

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

Katedra ekologie

obor: Aplikovaná ekologie



**POTRAVNÍ PREFERENCE MRŠIN U MRCHOŽROUTOVITÝCH
BROUKŮ (COLEOPTERA: SILPHIDAE) VE STŘEDNÍCH ČECHÁCH**

Carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) and food preferences in central Bohemia

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE



Kateřina Rambousková

Vedoucí práce: Ing. Hana Šípková, Ph.D.

Dobříš 2012

Prohlašuji, že tuto bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně. Veškeré zdroje, prameny a literatura, které jsem v práci použila, jsou řádně citovány s uvedením úplného odkazu na příslušný zdroj.

V Praze Dne 30. 4. 2012

.....
Kateřina Rambousková

Na tomto místě bych ráda poděkovala Ing. Haně Šípkové, Ph.D., bez jejíž pomoci by tato práce nemohla vzniknout. Děkuji ji za ochotu, cenné rady i poskytnuté materiály. Díky patří i panu Ing. Michalu Knappovi, Ph.D, který mi pomohl při determinaci střevlíků. V neposlední řadě chci poděkovat své rodině, přátelům a svému příteli, kteří mi pomáhali s přípravou a rozmístěním zemních padacích pastí a svoji morální podporou mě nikdy nenachali klesnout na mysl.

Abstrakt

Tato práce se zabývá potravními preferencemi mrchožroutovitých brouků (Coleoptera: Silphidae), kteří hrají nezastupitelnou roli v dekompozičních procesech přírodních ekosystémů.

Rešeršní část práce se zabývá širší problematikou vyhledávání mršin mrchožroutovitými brouky, fyziologií jejich smyslových orgánů (tykadlům) a látkami, které lákají mrchožrouty na mršinu. Pozornost je věnována potravní kompetici, jež zásadně ovlivňuje potravní preference brouků. V práci je stručně popsána i sukcese entomofauny na mršině a krátká kapitola je věnována průběhu rozkladných procesů, kterým mrtvé tělo podléhá během dekompozice.

V experimentální části studie byli brouci atrahováni různě starými mrtvolkami laboratorních myší (*Mus musculus*) do zemních padacích pastí v lesním biotopu nedaleko města Dobříše (Středočeský kraj, okres Příbram). Experiment byl rozdělen na dvě části. První den byli brouci lákáni na čerstvě zabitou (M1) a tři dny mrtvou myš (M3) bez přítomnosti larev dvoukřídlého hmyzu. Druhý den byly aplikovány dva dny (M2) a čtyři dny (M4) mrtvé myši, již s možnou přítomností larev. Byl prokázán signifikantní rozdíl v atraktivnosti návnad, kdy mrchožroutoví brouci (druh hrobaříka *Nicrophorus vespilloides*) preferovali starší typ návnady (M3/M4). Do práce jsme během druhé části experimentu zahrnuli i částečně nekrofágní druh lesního chrobáka *Anoplotrupes stercorosus*, u něhož byla též dokázána preference staršího typu návnady M4.

Klíčová slova: Coleoptera, Silphidae, preference mršin, infochemikálie

Abstract

This research deals with food preferences of carrion beetles (Coleoptera: Silphidae), which plays an irreplaceable role in the decomposition processes in natural ecosystems. The study deals with wider issues concerning the search for carrions by carrion beetles, physiology of sensory organs (antennae) and chemical substances that attract these beetles to the carcass. The attention is drawn to food competition which fundamentally influences the food preferences of beetles. Furthermore, this work briefly describes the succession of entomofaun on carcass, and a short chapter is devoted to the degradation processes to which the body is exposed during decomposition.

In the experimental part of study the carrion beetles were attracted into pitfall traps baited by mice carrion (*Mus musculus*) of different ages. This experiment was realized in forest habitat near Dobří (Central Bohemia, Příbram). The experiment was divided into two parts; first day, carrion beetles were attracted by a freshly killed mouse (M1) and a three days dead mouse (M3) without the presence of larvae of Diptera. The second day, carrion beetles were attracted by two days dead (M2) and four days dead mice (M4), in these two cases the presence of dipterous larvae was probable. Significant difference was discovered in the preferences of baits. Carrion beetles (species of burying beetles *Nicrophorus vespilloides*) preferred the older type of bait (M3/M4). During the second part of the experiment we included the forest specie of dung beetles *Anoplotrupes stercorosus*, which is also considered to be partly necrophagous and this species also preferred the older type of bait (M4).

Keywords: Coleoptera, Silphidae, preferences of carrions, infochemicals

Obsah

1. Úvod.....	10
1.1 Hlavní cíle bakalářské práce	11
2. Taxonomie čeledi Silphidae	12
2. Rozšíření	13
2.1 Zástupci čeledi Silphidae na území České republiky.....	15
3. Význam mrchožroutů v procesu dekompozice	16
4. Potravní preference	17
5. Ekologie a biologie mrchožroutovitých brouků.....	18
5.1 Ekologie podčeledi Silphinae.....	18
5.2 Ekologie podčeledi Nicrophorinae.....	18
5.3 Smyslová fyziologie čeledi Silphidae	20
5.3.1 Stavba tykadla	21
5.3.2 Stavba a funkce chemoreceptorů	22
5.4 Vyhledávání mršiny	24
5.5 Vnitrodruhová a mezidruhová konkurence.....	25
5.5.1 Potravní kompetice v rámci čeledi Silphidae.....	25
5.5.2 Kompetice rodu <i>Nicrophorus</i> s jinými taxony.....	26
5.5.3 Kompetice v rámci rodu <i>Nicrophorus</i>	27
6. Chemická ekologie čeledi Silphidae	28
6.1. Chemická komunikace	28
6.2. Uvolňování infochemikálií mršinou v různých stádiích	28
rozkladu.....	28
6.2.1 Analýza látek uvolňující se z mrtvolky laboratorní myši	29
6.2.2 Citlivost tykadel brouků rodu <i>Nicrophorus</i> na analyzované látky.....	31
6.3 Sexuální feromony rodu <i>Nicrophorus</i>	31
6.4 Chemické složení sekretu, kterým hrobařící ošetřují mršinu.....	32
7. Sukcese entomofauny na mršině.....	32
7.1 Průběh sukcese na mršině	33
8. Materiál a metodika.....	35
8.1 Design experimentu	35
8.2 Popis a rozmístění pastí.....	35
8.3 Skladování a determinace materiálu	36
8.4 Statistické zpracování dat.....	36

9. Popis zájmového území – Brdská vrchovina	37
9.1 Geomorfologie, geologie a půdní poměry	37
9.2 Klimatické podmínky	38
9.3 Vegetační kryt	39
9.4 Entomofauna	40
10. Výsledky	40
10.1 Souhrnné výsledky	40
10.2 Potravní preference	42
10.2.1 Vyhodnocení výsledků první části experimentu z 28. 6. 2011	42
10.2.2 Vyhodnocení výsledků druhé části experimentu z 29. 6. 2011.....	44
11. Diskuze.....	48
12. Závěr	51
13. Použitá literatura	52
14. Přílohy.....	63

1. Úvod

Zvolit si správně téma bakalářské práce pro mě nebylo vůbec jednoduché. Pokud má člověk opravdový zájem a přírodu, její ochranu a studium, obor ekologie mu nabízí nezměrné množství rozličných a velmi zajímavých témat.

Teprve na terénním cvičení v Běstvině mne blíže zaujalo studium řádu Coleoptera čeledi Silphidae. Zde jsem se dozvěděla, že tito brouci mají nezastupitelné místo ve fungování přírodních ekosystémů. Významně se totiž podílí na dekompozici a odstranění uhynulých těl živočichů, čímž zabraňují šíření patogenních organismů a s nimi spojených chorob. Některé druhy dále vynikají komplexně vyvinutým sociálním chováním, především pak rodičovskou péčí o potomstvo, jako je tomu v případě rodu *Nicrophorus*.

O ekologii a etologii této skupiny hmyzu bylo již sepsáno mnoho bakalářských a diplomových prací (Krejča 2008, Doležal 2008 nebo Rýzlerová 2009), proto bych se ráda zaměřila na určitý rys této čeledi. V této práci se budu zabývat potravními preferencemi mrchožroutovitých brouků (Coleoptera: Silphidae) zvláště rodu *Nicrophorus*, jehož zástupci vyhledávají malé mršiny ptáků a obratlovců jako potravní zdroj pro své potomstvo (Ratcliffe 1996, Scott 1998, Sikes 2008).

Bakalářskou práci jsem si záměrně zvolila experimentálního charakteru, protože jedním z předpokladů je i vlastní výzkum, který jsem si osobně chtěla vyzkoušet. Doufám, že moje práce nebude jen odrazem prací jiných autorů, ale třeba pomůže objasnit nové skutečnosti o této velmi zajímavé skupině hmyzu, případně položí nové otázky pro jeho další zkoumání.

1.1 Hlavní cíle bakalářské práce

Bakalářská práce experimentálního charakteru bude rozdělena na dvě části, a to na zpracování stručné rešerše z dostupných zdrojů a samostatnou výzkumnou část (terénní pokus v lesním biotopu).

Rešerše bude zaměřena na:

uvolňování chemikálií z mršin

jakým způsobem jsou mrchožroutovití brouci schopni rozkládající se mršinu najít

zda se liší preference mrchožroutovitých brouků u obou podčeledí

Cílem výzkumné části bude:

testovat potravní preference mrchožroutovitých brouků na vybrané lokalitě ve středních Čechách (lesní biotop) za pomoci dvou typů návnad: myš v počátečním stádiu rozkladu a myš tři dny v rozkladu, bez přítomnosti larev dvoukřídlého hmyzu

2. Taxonomie čeledi Silphidae

Čeď Silphidae je řazena do nadčeledi Staphylionidae podřádu Polyphaga. V rámci této nadčeledi prodělali mrchožroutovití složitý taxonomický vývoj.

Do této skupiny brouků byly dříve stavěny i dnes zcela samostatné čeledi Agyrtidae a Leioidae (Rattcliffe 1996). Stále nedostatečně vyjasněné je postavení Silphidae vůči čeledi Staphylinidae. V minulosti byla Silphidae uváděna jako podčeď Staphylinidae (Hatch 1927). Dnes jsou však obě čeledi považovány za blízce příbuzné (Lawrence & Newton 1982, Sikes 2005), což lze pozorovat na společné tendenci k redukci délky krovek, výskytu jednoduchých oček u podčeledí Lyrosominae a Omaliinae a na značné habituelní shodě mezi zástupci podčeledi Omaliinae a některými zástupci tribu Silphini (Šustek 1981, Sikes 2005). Naopak obě čeledi (Silphidae, Staphylionidae) jsou od sebe rozlišovány odlišným počtem blanitých tergítů (Staphylinidae: 2 blanité tergity, Silphidae: 3 – 4 blanité tergity) (Šustek 1981).

Čeď Silphidae lze rozdělit na dvě podčeledi Nicrophorinae a Silphinae (Silphinae se dále dělí na triby Silphini a Necrodini), které jsou s velkou pravděpodobností monofyletické (Dobler & Müller 2000).

Obě podčeledi se liší nejen z morfologického hlediska (např. Nicrophorinae mají zkrácené, na konci uťaté krovky s vyčnívajícími 4 – 5 abdominálními články, u Silphinae k podobné redukci nedochází), ale i způsobem chování (Šustek 1981, Sikes 2005). Larvy i dospělci Silphinae se stejně jako u podčeledi Nicrophorinae živí na mršinách obratlovců, které však nezahrabávají pod zem a nevyznačují se ani péčí o potomstvo. Naopak zástupci Nicrophorinae vyhledávají především menší mršiny, které pak zahrabávají pod zem jako potravu pro své budoucí potomstvo, o které později starostlivě pečují (Pukowski 1933, Milne & Milne 1976, Peck & Anderson 1985, Scott 1998).

2. Rozšíření

Ačkoliv je čeleď Silphidae poměrně malou čeledí a v současné době čítá přibližně 183 druhů řazených do 15 rodů (Sikes 2008), setkáme se se zástupci této čeledi po celém světě (Sikes 2005).

Těžiště jejich výskytu nalezneme v holarktické oblasti mírného a subpolárního pásma (Peck & Anderson 1985), která je pravděpodobně i místem jejich původu. Přesto jsou známy dva rody z podčeledi Silphinae: *Oxyelytrum* a *Ptomaphila*, u kterých se předpokládá, že se vyvinuli na zaniklém superkontinentu Gondwana (Peck & Anderson 1985, Sikes 2005 nebo Dobler & Müller 2000). V holarktické oblasti je známo přibližně 190 druhů, z toho 160 žije v oblasti palearktické, přičemž v Evropě se vyskytuje asi 50 druhů (Šustek, 1981). Méně jsou zástupci Silphidae rozšířeni v tropických oblastech jižní polokoule, kde je jejich konkurenceschopnost oslabena rychlým nástupem bakteriální dekompozice a mršina je velmi rychle obsazena masožravými brouky, mravenci a larvami dvoukřídlých (Peck & Anderson 1985).

Podčeleď Silphinae v současné době zahrnuje 12 popsaných rodů se 113 druhy rozšířených na všech kontinentech kromě Antarktidy (Sikes 2005). Rod *Oxyelytrum* expandoval na území Jižní Ameriky, zástupci asijského rodu *Diamesus* obydleli Austrálii, na jejímž území se můžeme setkat s dalším rodem *Ptomaphila* (Peck 2001a). Rody *Silpha* a *Thanatophilus* se kromě holarktické oblasti vyskytují i na území Jižní Afriky (Peck 2001 b).

Rozšíření podčeledi Nicrophorinae, čítající přibližně 65 druhů ve 3 rodech (*Nicrophorus*, *Ptomascopus* a *Eunecrophorus*), je mnohem užší a soustředí se převážně v mírném pásmu severní polokoule (Sikes 2005). Zatímco zástupci rodu *Nicrophorus* se z holoarktické oblasti dokázali rozšířit i na území severovýchodní Asie, Nové Guiney, severní Afriky, Karibských ostrovů a horských oblastí Severní Ameriky, rody *Eunecrophorus* a *Ptomascopus* jsou vázány výhradně na území Asie (Sikes 2001).

Růžička (1993, 2005b) uvádí, že se v České republice vyskytuje 24 druhů čeledi Silphidae z toho 9 druhů je zastoupených rodem *Nicrophorus*.

Tab. 1: Přehled rozšíření čeledi Silphidae (Sikes 2008).

Family Silphidae Latreille, 1807	15 genera, 183 species
<u>Subfamily Silphinae Latreille, 1807</u>	12 genera, 111 species
<i>Aclypea</i> Reitter, 1884	13 species, Holarctic
<i>Dendroxena</i> Motschulsky, 1858	2 species, Eurasia
<i>Diamesus</i> Hope, 1840	2 species, Asia, Australia
<i>Heterosilpha</i> Portevin, 1926	2 species, West Nearctic
<i>Heterotemna</i> Wollaston, 1864	3 species, Africa: Canaries
<i>Necrodes</i> Leach, 1815	3 species, Holarctic
<i>Necrophila</i> Kirby and Spence,	17 species, Holarctic
Subgenus: <i>Necrophila</i> Kirby & Spence, 1828	
<i>Eusilpha</i> Semenov-Tian-Shanskij, 1890	
<i>Calosilpha</i> Portevin, 1920	
<i>Deutosilpha</i> Portevin, 1920	
<i>Chrysosilpha</i> Portevin, 1921	
<i>Oiceoptoma</i> Leach, 1815	9 species, Holarctic
<i>Oxelytrum</i> Gistel, 1848	8 species, SW Nearctic/Neotropical
<i>Ptomaphila</i> Kirby & Spence, 1828	3 species, Australia, New Guinea
<i>Silpha</i> Linnaeus, 1758	25 species, Eurasia, Africa
Subgenus: <i>Silpha</i> Linnaeus, 1758	
<i>Phosphuga</i> Leach, 1817	
<i>Ablattaria</i> Reitter, 1884	
<i>Thanatophilus</i> Leach, 1815	24 species, Holarctic & Africa, Madagascar
<u>Subfamily Nicrophorinae Kirby, 1837</u>	3 genera, 72 species
<i>Eonecrophorus</i> Kurosawa, 1985	1 species, Nepal
<i>Ptomascopus</i> Kraatz, 1876	3 species, Asia
<i>Nicrophorus</i> Fabricius, 1775	68 species, Holarctic, N Africa, S America

2.1 Zástupci čeledi Silphidae na území České republiky

Na území České republiky se vyskytuje 24 druhů čeledi Silphidae (Příloha č. 1 a 2). Současné rozšíření mrchožroutovitých brouků i jejich ekologické nároky většiny z nich jsou poměrně dobře známé, protože se jedná zejména o brouky větších rozměrů. Dalším důvodem je i snadný kvalitativní sběr u nekrofágních druhů, kteří jsou lákáni pomocí zemních padacích pastí s návnadou (Růžička 2005b).

Dále je uveden přehled zástupců jednotlivých rodů na našem území dle Růžičky 1993, 2005b a dle Růžičky & Schneidera 2004. Devět druhů (38% z celkového počtu) je zařazeno do jednotlivých kategorií Červeného seznamu ČR (Růžička 2005b).

Silphidae Latreille, 1806

Silphinae Latreille, 1806

Silphini:

Ablattaria Reitter, 1885

laevigata (Fabricius, 1775)

druh zranitelný (VU)

Thanatophilus Leach, 1815

dispar (Herbst, 1793)

pro území ČR vymizelý (RE)

rugosus (Linnaeus, 1758)

sinuatus (Fabricius, 1775)

Aclypea Reitter, 1885

opaca (Linnaeus, 1758)

souverbii (Fairmaire, 1848)

druh ohrožený (EN)

undata (Muller, 1776)

druh zranitelný (VU)

Phosphuga Leach, 1817

atrata atrata (Linnaeus, 1758)

Silpha Linnaeus, 1758

carinata (Herbst, 1783)

obscura obscura (Linnaeus, 1758)

tristis (Illiger, 1798)

tyrolensis (Laicharting, 1781)

druh téměř ohrožený (NT)

Dendroxena (Xylodrepa) Thomson, 1859

quadrimaculata (Scopoli, 1771)

Necrodini:

Necrodes Leach, 1815

littoralis (Linnaeus, 1758)

Oiceptoma Leach, 1815

thoracica (Linnaeus, 1758)

Nicrophorinae Latreille, 1806

<i>Nicrophorus</i> Fabricius, 1775	<i>investigator</i> (Zetterstedt, 1824)
<i>antennatus</i> (Reitter, 1885)	<i>sepultor</i> (Charpentier, 1825)
druh zranitelný (VU)	druh téměř ohrožený (NT)
<i>interruptus</i> (Erichson, 1837)	<i>vespillo</i> (Linnaeus, 1758)
<i>germanicus</i> (Linnaeus, 1758)	<i>vespilloides</i> (Herbst, 1748)
druh zranitelný (VU)	<i>vestigator</i> (Ferschel, 1807)
<i>humator</i> (Olivier, 1790)	druh zranitelný (VU)

3. Význam mrchožroutů v procesu dekompozice

Dekompozice je nezbytný přírodní proces, který zajišťuje opětovné navrácení organického materiálu ve formě nejjednodušších anorganických látek zpět do ekosystému, kde je tento materiál opět využíván producenty a konzumenty, kteří se později sami stávají předmětem dekompozice (Kočárek 2001a). Mrchožroutovití brouci se podobně jako jiný nekrobiontní hmyz účastní tohoto uzavřeného cyklu a tím hrají důležitou roli ve fungování celého ekosystému (Peck 1990, Anderson & Peck 1985, Ratcliffe 1996, Archer 2003). Dekompoziční proces je ovlivněn sezóností, teplotou, počasím, velikostí mršiny a mnoha dalšími faktory, které sekundárně ovlivňují i přítomnost a složení nekrobiontního hmyzu na rozkládající se mršině (Ratcliffe 1996, Kočárek 2001a). Kočárek (2001a) uvádí, že pokud je zamezen přístup nekrobiontního hmyzu, dekompozice probíhá výrazně pomaleji, celkové zbytky po dekompozici jsou vyšší a dekompozice často směřuje k mumifikaci těla.

Mrchožroutovití brouci též odklizením uhynulých živočichů z půdního povrchu omezují šíření choroboplodných zárodků, z čehož vyplývá jejich hygienický a epidemiologický význam. Tento význam se zvyšuje zvláště u uhynulých, nemocných zvířat. Dospělí jedinci rodu *Nicrophorus* se živí larvami much přítomných na mršině, čímž také přispívají k hygienickým procesům probíhajícím v přírodě (Šustek 1981).

4. Potravní preference

Čeď Silphidae z hlediska potravních preferencí lze rozdělit do čtyř trofických skupin.

V první skupině nalezneme **predátory**, kteří si zachovali původní masožravost (Šustek 1981). *Dendroxena quadrimaculata* (mrchožrout housenkář) loví housenky motýlů a bource morušového (*Bombyx mori*) v korunách listnatých stromů (Alexandrowicz & Komosinski 2005). *Ablattaria laevigata* a *Phosphuga atrata* a někteří zástupci rodu *Silpha* jsou predátory malých měkkýšů (Sikes 2005, Šustek 1981). Nelétavé druhy z podčeledi Silphinae se živí drobnými bezobratlými v půdě (Ikeda et. al. 2007)

Druhou skupinu tvoří brouci **omnivorní** (všežraví), které u nás reprezentují čtyři druhy rodu *Silpha* (Růžička 2005b). Tito brouci se živí jednak lovem drobných členovců žijících v půdě, či mrtvými těly drobných uhynulých živočichů. Někteří z nich přijímají i rostlinou potravu (Šustek 1981).

