger. Insect behavior, resource exploitation, and fitness. *Annual Review of Entomology*, 1981, 26.1: 373-396.

NOLDUS, Lucas PJJ; SPINK, Andrew J.; TEGELENBOSCH, Ruud AJ. Computerised video tracking, movement analysis and behaviour recognition in insects. *Computers and Electronics in agriculture*, 2002, 35.2-3: 201-227.

OBERHAUSER, Karen; LEBUHN, Gretchen. Insects and plants: engaging undergraduates in authentic research through citizen science. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2012, 10.6: 318-320.

PAYNE, Jerry A. A summer carrion study of the baby pig *Sus scrofa* Linnaeus. *Ecology*, 1965, 46.

POLIS, Gary A.; HOLT, Robert D. Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in ecology & evolution*, 1992, 7.5: 151-154.

PUKOWSKI, Erna. Ökologische untersuchungen an *Necrophorus* F. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 1933, 518-586.

QUBAIOVÁ, Jarin, et al. Diet Impact on the Development and Survival of *Oiceoptoma thoracicum* (Coleoptera: Silphidae). *Journal of Medical Entomology*, 2022, 59.6: 1905-1910.

RATCLIFFE, B.C. 1996 : The carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska. – Bulletin of the University of Nebraska State Museum 13: 1-100.

REED JR, H. B. A study of dog carcass communities in Tennessee, with special reference to the insects. *American midland naturalist*, 1958, 213-245.

RESH, V. H. & Cardé, R. T. (2009) *Encyclopedia of insects*, Waltham (Academic Press) 1024 s. Rodriguez, W. C. & Bass, W. M. (1983) Insect activity and its relationship to decay-rates of human cadavers in east tennessee. *Journal of Forensic Sciences*, 28, 423-432.

ROČEK, Z. *Obecná morfologie živočichů*. 1998.

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

ŘÍHA, Petr. Morfologie, biologie a výskyt brouků čeledi Silphidae (Coleoptera) v různých biotopech v okolí města Blovice. 2012.

SCHOWALTER, Timothy D. *Insect ecology: an ecosystem approach*. Academic press, 2022.

SHUBECK, Paul P., et al. Species composition of carrion beetles in a mixed-oak forest. *William L. Hutcheson Memorial Forest Bulletin*, 1977, 4.1: 12-17.

SIKES, D. S., S. T. Trumbo, and S. B. Peck. 2005. Silphidae Latreille 1807. Large carrion and burying beetles. Version 07 February 2005. <http://tolweb.org/Silphidae> [Accessed 27 May 2014].

SMITH, N. Griffith (2022, August 1). *reproductive behaviour*. *Encyclopedia Britannica*. <https://www.britannica.com/science/reproductive-behaviour-zoology>

SUN, Dan, et al. Progress and prospects of CRISPR/Cas systems in insects and other arthropods. *Frontiers in physiology*, 2017, 8: 608.

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

ŠEFROVÁ, Hana. *Mrchožroutovití (Silphidae) škodící na řepě* [online]. Mendelova univerzita v Brně, Agronomická fakulta [cit. 2023-03-30]. Dostupné z: http://www.cukr-listy.cz/on_line/2014/PDF/60-62.pdf

ŠUSTEK, Z. 1981. Mrchožroutovití Československa (Coleoptera, Silphidae). – Zprávy Československé Společnosti Entomologické při ČSAV Klíče k určování hmyzu 2: 1-48.

TRIPLEHORN, Charles A., et al. An introduction to the study of insects. 2005.

U.S. Department of Agriculture (USDA) Agricultural Research Service. 2019. Food data central. (<https://fdc.nal.usda.gov/> (Accessed 01 July 2021)).

VON HOERMANN, Christian, et al. Too fresh is unattractive! The attraction of newly emerged *Nicrophorus vespilloides* females to odour bouquets of large cadavers at various stages of decomposition. *PLoS One*, 2013, 8.3: e58524.

VASS, Arpad A., et al. Beyond the grave-understanding human decomposition. *Microbiology today*, 2001, 28: 190-193.

WILSON, David Sloan; KNOLLENBERG, W. G. Food discrimination and ovarian development in burying beetles (Coleoptera: Silphidae: *Nicrophorus*). *Annals of the Entomological Society of America*, 1984, 77.2: 165-170.

WYATT, T. D. Pheromones and Animal Behaviour. 2003.

Seznam příloh

Tabulka 1: Příklad pro párový test