

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA EKOLOGIE



**Využití mrchožroutovitých brouků (Coleoptera:
Silphidae) ve forenzní entomologii**
BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vedoucí práce: doc. Mgr. Jan Růžička, Ph.D.
Konzultant: Santiago Montoya Molina MSc. Ing.

TRINHOVÁ Thuy Trang

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Thuy Trang Trinhová

Krajinářství

Územní technická a správní služba

Název práce

Využití mrchožroutovitých brouků (Coleoptera: Silphidae) ve forenzní entomologii

Název anglicky

Use of large carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) in forensic entomology

Cíle práce

Nekrofágní a nekrobiontní brouci jsou ekologická skupina, která si získává pozornost ve forenzní entomologii, protože jejich přítomnost a vývoj larev na rozkládajících se živočišných tělech je mnohem delší, než u klasicky využívaných a detailně studovaných dvoukřídlých (Diptera). Mrchožroutovi (Coleoptera: Silphidae) jsou taxonomicky malá skupina, která je ale významnou složkou nekrofágů při sukcesi na rozkládající se mršině. Zejména zástupci podčeledi Silphinae mají velký potenciál využití ve forenzní entomologii.

Metodika

Cílem bakalářské práce je poskytnout základní přehled o systematice a ekologii čeledi Silphidae. Jádrem rešerše bude shrnout možnosti využití mrchožroutovitých brouků ve forenzní entomologii, a nastínit potenciál jejich využití při použití vývojových modelů k odhadu post-mortem intervalu, respektive doby expozice rozkládajícího se těla.

Doporučený rozsah práce

30 stran

Klíčová slova

Coleoptera, Silphidae, ekologie, forenzní entomologie

Doporučené zdroje informací

- Byrd J. H. & Castner J. L. 2010: Insects of forensic importance. In: Byrd H. J., & Castner J. L. (eds): Forensic entomology: The utility of arthropods in legal investigations, 2nd edn. CRC Press, Boca Raton, pp. 39-122.
- Dekeirsschieter J., Verheggen F., Lognay G. & Haubruge E. 2011: Large carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) in Western Europe: a review. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 15: 435-447.
- Goff L.M. 2010: Early Postmortem Changes and Stages of Decomposition. In: Amendt J., Goff M.L., Campobasso C.P. & Grassberger M. (eds.): Current Concepts in Forensic Entomology. Springer, Dordrecht, pp. 1–24.
- Ikeda H., Kagaya T., Kubota K. & Abe T. 2008: Evolutionary relationships among food habit, loss of flight, and reproductive traits: life-history evolution in the Silphinae (Coleoptera: Silphidae). *Evolution*, 62: 2065-2079.
- Matuszewski S., Bajerlein D., Konwerski S. & Szpila K. 2010: Insect succession and carrion decomposition in selected forests of Central Europe. Part 3: Succession of carrion fauna. *Forensic Sci. Int.* 207: 150-163.
- Midgley J.M., Richards C.S. & Villet M.H. 2010: The utility of Coleoptera in forensic investigations. In: Amendt J., Goff M.L., Campobasso C.P. & Grassberger M. (eds.): Current Concepts in Forensic Entomology. Springer, Dordrecht, pp. 57–68.
- Newton A.F. 2021: StaphBase: Staphyliniformia world catalog database (version January 2021). In: Roskov Y., Ower G., Orrell T., Nicolson D., Bailly N., Kirk P.M., Bourgoin T., DeWalt R.E., Decock W., Nieuwerkerken E., van Zarucchi J. & Penev L. (eds): Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 20th February 2019. Naturalis, Leiden. Digital resource. Available from: www.catalogueoflife.org/col
- Růžička J. 2015: Silphidae, pp. 5, 291-304. In: Löbl I. & Löbl D. (eds): Catalogue of Palaearctic Coleoptera Volume 2. Hydrophiloidea – Staphylinoidea, Revised and Updated Edition. Brill, Leiden, Boston, xxvi + 1702 pp.
- Sikes D. S. 2005: Silphidae Latreille, 1807, pp. 288-296. In: Beutel R. G. & Leschen R. A. B. (eds): Handbook of Zoology, Volume IV: Arthropoda: Insecta, Part 38: Coleoptera, Beetles. Volume 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga par m). Berlin & New York: Walter de Gruyter, 632 pp.
- Sikes D. 2008: Carrion beetles (Coleoptera: Silphidae). In: Capinera J. L. (ed.): Encyclopedia of Entomology, Vol. 1 A–C. Springer, Berlin, pp. 749–758.