Třetí skupinu tvoří výhradně nebo téměř výhradně brouci **nekrofágní**. Radíme sem druh *Necrodes littoralis*, který preferuje především velké mršiny. Naopak na menší mršiny jsou lákáni druhy *Ociceptoma thoracicum*, *Thanatophilus rugosus* a *T. sinuatus*.

Larvy devíti druhů rodu *Nicrophorus* žijící v ČR jsou striktně nekrofágní (Růžička 2005b), zatímco imaga jsou částečně karnivorní a živí se larvami dvoukřídlého hmyzu vyskytujícího se na mršinách (Šustek 1981, Růžička 2005b, Ratcliffe 1996, Sikes 2005). Nekrofágní bývají pouze samice v době krmení larev (Šustek 1981). *N. germanicus* se často vyskytuje pod koňským trusem, kde požívá chrobáky a jejich larvy. *N. vespillo* dle Nováka (1961, 1962) ničí v polních entomocenázách mandelinku bramborovou (*Leptinotarsa decemlineata*) a v laboratorních podmínkách bylo dokázáno, že je schopný se živit i býložravě. Imága druhu *N. vespilloides* loví larvy dvoukřídlého hmyzu nejen na mršinách ale často i na hnijících houbách (Pukowski 1933).

Čtvrtou skupinu tvoří výhradně **fytofágní** druhy rodu *Aclypea*, kteří se živí rostlinami jako například řepou (*Beta vulgaris*) (Šustek 1981, Sikes 2008).

5. Ekologie a biologie mrchožroutovitých brouků

5.1 Ekologie podčeledi Silphinae

V porovnání s brouky z podčeledi Nicrophorinae máme o ekologii a biologii podčeledi Silphinae poměrně málo informací (Ratcliffe 1996, Ikeda et al. 2007, Anderson & Peck 1985). Tito brouci se specializují přednostně na velké mršiny (> 300 g) (Peck 1990), na které nalétávají brzy po začátku (Šustek 1981, Anderson 1982) nebo během střední fáze rozkladu (Hoback 2004). Narozdíl od brouků z podčeledi Nicrophorinae se zástupci z podčeledi Silphinae neprojevují rodičovskou péčí o potomstvo. Mršina pro tyto brouky představuje jednak potravní zdroj, kdy se imága živí na rozkládajících se tkání, a též vhodné místo k reprodukci (Ratcliffe 1996, Sikes 2005 nebo Ikeda et al. 2008). Samičky po kopulaci se samci, která se odehrává na mršině, nakladou vajíčka blízko mrtvolky nebo přímo pod ní a o snůšku se již dále nestarají (Anderson 1982, Šustek 1981, Sikes 2005). Larvy se líhnou během 4 - 5 dnů a živí se stejně jako dospělci rozkládajícím se masem na mršině (Anderson 1982).

Různá reprodukční strategie obou podčeledí se projevuje i v odlišné morfologické stavbě larev. Zatímco larva hrobaříka, která prodělává svůj vývoj v podzemní kryptě, má hřbetní sklerity malé a tvar těla je spíš válcovitý (Růžička 1992), larva z podčeledi Silphinae je uzpůsobená nepříznivým podmínkám vnějšího prostředí uvnitř mršiny zploštělým a silně sklerotizovaným tělem (Šustek 1981, Sikes 2008).

5.2 Ekologie podčeledi Nicrophorinae

Ekologie a biologie Nicrophorinae je poměrně velmi dobře prostudovaná. Prvotně se rodem *Nicrophorus* podrobněji zabývala polská entomoložka Pukowski (1933). Ve světě se problematice hrobaříků věnoval např. Milne & Milne (1976), Eggert & Müller (1989), Eggert (1991, 1992), Scott (1998), Sikes (2005, 2008). Americkými druhy hrobaříků se intenzivně zabývá Trumbo (např.: 1990a, 1990b, 1992, 1994...atd.), Ratcliffe (1996) Raithel et al. (2006), Schnell et al. (2008) nebo Crawford & Hoagland (2010). V České republice se ekologii hrobaříků věnoval Novák (1961, 1962), Petruška (1964, 1975), Šustek (1981), Špicarová (1966, 1969,

1971, 1972, 1982), Růžička (1992, 1993, 1994, 2005a), Kočárek & Benko (1997), Kočárek & Roháčová (2001), Kočárek (2001a, 2001b) a další.

Hrobařici se na rozdíl od zástupců podčeledi Silphinae vyznačují komplexně vyvinutou biparentální péčí o potomstvo, která je v rámci řádu Coleoptera velmi ojedinělá (Milne & Milne 1976, Ratcliffe 1996, Scott 1998, Sikes 2008). Brouci vyhledávají pomocí chemoreceptorů umístěných na tykadlech malé mršiny obratlovců např. ptáků či hlodavců, které následně pohřbívají pod zem jako potravu pro své budoucí potomstvo (Pukowski 1933, Milne & Milne 1976, Trumbo 1990b, Scott 1998, Sikes 2005). Na velkých mršinách se setkáváme především s nedospělými jedinci, kteří se zde živí larvami dvoukřídlého hmyzu (Wilson & Knollenberg 1984, Matuszewski et al. 2008). Z hlediska reprodukce nejsou velké mršiny pro hrobařiky atraktivní, protože je brouci nedokáží včas pohřbít, a tak jsou velmi rychle obsazeny kompetitory různých druhů (Trumbo 1990a, Eggert & Müller 1992).

Jakmile hrobařik narazí na mršinu, okamžitě začne zkoumat její velikost a podklad, na kterém mrtvolka leží. Pokud je půda k zahrabání zdechlina nevhodná, vydávají se brouci do nejbližšího okolí hledat příhodnější místo (Milne & Milne 1976, Scott & Traniello 1989). Všechny druhy hrobařiků dokáží přemístit mršinu do 100 g pomocí svých šesti silných nohou (Milne & Milne 1976). Rychlost přesunu se pohybuje kolem jednoho metru za hodinu a hrobařici jsou v této činnosti schopni vytrvat i několik hodin. Je-li však podklad pod mrtvolkou vhodný, brouci se okamžitě pouští do pohřbívání mršiny na místě (Ratcliffe 1996).

Čato je mršina objevena více brouky stejného pohlaví současně (Pukowski 1933, Müller et al. 1998, Steiger et al. 2009). V tento okamžik hrobařici projevují několik odlišných reprodukčních strategií. Jestliže je mršina dostatečně velká, dokáže několik samic a sameců spolupracovat a o potomstvo se starat společně (Trumbo 1992, Scott 1998). Na velkých mršinách se může zdárně vyvinout větší počet larev a skupina hrobařiků je schopna lépe čelit konkurenčnímu tlaku (Trumbo 1992). Hrobařici však přednostně vyhledávají malé mršiny ptáků a savců, kterou v závěru obhájí nejsilnější pár (Müller et al. 1998).

Pohřbívání trvá přibližně 5 – 8 hodin (Příloha č. 3) (Ratcliffe 1996, Scott 1998), přičemž větší druhy pohřbívají mršiny hlouběji (až do hloubky 60 cm), oproti druhům menším (Sikes 2008). Pokud je mršina zahrabána dostatečně hluboko, hrobařici z mrtvolky odstraní chlupy nebo peří, následně přitlačí končetiny

k mrtvému tělu a vytvoří tak z mršiny kouli, která bude sloužit jako potravní zdroj budoucímu potomstvu. Poté je hotová koule potřísněna antibakteriálním sekretem, který zabrání dalšímu rozkladu (Berdela et al. 1994, Woodard 2006, Rozen et al. 2008). Během procesu pohřbívání se brouci kolem koule snaží vytvořit pohřební kryptu, která poslouží snůšce jako dobře chráněné útočiště proti nepříznivým vlivům vnějšího prostředí (Milne & Milne 1976, Ohkawara et al. 1998, Scott 1998, Sikes 2008). Budování a příprava potravní koule trvá přibližně 12 – 48 hodin (Novák 1961).

Po dokončení pohřbu sameček většinou kryptu opouští, zatímco samička naklade 10 – 50 vajíček do malé komůrky, kterou vyhloubila nad nebo v blízkosti potravní koule (Ratcliffe 1996, Ohkawara et al. 1998, Sikes 2008). V některých případech však sameček setrvává v kryptě až do vylíhnutí larev, případně i déle a pomáhá samičce v péči o potomstvo. Tímto jevem se podrobněji zabýval např. Fetherson et al. (1990), Trumbo 1991, Müller et al. (1998), Scott (1998) a další.

V další fázi příprav samička střídavě vyhlodává v potravní kouli kuželovité otvor a čistí a pečuje o vajíčka (Šustek 1981). Zárodečný vývoj trvá přibližně 6 – 8 dní (Scott 1998). Následně se z vajíček líhnou malé larvy, které samička pomocí stridulace láká na vrchol potravní koule (Schumacher 1973), kde dochází ke krmení (Eggert & Müller 1992, Eggert et al. 1998) (Příloha č. 3). Pokud je snůška příliš velká na to, aby se úspěšně vyvinula, rodiče během prvních 24 hodin zabíjí menší larvy, čímž zvyšují šance jednotlivců na zdárný vývoj (Špicarová 1973, Otronen 1988, Trumbo 1990b).

5.3 Smyslová fyziologie čeledi Silphidae

V této kapitole se budeme zabývat především fyziologií smyslových orgánů, které zajišťují schopnost mrchožroutovitých brouků vyhledávat v prostoru potravní zdroje.

Při vyhledávání potravy se brouci orientují především pomocí čichových orgánů - tykadel. Ty v říši hmyzu představují nejen orgány čichu, ale v některých případech i chuti a hmatu (Reichholf-Riehmová 1997). Hmyz jimi například dokáže detekovat i změny teploty v okolí, či obsah oxidu uhličitého ve vzduchu (Keil 1999).

Pachy a chuti registruje hmyz na úrovni molekul, které pronikají drobnými póry dovnitř senzil chemických čidel a dráždí zde výběžky (dendrity) smyslových

buněk (Papáček et al. 2000). Čichové receptory však často neslouží jen k vyhledávání vhodného potravního zdroje, ale hrají též důležitou roli ve vnitrodruhové i mezidruhové komunikaci, která je založena na vnímání určitých specifických látek tzv. semiochemikálií (Dicke & Sabelis 1988, Reinhard 2004). Mezi semiochemikálie řadíme například sexuální feromony, na které jsou čichové orgány zvláště citlivé. U samců tak mohou tykadla dosahovat i velmi složité stavby (hřebenitá, listovitá apod.), čímž efektivně zvětšují povrch a schopnost registrovat i látky ve velmi nízkých koncentracích (Reichholf-Riehmová 1997).

Deither (1947) podrobně studoval roli, kterou hraje tykadlo při vyhledávání mršín u několika druhů rodu *Nicrophorus* (*N. tomentosus* a *N. vespilloides*) a rodu *Silpha* (*S. noveboracensis* a *S. americana*). Během svého experimentu chytal zástupce čeledi Silphidae do pastí s návnadou a následně jim amputoval jedno či obě tykadla, případně pouze několik posledních segmentů. Brouky posléze vypouštěl v dostatečném odstupu od pastí zpět do okolí. Během experimentu bylo zjištěno, že 60 % brouků s jedním amputovaným tykadlem bylo schopno i s následným defektem návnadu opět vyhledat. Naopak brouci, kterým byla odstraněna obě tykadla, se po následném vypuštění již do pastí nezachytili. Zajímavý výsledek byl zaznamenán u brouků, jimž bylo odstraněno pouze několik posledních segmentů na obou tykadlech zároveň (1-10). V mnoha případech jejich schopnost vyhledat opět návnadu výrazně poklesla, a to především v porovnání s brouky, kterým bylo ponecháno při vyhledávání návnady pouze jedno úplné tykadlo.

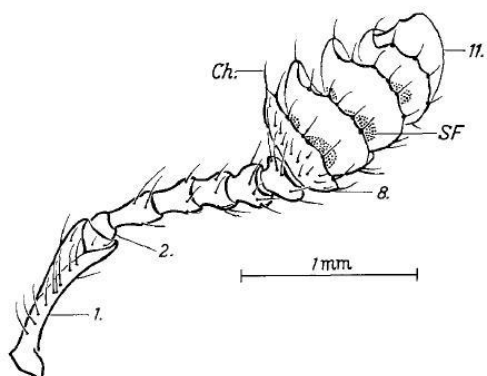
5.3.1 Stavba tykadla

Zástupci čeledi Silphidae mají tykadla ve tvaru paliček (tzv. paličkovitá tykadla), která jsou zvláště pro rod *Nicrophorus* velmi typická a často jejich zabarvení hraje roli při určování jednotlivých druhů. Naopak u podčeledi *Silphinae* nejsou paličky tak znatelně vyvinuté.

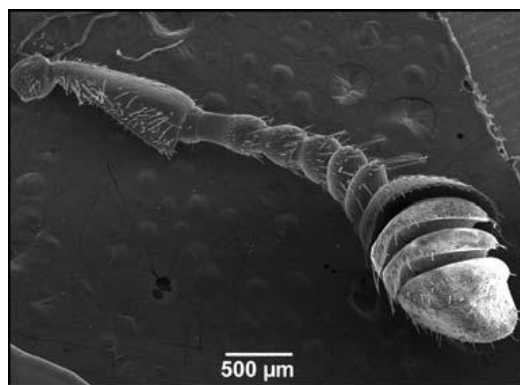
Tykadlo můžeme rozdělit na tři samostatné části. Bazální segment je tvořen tzv. výčnělkem (*scapus*), který je k hlavě připevněn elastickou membránou a 4 svaly, které umožňují pohyb tykadla. Druhý článek tykadla se nazývá *pedicellus* a jeho pohyblivost je zajištěna dvěma svaly. Často je na něm vyvinut Johnstonův smyslový orgán vnímající vlnění. Třetí a nejdůležitější část tykadla je tzv. *flagellum*, jehož početné segmenty pokrývá největší množství senzil. Články tvořící *flagellum* nejsou

podporovány žádnými svalovými orgány a jejich pohyb zajišťují výše zmíněné části tykadla, především pak pedicellus (Keil 1999).

Tykadlo mrchožroutovitých brouků (Obr. č. 1 a 2) je tvořeno 11 segmenty (1.s. - scapus, 2.s. - pedicellus, 3. - 11.s - flagellum), přičemž čtyři poslední zploštělé články tvoří tykadlový kužel (club), na jehož posledních třech segmentech (lamelách) se soustředí největší množství senzil (Boeckh 1962). Deither (1947) dokázal, že pokud došlo k odstranění všech tří posledních článků na tykadlech, žádný z poškozených brouků se již do pastí s návnadou nezachytil. Na druhou stranu jedinci, jimž byla amputována obě tykadla, byli stále schopni do určité vzdálenosti (cca 70 cm) pach mršiny zaznamenat a nalézt ji. Vysvětlení nám podávají čichové receptory, které se v menším množství nalézají na konci makadel brouků a slouží k vnímání pachových látek na krátké vzdálenosti.



Obr. 1: Znárodnění paličkovitého tykadla hrobařika (Boeckh 1962).



Obr. 2: Tykadlo hrobařika pod mikroskopem (Kalinová et al. 2009).

Vyvětlivky: 1 – scapus, 2 – pedicellus, 2 – 11 flagellum, CH – senzila *chaetica*, SF – senzilová políčka

5.3.2 Stavba a funkce chemoreceptorů

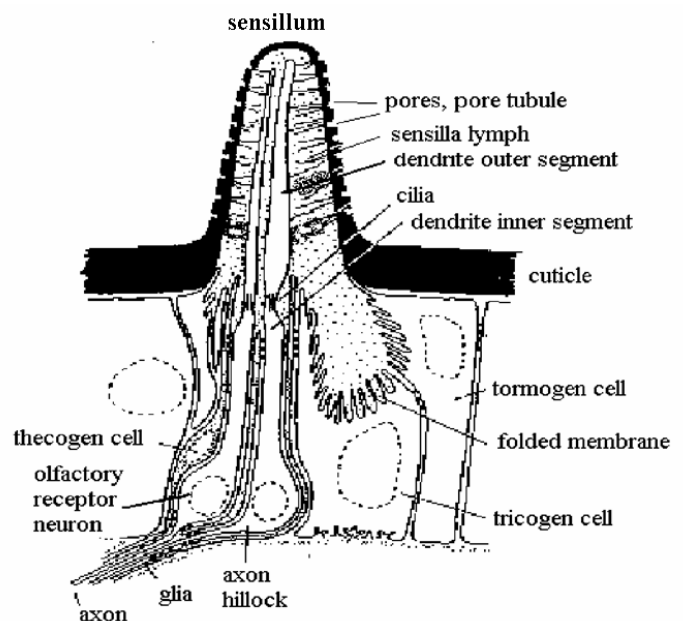
Typickým hmyzím chemoreceptorem je čichová senzila, která bývá soustředěna do podoby dutých chlupovitých výběžků vybíhajících z kutikuly (hairs) (Schneider 1969, Gullan & Cranston 2000, Bruyne & Baker 2008), destiček (plantes) či útvarů podobným chuťovým pohárkům (Huotari 2004). Schneider (1969) popisuje čtyři typy senzil:

- tlustostěnnou vlasovou senzilu – *trichodea* (můry)
- kratší tenkostěnnou vlasovou senzilu – *basiconica*

- senzila *coeloconica* (motýli, blanokřídlný hmyz)
- senzila *placodea* (včely)

Všechny chemoreceptory mají v podstatě stejnou morfologickou stavbu. Každá senzila je opatřena jedním, častěji velkým počtem otvorů tzv. pórů, kterými dovnitř pronikají molekuly příslušné látky (Obr. č. 3) (Gullan & Cranston 2000). Póry vedou do vnější komůrky, která je zpravidla vyplněná tekutinou a navazuje na dendritickou komůrku obsahující dendrity čichové nervové buňky (*ORN – olfactory receptor neurons*) (Pfaffmann 1970). Dendrit každého bipolárního neuronu (ORN) je umístěn pod kutikulou (*dendrite inner segment*) a nad úroveň kutikuly vybíhá pouze několika smyslovými vlákny (*dendrite outer segment*). Cilie jsou umístěny v ochranné kutikulární pochvě chlupovitého výběžku, která je produkována okrajovými termogenními a trichogenními buňkami (*tormogen and tricogen cells*) (Schneider 1969).

Pachové látky pronikají do senzily póry a jsou okamžitě inaktivovány navázáním na speciální bílkovinu v tekutině, která podráždí příslušná smyslová vlákna (Gullan & Cranston 2000). Nervová buňka uvnitř senzily pak převede (transformuje) informaci o kvalitě, síle a složení látky do elektrické odpovědi, která se šíří prostřednictvím akčního potenciálu do centrální nervové soustavy (CSN) (Schneider 1969, Pfaffmann 1970). Hmyzí tykadlo může být pokryto i několika tisíci senzily, přičemž každá senzila může obsahovat jeden, ale i několik smyslových neuronů (Pfaffmann 1970).



Obr. 3: Obecné znázornění čichové senzily hmyzu (Keil 1999)

Tykadla mrchožroutovitých brouků z rodu *Nicrophorus* jsou pokryta dvěma základními typy senzily: tlustostěnnou vlasovou senzily – *sensillum basiconicum*, která vystupuje z hypodermis v podobě kužele (cones) (Boeckh 1962) a *sensillum coelosphaericum*, která je narozdíl od předchozí senzily tvořena váčkem

zabudovaným do kutikuly a z pokožky hmyzu výrazně nevyčnívá (Příloha č. 4). Tento typ senzily pokrývá především termální segment tykadla (Ernst 1972) a při jeho odstranění se značně snižuje schopnost daného jedince vyhledat potravu (Diether 1947). Tento typ senzily je zvláště citlivý k vnímání sirných sloučenin, uvolňujících se z mrtvých těl malých obratlovců, i jiných látek (Kalinová et al. 2009). Na tykadlech mrchožroutovitých brouků se můžeme setkat i s jinými typy senzily, jako například s tlustostěnnou vlasovou senzilou typu *trichodea*, tenkostěnnou vlasovou senzilou typu *chaetica* a dalšími (Dethier 1947).

5.4 Vyhledávání mršiny

Brouci nalétávají na mrtvolu krátce po smrti živočicha, přičemž nálet je nejintenzivnější na začátku rozkladu a trvá až do jeho pokročilého stádia (Šustek 1981, Scott 1998). Jak už bylo popsáno výše, mrchožroutovití nalétávají téměř výhradně na těla, která alespoň zčásti podléhají bakteriálnímu rozkladu. Na mrtvoly, které podléhají zmýdelnění nebo mumifikaci nalétávají jen výjimečně (Likovský 1967).

Hrobařící vyhledávají potravu tak, že čile létají prostorem, přičemž často mění směr letu, dokud nezachytí příznivou pachovou stopu. Vrchol denní aktivity většiny druhů spadá do večerních a nočních hodin. Přes den se často ukrývají v půdě nebo v travnatých porostech a se vztyčenými tykadly čekají na závan vzduchu, který jim přinese zápach mršiny (Pukowski 1933, Novák 1961).

Schopnost letu je pro mrchožroutovité brouky zvláště důležitá, protože jim umožňuje rozptýlit se po okolí, a znásobit tak možnost lokalizovat mršinu dříve než konkurence (Ikeda et al. 2010). Ohkawara (1991) dokázal, že větší druhy mají tendence létat ve vyšších výškách nad zemí než jedinci menších druhů. Petruška (1964) se zabýval pohyblivostí mrchožroutů v polních biotopech. Z jeho studie můžeme usuzovat, že robustnější druhy (*N. germanicus*), kteří se specializují na větší mršiny, dosahují vyšší pohyblivosti a překonávají mezi mršinami větší vzdálenosti než menší druhy (*N. vespillo*). Vzdálenost, z které jsou mrchožroutovití brouci lákáni na mršinu, nepřesahuje u rodu *Tanatophilus* 500 metrů, u zástupců rodu *Nicrophorus* se pohybuje kolem 1000 metrů, za příznivých podmínek dosahuje i 4 - 5 km.

Mršina představuje v přírodě krátkodobý, nepravidelně rozmístěný zdroj podléhající vysoké kompetici (Pukowski 1933, Petruška 1964, Ikeda 2010,) a úspěšné nalezení takového zdroje záleží na mnoha faktorech. Willson & Knollenberg (1984) uvádí jako důležité činitele: teplotu, individuální schopnost jedince vyhledat mršinu, reprodukční stav, hustotu a rozmístění konkurenčních druhů i jedinců vlastního druhu. Petruška (1964) například pozoroval, že *N. vespillo* se během jeho pokusů v polních biotopech vyhýbal pastem s návnadou, které již byly obsazeny robustnějším druhem *N. germanicus*.

Důležité jsou i vnější klimatické podmínky ovlivňující samotnou mršinu a tedy i zápach, který emituje do okolí (Petruška 1964). Na koncentraci sirných sloučenin například působí tlak nasycených par nad rozkládající se mrtvolkou (Podskalská et. al 2009). Důležitou roli hraje též směr převládajících větrů a překážky v terénu, které ovlivňují ventilaci vzduchu (Petruška 1964 nebo 1976).

5.5 Vnitrodruhová a mezidruhová konkurence

Vnitrodruhová a mezidruhová konkurence zcela zásadně ovlivňuje preference mršin u mrchožroutovitých brouků a nutí druhy vytvářet si vhodné adaptace nebo strategie, které jim umožňují přežít v silném konkurenčním prostředí.

Intenzivní kompetici o potravní zdroj snižuje především časová a prostorová izolovanost (Šustek 1981). Jednotlivé druhy často preferují různá stanoviště (volná krajina, lesní biotopy), upřednostňují mršiny různých velikostí či v různém stádiu rozkladu, vyznačují se odlišnou cirkadiální aktivitou a fenologií (Milne & Milne 1976, Šustek 1981, Ratcliffe 1996, Scott 1998, Kočárek 2001b).

5.5.1 Potravní kompetice v rámci čeledi Silphidae

Potravní konkurenci mezi podčeledí Nicrophorinae a Silphinae snižuje preference různě velkých mršin. Hrobařici se specializují na malé mršiny, především hlodavce a ptáky (< 300 g, obvykle však menší než 100 g), kteří jim slouží k rozmnožování (Pukowski 1933, Trumbo 1992, Ikeda et. al. 2006, Rozen et al. 2008, Sikes 2008). Zástupci podčeledi *Silphinae* naopak preferují větší mršiny (> 300 g) (Peck 1990, Ratcliffe 1996, Sikes 2005), které představují dostatečný zdroj potravy pro velký počet brouků, a tedy i potenciálních reprodukčních partnerů.

Dalším činitelem, který ovlivňuje konkurenční vztahy mezi oběma podčeleděmi, je preference mršin v různém stádiu rozkladu. Hrobařici nalétávají na mršinu již krátce po smrti živočicha a živí se larvami dvoukřídlého hmyzu. Naopak jedinci podčeledi *Silphinae* preferují mršiny ve středním stádiu rozkladu, kdy se larvy much stihnou vyvinout a opustit zdechlorinu dřívě, než se vylíhnou larvy brouků (Anderson 1982, Kočárek 2001a).

5.5.2 Kompetice rodu *Nicrophorus* s jinými taxony

Velký problém představují pro hrobařiky larvy dvoukřídlého hmyzu, které se živí na rozkládajících se tkáních, a znehodnocují tak mršinu pro budoucí potomstvo (Springett 1968, Trumbo 1990a, Scott 1998).

Hrobařici se proti přímé kompetici brání pohřbíváním mršiny pod zem, přičemž dospělci ničí vajíčka a larvy již na mršině přítomné (Anderson 1982, Scott 1998). Zajímavé mutualistické vztahy byly sledovány mezi hrobařiky a roztoči rodu *Poecilochirus* (Mesostigmata: Parasitidae) (Baker & Schwarz 1997, Schwarz & Koulianos 1998). Roztoči jsou hrobařiky přenášeni na mršiny, kde se živí na vajíčkách a malých larvách much. I v případě, kdy je mršina pohřbena pod zem, pokračují roztoči v požívání vajíček, a tak napomáhají úspěšnému vývinu larev hrobařiků v kryptě. Zvláštní význam pak mají roztoči pro hrobařiky, kteří zahrabávají mršiny jen mělce pod zem a přístup dvoukřídlému hmyzu tak není plně zamezen (Springett 1968). Laboratorní výzkumy však nasvědčují, že přínos roztočů je spíše minimální (Wilson & Knollenberg 1987) a některé druhy dokonce predují na samotných vajíčkách hrobařiků (Scott 1998).

Částečně je konkurence s dvoukřídlým hmyzem eliminována odlišnou denní aktivitou. Většina druhů hrobařiků se vyznačuje krepuskulární (vázané na stmívání) či nokturální (noční) aktivitou, zatímco dvoukřídlý hmyz je vázaný především na denní světlo (Ratcliffe 1996). Během jarního a podzimního období, kdy jsou večery příliš chladné, nalétávají brouci na mršiny i během poledních hodin (Kočárek 2001b).

5.5.3 Kompetice v rámci rodu *Nicrophorus*

Pokud samec hrobaříka objeví mršinu, okamžitě vypouští do okolí sexuální feromon lákající samičku (Pukowski 1933, Eggert & Müller 1989a, 1989b). Samička, která je k mršině přilákána, akceptuje svého budoucího partnera aniž by došlo k námluvám, kopulaci však odkládá do té doby než pár ukryje mršinu pod zem (Milne & Milne 1976). Pokud mršinu náhodou objeví další hrobařík, dochází mezi samci či samicemi k ostrým střetům a slabší jedinec je z mršiny nekompromisně odehnán (Ratcliffe 1996, Müller et al. 1998).

Častěji je však mršina objevena více hrobařiky současně. V tomto případě se brouci snaží mrtvolku okamžitě pohřbít. Děje se tak neorganizovaně a mezi hrobařiky dochází k neustálým střetům a vzájemnému napadání (Šustek 1981, Otronen 1988). Větší a silnější jedinci vytlačují jedince menší a následně zabíjí jeho potomstvo, případně se snaží znovuoplodit samičku (Pukowski 1933, Šustek 1981, Otronen 1988, Trumbo 1990a, 1994). Na zahrabávání se většinou podílí více samců, ze samic pouze jediná, která dokázala odrazit ostatní samice. Tento fakt dokazuje ostřejší konkurenci mezi samicemi (Wilson & Fudge 1984).

Postupem času ovládne mršinu nejsilnější pár (Pukowski 1933, Wilson & Fudge 1984, Wilson et al. 1984, Otronen 1988, Scott 1998, Sikes 2005, 2008). Scott (1998) uvádí, že často se neúspěšný hrobařík zdržuje poblíž mršiny a čeká na možnost se spářit, či naklást na mršinu vlastní vajíčka.

Dokonce i po samotném pohřbení mrtvolky do země může dojít k objevení a zabrání mršiny jinými hrobařiky (Pukowski 1933, Trumbo 1990a, 1991).

V mezidruhové konkurenci většinou vítězí robustnější druhy nad druhy menšími (Pukowski 1933, Wilson & Fudge 1984, Wilson et al. 1984, Otronen 1988, Ohkawara et al. 1998). Můžeme tedy předpokládat, že u menších druhů hraje výraznější roli mezidruhová kompetice nad vnitrodruhovou, přičemž u větších druhů tomu je naopak (Ohkawara 1998). V našich podmínkách *N. germanicus* vytlačuje z mršin jedince *N. vespillo*, zatímco tento druh často vítězí nad *N. antennatus*. *N. sepultor* je v boji o mršinu úspěšnější než *N. interruptus* (Pukowski 1933, Novák 1961).

Mezidruhová konkurence je u hrobařiků omezována jednak odlišnou volbou biotopů a jednak rozdílnou dynamikou populací během roku. Této problematice se podrobně věnují: Wilson & Fudge 1984, Wilson et al. 1984, Trumbo 1990a, Ohkawara et al. 1998).

6. Chemická ekologie čeledi Silphidae

6.1. Chemická komunikace

Hmyz komunikuje především na základě emitace a recepce chemických podnětů tzv. chemické komunikaci. Chemická komunikace v rámci i mezi druhy slouží nejen ke komunikaci mezi pohlavími za účelem rozmnožování, ale též za účelem vyhledávání potravy, při boji v rámci vnitrodruhové i mezidruhové konkurence (Greenfield 2002). Látky, které zprostředkovávají komunikaci mezi jedinci nazýváme infochemikálie (semiochemikálie) (Dicke & Sabelis 1988, Greenfield 2002, Hoskovec 2000, Reinhard 2004), a lze je rozčlenit do dvou skupin. Do první skupiny řadíme *feromony*, které zajišťují komunikaci v rámci druhu mezi oběma pohlavími. Do druhé skupiny patří tzv. *allelochemikálie* (Hoffman et al. 2005), které zprostředkovávají mezidruhovou komunikaci a v závislosti na tom komu přinášejí prospěch je můžeme dále rozlišovat na: *allomony*, *kairomony* a *synomony*. Kairomony přináší výhodu především pro příjemce chemického podnětu, zatímco allomony zajišťují prospěch producentu a synomony bývají oboustranně prospěšné (Gullan & Cranston 2000, Reinhard 2004, Hoffman et al. 2005).

6.2. Uvolňování infochemikálií mršinou v různých stádiích rozkladu

Abychom pochopili podstatu chemických signálů a reakci mrchožroutovitých brouků na ně, je potřeba si nejprve objasnit procesy, při kterých tyto infochemikálie vznikají.

Rozklad mrtvého těla probíhá v závislosti na řadě faktorů a jejich souhra posléze určuje, kterými rozkladnými procesy se bude rozklad ubírat. Dekompozice závisí jednak na vlastnostech mrtvého těla (druh živočicha, stáří, pohlaví, velikost, váha, příčina smrti atd..) a dále na vnějších faktorech (roční období, čas, teplota, vlhkost, přístup vzduchu, kvalita a vlastnosti podkladu, činnost organismů atd..) (Likovský 1967). Reed (1958) rozdělil průběh dekompozice mršín na 4 stádia. První stádium začíná smrtí živočicha a končí prvními pozorovatelnými příznaky rozkladu (stádium „fresh“). Toto stádium trvá v závislosti na výše zmíněných faktorech 1 - 3 dny (Kočárek 2001a). Již velmi brzy během této fáze (v rámci desítek minut) dochází k tzv. autolýze buněk, což je proces, při kterém jsou buňky ničeny zevnitř vlastními

enzymy (Carter et al. 2007). Autolýza pozvolna přechází v rozklad těla hnilobnými bakteriemi, které vnikají do těla kůží, dýchacími cestami, ale převážně pochází ze střeva živočicha (Adment et al. 2004, Carter et al. 2007). Již v tomto stádiu se z mršiny začínají uvolňovat látky, které lákají mrchožroutovité brouky. Zvláště to platí pro druhy rodu *Nicrophorus*, kteří dokáží nalézt mrtvolku živočicha jen pár hodin po úmrtí (Ratcliffe 1996).

Následuje stádium „bloated“, při kterém se začínají projevovat první příznaky hniloby. Toto stádium trvá 2 - 6 dnů v závislosti na ročním období a vnějších podmínkách (Kočárek 2001a). Uvnitř těla mrtvého živočicha dochází k anaerobní dekompozici, která se projevuje postupným nafouknutím tělní dutiny (Kočárek 2003). Anaerobní mikroorganismy rozkládají cukry, tuky a proteiny a přeměňují je na organické kyseliny (např: kyselina propionová, kyselina mléčná...atd.) (Daněk 1990), přičemž se uvolňuje hnilobný plyn skládající se z molekul methanu, hydrogensulfidu, amoniaku, dusíku, vodíku a oxidu uhličitého (Carter et al. 2007). Během této fáze rozkladu začíná nejintenzivnější nálet nekrobiontního hmyzu, který je nezbytný k dokončení hnilobných procesů (především larvy much) (Likovský 1967). Mršina již v určitém bakteriálním rozkladu začíná atrahovat i mrchožroutovité brouky z podčeledi Silphinae (Kočárek 2002, Likovský 1967).

Larvy much rozrušují kůži a všechny měkké tkáně, čímž navozují další stádium dekompozice. Rozkladné procesy jsou nyní řízeny především aerobní dekompozicí bílkovin (stádium „decay“), přičemž dochází k největšímu odbourání biomasy (Kočárek 2003, Carter et al. 2007). V letním období ve volné přírodě je během tohoto stádia, které trvá v závislosti na vnějších podmínkách nejdéle tři dny, odbouráno více než 60% biomasy, zatímco na podzim a na jaře je odstraněno přibližně 50 % v rozmezí deseti dnů (Kočárek 2003).

Dekompozice bývá ukončena stádiem „dry“, kdy už na mršině nejsou přítomny larvy dvoukřídlého hmyzu. Většina měkkých tkání je již odbourána a mršina postupně zasychá (Kočárek 2001a).

6.2.1 Analýza látek uvolňující se z mrtvolky laboratorní myši

Chemické látky, které mršina produkuje během procesu dekompozice představují pro mrchožroutovité brouky infochemikálie na bázi karnimorů, které je informují o tom, kde se daná mršina nachází. Koncentrace a složení těchto látek se

během času a v závislosti na různých stádiích rozkladu významně liší. Stejně tak se liší i vnímání těchto chemických signálů mrchožroutovitými brouky na čemž je postavena i odlišná potravní strategie (Podskalská 2009). Zástupci rodu *Nicrophorus* začínají nalétávat na mrtvolu už krátce po smrti živočicha (Ratcliffe 1996, Scott 1998), kdy ještě nedochází k výrazným hnilobným procesům, zatímco ostatní mrchožrouti jsou přitahováni mršinami v mnohem pokročilejším stádiu rozkladu (Kočárek 2002, Anderson 1982, Sikes 2005).

Kalinová et al. (2009) zjišťovali pomocí chemických analýz (dvoudimenzionální plynové chromatografii) chemické složení látek, které emituje mrtvolka laboratorní myši (*Mus musculus*) během počáteční fáze rozkladu. Bylo zjištěno, že už 30 minut po smrti živočicha se začínají rozbíhat rozkladné procesy a z mrtvolky se uvolňují chemické látky. Ty jsou produktem aerobní dekompozice probíhající na povrchu mrtvého těla, kde dermatofyté a saprofyty odbourávají keratin a jiné proteiny, které jsou základními stavebními jednotkami chlupů a vlasů (Wawrzkiwicz et al. 1997). Následkem odbourávání sirných aminokyselin (především cysteinu a methioninu), se začínají uvolňovat síru obsahující těkavé organické sloučeniny (S-VOCs): methanthiol (MeSH), methylthioacetát (MeSAc), sulfan, dimethylsulfid (DMS), dimethyldisulfid (DMDS), dimethyltrisulfid (DMTS) a dimethyltetrasulfid (DMQS) (Podskalská et al. 2009, Segal & Starkey 1969).

S těmito látkami se můžeme setkat i v rostlinné říši. Využívá jich například áronovitá rostlina drakovec (*Helicodicerus muscivorus*), která emituje zápach podobný hnilobný mršině do okolí. Ten láká mouchy z čeledi Calliphoridae, které jí tak neúmyslně napomáhají při opylování. DMS, DMDS a DMTS byly v zápachu rostliny identifikovány pouze během prvního dne kvetení, kdy byl nálet much nejintenzivnější (Stensmyr et al. 2002). Obdobně se v našich podmínkách chovají i hadovkovité houby (*Phallaceae*), které kolem sebe také šíří mrtvolný zápach a lákají tak hmyz, jež jim napomáhá v rozšiřování výtrusů (Karin et al. 1994).

Kalinová et al. (2009) též zjišťovali jaký byl průběh koncentrací sirných sloučenin během 144 h od úmrtí živočicha (Příloha č. 5). S-VOCs se v nepatrných koncentracích začaly objevovat zhruba po 30 minutách od začátku experimentu. Během dalších 30 hodin koncentrace MeSH a MeSAc postupně narůstala, v rozmezí 24 – 36 h vrcholila (HC = high concentration) a následně opět poklesla. Koncentrace látek DMS, DMDS a DMTS stabilně vzrůstala po dobu celého sledovaného období. Produkce DMS vrcholila v rozmezí 48 – 96 hodin a následně mírně poklesla.

Přítomnost dimethyltetrathiofosforu (DMQS) byla zaznamenána teprve po dvou dnech od úmrtí živočicha. Během 3 dnů od začátku experimentu nebyly kromě V-SOCs zaznamenány další těkavé látky.

Typický mrtvolný zápach se začíná projevovat v závislosti na rozkladných procesech a velikosti mrtvého živočicha teprve u starších mršin (například u králíka od 3 dne úmrtí (Kočárek 2001)) a je následkem bakteriálního a enzymatického rozpadu bílkovin. Tento „zápach smrti“ je tvořen látkami na bázi dusíku (indol, aminy) a síry (kyselina thiglykolová, (methylthio)propanoát, methylethyldisulfid...atd.) (Kalinová et al. 2009).

6.2.2 Citlivost tykadel brouků rodu *Nicrophorus* na analyzované látky

K testování senzibility tykadel hmyzu na různé látky se využívá metody elektroantenografie (EAG). Ta v případě dvou druhů hrobaříků (*Nicrophorus vespillo* a *Nicrophorus vespilloides*) prokázala citlovost tykadel brouků na výše popsané látky. Zvláště citliví byli hrobaříci na DMS, DMDS a DMTS. Podobně reagovali na MeSH a DMDS. Rozdíly byly pozorovány ve vnímání MeSAc, DMA a DMTS (Kalinová et al. 2009).

Podskalská et al. 2009 zkoumala atraktivnost těchto látek v terénu a zjistila, že dimethylsulfid je pro brouky atraktivnější než samotný dimethylsulfid, jehož atraktivnost spolu s pastí bez návnady byla pro brouky i tak velmi nízká a naopak vzrostla s kombinací s DMDS. Atraktivnost DMDS je v porovnání s DMTS nižší. Naopak v kombinaci s touto látkou se stává pro brouky lákavější než při kombinaci s pastí bez návnady.

6.3 Sexuální feromony rodu *Nicrophorus*

Samečkové často ve večerních hodinách lákají samičku na sexuální feromon, který emitují ze zadečku (Müller & Eggert 1987, Eggert & Müller 1989b, Eggert 1992). Přitom na vyvýšeném místě zaujmou zvláštní pozici, při které jsou hlavou skloněni k zemi, zatímco zadečkem míří vzhůru a mírně s ním pohybují nahoru a dolů (Příloha č. 4) (Pukowski 1933, Eggert & Müller 1989b). Haberer et al. (2007) zkoumali složení sexuálního feromonu u druhu *N. vespilloides* a dospěli k závěru, že hlavní složkou hormonu, lákajícího samičku, je ethyl-4-methyl heptanoát. Ten však

pravděpodobně funguje spíše jako agregační feromon, neboť láká současně obě pohlaví a dokonce i příslušníky jiných druhů.

Přínosy a možnými a možnými negativy této reprodukční strategie se podrobněji zabýval Müller & Eggert (1987), Eggert & Müller (1989a, 1989b), Eggert (1992) nebo Haberer et al. (2007).

6.4 Chemické složení sekretu, kterým hrobařici ošetřují mršinu

Poté, co hrobařici dokončí potravní kouli, potřísni mršinu orálním a análním sekretem, který má zabránit dalším rozkladným procesům (Milne & Milne 1976, Ratcliffe 1996, Scott 1998, Hoback et al. 2004, Rozen et al. 2008). Ty podporují především půdní mikroorganismy (plísňe a bakterie), které sice nemohou nijak výrazně zredukovat hmotnost potravní koule, často však vypouští jedovaté toxiny (Janzen 1977), které snižují kvalitu potravy, případně ohrožují samotný larvální vývoj brouků v kryptě (Hall et al. 2011).

Složením a funkcí těchto látek se zabývalo mnoho autorů (Hoback et al. 2004, Jacques et al. 2009). Woodard (2006) se například věnoval studii účinnosti análního sekretu amerického druhu *N. marginatus* při maskování zápachu mršiny.

Degenkolb et al. (2011) se zabývali složením análního a orálního sekretu u druhu *N. vespilloides* a došli k závěru, že se látky skládají zhruba z 36 druhů metabolitů, z nichž většina pochází z katabolismu aminokyselin.

Hall et al. 2011 studovali antibakteriální účinky vybraných peptidů (AMPs) a bílkovin v sekretech a popisují jak tyto látky více či méně inhibují růst některých půdních mikroorganismů (např: rod *Bacillus*, *Candida*, *Kurthia*).