Předběžný termín obhajoby

2020/21 LS – FŽP

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

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

San ago Montoya Molina MSc. Ing.

Elektronicky schváleno dne 29. 3. 2021

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 29. 3. 2021

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 31. 03. 2021

ČESTNÉ PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Využití mrchožroutovitých brouků (Coleoptera: Silphidae) ve forenzní entomologii" jsem vypracovala samostatně pod vedením doc. Mgr. Jana Růžičky, Ph.D. a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu použitých zdrojů na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 31.03.20201

Trinhová Thuy Trang

PODĚKOVÁNÍ

Ráda bych zde poděkovala vedoucímu bakalářské práce doc. Mgr. Janu Růžičkovi, Ph.D., bez jehož pomoci bych práci nebyla nikdy schopna dokončit. Dále bych chtěla poděkovat svým rodičům za dobré večere a víru v úspěšné dokončení. V neposlední řadě děkuji své sestře, která mi pomohla hledat synonyma.

Využití mrchožroutovitých brouků (Coleoptera: Silphidae) ve forenzní entomologii

Abstrakt

Forenzní entomologie je dynamickým vědním oborem využívající znalosti o hmyzu při vyšetřování v občanském a trestním právu. Principem forenzní entomologie je vyhodnocení dat k určení nejpřesnější časové prodlevy od uhynutí do chvíle nalezení mršiny, určení tzv. Post-mortem intervalu (PMI). Metod a modelů k určení PMI je mnoho, abychom je mohli aplikovat v praxi je potřeba zajistit velké množství dat. Právě data o forenzně významných druzích, jako jsou Silphidae, často postrádáme. Mimoto, jen samotné modely k určení PMI nestačí. Forenzní entomolog by měl být schopen druh osidlující na mršině správně identifikovat v jakémkoliv stádiu vývoje, a to je v současnosti velice obtížné, neboť zejména preimaginální stádia nejsou dostatečně popsány.

Ve své práci se zaměřím na popis morfologie Silphidae a shrnutí poznatků o jejich ekologii. Na závěr se pokusím o zhodnocení, využití brouků z čeledi Silphidae ve forenzní entomologii.

Klíčová slova: Coleoptera, Silphidae, ekologie, forenzní entomologie

The use of large carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) in forensic entomology

Abstract

Forensic entomology is a dynamic scientific discipline, that uses information about insects in civil and criminal law investigations. The basic principle of forensic entomology is evaluation of data to determine minimal time from death to the moment of discovery of carcass as precisely as possible, estimating the so-called Post-mortem interval (PMI). There have already been suggested several methods and models to determine PMI, however if you want to put them in use, it is necessary to provide plenty of data. We are currently lacking in those important data on identification of preimaginal stages of forensically significant species, such as Silphidae. Furthermore, models alone are not sufficient to be useful in establishing PMI. Any forensic entomologist should be able to correctly identify the species at any developmental stage, which is currently very challenging.

In this work, I will focus on proper description of the morphology of Silphidae, my goal is also to summarise information about their ecology. Finally, I will try to evaluate the use of Silphidae in forensic entomology.

Keywords: Coleoptera, Silphidae, ecology, forensic entomology

OBSAH

1. ÚVOD.....	7
2. Čeleď SIPLHIDAE.....	8
2.1. Úvod.....	8
2.2. Taxonomie a rozšíření.....	8
2.3. Ekologie a biologie.....	9
2.3.1. Potravní vztahy.....	9
2.3.2. Ekologie.....	10
2.4. Morfologie.....	12
2.4.1. Dospělec.....	12
2.4.2. Larva.....	15
2.4.3. Kukla.....	16
3. Podčeleď SIPLHINAE.....	17
3.1. Morfologie.....	17
3.2. Ekologie a biologie.....	17
4. Podčeleď NICROPHORINAE.....	19
4.1. Morfologie.....	19
4.2. Ekologie a biologie.....	20
5. Forenzní entomologie.....	23
5.1. Forenzní entomologie a její principy.....	23
5.2. Post-mortem interval.....	23
5.3. Stručná historie.....	24
5.4. Vztah mezi hmyzem a mršinou.....	25
5.5. Dekompozice mršiny.....	26
5.5.1. Rozkladné procesy.....	26
5.5.2. Rozklad mršiny za přítomnosti hmyzu.....	26

5.5.3.	Rozklad mršiny bez přítomnosti hmyzu	27
5.6.	Sukcese brouků na mršině	28
5.6.1.	Faktory ovlivňující sukcesí	29
6.	Využití brouků čeledi Silphidae	30
6.1.	Zhodnocení výzkumů	31
6.2.	Nejčastěji užívané modely	32
6.2.1.	Developmental Rate Isomorphy	32
6.2.2.	Thermal summation model	32
7.	Závěr	33
8.	Přehled literatury a použitých zdrojů	34

1. ÚVOD

Nekrobiontní hmyz, a to především brouci (Coleoptera) a dvoukřídlí (Diptera), mají nenahraditelnou roli v dekompozičních procesech na mršině a v návratu organických složek zpět do koloběhu živin. Zatímco Diptera jsou předmětem nespočtu studií, mnoho publikací zaměřené na využití hmyzu ve forenzní entomologii pro stanovení post-mortem intervalu (PMI) Coleoptera zcela opomíjí. Využití brouků, konkrétně mrchoužroutovitých brouků, má nicméně své přednosti. Silphidae mají veliký potenciál pro přesné stanovení PMI pro delší časové úseky, potřebujeme jen vylepšit identifikační metody larválních stádií a poznat detailněji jejich ekologii.

2. Čeleď SIPLHIDAE

2.1. Úvod

Mrchožroutovití (Coleoptera: Silphidae), v anglickém jazyce „carrion beetles“, jsou početně poměrně malou čeledí brouků (Coleoptera), čítajících pouze necelých 200 druhů (Sikes 2005, 2008, Newton 2021), z nichž na území České a Slovenské republiky dnes najdeme pouhých 25 druhů (Růžička & Jakubec 2016, Hůrka 2017). Převážná většina zástupců Silphidae jsou primárně nekrofágní (tzn. živící se odumřelou živočišnou tkání), svou činností se tak významně podílí nejenom na rozkladu mrtvé hmoty v ekosystémech, ale odklizením mršin z půdního povrchu a urychlováním jejího rozkladu snižují šíření choroboplodných zárodků do okolního prostředí (Peck 1990, Ratcliffe 1996, Scott 1998, Šípková & Růžička 2009).

2.2. Taxonomie a rozšíření

Čeleď Silphidae patří do nadčeledi brouků Staphylinoidea a vnitřně se dělí na dvě podčeledi – Nicrophorinae, v anglicky psaných publikacích běžně nazývány „sexton beetles“ nebo „burying beetles“, a Silphinae (Ratcliffe 1996, Sikes 2005, Dekeirsschieter et al. 2011). Dříve se do čeledi Siplhidae řadila i podčeleď Agyrtinae, avšak díky novým poznatkům z fylogenetických analýz byly Lawrence & Newtonem Agyrtinae od Silphidae odděleny a současně tvoří samostatnou čeleď (Lawrence & Newton 1982, Peck 1990, Ratcliffe 1996).

Mrchožroutovití jsou relativně rozšířenou čeledí a s výjimkou Antarktidy lze nalézt zástupce na každém kontinentu. Primárně se vyskytují na severní polokouli v oblasti mírného pásu, kde lze předpokládat i původ převážné části čeledi (hlavně podčeledi Nicrophorinae) (Ratcliffe 1996, Sikes 2005). Zcela mimořádně se původ dvou rodů Silphinae (*Oxelytrum* Gistel, 1848 a *Ptomaphila* Kirby & Spence, 1828) připisuje do oblasti zaniklého superkontinentu Gondwana (území dnešní Jižní Ameriky, Afriky, Indie, Austrálie a Antarktidy) (Sikes 2005, 2008). V oblastech tropického klimatického pásu se Silphidae vyskytují jen ojediněle. V suchých, teplých oblastech jako jsou pouště chybí úplně. V porovnání s Nicrophorinae jsou Silphinae tolerantnější vůči vyšším teplotám (nejspíš díky větší rodové rozmanitosti). Důvodem nižší teplotní tolerance může být neschopnost Nicrophorinae bránit mršinu před konkurenty, jimiž jsou mravenci, mouchy či jiní nekrofágní obratlovci početní

v teplých oblastech, a tím i znemožnění pohřbení kadáveru (Ratcliffe 1998, Sikes 2008).