7. Sukcese entomofauny na mršině

Mršina jako potravní zdroj a vhodné místo k reprodukci láká mnoho obratlovců i bezobratlých (Wilson & Fudge 1984). Bezobratlé, s kterými se na mršinách často setkáváme, můžeme rozdělit do čtyř základních trofických skupin na: **nekrofágy**, **saprofágy**, **predátory/parazity** a ostatní (Kočárek 2001b). Mezi nekrofágy řadíme druhy potravně vázané pouze na mršiny (např: Calliphoridae, Silphidae, Torgidae, Dermestidae). Do skupiny saprofágů patří druhy živící se rozkládající se organickou hmotou (rostlinou i živočišnou) (např: Hydrophilidae, Leiodidae, Staphylinidae).

Mezi predátory a parazity pak náleží převážně druhy potravně vázané na druhy z předchozích dvou skupin (např: Histeridae, Staphylinidae, Cleridae) (Likovský 1967, Kočárek 2001b).

Sukcese nekrobiontního hmyzu na mršině je spjata s průběhem rozkladných procesů (Tab. č. 3) (Archer 2003). Jak už bylo řečeno výše, různé druhy hmyzu jsou lákány různými fázemi rozkladu, což vysvětluje odlišné složení entomofauny během dekompozice (Bornamisszan 1957). Touto problematikou se v praxi zabývá forenzní entomologie, která je často v kriminalistice využívána k určení posmrtného intervalu (PMI) (Amendt et al. 2000, 2004).

7.1 Průběh sukcese na mršině

Mezi první kolonizátory mrtvého těla patří převážně bzučivky (Calliphoridae) rodu *Calliphora* a *Lucilia* (Amendt et al. 2004, Grassenberger & Frank 2004, Matuszewski et al. 2008), které se objevují již během několika minut po smrti živočicha a kladou vajíčka na snadno přístupná místa jako jsou různá poranění, sliznice nosu, očí či úst. Během další vlny rozkladu, kdy se tělo postupně nafukuje plynnými látkami, jsou na mršinu lákáni zástupci rodu *Sarcophaga* (masašky) a první nekrofágní brouci z čeledi Silphidae (*Nicrophorus*) (Matuszewski et al. 2008, Sharanowski et al. 2008). V následující tzv. aktivní fázi dekompozice („decay“) bývá sukcese entomofauny na mršině nejintenzivnější (Kočárek 2003). Z těla jsou ve velkých koncentracích uvolňovány těkavé mastné kyseliny, které lákají řadu saprofágních a nekrofágních druhů jako kožojedovité brouky (Dermestidae), zástupce drabčičků (Staphylinidae), lesknáčovitých (Nitidulidae) a mršníkovitých (Histeridae) (Daněk 1990, Sharanowski et al. 2008). Často se na mršině můžeme setkat i s chrobákovitými brouky (Geotrupidae), které vábí pach výkalů (Grasseberger & Frank, Daněk 1990 nebo Amendt et al. 2004). V posledních stádiích rozkladu na mršinu nalétávají druhy, které jsou lákány látkami uvolňovanými fermentací proteinů. Jedná se o zástupce čeledí sýrohlodkovitých (Diptera: Piophilidae) a octomilkovitých (Diptera: Drosophilidae). Naopak mrchožroutoví brouci postupně mršinu opouštějí (Daněk 1990). Ve stádiu, kdy se z těla začíná ve velkých koncentracích uvolňovat čpavek, obsazují mršinu jedinci čeledi hrbilkovitých (Diptera: Phoridae) (Leclercq 1999). Mršina postupně osychá a pod vyschlými částmi ostatků a v dutinách kostí se vyskytují zástupci čeledi Coleoptera: Trogidae. Rozkladu kostí napomáhají různé druhy roztočů (Acari).

8. Materiál a metodika

8.1 Design experimentu

Materiál pro tuto bakalářskou práci byl získán metodou padacích zemních pastí s návnadou (Příloha č. 7), kterou představovaly různě staré mrtvolky laboratorních myší (*Mus musculus*). Cílem bakalářské práce bylo testovat potravní preference mršin u čeledi Silphidae.

Byla stanovena nulová hypotéza H_0 : **nepředpokládám rozdílné chování** při preferenci návnad v zemních padacích pastech v rámci druhů čeledi Silphidae.

Byl zvolen design s třemi typy návnad: M1, M3, M0. Označení M1 představuje návnadu ve formě čerstvě zabitě myši, M3 představovala návnadu tři dny mrtvé myši a M0 (blank) byla past bez návnady. U návnady M3 byl zamezen přístup dvoukřídlého hmyzu (*Diptera*), který by ji pro atrahované brouky jinak znehodnotil. Vzhledem k nízkému počtu zachycených mrchožroutovitých brouků během první části experimentu, rozhodli jsme se oproti původnímu plánu v pokusu pokračovat i následující den.

V případě designu druhé části experimentu, byly použity návnady z prvního pokusu, tentokrát označené jako: M2, M4, M0, (M2 – dva dny mrtvá myš, M4 – čtyři dny mrtvá myš, M0 – past bez návnady). Návnady v každé takové trojici byli při druhém pokusu náhodně přemístěny. Během druhého pokusu nebyl přístup dvoukřídlého hmyzu nijak omezen, proto mohlo dojít k naklazení vajíček na návnady a tím ke změně podmínek, za jakých byl experiment proveden.

8.2 Popis a rozmístění pastí

Myši byly zakoupeny u soukromého chovatele a dále usmrceny dislokací páteře vedoucí práce Hanou Šípkovou. Po tři dny byly uchovávány v plastové nádobě, která byla do výšky 5 cm naplněna lesní zeminou, na které byly mrtvolky myši rovnoměrně rozloženy. Plastová nádoba ležela ve stínu v lesním biotopu (v místě plánovaného experimentu) a byla překryta hustou sítí, aby se zamezil přístup jakýchkoliv bezobratlých (převážně dvoukřídlých), kteří by mohly návnadu znehodnotit (naklazením vajíček či zkonsumováním). Návnady byly ovlivňovány takovými přírodními podmínkami, které jsou v terénu přímo v místě uskutečňovaného pokusu a mají imitovat přirozený rozklad mršin myši v přírodě.

Zakopané zemní padací pasti pro experiment představovaly nádoby konického tvaru o průměru 12 cm a hloubce 12 cm, naplněné do výšky 3 cm fixační tekutinou (roztok NaCl a vody). Do 2/3 výšky pasti byla zavěšena na drátky spodní část kelímku s výškou okrajů přibližně 3 cm, vyplněná lesní zeminou, kam byla dále umístěna návnada (M1/M3). Celá past byla svrchu překryta pletivem a zastřešena stříškou pomocí hřebíků a dále označena číslem pasti, písmenem sekvence a typem návnady, která se v ní nacházela (např.: 10B3 (10 = desátá past, B = druhá sekvence, 3 = tři dny stará myš)).

Pasti byly instalovány 27.6.2011 v lesním biotopu zhruba 2 km od města Dobříše (Středočeský kraj, 40 km jihozápadně od Prahy, 49°46'32.401"N, 14°8'4.980"E) v podhůří Brdské vrchoviny (Příloha č. 6). Snahou bylo pokládat pasti v jedné linii po vrstevnici, aby mezi pastmi nevznikal přílišný výškový rozdíl. Důraz byl kladen i na převládající vanoucí větry, jejichž vektor směru měl být kolmý na linii. Bylo instalováno 60 pastí v jedné linii, rozdělené do 20 sekvencí vzdálené od sebe 50 m. Každá sekvence obsahovala náhodně umístěnou past s návnadou M1, M3 a past bez návnady (tzv. blank), které od sebe byly vzdáleny vždy 30 m.

Experiment byl rozdělen na dvě části. Pasti byly instalovány dopoledne (mezi 10-12 h) a vybírány následující dva dny vždy ve stejnou dobu, tedy 28.6. a 29.6. 2011. Stále živí jedinci byly usmrceny pomocí pár kapek ethylesteru kyseliny octové.

8.3 Skladování a determinace materiálu

Materiál byl uložen v jednotlivých nádobkách v 75% lihu, které byly označeny číslem pasti, písmenem sekvence a typem návnady. Po vytřídění byla část materiálu vypreparovaná na sucho pro kontrolu determinace.

Zástupci čeledi Silphidae byli determinováni podle Růžičky (2005a). Zástupci čeledi Geotrupidae byli determinováni dle Reichholf-Riehmové (1984). Brouky čeledi Carabidae pomohl určit Ing. Michal Knapp Ph.D. (II. 2012, in verb.).

8.4 Statistické zpracování dat

Ze souboru dat jsme pro statistické výpočty vyloučili pasti bez návnad, protože se do nich nechytl žádný brouk ze sledované skupiny. Tyto pasti sloužily pouze jako kontrolní.

Pro porovnání distribuce kategoriální veličiny (M1/M3 či M2/M4) v rámci pohlaví jsme použili test homogenity. Data byla analyzována pomocí čtyřpolní tabulky (Hendl 2009). Dále jsme prostřednictvím kontingenční tabulky zjišťovali, zda mrchožroutovití brouci preferují více jednu z návnad (M1/M3 nebo M2/M4). Porovnáváním pozorovaných a očekávaných četností odchycených brouků v pastech jsme zjišťovali, zda je statisticky významný rozdíl v preferenci návnady M1 a M3 nebo M2 a M4 (Zvára 2003). Velikost rozdílu mezi sledovanými a očekávanými četnostmi jsme posuzovali pomocí vypočtené testové statistiky χ^2 , kterou jsme následně porovnávali s kritickou hodnotou $\chi^2_{df}(0,05)$ odpovídající určitému stupni volnosti a hladině významnosti (0,05). Pokud hodnota χ^2 překročí tuto kritickou hodnotu, zjistíme signifikantní rozdíl mezi testovanými hodnotami a nulovou hypotézu H_0 můžeme zamítnout (Hendl 2009).

9. Popis zájmového území – Brdská vrchovina

Pokusná plocha se nachází v lesním biotopu ležící 2 km západně od města Dobříše ve Středočeském kraji v okrese Příbram v podhůří Brdské vrchoviny (Příloha č. 6). Lokalita je součástí faunistického čtverce 6250 a leží v nadmořské výšce 455 m n. m. (49°46'32.401"N, 14°8'4.980"E).

Lokalita se nachází v lesním biotopu, který představuje hospodářsky využívaný les. Převládá zde smrková monokultura (*Picea abies*) s příměsí borovice lesní (*Pinus sylvestris*). V některých místech smrková monokultura přechází do smíšeného lesa s podílem buku lesního (*Fagus sylvatica*) břízy bělokoré (*Betula pendula*), dubu letního (*Quercus robur*) a výše zmíněného smrku a borovice. Terén není příliš členitý. V lesním biotopu se vyskytuje poblíž pokusné plochy několik lesních mýtin a luk. Linie pastí byla instalována vždy nejbližší 50 m k těmto otevřeným biotopům.

9.1 Geomorfologie, geologie a půdní poměry

Brdy jsou nižší geomorfologickou jednotkou Brdské vrchoviny, která tvoří souvislý masív táhnoucí se v délce přibližně 80 km ve směru jihozápad-severovýchod mezi Prahou a Plzní. Vrchovina je rozdělena údolím Litavky na vlastní Brdy (od Nepomuka k Jincům), na Hřebeny (od Jinců ke Zbraslavi) a Příbramskou

pahorkatinu. Oblast je téměř celá zalesněná a prakticky souvisle neosídlená (Hejl 1987). Hřbety nejvyšších, centrálních Brd dosahují výšky od 650 m n. m., v okrajových částech se nadmořská výška pohybuje kolem 400 m. Mezi nejvyšší vrcholy Brd patří Tok (865 m n. m.) a Praha (862 m n. m.) (Smolová 2005).

Brdy řadíme z hlediska regionálně-geologického členění ke dvěma základním jednotkám Českého masivu: barrandienské oblasti Bohemika a středočeskému plutonu. Horniny tvořící dnešní brdské pohoří se postupně usazovaly na dně tří odlišných moří – protezoického, kambrického a ordovického, která postupně zaplavovala střední Čechy (Cílek 2005). Geologický podklad tudíž převážně tvoří usazené horniny starohor (proterozoika) a prvohor (paleozoika): břidlice, pískovce, křemence a slepence (Smolová 2005).

Půda je tvořena dystrickými kambizeměmi s tendencí k podzolizaci, pseudooglejení a rašelinění (Cílek 2005).

V místech pokusné plochy narážíme především na dystrickou kambizem. Podél vodního toku, který zájmovým územím prochází, se objevuje modální glej (ČÚZK 2011).

9.2 Klimatické podmínky

Brdská vrchovina se vyznačuje kolísajícím podnebím v závislosti na nadmořské výšce. Tuto oblast lze zařadit do mírně teplé mírně vlhké oblasti s mírně teplým a vlhkým létem a mírnou zimou. V okolí řek Berounky a Vltavy se rozprostírá oblast teplá mírně suchá s mírně teplým až suchým létem. Naopak nejvyšší polohy se nachází v chladné oblasti, kde červencová teplota v průměru nepřesáhne 12 – 15 °C (Tolasz et al. 2007).

Průměrná roční teplota v Brdech dosahuje 7 °C a průměrný roční úhrn srážek se pohybuje od 550 mm v nižších polohách, do 800 mm v polohách vrcholových (Cílek 2005). V celé brdské oblasti převládají západní až jihozápadní větry. Znečištění ovzduší v Brdech lze pokládat za nízké v porovnání s ostatními českými horami a situace se nadále zlepšuje (Cílek 2005).

Experiment byl prováděn v letním měsíci červnu ve dnech 27. - 29. 6. 2011 za slunečného počasí. Denní teploty dosahovaly v odpoledních hodinách v průměru 20 °C, obloha byla jasná, vál mírný jihozápadní vítr do 4 m/s. Podrobnější údaje jsou uvedeny v tabulce č. 4 a v příloze č. 8.

Tab. 3: Hydrometeorologická data naměřená meteorologickou stanicí (ASK) Neumětely ve dnech 27., 28 a 29. 6. 2011 (ID:PINEUM01).

Den	Prům. t.	T/7	T/14	T/21	Srážky/ 24h	Prům. r. větru	RV/7	RV/14	RV/21
	[C°]	[C°]	[C°]	[C°]	[mm]	[m.s ⁻¹]	[m.s ⁻¹]	[m.s ⁻¹]	[m.s ⁻¹]
27.6.11	14,4	13,9	20,3	11,7	0,6	4	3	7	2
28.6.11	14,4	11,3	18,5	13,8	0,8	3,7	3	5	3
29.6.11	17,0	14,5	22,0	15,8	0,1	2,3	3	4	0

Pozn.: T-teplota, T/7-teplota naměřena v 7:00, T/14-teplota naměřena ve 14:00, T/21-teplota naměřena v 21:00; RV-rychlost větru, RV/7-rychlost větru naměřena v 7:00, RV/14-rychlost větru naměřena v 14:00, RV/21-rychlost větru naměřena v 21:00

9.3 Vegetační kryt

Nejvyšší vrcholy Brdské vrchoviny, především pak Brdy, lze zařadit z hlediska fyto geografie do oblasti oreofytika. Území sousedící s touto horskou skupinou, zejména pak území patřící Hořovické kotlině, Příbramskému Podbrdsku a Březnickému Podbrdsku vlivem nižších nadmořských výšek, spadají do oblasti mezofytika (Cílek 2005).

Porosty Brdské vrchoviny byly v minulosti smíšené a pokrývaly bez přerušení téměř celou horskou skupinu. Převládal buk lesní, jedle bělokorá, javor klen (*Acer pseudoplatanus*), jilm (*Ulmus*) a smrk (Hejl 1987). V důsledku rozvinutého železářství byl však smíšený porost nahrazen převážně smrkovou monokulturou, která porušila přirozené podmínky lesa (Smolová 2005). Do dnešních dnů se lesy Brdské vrchoviny potýkají s častými polomy a nájezdy lesních škůdců. V současné době je patrná snaha o navrácení lesních ekosystémů do původního stavu.

Ve vyšších polohách Brdské vrchoviny, tedy centrálních Brdech, se ještě dnes můžeme setkat s původní květnatou jedlo-bučinou s bohatým bylinným patrem. Vzácně a maloplošně se v Brdech vyskytují suťové lesy s javorem klenem a jasanem horským (*Fraxinus excelsior*). V blízkosti brdských vodotečí se nalézají lužní lesíky s dominancí olše lepkavé (*Alnus glutinosa*). Velice častá byla kdysi v Brdech

společenstva rašelinišť a krátkostébelnatých ostřicových luk, která jsou však dnes již zcela nebo částečně odumřelá (Cílek 2005).

Pokusná plocha se nachází v lesním biotopu, kterou pokrývá především smrková monokultura. Bylinné patro je zde vyvinuto velmi chudě, v některých místech, kde smrky rostou ve velmi hustém zápoji, není bylinné patro vyvinuto vůbec. Ojediněle přechází les do smíšeného porostu se zastoupením buku, břízy, smrku a dubu.

9.4 Entomofauna

V Brdské vrchovině nebyla zatím entomologii věnována dostatečná pozornost, zvláště pak atraktivnímu řádu Coleoptera. V odborné literatuře prozatím neexistuje žádné její ucelenější zpracování či přehled. Proto i tato práce přispěje k poznání místní fauny bezobratlých, která je tak málo zpracována. Nezastupitelný význam má stejně jako v jiných oblastech skupina střevlíkovitých (*Carabidae*), kteří významně přispívají k ekologické stabilitě přírodních systémů. Další zajímavou skupinou jsou brouci vrubounovití (*Scarabaeidae*). Na lesní biotopy je vázána i skupina roháčů (*Lucanidae*). Neopomenutelnou ozdobou Brdské vrchoviny jsou někteří kovařící (*Elateridae*). V lesích vyšších poloh se vyskytují zástupci tří skupin brouků mandelinek (*Chrysomelinae*), tesaříků (*Cerambycidae*) a nosatců (*Curculionidae*) (Cílek 2005).

10. Výsledky

10.1 Souhrnné výsledky

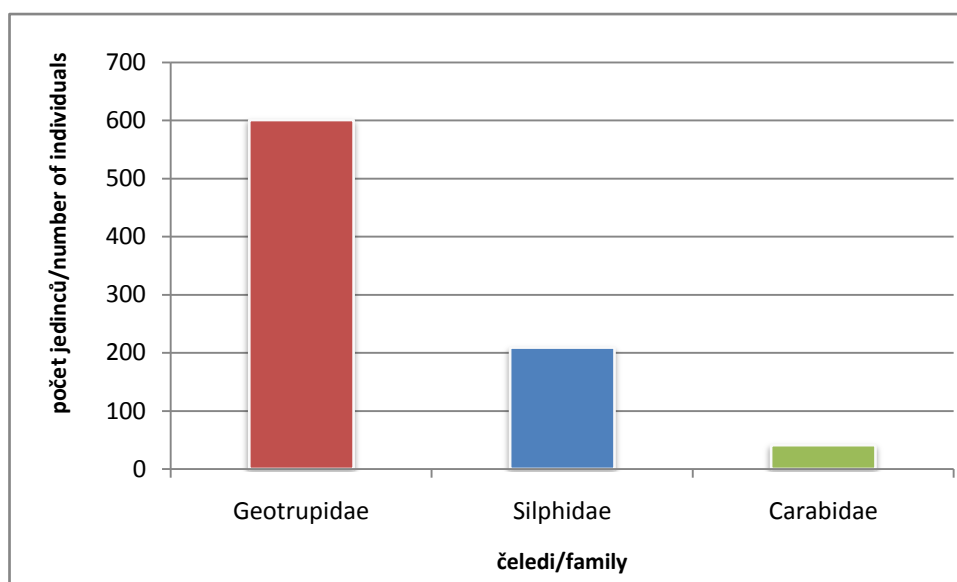
Během experimentu, který probíhal ve dnech od 27. 6 do 29. 6. 2011, bylo v okolí města Dobříše zachyceno do 60 zemních padacích pastí celkem 851 brouků. Z tohoto počtu bylo 209 dospělých jedinců z čeledi mrchožroutovitých (*Siphidae*), 601 brouků z čeledi chrobákovitých (*Geotrupidae*) a 41 jedinců patřilo do čeledi střevlíkovitých (*Carabidae*).

Výzkum byl zaměřen na potravní preference mrchožroutovitých brouků v lesním biotopu. Do pastí se zachytili převážně mrchožroutovití brouci z rodu *Nicrophorus* (5 druhů, 201 jedinců). Podčeleď Silphinae reprezentoval pouze druh *Oiceoptema thoracica* v 8 exemplářích. Z rodu *Nicrophorus* byl do pastí nejčastěji zachytáván

druh *N. vespilloides* (180 jedinců), pro který je lesní biotop (suchý jehličnatý les) typickým stanovištěm (Pukowski 1933, Šustek 1981, Růžička 1994, Kočárek & Benko 1997). Veškeré výsledky jsou shrnuty v následující tab. č. 4 a grafu 1.

Tab. 4: Přehled počtu zachycených brouků do pastí ve dnech 28. 6. a 29. 6. 2011. v lesním biotopu západně od Dobříše.

Species/ druh	28 .6. 2011	29. 6. 2011	Total/celkem
Silphidae			209
Nicrophorinae			
<i>Nicrophorus vespilloides</i>	65	115	180
<i>Nicrophorus interruptus</i>	5	7	12
<i>Nicrophorus vespillo</i>	1	3	4
<i>Nicrophorus humator</i>	0	2	2
<i>Nicrophorus investigator</i>	0	3	3
Silphinae			
<i>Oiceoptoma thoracicum</i>	0	8	8
Geotrupidae			601
<i>Anoplotrupes stercorosus</i>	351	239	590
<i>Trypocorpius vernalis</i>	9	2	11
Carabidae			41
<i>Pterostichus niger</i>	11	2	13
<i>Pterostichus melanarius</i>	1	4	5
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	1	2	3
<i>Carabus auronitens</i>	1	0	1
<i>Abax parallelepipedus</i>	7	10	17
<i>Abax parallelus</i>		2	2
celkem	452	399	851



Graf 1: Přehled zastoupení jednotlivých čeledí zachycených do zemních padacích pastí s návnadou během obou částí experimentu z 28. 6. – 29. 6. 2011 v okolí města Dobříše (střední Čechy).