Podčeleď Silphinae svou recentní druhovou rozmanitostí s dvanácti rody výrazně překonává podčeleď Nicrophorinae, která má rody pouze tři (Sikes 2008). Největší druhové zastoupení najdeme v Evropě, Asii a Severní Americe. V Evropě žije dohromady devět rodů – zhruba 45 druhů. Z toho je v České republice z čeledi mrchožroutovití známo 23 druhů (Šustek 1981, Růžička & Jakubec 2016).

2.3. Ekologie a biologie

2.3.1. Potravní vztahy

Podle potravních preferencí lze čeleď Silphidae rozdělit do několika trofických skupin: predátory, fytofágní druhy, nekrofágní druhy a saprofágní druhy. Ačkoliv jsou Silphidae původně nekrofágní (Ikeda et al. 2008), existují druhy, které žijí výhradně predací bezobratlých živočichů. Příkladem je *Phosphuga atrata* (Linnaeus, 1758) (mrchožrout černý), který je predátorem plžů, nebo *Dendroxena quadrimaculata* (Scopoli, 1772) (mrchožrout housenkář), který se, jak z názvu vyplývá živí predací housenek (Šustek 1981, Hůrka 2017). Zcela jiný přístup si osvojili druhy rodu *Aclypea* Reitter, 1885. Larva i dospělec *Aclypea opaca* (Linnaeus, 1758) (mrchožrout zploštělý) jsou výhradně fytofágní (herbivorní), konzumují listy řepy a jiné byliny (Šustek 1981, Sikes 2008, Hůrka 2017). Mrchožroutovití byli zpozorováni i ve výkalech (z části pravděpodobně kvůli larvám dvoukřídlého hmyzu) a na hnijících plodnicích hub. *Oiceoptoma thoracium* (Linnaeus, 1758) (mrchožrout znamenáný) je opakovaně spatřen na intenzivně páchnoucích plodnicích hub rodu *Phallus* Linnaeus, 1753 (Šustek 1981, Ratcliffe 1996, Sikes 2005, Hůrka 2017). Ojedinělou strategii k získání potravy si přisvojil druh *Nicrophorus pustulatus* Herschel, 1807, který zatím jako jediný zaznamenaný druh parazituje na vejcích užovky černé (*Elaphe obsoleta* Say, 1823). Tato skutečnost z něho dělá jedinečného zástupce parazita obratlovců, který svého hosta skutečně usmrtí. Přesto jsou hlavním zdrojem potravy larev především mršiny malých obratlovců (Keller & Heske 2001, Sikes 2005).

Jak již bylo uvedeno, Silphidae jsou původně nekrofágní, z čehož vyplývá že naprostá převaha je nekrofágní (Ikeda et al. 2008). Mršina nicméně představuje efemérní zdroj potravy, pro které je charakteristická jejich krátká doba existence a náhodné rozložení v prostoru a čase (Kočárek 2001, Kočárek & Roháčová 2001).

Zároveň podléhá vysoké konkurenci mrchožroutovitých brouků s jiným hmyzem a ostatními mrchožravými živočichy. Mnozí se tak mimoto navíc živí i predací hmyzu, larev a konkurenčních brouků na nalezených mršinách (Kočárek & Roháčová 2001, Sikes 2005, Šípková & Růžička 2009). Vysoká kompetice se projevuje diferenciací nik individuálních druhů (Peck 1990, Kočárek & Roháčová 2001, Dekeirsschieter et al., 2011).

2.3.2. Ekologie

Silphidae podléhají nízké mezidruhovému kompetici (Scott, 1998, Kočárek & Roháčová 2001, Kočárek 2001, Dekeirsschieter et al. 2011). Důvodem jsou rozdílné optimální ekologické nároky potřebné k přežití a rozmnožování, různá úroveň aktivity během roku a odlišná preference habitatu.

Silphidae jsou v zásadě nocturnální nebo krepskulární (aktivní při západu slunce), pravděpodobně aby se vyvarovali predaci ptáky (Aves) (Sikes 2008) nebo aby omezili konkurenci s mouchami, které jsou diurnální (Ratcliffe 1996). Najdou se ale i výjimky, které jsou aktivní převážně během dne (*Thanatophilus sinuatus* (Fabricius, 1775), *T. rugosus* (Linnaeus, 1758), *Oiceoptoma thoracicum* (Linnaeus, 1758)) (Kočárek 2001). Pokud se zaměříme na porovnání aktivity během roku, některé druhy začínají s aktivitou již brzy na jaře (*Nicrophorus vespillo* (Linnaeus, 1758), *N. humator* (Gleditsch, 1767)), naproti tomu jiné druhy se reprodukují až během léta (*Silpha tristis* Illiger, 1798). Jen minimum druhů je aktivní během podzimu (*Nicrophorus tomentosus* Weber, 1801) a téměř žádný v období zimy (Scott 1998, Kočárek 2001). Preference habitatu bývají rovněž různé. Druhy jako jsou *Oiceoptoma thoracicum* (Linnaeus, 1758) a *Nicrophorus humator* (Gleditsch, 1767) osidlují především lesní stanoviště, naproti tomu *Thanatophilus rugosus* (Linnaeus, 1758) a *Nicrophorus vespillo* (Linnaeus, 1758) upřednostňují otevřené plochy, například louky a pole (Růžička 1994, Scott 1998, Kočárek 2001, Dekeirsschieter et al. 2011).

Faktory jako jsou velikost a stáří mršiny jsou taktéž rozhodující. Každá z podčeledí Silphidae se specializuje na mršiny odlišných velikostí. Podčeleď Silphinae upřednostňují k reprodukci a naklazení vajíček zejména těla velkých obratlovců (>300 g). Kdežto podčeleď Nicrophorinae se zaměřuje hlavně na těla malých obratlovců jako jsou hlodavci či ptáci (<300 g, obvykle <100 g). (Ratcliffe

1996, Scott 1998, Peck 1990, Kočárek & Roháčová 2001, Sikes 2008, Dekeirsschieter et al. 2011).

Pro podčeleď Silphinae jsou přitažlivější starší těla v pokročilejším stádiu rozkladu (Ratcliffe 1996, Scott 1998, Sikes 2005, Šípková & Růžička 2009). Nálet bývá nejintenzivnější v první fázi rozkladu a trvá až do vyčerpání zdroje (Šípková & Růžička 2009). Ačkoliv se spousta zdrojů shodlo, že Nicrophorinae preferují co nejčerstvější mršiny (Scott 1998, Sikes 2005), Šípková & Růžička (2009) toto tvrzení ve své studii vyvrací. Odchycení brouci prokazatelně upřednostnili pasti se starší návnadou. Vysvětlení tohoto fenoménu poskytli autoři trojí. Za prvé, vybraná lokalita (Žabovřesky nad Ohří) je přirozeně hustě zastoupena druhy rodu *Nicrophorus* Fabricius, 1775, vysoká míra konkurence tak mohla pozměnit jejich přirozenou ekologickou preferenci. Druhé vysvětlení je postavené na skutečnosti, že tak stará mršina se bez muších larev v přírodě přirozeně nevyskytuje. Starší mršiny uvolňují pronikavé látky, jež jsou pro mrchožrouty velmi atraktivní, zatímco čerstvá mršina bývá bez zápachu. Reálně by byla návnada již kolonizována mouchami. Při výběru mršiny tedy možná hraje větší roli obsazení těla mušimi larvami než její stáří. Poslední možné vysvětlení bylo špatné načasování. V období, kdy byl, pokus proveden byla již vylíhnutá první generace hrobaříků, kteří hledali mršinu jen za účelem potravy, a ne k rozmnožování. Silphidae nalétávají na mrtvoly, které podléhají aspoň částečně bakteriálnímu rozkladu. Jen výjimečně nalétávají na těla, která podléhají zmýdelnění či mumifikaci (Šustek 1981).

Mrchožroutovití brouci se rozmnožují pohlavně. U většiny druhů se projevuje pohlavní dimorfismus, kdy lze rozlišit samce od samice pomocí vnějších morfologických znaků. Jedním takovým ukazatelem je u samce rozšíření femuru zadních nohou a znatelná extenze článků chodidel samečků druhu *Nicrophorus marginatus* Fabricius, 1801 (Ratcliffe 1996). Námluvy probíhají za pomoci feromonů či stridulace (Nicrophorinae Kirby, 1837) (Ratcliffe 1996, Sikes 2008, Dekeirsschieter et al. 2011).