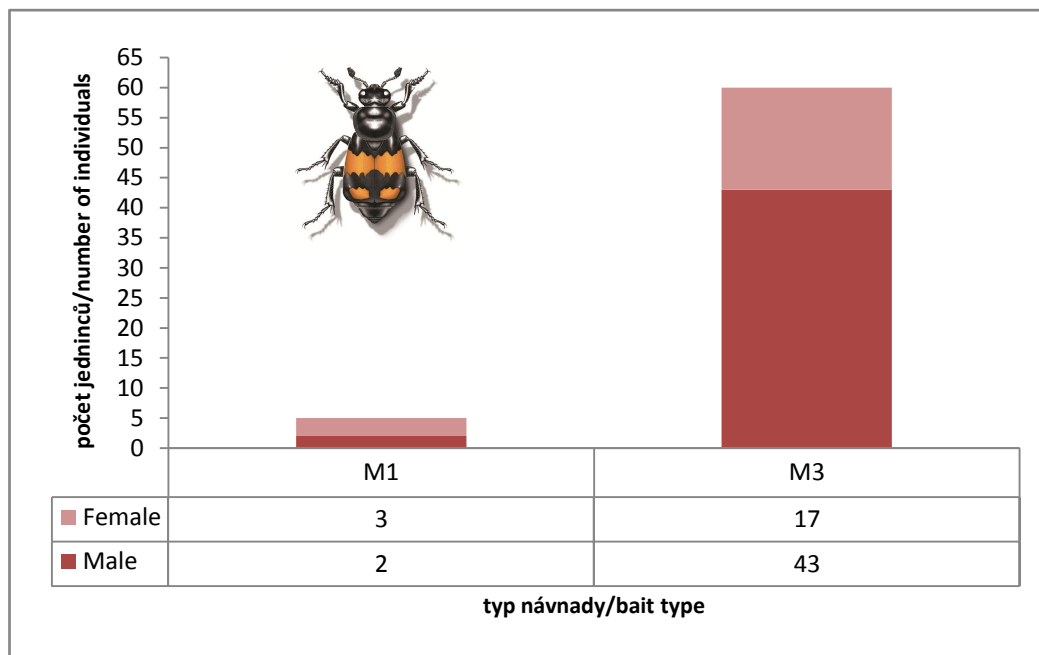
10.2 Potravní preference

10.2.1 Vyhodnocení výsledků první části experimentu z 28. 6. 2011

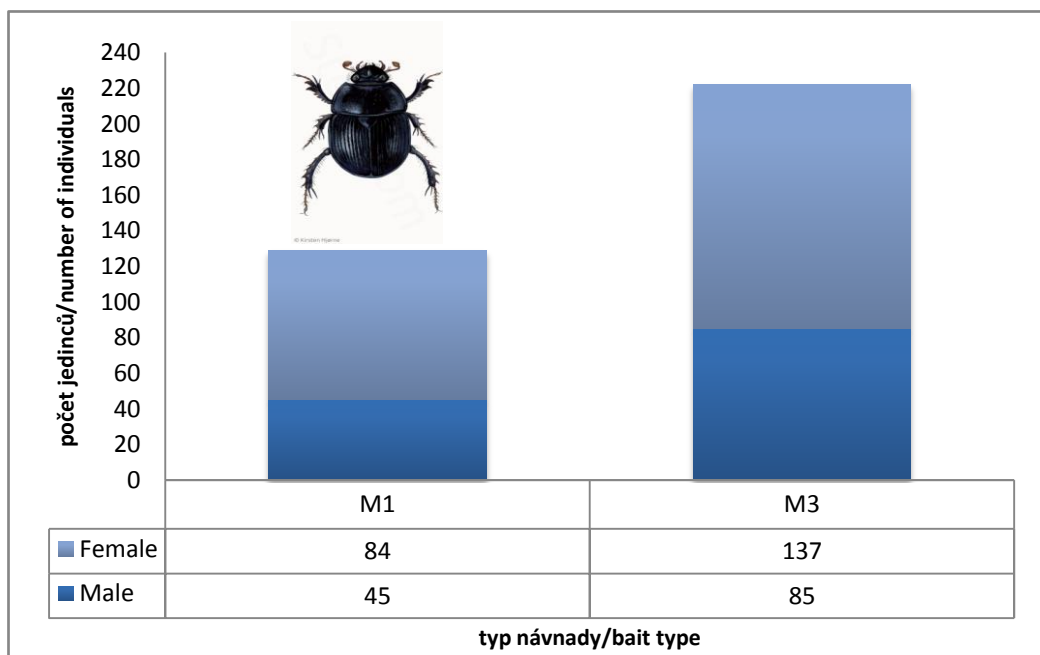
28. 6. 2011 bylo do pastí zachyceno celkem 452 brouků (Tab. č 4). Z mrchožroutovitých brouků (Coleoptera: Silphidae) byl ve větším počtu do pastí atrahován pouze druh hrobaříka *N. vespilloides* (65 exemplářů: 45♂/20♀). Dále se do zemních padacích pastí zachytilo i významné množství jedinců (351 exemplářů: 130♂/221♀) lesního druhu chrobáka *Anoplotrupes stercorosus* (Coleoptera: Geotrupidae). Vzhledem k nízkému počtu všech chycených mrchožroutovitých brouků, nebylo možné data podrobit statistickému zpracování.

druh/species	pohlaví/sex	M1	M3
<i>N.vespilloides</i>	♂	2	43
<i>N.vespilloides</i>	♀	3	17
<i>N.interruptus</i>	♂	0	3
<i>N.interruptus</i>	♀	0	2
<i>N.vespillo</i>	♂	0	0
<i>N.vespillo</i>	♀	0	1
<i>A. stercorosus</i>	♂	45	85
<i>A. stercorosus</i>	♀	84	137
<i>T. vernalis</i>	♂	2	2
<i>T. vernalis</i>	♀	0	5

Tab. 5: Rozdělení jednotlivých zástupců čeledi Silphidae (Nicrophorus) a čeledi Geotrupidae, kteří byli atrahováni pastmi s různým typem návnady v lesním biotopu v okolí města Dobříše (M1 = čerstvě zabitá myš, M3 = tři dny mrtvá myš), dle pohlaví.



Graf 2: Přehled rozdělení počtu odchycených jedinců druhu *N. vespilloides*, kteří byli v 1. části experimentu z 28. 6. 2011 atrahováni pastmi s různě starou mršinou (M1/M3).



Graf 3: Přehled rozdělení počtu odchycených jedinců druhu *A. stercorosus*, kteří byli v 1. části experimentu z 28. 6. 2011 atrahováni pastmi s různě starou mršinou (M1/M3).

10.2.2 Vyhodnocení výsledků druhé části experimentu z 29. 6. 2011

Dne 29. 6. 2011 bylo do zemních padacích pastí s různým typem návnady zachyceno celkem 399 brouků. Z mrchožroutovitých se ve větším množství (115 exemplářů: 51♂/64♀) opět zachytil pouze *N. vespilloides*. Během pokusu byl do pastí se čtyřmi dny starou návnadou (M4) atrahován i jediný druh podčeledi Silphinae, *Oiceoptoma thoracicum* v 8 exemplářích (3♂/5♀). I v druhé části experimentu byli v hojném množství do pastí zachytáváni jedinci druhu *A. stercorosus* (239 exemplářů: 83♂/156♀).

Narozdíl od předchozího pokusu (z 28. 6. 2011) byli mrchožroutoví brouci lákáni odlišným typem návnad, které představovaly dva dny mrtvé myši (M2) a čtyři dny mrtvé myši (M4), již s možnou přítomností larev dvoukřídlého hmyzu.

Statistické analýze byl podroben jediný druh hrobaříka *N. vespilloides*. Ostatní mrchožroutoví brouci nemohli být kvůli nízkému zastoupení v zemních padacích pastech statisticky testováni. Pro porovnání bylo statisticky analyzováno i chování lesního druhu chrobáka *A. stercorosus*, kterého řadíme do skupiny saprofágních brouků (Byk & Semkiw 2010). Chrobákovití brouci se často účastní sukcese na mršinách mrtvých obratlovců, kam jsou přitahováni zápachem výkalů (Grasseberger & Frank 2004, Daněk 1990 nebo Amendt et al. 2004).

druh/species	pohlaví/sex	M2	M4
<i>N. vespilloides</i>	♂	6	45
<i>N. vespilloides</i>	♀	13	51
<i>N. interruptus</i>	♂	1	5
<i>N. interruptus</i>	♀	0	1
<i>N. vespillo</i>	♂	1	2
<i>N. vespillo</i>	♀	0	0
<i>N. humator</i>	♂	0	0
<i>N. humator</i>	♀	0	2
<i>N. investigator</i>	♂	0	1
<i>N. investigator</i>	♀	1	1
<i>O. thoracicum</i>	♂	0	3
<i>O. thoracicum</i>	♀	0	5
<i>A. stercorosus</i>	♂	23	60
<i>A. stercorosus</i>	♀	36	120
<i>T. vernalis</i>	♂	0	0
<i>T. vernalis</i>	♀	1	1

Tab. 6: Rozdělení jednotlivých zástupců čeledi Silphidae (*Nicrophorus*) a čeledi Geotrupidae, kteří byli atrahováni pastmi s různým typem návnady (M2 = dva dny mrtvá myš, M4 = čtyři dny mrtvá myš), dle pohlaví.

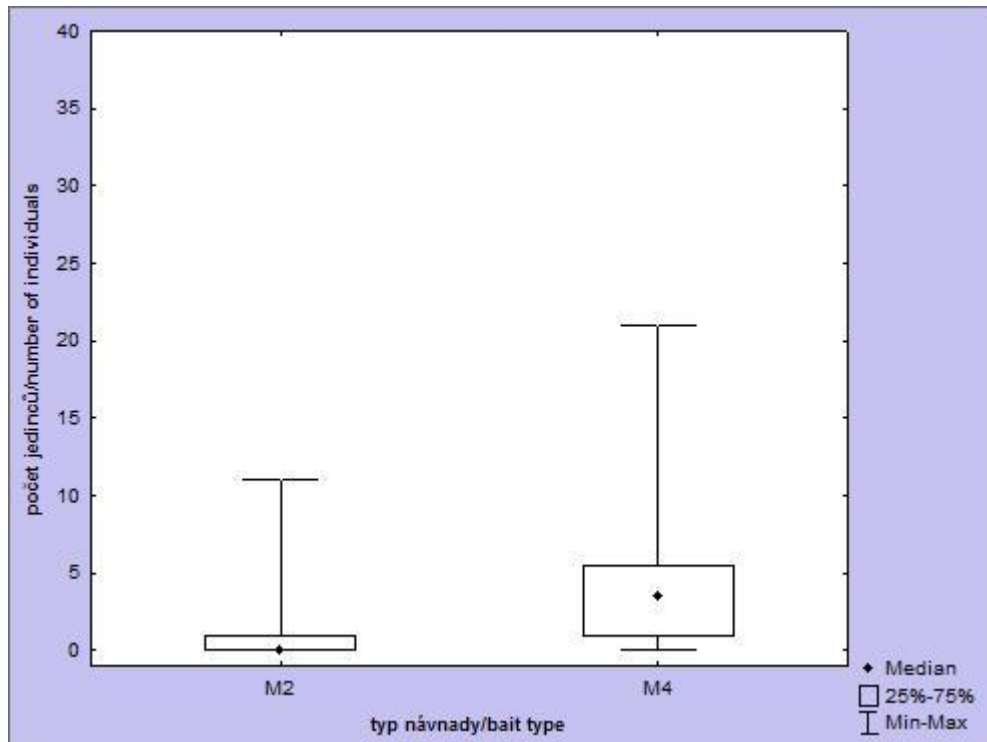
Data byla podrobena testu homogenity a byl dokázán signifikantní rozdíl v atraktivnosti návnady (M2/M4), kdy jedinci druhu *N. vespilloides* a *A. stercorosus* jednoznačně preferovali starší typ návnady (M4) ($\chi^2 > 16,494$, $df = 1$, $p < 0,05$) (Tabulka č. 5).

Dále byly sledovány rozdíly v chování mezi pohlavími výše zmíněných druhů. U druhu *N. vespilloides* nebyl žádný rozdíl v preferenci návnad prokázán ($\chi^2_{\sigma} = 2,579$, $df = 1$, $p > 0,05$; $\chi^2_{\text{♀}} = 0,375$, $df = 1$, $p > 0,05$). Samci i samice jsou mrštinami atrahováni stejnou měrou, společně však více preferují starší typ návnady (M4). U druhu *A. stercorosus* byl dokázán rozdíl v chování obou pohlaví, kdy samice byly lákány starším typem návnady (M4) více ($\chi^2 = 20$, $df = 1$, $p < 0,05$) než-li samci ($\chi^2 = 2,864$, $df = 1$, $p > 0,05$).

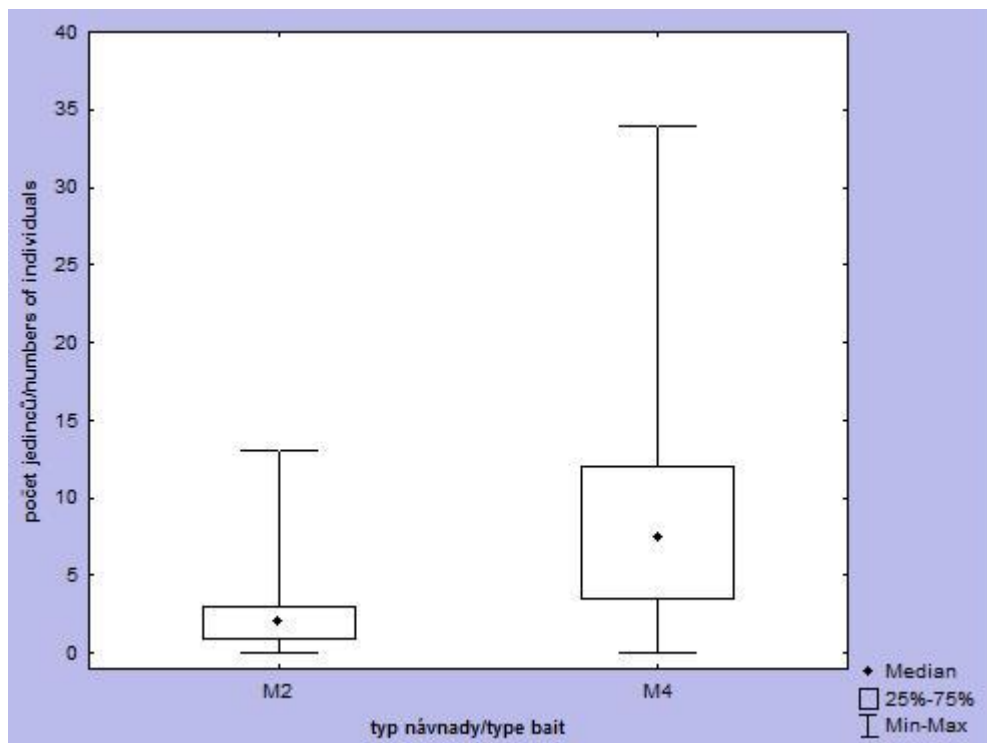
Rozdělení a počty zachycených jedinců dle pohlaví a typu návnad znázorňují grafy 6 a 7.

Tab. 7: Statistické zpracování odchycených mrchožroutovitých a chrobákovitých brouků, kteří byli v 2. části experimentu z 29. 6. 2011 lákáni různě styrymi typy návnad (M2/M4).

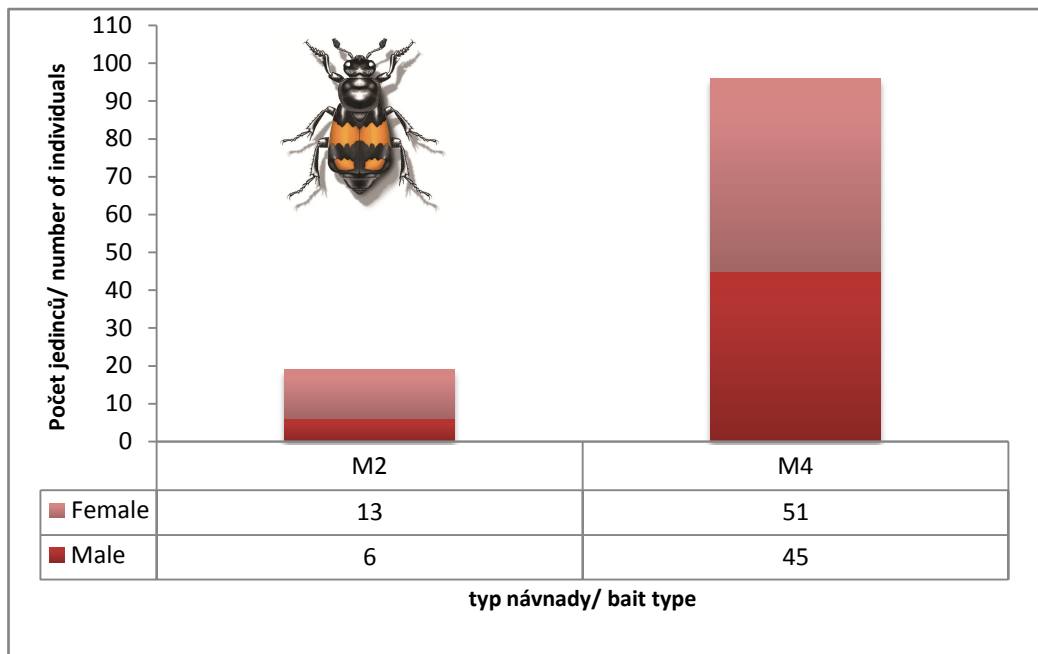
druh/species	pohlaví/ sex	χ^2 pohlaví/sex	χ^2 stáří návnady/bait age
<i>N. vespilloides</i>	♂	2,579	29,824
<i>N. vespilloides</i>	♀	0,375	22,563
<i>A. stercorosus</i>	♂	2,864	16,494
<i>A. stercorosus</i>	♀	<u>20 (p < 0,05)</u>	45,231
$\chi^2_{df}(0,05)$		3,841	3,841
P		p > 0,05	p < 0,05



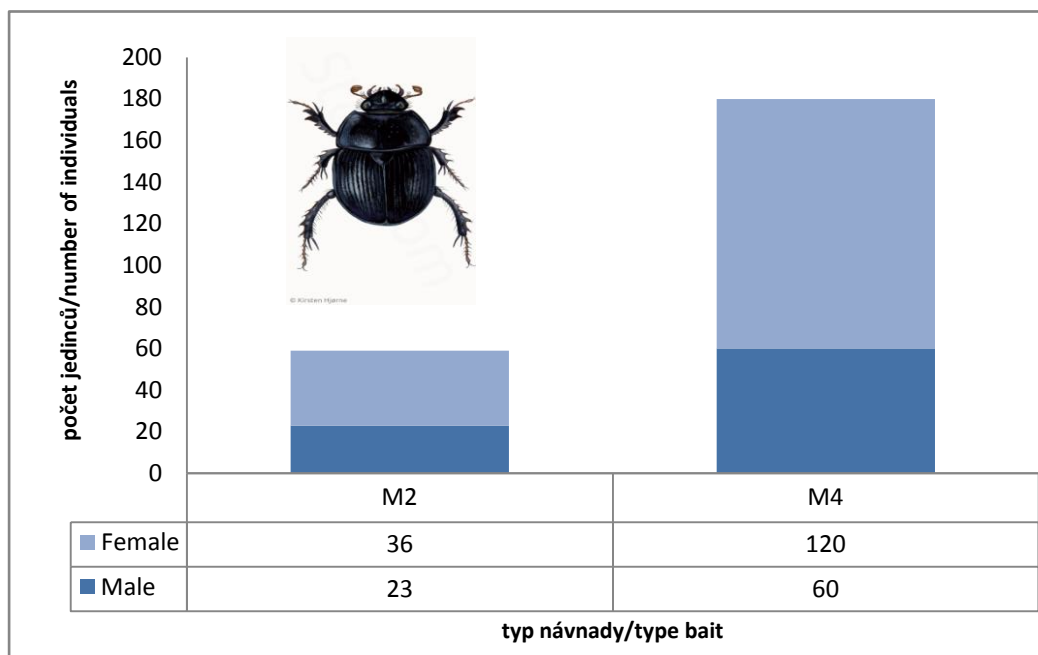
Graf 4: Potravní preference jediného statisticky analyzovaného druhu čeledi Silphidae *N. vespilloides*, který byl atrahován různě starým typem návnad (M2/M4) během 2. části experimentu z 29. 6. 2011 v lesním biotopu v okolí města Dobříš.



Graf 5: Potravní preference lesního chrobáka *A. stercorosus*, který byl atrahován různě starým typem návnad (M2/M4) během 2. části experimentu z 29. 6. 2011 v lesním biotopu v okolí města Dobříše.



Graf 6: Přehled rozdělení počtu odchytených jedinců *N. vespilloides*, kteří byli v 2. části experimentu z 29. 6. 2011 atrahováni různě starými typy návnad (M2/M4).



Graf 7: Přehled rozdělení počtu odchytených jedinců druhu *A. stercorosus*, kteří byli v 2. části experimentu z 29. 6. 2011 atrahováni různě starými typy návnad (M2/M4).

11. Diskuze

Výše popsaná studie testovala preference mršin u mrchožroutovitých brouků (Coleoptera: Silphidae).

V pokusu z 28. 6. 2011 byli brouci lákáni na čerstvě zabitou a tři dny mrtvou myš bez přítomnosti larev dvoukřídlého hmyzu (M1/M3). Byla stanovena nulová hypotéza H_0 : **nepředpokládáme rozdílné chování** v preferenci návnad v rámci druhů čeledi Silphidae. Jelikož se však do zemních padacích pastí nezachytil statisticky významný počet mrchožroutovitých brouků, nemohli jsme tuto hypotézu potvrdit či vyvrátit. Pro nedostatečné množství dat jsme se rozhodli v experimentu pokračovat i další den.

Při druhém pokusu z 29. 6. 2011 bylo využito návnad z prvního dne, kdy M2 představovala dva dny mrtvá a M4 čtyři dny mrtvá myš (M2/M4), již s možnou přítomností larev dvoukřídlého hmyzu. Během této části experimentu se do zemních padacích pastí zachytil z čeledi Silphidae pouze statisticky významný počet druhu *N. vespilloides*. Ostatní hrobaříky a jediný druh podčeledi Silphinae (*Oiceoptoma thoracicum*) nebylo možné pro nedostatečné zastoupení v pastí statisticky analyzovat. Dále jsme statisticky testovali i chování lesního druhu chrobáka *Anoplotrupes stercorosus*, jehož početnost v pastech značně převyšovala početnost zachycených mrchožroutovitých brouků. Tento druh jsme do studie zahrnuli proto, že jej lze považovat též za částečně nekrofágní a v prostředí suchého jehličnatého lesa, který nabízí jen omezené množství potravních zdrojů, může představovat pro mrchožroutovité brouky důležitého konkurenta.

A. stercorosus je druh striktně silvikolní (lesní) (Tesař 1957). Na území České republiky je v lesích hojně rozšířený (Kletečka & Křivan 1999 nebo Zúber 2011). Imága hloubí pro své larvy chodbičky 30 – 60 cm pod zemí, které zakončují komůrkou, v níž připravují mateřskou hrudku pro své potomstvo. Potravní koule se skládá z jehličí, kousků dřeva, tlejícího listí a části exkrementů (Tesař 1957). Byk & Semwik 2010 a Byk 2011 tvrdí, že imága druhu *A. stercorosus* jsou saprofágní, částečně koprofágní. Koch 2002 uvádí, že brouci jsou primárně koprofágní a příležitostně nekrofágní. Pozorovat je můžeme spolu s mrchožroutovitými brouky na mršinách uhynulých obratlovců od brzkého do pozdního stádia rozkladu (Grasseberger & Frank 2004, Daněk 1990, Amendt et al. 2004, Byk & Semwik 2010,

Byk 2011). Imága se často živí sporokarpy zahnívajících hub, tlejícími organickými zbytky, zvířecími exkrementy či mízou stromů (Byk & Semwik 2010, Byk 2011).

Studie prokázala signifikantní rozdíl v preferenci různě starých mršin, jak u mrchožroutovitých brouků, kteří byli reprezentováni jediným druhem hrobařika *N. vespilloides*, tak i u koprofágního druhu chrobáka *A. stercorosus*. Oba dva druhy preferovali starší typ návnady (M4).

Tyto poznatky se však zvláště pro rod *Nicrophorus* rozcházejí s publikovanými informacemi, které uvádějí, že hrobařici vyhledávají čerstvé mršiny (Peck & Anderson 1985, Scott 1998 nebo Sikes 2008) a jsou schopni objevit i mrtvolku starou pár hodin (Milne & Milne 1976, Ratcliffe 1996). Tato životní strategie účelně snižuje kompetici hrobařiků s ostatními druhy bezobratlých (především dvoukřídlym hmyzem) i mezi hrobařiky navzájem (Novák 1964). Během prvního pokusu se nám bohužel tato domněnka nepodařila potvrdit ani vyvrátit, protože jsme data pro nedostatečný počet hrobařiků v pastech nemohli statisticky analyzovat. Přesto je z tabulky č. 3 a grafu č. 2 patrné, že do pastí s návnadou M3 se zachytilo podstatně víc brouků (60 jedinců) než do pastí s návnadou M1 (5 jedinců). V druhé části experimentu jsme tento jev mohli prokázat již statisticky.

Jedno z možných vysvětlení, proč jedinci druhu *N. vespilloides* během pokusu preferovali starší typ návnady, může být v průběhu sezónní dynamiky tohoto druhu. *N. vespilloides* může mít až tři generace v roce (Novák 1964, Šustek 1981). Podle Scotta (1998) se v Evropě rozmnožuje od pozdního dubna do září. Růžička (1994) tento druh pozoroval od dubna do prosince se slabým vrcholem od května do poloviny října. Kočárek & Benko 1997 uvádí, že *N. vespilloides* se vyznačuje dvěma vrcholy pohybové aktivity v květnu a v rozmezí červenec – září. Je možné, že v červnu se již líhne první generace, jejíž imága vyhledávají mršiny jako potravní zdroj a nikoliv za účelem rozmnožování (Podskalská & Růžička 2009). Tuto domněnku potvrzuje i fakt, že během druhé části experimentu, kdy návnady byly již přístupné dvoukřídlemu hmyzu, nalétávali hrobařici častěji do pastí s návnadou M4, které byly larvami obsazeny početněji než návnady M2.

U druhu *A. stercorosus* nebylo prvotním záměrem testovat jeho potravní preference a do studie byl zahrnut až v 2. části experimentu, neboť se nám jeho podíl v pastech zdál významný. Tento druh se na mršinách živí odumírajícími tkáněmi, případně zbytky výkalů.

Chrobáci druhu *A. stercorosus* preferovali starší typ návnady (M4) pravděpodobně proto, že čtyři dny rozkládající se mršina uvolňuje infochemikálie, které informují brouka o tom, kde se daný potravní zdroj nachází, daleko intenzivněji a ve větších koncentracích než dva dny stará mršina. Statisticky se nám podařilo dokázat i rozdíl v atraktivnosti návnad u samců a samic tohoto druhu, kdy samice nalétávaly častěji na starší typ návnady (M4). Tento fakt však zkrusluje nevyrovnaný počet atrahovaných samic a samců, kdy samice byly do pastí zachytávány téměř dvakrát častěji než samci (83♂/156♀). Brouci tohoto druhu chrobáka se rozmnožují od května do konce června (Tesař 1957). Je tedy možné, že v době experimentu dosahovala zakladatelská generace svého vrcholu a zvláště pak samice vyhledávaly vhodný zdroj organické hmoty na stavbu mateřské hrudky pro své potomstvo.

Do pastí se během obou experimentů zachytilo i několik jedinců různých druhů střevlíků (Coleoptera: Carabidae), kteří však nebyli do studie zahrnuti (Tab. č. 4). Řada zástupců této čeledi jsou především nespécializovaní masožravci, kteří svoji kořist aktivně loví, případně vyhledávají těla uhynulých bezobratlých i obratlovců. Někteří potravní specialisté jsou vázáni např: na housenky motýlů, chvostoskoky, plicnaté plže, imága drabčíku nebo kroužkovce. Většina středoevropských druhů se vyznačuje noční aktivitou, přes den se ukrývají na vlhkých stanovištích pod tlejícím dřevem či kameny (Hůrka 1996). Druh střevlíka *Pterostichus niger* například loví mšice či slunéčka sedmítečná (Wallin & Ekbon 1994), ale nalézt ho můžeme i na uhynulých tělech obratlovců, kde loví dospělce dvoukřílého hmyzu (Melis et al. 2004). Je tedy značně pravděpodobné, že tento druh byl atrahován právě našimi návnadami.

12. Závěr

Tato bakalářská práce se zabývá potravními preferencemi mrchožroutovitých brouků. V experimentální části práce jsme testovali tyto preference na různě starých návnadách v různém stádiu rozkladu bez a s přítomností larev dvoukřídlého hmyzu. Data první části experimentu z 28. 6. 2011 nemohla být pro nedostatečný počet zachycených mrchožroutovitých brouků v zemních padacích pastí statisticky analyzována. Ve druhé části experimentu jsme dokázali signifikantní rozdíl v atraktivnosti návnad, kdy jediný testovaný druh hrobařika *Nicrophorus vespilloides* byl atrahován starším typem návnady M4 s přítomností larev dvoukřídlého hmyzu. Rozdílné chování mezi pohlavími nebylo prokázáno. Dále bylo testováno i chování lesního druhu chrobáka *Anoplotrupes stercorosus*, u něhož byla též prokázána preference staršího typu návnad M4 nad návnadou M2. Rozdíl, který byl u tohoto druhu prokázán v chování obou pohlaví, však není ze statistického hlediska průkazný, neboť se do pastí zachytil nevyrovnaný počet samců a samic.

Rešeršní část bakalářské práce se zabývala širší problematikou potravních preferencí mrchožroutovitých brouků, zvláště pak rodu *Nicrophorus*. Hrobařici jsou pro mnoho entomologů velmi zajímavou skupinou brouků, která se vyznačuje mnoha specifikami (biparentální péče o potomstvo, zahrabávání mršiny pod zem, příprava potravní koule).

Moji snahou bylo v práci objasnit jaké specifické látky hrobařiky na mršiny lákají, jakou funkci hraje kompetice v preferenci mršin u těchto brouků. Dále jsme se snažila osvětlit způsob, jakým hrobařici vyhledávají potravní zdroje a funkci jejich smyslových orgánů, které přitom využívají.

Sepsání práce i vlastní experiment mě bavil a během studia bych se této problematice ráda i nadále věnovala. V diplomové práci bych se chtěla především zaměřit na studium infochemikálií a reakcí mrchožroutovitých brouků na ně.

13. Použitá literatura

ALEKSANDROWICZ O. & KOMOSINSKI K. 2005. On the fauna of carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) of Mazurian lakeland (north-eastern Poland). *In: SKLODOVSKI J., HURUK S., BERSEVSKIS A. & TARASIUK S. (eds.) Protection of Coleoptera in the Baltic Sea region.* Warsaw: Warsaw Agricultural University Press, 147 – 153.

AMENDT J., KRETTEK R., NIESS C., ZEHNER R. & BRATZKE H. 2000: Forensic entomology in Germany. *Forensic Science International*, 113: 309 – 314.

AMENDT J., KRETTEK R. & ZEHNER R. 2004: Forensic entomology. *Naturwissenschaften*, 91, 51 – 65.

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

ANDERSON R.S. & PECK S.B. 1985: The carrion beetles of Canada and Alaska. *The Insects and Arachnids of Canada*, 13: 1 - 121.

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

ARORA G., CORMIER F. & LEE B. 1995: Analysis of odor-active volatiles in cheddar cheese headspace by multidimensional CG-MS/sniffing. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 43: 748 – 752.

BAKER A. S. & SCHWARZ H. H. 1997: Morphological differences between sympatric populations of the *Poecilochirus carabi* complex (Acari: Mesostigmata: Parasitidae) associated with burying beetles (Silphidae: Nicrophorus). *Systematic Parasitology*, 37: 179 – 185.

BERDELA G., LUSTIGMAN B. & SHUBECK P.P. 1994: A List Of Bacterial flora Residing In The Mid And Hindgut Regions Of 6 Species Of Carrion Beetles (Coleoptera, Silphidae). *Entomological News*, 105: 47 – 58.

BOECKH J. 1962: Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Geruchsrezeptoren auf den Antennen des Totengräbers (Nicrophorus, Coleoptera). *Z Vgl Physiol Berl*, 46: 212 – 248.

BORNAMISSZA G. F. 1957: An analysis of arthropod succession in carrion and the effect of its decomposition on the soil fauna. *Australian Journal of Zoology*, 5: 1 – 12.

BRUYNE M. & BAKER T. C. 2008: Odor Detection in Insects: Volatile Codes. *Journal of Chemical Ecology*, 34: 882 – 897.

BYK A. & SEMKIW P. 2010: Habitat at preferences of the forest dung beetle *Anoplotrupes stercorosus* (Sriba, 1971) (Coleoptera: Geotrupidae) In the BIAŁOWIEŻA forest. *Acta Scientiarum Polonorum*, 9 (3 – 4): 17 – 28 .

BYK A. 2011: Abundance and composition of Geotrupidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) in the developmental cycle of pine stands in Człuchów Forest (NW Poland). *Baltic J. Coleopterol.*, 11 (2): 171 – 186.

CARTER D.O., YELLOWLEES D. & TIBBETT M. 2007: *Cadaver Decomposition in Terrestrial Ecosystem.* *Naturwissenschaften*, 94 (1): 12 – 24.

CÍLEK V. (ed.) 2005: *Střední Brdy*. Ministerstvo zemědělství ČR, Ministerstvo životního prostředí, ČSOP, Příbram a Kancelář pro otázky ochrany krajiny a přírody, Příbram, 402 pp.

CRAWFORD P. H. C. & HOAGLAND B. W. 2010: Using species distribution models to guide conservation at the state level: the endangered American burying beetle (*Nicrophorus americanus*) in Oklahoma. *Journal of Insect Conservation*, 14: 511 – 521.

ČÚZK, 2011: Klasifikace půdních typů podle TKSP a WRB. *Národní geoportál INSPIRE*, online: <http://geoportal.gov.cz/web/guest/map;jsessionid=4E78847C2F16EC075637D56174984F7C>, [citace 21. 3. 2011].

DANĚK L. 1990: *Možnost využití entomologie v kriminalistice*. Kriminalistický ústav, Praha, 140 pp.

DICKE M. & SABELIS M.W. 1988: Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds? *Functional Ecology* 2: 131–139.

DEITHER V. G. 1947: The role of the antenna in the orientation of carrion beetles to odors. *Journal of the New York Entomological Society*, 55: 285 – 293.

DEGENKOLB T., DÜRING R. A. & VILCINSKAS A. 2011: Secondary metabolites released by the burying beetle *Nicrophorus vespilloides*: Chemical analyses and possible ecological functions. *Journal of Chemical Ecology*, 37: 724 – 735.

DOBLER S. & MÜLLER J. K. 2000: Resolving Phylogeny at the Family Level by Mitochondrial Cytochrome Oxidase Sequences: Phylogeny of Carrion Beetles (Coleoptera: Silphidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15: 390 – 420.

DOLEŽAL J. 2008: Ekologie nekrofágních brouků (Coleoptera: Silphidae): bakalářská práce - nepublikováno. Dep.: Česká zemědělská univerzita v Praze, FŽP, Praha, 33 pp.

EGGERT A. K. 1992: Alternative male mate-finding tactics in burying beetles. *Behaviour Ecology*, 3: 243 – 254.

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

EGGERT A. K. & MÜLLER J. K. 1989b: Pheromone-mediated attraction in burying beetles. *Ecological Entomology*, 14: 235 – 237.

EGGERT A. K. & MÜLLER J. K. 1992: Joint breeding in female burying beetles. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31: 237 – 242.

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

FETHERSTON I., SCOTT M. P. & TRANIELLO J. F. A. 1990: Parental care in burying beetles: male and female roles and the organization of brood care behaviors. *Ethology*, 85: 177 – 90.

GRASSEBERGER M. & FRANK C. 2004: Initial Study of Arthropod Succession on Pig Carrion in a Central European Urban Habitat. *Journal of Medical Entomology*, 41 (3): 511 – 523.

GREENFIELD M. D. 2002: *Signalers and Receivers: Mechanisms and Evolution of Arthropod Communication*. Oxford University Press, Oxford, UK, 414 pp.

GULLAN, P a P CRANSTON 2000: Sensory systems and behaviour. *The insects: An Outline of Entomology*. 2nd ed. Oxford: Blackwell Science, 470 pp.

HABERER W., SCHMITT T., PESCHKE K., SCHREIER P. & MÜLLER J. K. 2007: Ethyl 4 – methyl heptanoate: a male – produced pheromone of *Nicrophorus vespilloides*. *Journal of Chemical Ecology*, 34: 94 – 98.

HALL C.L., WADSWORTH N. K., HOWARD D. R., JENNINGS E. M., FARRELL L. D., MAGNUSON T. S. & SMITH R. J. 2011: Inhibition of microorganisms on a carrion breeding resource: The antimicrobial peptide activity of burying beetle (Coleoptera: Silphidae) oral and anal secretions. *Entomological society of America*, 40 (3): 669 – 78.

HATCH M. H. 1927: Studies of the carrion beetles of Minnesota, including new species. *Technical Bulletin*, University of Minnesota Agricultural Experiment Station, 48: 1 – 19.

HATCH M. H. 1928: Silphidae II. In: SCHENKLING S. (ed.): *Coleopterorum Catalogus, Pars 95*. Berlin: W. Jung, 244 pp.

HEJL I. 1987: *Brdy*. Středočeské nakladatelství a knihkupectví, Praha, 112 pp.

HENDEL J. 2009: *Přehled statistických metod: analýza a metaanalýza dat*. Portál, Praha, 696 pp.

HOBACK W.W., BISHOP A., KROEMER J., SCALZITTI J. & SHAFFER J. J. 2004: Differences among antimicrobial properties of carrion beetle secretions reflect phylogeny and ecology. *Journal of Chemical Ecology*, 30: 719 – 729.

HOFFMAN K. H., DETTNER K. & TOMASCHKO K. H. 2005: Chemical signals in Insect and Other Arthropods: From Molecular Structure to Physiological Functions. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79 pp.

HOSKOVEC M. 2000: Chemická komunikace hmyzu pohledem organického chemika. *Chemické Listy*, 94, 897 – 904.

HUOTARI M. 2004: *Odour sensing by insect olfactory receptor neurons: Measurements of odours based on action potential analysis*. Faculty of Technology, University of Oulu, Finland, 72 pp.

HŮRKA K. 1996: *Carabidae České a Slovenské republiky*. Kabourek, Zlín, 565 pp.

IKEDA H., KUBOTA K., KAGAYA T. & ABE T. 2006: Niche differentiation of burying beetles (Coleoptera: Silphidae: Nicrophorinae) in carcass use in relation to body size: Estimation from stable isotope analysis. *Applied Entomology and Zoology*, 41(4): 561 – 564.

IKEDA H., KUBOTA K. & ABE T. K. T. 2007: Flight capabilities and feeding habits of silphine beetles: are flightless species really “carrion beetles”? *Ecological Research*, 22: 237 – 241.

IKEDA H., KAGAYA T., KUBOTA K. & ABE T.K.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., SHIMANO. & YAMAGAMI A. 2010: Differentiation in searching behavior of carcasses based on flight height differences in carrion beetles (Coleoptera: Silphidae). *Journal of Insect Behavior*, 24: 167 – 174.

JACQUES B. J., AKAHANE S., ABE M., MIDDLETON W., HOBACK W. W. & SHAFFER J. J. 2009: Temperature and food availability differentially affect the production of antimicrobial compounds in oral secretions produced by two species of burying beetle. *Journal of Chemical Ecology*, 35: 871 – 877.

JANZEN D. H. 1977: Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. *The American Naturalist*, 111: 691–713.

KALINOVÁ B., PODSKALSKÁ H., RŮŽIČKA J. & HOSKOVEC M. 2009: Irresistible bouquet of death – how are burying beetles (Coleoptera: Silphidae: Nicrophorus) attracted by carcasses. *Naturwissenschaften*, 96: 889 – 899.

KARIN A., KARLSON B., ENGLUND F. O. & UNELIUS C. R. 1994: Dimethyl oligosulphides, major volatiles released from *Sauromatum guttatum* and *Phallus impudicus*. *Phytochemistry*, 35: 321 – 323.

KEIL A. T. 1999: Morphology and Development of the Petipheral Olfactory Organs. In: HANSSON B.S. (ed.): *Insect Olfaction*. Springer Verlag, Heidelberg, 457 pp.

KLETEČKA Z. & KŘIVAN V. 1999: Rozšíření čeledí Balboceratidae, Geotrupidae a Ochodaeidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) v jižních Čechách. Sborník Jihočeského muzea v Českých Budějovicích přírodní vědy, 39: 81 – 90.

KOCH H. J. 2002: Forensiche Entomologie: Prä- und postmortale Leichenbesiedlung durch Insekten: diplomová práce, nepublikováno. Dep.: Villingen-Schwenningen, Fachhochschule Villingen-Schwenningen: 160.

KOČÁREK P. 2001a: *Nekrobiontní hmyz v účasti na dekompozičních procesech*: autoreferát disertační práce. Olomouc: Univerzita Palackého, 23 pp.

KOČÁREK P. 2001b: Diurnal activity rhythms and niche differentiation in a carrion beetle assemblage in Opava, the Czech Republic. *Biological Rhythm Research*, 32: 431 – 438.

KOČÁREK P. 2003: Decomposition and Coleoptera succession on exposed carrion of small mammal in Opava, the Czech republic. *European Journal of Soil Biology*, 39: 31 – 35.

KOČÁREK P. & BENKO K. 1997: Výskyt a sezónní aktivita brouků čeledi Silphidae na Hlučínsku (Slezsko, Česká republika). *Časopis Slezského muzea v Opavě, Serie A - Vědy Přírodní*, 46: 173 – 179.

KOČÁREK P. & ROHÁČOVÁ M. 2001: Mrchožroutovití brouci (Coleoptera: Silphidae) v ekosystému horského lesa (Moravskoslezské Beskydy, Česká republika). *Práce a studie Muzea Beskyd*, 11: 67 – 74.

KREJČA V. 2008: Ekologie a etologie mrchožroutů (Coleoptera: Silphidae): diplomová práce, nepublikováno. Dep.: Česká zemědělská univerzita v Praze, FŽP, Praha, 68 pp.

LAWRENCE J. F. & NEWTON A. F. 1982: Evolution and classification of beetles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 261 – 290.

LECLERQC M. 1999 : Entomology and forensic medicine. Importance of Phoridae flies on human corpses. *Annales de la Societe Entomologique de France*, 35: 566 – 568.

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

MATUSZEWSKI S., BEJERLEIN D., KONWERSKI S. & SZPILA K. 2008: An initial study of insect succession and carrion decomposition in various forest habitats of Central Europe. *Forensic Science International*, 180: 61 – 69.

MENOTTA M., GIOACCHINI A. M., AMICUCCI A., BUFFALINI M., SISTI D. & STOCCHI V. 2004: Headspace solid-phase microextraction with gas chromatography and mass spectrometry in the investigation of volatile organic compounds in an ectomycorrhize synthesis system. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 18: 84 – 89.

- MELIS C., TEURLINGS I., LINNELL J. D. C., ANDERSEN R. & BORDONI A. 2004:** Influence of a deer carcass on coleopteran diversity in a Scandinavian boreal forest: a preliminary study. *European Journal of Wildlife Research*, 50: 146 – 149.
- MILNE L. J. et MILNE M. 1976:** The social behavior of burying beetles. *Scientific American*, 235: 84–89 .
- MÜLLER J. K. & EGGERT A. K. 1987:** Effects of carrion-independent pheromone emission by male burying beetles (Silphidae: Necrophorus). *Ethology*, 76: 297 – 304.
- MÜLLER J., EGGERT A.K. & SAKALUK S. K. 1998:** Carcass maintenance and biparental brood care in burying beetles: are males redundant? *Ecological Entomology*, 23: 195 – 200.
- MÜLLER J. K. & EGGERT A. K. 1990:** Time dependent shifts between infanticidal and parental behavior in female burying beetles: a mechanism of indirect motheroffspring recognition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27: 11 – 16.
- NOVÁK B. 1961:** Sezónní výskyt hrobaříků v polních entomocenózách (Coleoptera: Silphidae). *Facultas Rerum Naturalium, Acta Universitatis Palackianae Olomucensis*, 6: 45 – 114.
- NOVÁK B. 1962:** Příspěvek k faunistice a ekologii hrobaříků (Coleoptera: Silphidae). *Facultas Rerum Naturalium, Acta Universitatis Palackianae Olomucensis*, 11: 263 – 300.
- NOVÁK B. 1964:** Isolation als Ausschaltungsfaktor in den Phänomenen der Konkurrenz bei den Totengräbern (Col. Silphidae). *Facultas Rerum Naturalium, Acta Universitatis Palackianae Olomucensis*, 16: 147 – 158.
- NOVÁK B. 1966:** Dynamika populací brouků ze skupiny Silphini (Coleoptera) (Populationsdynamik der Silphini (Coleoptera)). *Facultas Rerum Naturalium, Acta Universitatis Palackianae Olomucensis*, 22: 129 – 151.
- OHKAWARA K. 1991:** A note on height of flight in *Nicrophorus* carrion beetles. *Res Bull Coll Exp For*, 48: 463 – 467.
- OHKAWARA K., SUZUKI S. & KATAKURA H. 1998:** Competitive interaction and niche differentiation among burying beetles (Silphidae, *Nicrophorus*) in Northern Japan. *Journal of Entomology Science*, 1: 551 – 559.
- OTRONEN M. 1988:** The effects of body size on the outcome of fights in burying beetles (*Nicrophorus*). *Annales Zoologici Fennici*, 25: 191– 201.
- PAPÁČEK M., MATĚNOVÁ V., MATĚNA J. & SOLDÁN T. M. 2000:** *Zoologie*. Scientia, Praha, 286 pp.
- PECK S. B. 1990:** Insecta: Coleoptera Silphidae and the associated families Agyrtidae and Leiodidae, pp. 1113-1136. In: DINDAL D. L. (ed.): *Soil Biology Guide*. New York: John Wiley & Sons, XVIII + 1349 pp.
- PECK S. B. 2001a:** Review of the carrion beetles of Australia and New Guinea Coleoptera: Silphidae). *Australian Journal of Entomology*, 40: 93–101.
- PECK S. B. 2001b:** 21. Silphidae Latreille, 1807, pp. 268 – 271. In: ARNETT R. H. & THOMAS M. C. (eds): *American beetles, Volume 1: Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga: Staphyliniformia*. Boca Raton, London, New York & Washington: CRC Press, 443 pp.
- PECK S. B. & ANDERSON R. S. 1985:** Taxonomy, phylogeny and biogeography of the carrion beetles of Latin America (Coleoptera: Silphidae). *Quaestiones Entomologicae*, 21: 247 – 317.

PETRUŠKA F. 1964: Příspěvek k poznání pohyblivosti několika druhů brouků nalétávajících na mršiny (Coleoptera Silphidae et Histeridae). *Facultas Rerum Naturalium, Acta Universitatis Palackianae Olomucensis*, 16: 159 – 187.

PETRUŠKA F. 1975: Vliv převládajících směrů větrů na nálet některých druhů brouků z čeledi Silphidae do zemních pastí. *Facultas Rerum Naturalium, Acta Universitatis Palackianae Olomucensis*, 51: 155 – 175.

PFÄFFMANN C. 1970: Sensory Reception of Olfactory Cues. The Rockefeller University, *Biology of reproduction*, 4: 327 – 343.

PODSKALSKÁ H., RŮŽIČKA J., HOSKOVEC M. & ŠÁLEK M. 2009: Use of infochemicals to attract carrion beetles into pitfall traps. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 132: 59 – 64.

PUKOWSKI E. 1933: Ökologische Untersuchungen an *Necrophorus* F. *Zeitschrift für Ökologie und Morphologie der Tiere*, 27: 518 – 586.

RAITHEL CH. J., GINSBERG H. S. & PROSPERO M. L. 2006: Population trends and flight behavior of the American burying beetle, *Nicrophorus americanus* (Coleoptera: Silphidae), on Block Island, RI. *Journal of Insect Conservation*, 10: 317 – 322.

RATCLIFFE B. C. 1996: *The Carrion Beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska*. University of Nebraska State Museum, Lincoln, 100 pp.

REED H. B. 1958: A study of dog carcass communities in Tennessee, with special reference to the insects. *The American Midland Naturalist Journal*, 59: 213 – 245.

REICHHOLF-RIEHMOVÁ H. 1997: *Hmyz a pavoukovci*. Ikar, Praha, 285 pp.

REINHARD J. 2004: Insect chemical communication. In.: Bell G. (dir.): Think like an Ant. *Chemosense*, 6: 1 – 6. online: <http://www.chemosensory.com/chemosense.htm>, [cit. 3.1.2012].

ROZEN D. E., ENGELMOER D. J. P. & SMISETH P.T. 2008: Antimicrobial strategies in burying beetles breeding on carrion. *PNAS*, 105: 17890 – 17895.

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

RŮŽIČKA J. 1993: Silphidae, pp. 33-34. In: JELÍNEK J. (ed.): *Checklist of Czechoslovak Insects IV (Coleoptera). Seznam československých brouků. Folia Heyrovskyana*, Suppl. 1: 3 – 172.

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

RŮŽIČKA J. 2001: Metody studia suchozemských bezobratlých živočichů, pp. 57 – 74. In: BEJČEK V. & ŠTASTNÝ K. (eds): *Metody studia ekosystémů*. Lesnická práce & Česká Zemědělská Univerzita v Praze, 111 pp.

RŮŽIČKA J. & SCHNEIDER J. 2004: Family Silphidae Latreille, 1807, pp. 229 - 237. In: LÖBL I. & SMETANA A. (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 2: Hydrophiloidea - Histeroidea - Staphylinoidea*. Apollo Books, Steensrup, 942 pp.

RŮŽIČKA J. 2005a: Icones Insectorum Europae Centralis – Coleoptera: Agyrtidae, Silphidae. *Folia Heyrovskyana* (Ser. B), 3: 1 – 9.

- RŮŽIČKA J. 2005b:** Silphidae (mrchožroutovití), pp. 429–430. In: FARKAČ J., KRÁL D. et ŠKORPÍK M. (eds.): *Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. List of threatened species in the Czech Republic. Invertebrates*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 760 pp.
- RÝZLEROVÁ I. 2009:** Ekologie nekrofágních brouků (Coleoptera) v otevřené krajině: diplomová práce, nepublikováno. Dep.: Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha, 90 pp.
- SCOTT M. P. 1998:** The ecology and behavior of burying beetles. *Annual Review of Entomology*, 43: 595 – 618.
- SCOTT M. P. & TRANIELLO J. F. A. 1989:** Guardians of the underworld. *Natural History Magazine*, 6: 32 – 36.
- SEGEL W. & STARKEY R.L. 1969:** Microbial decomposition of methionine and identity of the resulting sulfur products. *Journal of Bacteriology*, 98: 908 – 913.
- SHARANOWSKI B. J., WALKER E. G., ANDERSON G. S. 2008:** Insect succession and decomposition patterns on shaded and sunlit carrion in Saskatchewan in three different seasons. *Forensic Science International*, 179: 219 – 240.
- SCHNEIDER D. 1969:** Insect Olfaction: Deciphering System for Chemical Messages. *Science*, 163: 1031 – 1037.
- SCHNELL G. D., HIOTT A. E., CREIGHTON J. C., SMYTH V. L. & KOMENDAT A. 2008:** Factor affecting overwinter survival of the American burying beetle, *Nicrophorus americanus* (Coleoptera: Silphidae). *Journal of Insect Conservation*, 12: 483 – 492.
- SCHUMACHER R. 1973:** Beitrag zur Kenntnis der Stridulationsapparate einheimischer Necrophorus-Arten (*Necrophorus humator* Ol., *Necrophorus investigator* Zetterst., *Necrophorus vespilloides* Herbst) (Insecta: Coleoptera). *Zeitschrift für Morphologie der Tiere*, 75: 65 – 75.
- SCHWARZ H. H. & KOULIANOS S. 1998:** When to leave the brood chamber? Routes of dispersal in mites associated with burying beetles. *Experimental & Applied Acarology*, 22: 621 – 631.
- SIKES D. S. 2005:** Silphidae Latreille, 1807, pp. 288 – 296. In: BEUTEL R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds): *Handbook of Zoology, Volume IV: Arthropoda: Insecta, Part 38: Coleoptera, Beetles. Volume 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim)*. Berlin & New York: Walter de Gruyter, 632 pp.
- SIKES D. S. 2008:** Carrion Beetles (Coleoptera: Silphidae), pp. 749 – 758. In: CAPINERA J. L. (ed): *Encyclopedia of Entomology, Volume 1: A-C. 2nd Ed.* Springer Science + Business Media B.V.: 2400 pp.
- SMOLOVÁ V. 2005:** *Brdy a Hřebený: Nejkrásnější turistické trasy: turistický průvodce Rother*, Freytag & Berndt, Praha, 160 pp.
- SPRINGETT B. P. 1968:** Aspects of the relationship between burying beetles, *Necrophorus* spp. and the mite *Poecilochirus necrophori* Vitz. *Journal of Animal Entomology*. 37: 417 – 24.
- STEIGER A., WHITLOW S., PESCHKE K. & MÜLLER J.K. 2009:** Surface chemicals inform about sex and breeding status in the biparental burying beetle *Nicrophorus vespilloides*. *Ethology*, 115: 178 – 185.
- STENYSMYR M. C., URRU I., COLLU I., CELANDER M., HANSSON B.S. & ANGIOY A. M. 2002:** Pollination: rotting smell of dead-horse arum florets. *Nature*, 420: 625 – 626.

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

ŠPICAROVÁ N. 1966: Orientační pokusy s chovem larev několika nekrofilních a nekrofágních brouků na krevním a masopeptonovém agaru (Col. Silphidae). *Facultas Rerum Naturalium, Acta Universitatis Palackianae Olomucensis*, 22: 171 – 173.

ŠPICAROVÁ N. 1969: Chovy hrobaříků za venkovních a laboratorních podmínek (Zuchten der Necrophoren unter Freiland- und Laborbedingungen (Col. Silphidae)). *Facultas Rerum Naturalium, Acta Universitatis Palackianae Olomucensis*, 31: 125-130.

ŠPICAROVÁ N. 1971: Dwarf forms of burying beetles and the causes of their development (Col. Silphidae). *Facultas Rerum Naturalium, Acta Universitatis Palackianae Olomucensis*, 34: 193 – 197.

ŠPICAROVÁ N. 1972: The emergence of burying beetles from the soil after their metamorphosis and its dependence on day light (Col. Silphidae). *Facultas Rerum Naturalium, Acta Universitatis Palackianae Olomucensis*, 39: 141 – 155.

ŠPICAROVÁ N. 1973: Morfoplastické působení potravního faktoru na potomstvo několika druhů rodu *Necrophorus* F. (Coleoptera: Silphidae). *Facultas Rerum Naturalium, Acta Universitatis Palackianae Olomucensis*, 43: 297 – 335 .

ŠPICAROVÁ N. 1982: *K ekologii druhů čeledí Silphidae a Staphylinidae*: autoreferát kandidátské disertace. Olomouc: Ediční středisko University Palackého, 27 pp.

ŠUSTEK Z. 1981: Mrchožroutoví Čkoslovenska (Coleoptera, Silphidae). Klíče k určování hmyzu 2. *Zprávy Československé Společnosti Entomologické při CSAV*: 1 - 46.

TESAŘ Z. 1957: *Brouci listoroží – Lamellicornia II. – Carabaeidae laparosticti*. Fauna ČSR 11. NČSAV, Praha, 336 pp.

TOLASZ R. 2007: *Atlas podnebí Česka. Climate atlas of Czechia*: 1. vyd. Český hydrometeorologický ústav, Praha, 255 pp.

TRUMBO S.T. 1990a: Interference competition among burying beetles (Silphidae, *Nicrophorus*). *Ecological Entomology*, 15: 347 – 355.

TRUMBO S. T. 1990b: Reproductive benefits of infanticide in a biparental burying beetle *Nicrophorus orbicollis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27: 267 – 273.

TRUMBO S. T. 1991: Reproductive benefits and the duration of paternal care in a biparental burying beetle, *Nicrophorus orbicollis*. *Behaviour*, 117: 82 – 105.

TRUMBO S. T. 1992: Monogamy to communal breeding: exploitation of a broad resource base in burying beetles (Silphidae: *Nicrophorus*). *Ecological Entomology*, 17: 289 – 297.

TRUMBO S. T. 1994: Interspecific competition, brood parasitism, and the evolution of biparental cooperation in burying beetles. *Oikos*, 69: 241 – 249.

WAWRZKIEWICZ K., ZIÓKOWSKA G. & WAWRZKIEWICZYNA J. 1997: In vitro biodegradation of hair from different animal species by *Microsporum canis*. *International Biodeterioration and Biodegradation* 39:15 – 25.

WALLIN H. & EKBOM B. S. 1994: Influence of hunger level and prey densities on movement patterns in three species of pterostichus beetles (Coleoptera: Carabidae). *Environmental Entomology*, 23: 1171 – 1181.

WILSON D. S. & FUFGE J. 1984: Burying beetles: intraspecific interactions and reproductive success in the field. *Ecological Entomology*, 9: 195 – 203.

WILSON D. S., KNOLLENBERG W. G. & FUDGE J. 1984: Species packing and temperature dependent competition among burying beetles (Silphidae: *Nicrophorus*). *Ecological Entomology*, 9: 205 – 216.

WILSON D. S. & KNOLLENBERG W. G. 1984: Food discrimination and ovarian development in burying beetles (Coleoptera: Silphidae: *Nicrophorus*). *Annals of the Entomological Society of America*, 77: 165 – 170.

WILSON D. S. & KNOLLENBERG W. G. 1987: Adaptive indirect effects: the fitness of burying beetles with and without their phoretic mites. *Evolutionary Ecology*, 1: 139 – 159.

WOODARD CH. B. S. 2006: Odor masking of a vertebrate carcass by a burying beetle (*Nicrophorus marginatus*): master's thesis. *Texas Tech University, Lubbock*, 62 pp.

ZÚBER M. 2011: Listoroží brouci (Coleoptera Scarabaeoidea) dolního Pojizeří. *Elateridarium*, 5: 43 – 54.

ZVÁRA K. 2003: *Biostatistika*. Karolinum, Praha, 214 pp.

Odkazy ilustrací

www.bio-foto.com

<<http://www.bio-foto.com/displayimage-309.html>>

[citace 8. 4. 2012]

www.biolib.cz (a)

<<http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id9635/?taxonid=5326>>

[citace 8. 4. 2012]

www.biolib.cz (b)

<<http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id63542/?taxonid=5325>>

[citace 8. 4. 2012]

www.biolib.cz (c)

<<http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id49523/?taxonid=5360>>

[citace 8. 4. 2012]

www.biolib.cz (d)

<<http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id36807/?taxonid=5357>>

[citace 8. 4. 2012]

www.biolib.cz (e)

<<http://www.biolib.cz/cz/image/id9633/>>

[citace 8. 4. 2012]

www.biolib.cz (f)

<<http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id1698/?taxonid=7887>>

[citace 9. 4. 2012]

www.de.wikipedia.org

<http://de.wikipedia.org/w/index.php?title=Datei:Aclypea_opaca.jpg&filetimestamp=20100922114722>

[citace 8. 4. 2012]

www.hydrodictyon.eeb (a)

<http://hydrodictyon.eeb.uconn.edu/eebedia/index.php/File:Feed_solitary.jpg>

[citace 12. 4. 2012]

www.hydrodictyon.eeb (b)

<http://hydrodictyon.eeb.uconn.edu/eebedia/index.php/File:Pheromone_defodiens.jpg>

[citace 12. 4. 2012]

www.macroid.ru

<<http://macroid.ru/showphoto.php?photo=243&size=big&cat=1895>>

[citace 8. 4. 2012]

www.naruby.sk

<http://www.naruby.sk/obrazok_detail.php?obrazok_id=176318>

[citace 8. 4. 2012]

www.naturfoto.cz

<<http://www.naturfoto.cz/chrobak-lesni-fotografie-14192.html>>

[citace 9. 4. 2012]

www.vesmir.cz

<http://www.vesmir.cz/files/obr/nazev/2008_741_01.jpg/type/html>

[citace 17. 4. 2012]

www.zin.ru

<<http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/eng/korzunvd.htm>>

[citace 8. 4. 2012]

14. Přílohy

Příloha č. 1: Zástupci čeledi Silphidae vyskytující se v ČR

Příloha č. 2: Zástupci čeledi Geotrupidae zachycení během experimentu

Příloha č. 3: Životní strategie hrobaříků

Příloha č. 4: Smyslová fyziologie čeledi Silphidae

Příloha č. 5: Infochemikálie

Příloha č. 6: Lokalizace zájmového území

Příloha č. 7: Popis a rozmístění pastí

Příloha č. 8: Klimatologické údaje

Příloha č. 1: Zástupci čeledi Silphidae vyskytující se v ČR

Vybraní zástupci podčeledi Silphinae



Obr. 1: *Tanatophilus sinuatus*
(www.biolib.cz (a))



Obr. 2: *Tanatophilus rugosus*
(www.biolib.cz (b))



Obr. 3: *Oiceptoma thoracica* (www.zin.ru)



Obr. 1: *Silpha carinata* (www.macroid.ru)



Obr. 5: *Aclypea opaca* (www.de.wikipedia.org)

Vybraní zástupci podčeledi Nicrophorinae



Obr. 6: *Nicrophorus vespilloides* (www.naruby.sk)



Obr. 7: *Nicrophorus vespillo* (www.biolib.cz (c))



Obr. 8: *Nicrophorus humator*
(www.biolib.cz (d))



Obr. 9: *Nicrophorus investigator*
(www.biolib.cz (e))



Obr. 10: *Nicrophorus germanicus* (www.bio-foto.com)

Příloha č. 2: Zástupci čeledi Geotrupidae zachycení během experimentu

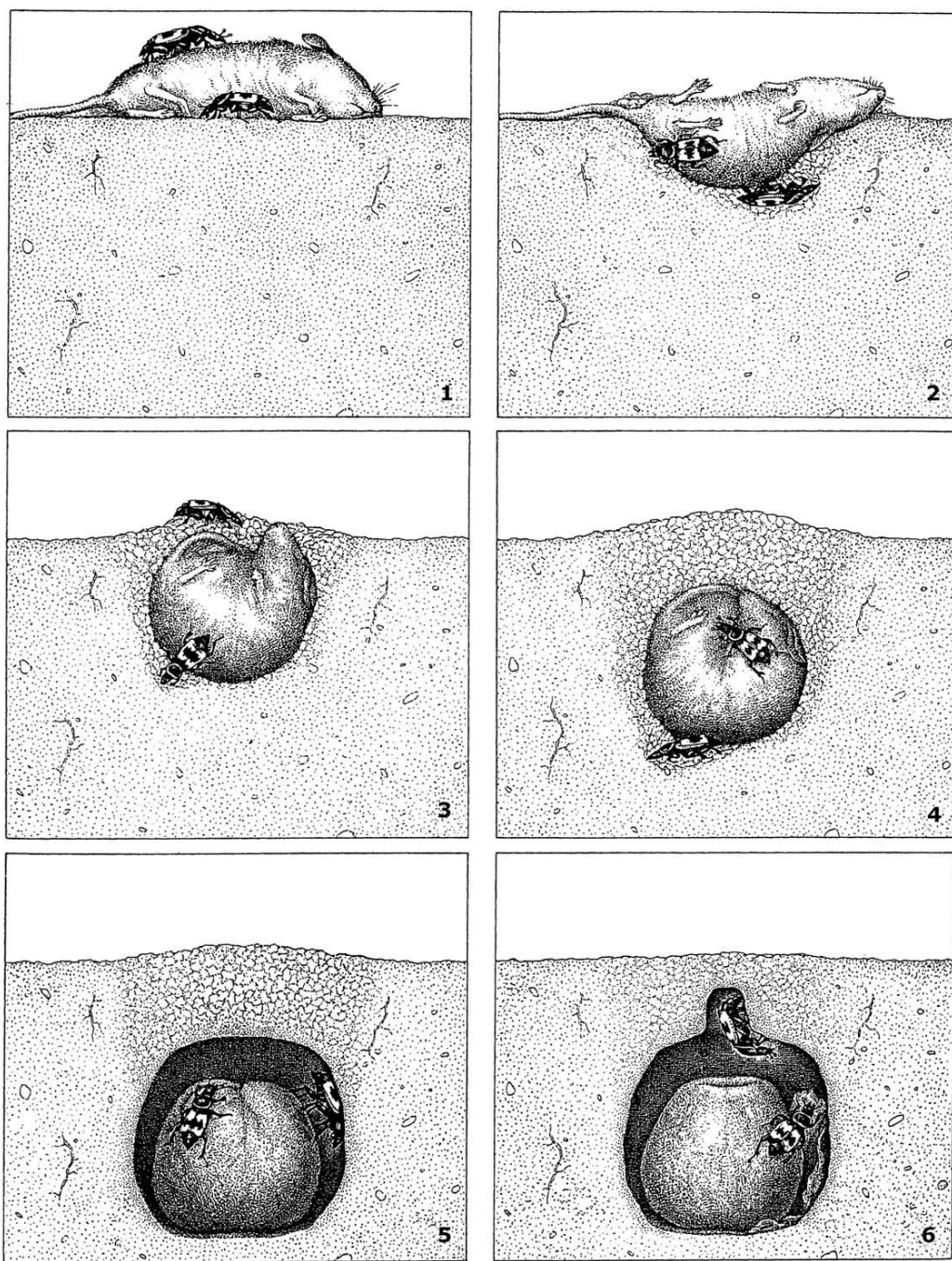


Obr. 11: *Anoplotrupes stercorosus* (www.naturfoto.cz, Foto: Jiří Bohdal, 2009)



Obr. 12: *Trypocorpis vernalis* (www.biolib.cz (f))

Příloha č. 3: Životní strategie hrobaříků



Obr. 17: Zahrabávání mršiny a tvorba potravní koule párem hrobaříků. (Milne & Milne 1976)



Obr. 18: Krmení larev hrobaříkem. (www.hydrodictyon.eeb (a))

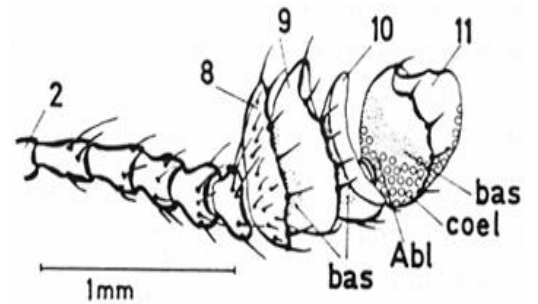


Obr. 19: Emitace feromonu samcem hrobaříka.
(www.hydrodictyon.eeb (b))

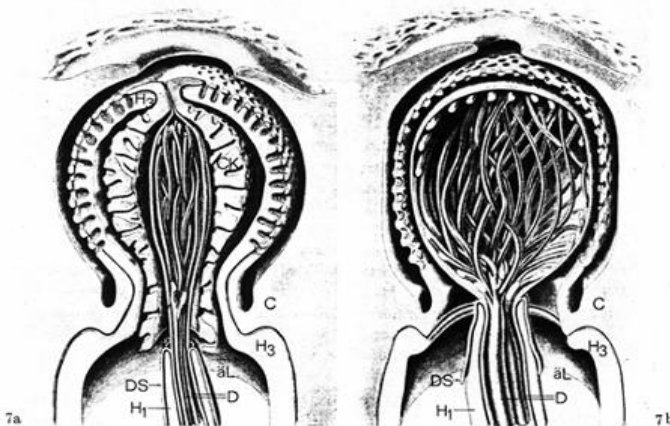
Příloha č. 4: Smyslová fyziologie čeledi Silphidae



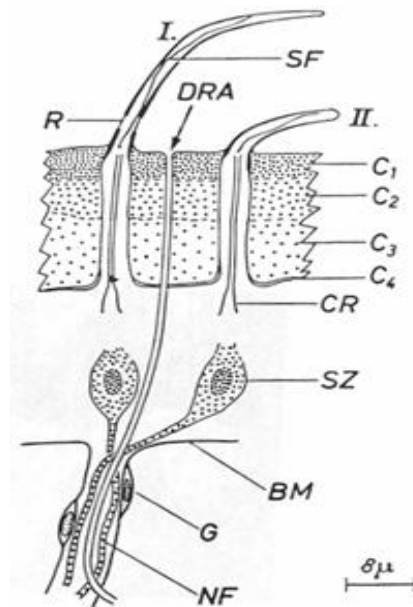
Obr. 13: Hlava hrobaříka s paličkovitými tykadly.
(www.vesmir.cz)



Obr. 14: Poloha různých typů senzili na tykadlech mrchožroutovitých brouků rodu *Nicrophorus*.
(Boeckh 1962)



Obr. 15: Fyziologická stavba smyslové senzily: *sensillum coelosphaericum* (coel). (Ernst 1972)



Obr. 16: Fyziologická stavba smyslové senzily: *sensillum basiconicum* (bas).
(Boeckh 1962)

Příloha č. 5: Infochemikálie

Tab. 1: Průběh koncentrací S-VOCs během 144 h po smrti živočicha (*Mus musculus*). (Kalinová et al. 2009)

	Hours post mortem	MeSH	DMS	MeSAc	DMDS	DMTS	DMQS
	0	0	0	0	0	0	0
1st day	6	VLC	VLC	VLC	VLC	VLC	0
	12	MC	LMC	MC	LMC	VLC	0
	18	HC	MC	MC	MC	LMC	0
	24	HC	MC	HC	HC	LMC	0
	36	HC	MC	MC	HC	LMC	0
2nd day	48	MC	HC	MC	HC	LMC	t
	60	MC	HC	LMC	HC	LMC	VLC
3rd day	72	MC	HC	LMC	HC	MC	VLC
4th day	96	MC	HC	LMC	VHC	MC	VLC
5th day	120	LMC	MC	VLC	VHC	MC	VLC
6th day	144	LMC	MC	VLC	VHC	MC	LMC

Vysvětlivky: 0 – nulová koncentrace, t – vysledován (3,000±30%), VLC – velmi nízká koncentrace (10,000±30%), LMC – středně nízká koncentrace (25,000±35%), MC – střední koncentrace (100,000±25%), HC – vysoká koncentrace (400,000±20%), VHC – velmi vysoká koncentrace (800,000±25%)

Příloha č. 6: Lokalizace zájmového území



Mapa 1: Zájmové území bylo zvoleno na západní straně města Dobříš (Středočeský kraj, Okres Příbram). (www.mapy.cz)

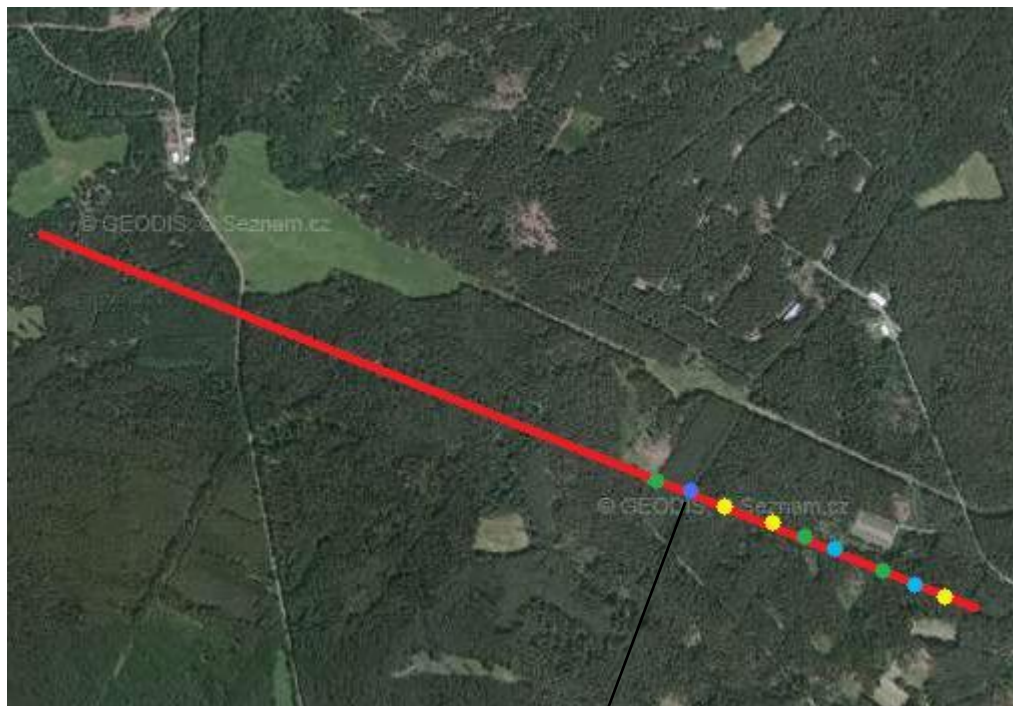


Mapa 2: Zájmové území ležící přibližně 2,5 km směrem na západ od města Dobříše. (www.mapy.cz)

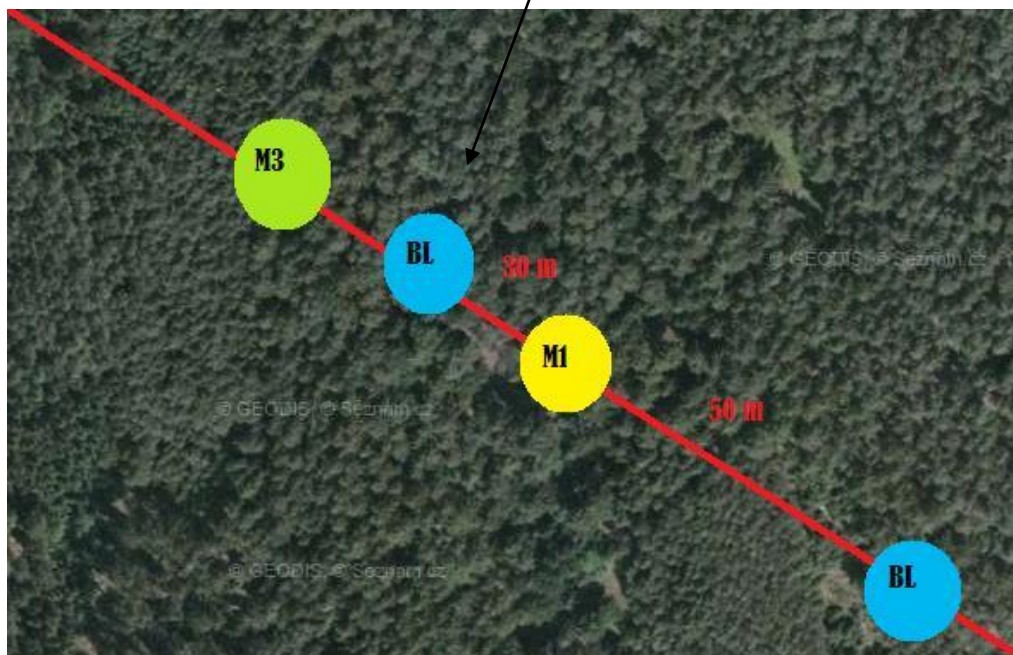


Foto 1: Fotografie lokality - suchý jehličnatý les. (Foto: Kateřina Rambousková, VI 2012)

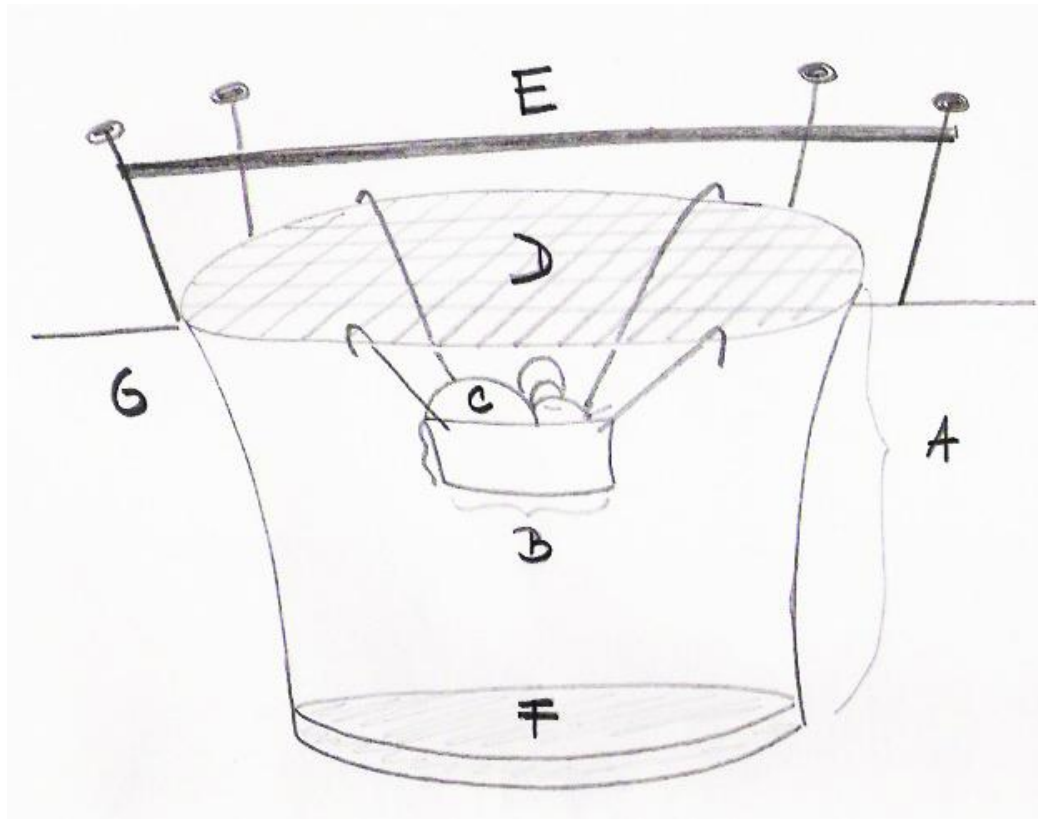
Příloha č. 7: Popis a rozmístění pastí



Mapa 3: Znárodnění linie, na které byly kladeny pasti s různým typem návnady (M1/M3 nebo M2/M4). (www.mapy.cz)



Mapa 4: Umístění jednotlivých pastí v jedné sérii. Každá série je složena ze tří typů návnad (M1/M3/BL) s rozestupy 30 m. Jednotlivé série jsou od sebe vzdáleny 50 m. (www.mapy.cz)



Obr. 20: Schematický nákres zemní padací pasti s návnadou (Kateřina Rambousková, IV 2011)

Vysvětlivky: A – nádoba kónického tvaru, B – spodní část kelímku od jogurtu připevněnému k pasti drátky, C – návnada (*Mus musculus*), D – drátěné pletivo, E – stříška, F – roztok NaCl a vody, G – půda



Foto 2: Pohled na již zakopanou zemní padací past s návnadou překrytou drátěným pletivem. (Foto: Kateřina Rambousková, VI 2011)

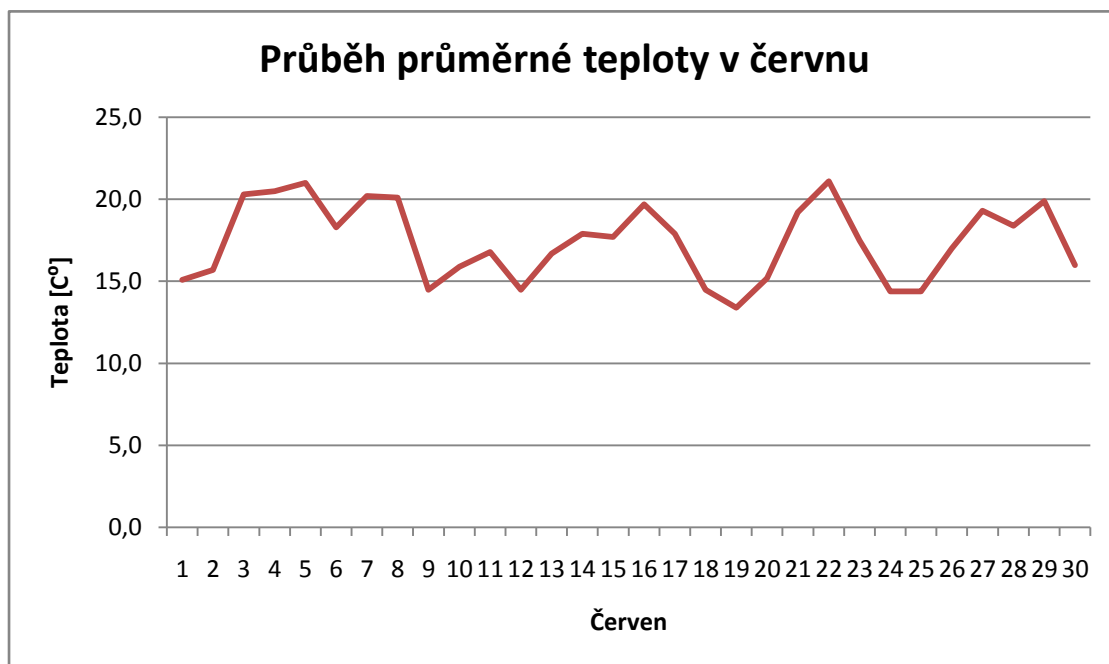


Foto 3: Pohled na již zakopanou zemní padací past s návnadou překrytou stříškou.
(Foto: Kateřina Rambousková, VI 2011)

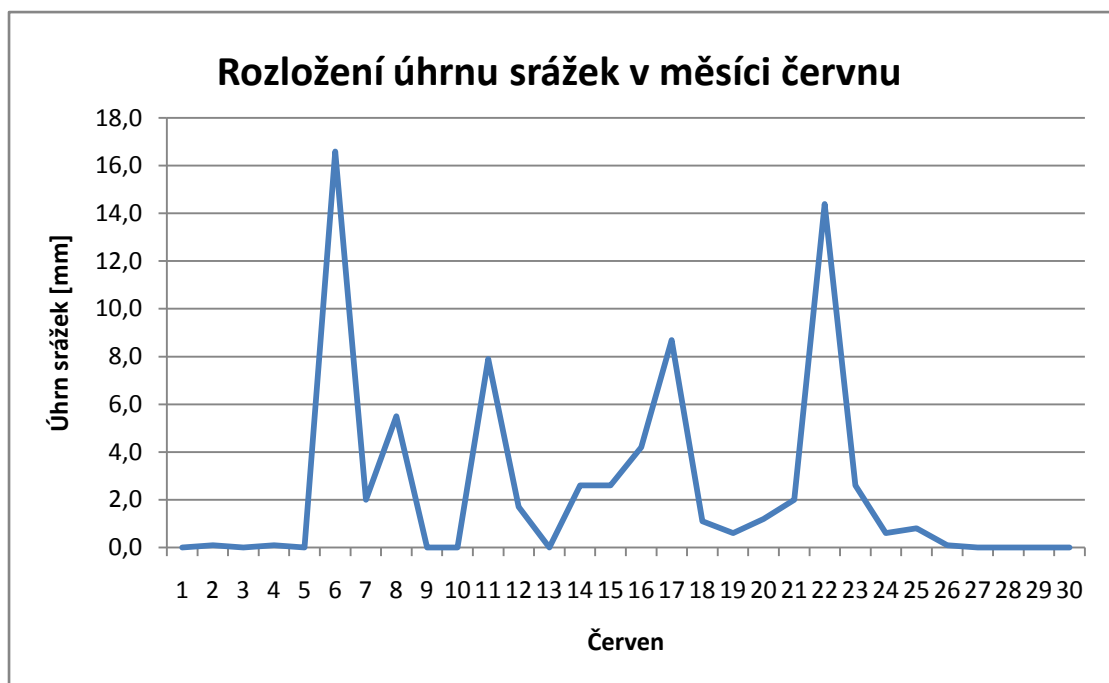


Foto 4: Umístění zemní padací pasti v lesním biotopu.
(Foto: Kateřina Rambousková, VI 2011)

Příloha č. 8: Klimatologické údaje



Graf 1: Průběh průměrné teploty v měsíci červnu během jednotlivých dnů od 1. 6. 2011 do 30. 6. 2011. (ČHMÚ 2011)



Graf 2: Rozložení úhrnu srážek pro jednotlivé dny v měsíci červnu od 1. 6. 2011 do 30. 6. 2011. (ČHMÚ 2011)