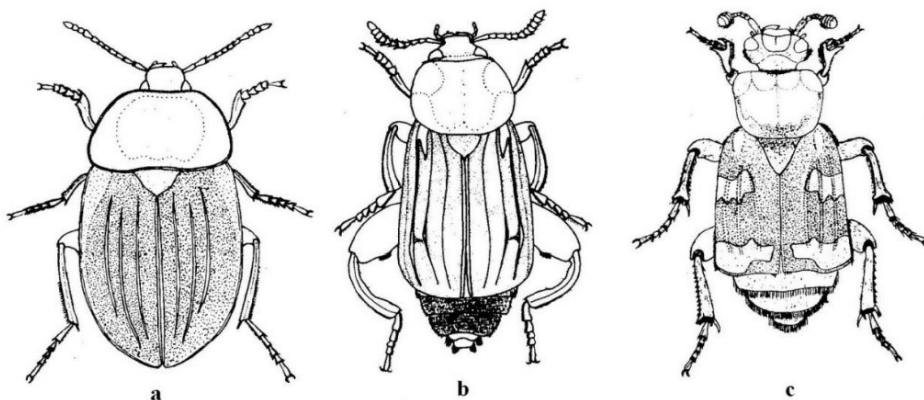
Silphinae nepraktikují žádnou péči o potomstvo, zatímco podčeleď Nicrophorinae překvapivě o potomstvo pečují. Toto chování je u brouků výjimečné a dá se považovat za známku dosažení nejvyšší možné sociability (Ratcliffe 1996).

2.4. Morfologie

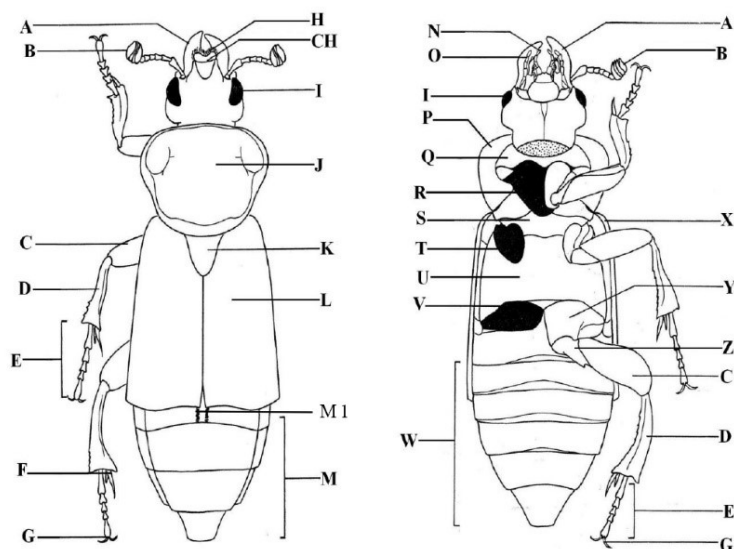
Coleoptera řadíme mezi hmyz s proměnou dokonalou (Holometabola), což znamená že larva (*juvenil*) se výrazně liší od dospělého (*imago*), a to nejen morfologicky, ale i svou ekologií a biologií (Smrž 2013).

2.4.1. Dospělec

Společným znakem čeledi Silphidae je boule na koncové části každé z krovek (Sikes 2008). Lehce lze zástupce identifikovat i podle velikého štítku (lekdý stejně širokého jako samotná hlava) a podle třech podélných žebér na krovkách (obr. 1). Dospělci Silphidae se vyznačují nápadně velkým tělem dlouhým 7–45 mm (naši zástupci 8–30 mm) (Šustek 1981, Ratcliffe 1996, Sikes 2005, Hůrka 2017), které je složeno ze tří základních částí: z hlavy, hrudi a zadečku. Tělo je oválné, dorzoventrálně zploštělé (Silphinae), obvykle holé (Sikes 2005). Většinou mají matnou černou, šedou, nebo hnědou barvu, avšak brouci rodu *Nicrophorus* Fabricius, 1775 (hrobařík) mají často na krovkách nápadně oranžové až červené znaky, které slouží jako ochranné a varovné zbarvení (Ratcliffe 1996, Šustek 1981).

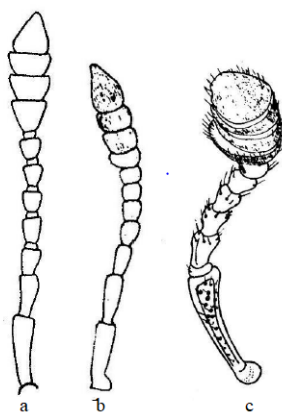


Obrázek 1.: Tělní typy podčeledi Silphinae (a), (b) a podčeledi Nicrophorinae (c); a – *Silpha carinata*, b – *Necrodes littoralis*, c – *Nicrophorus interruptus* (Zdroj: Šustek 1981)



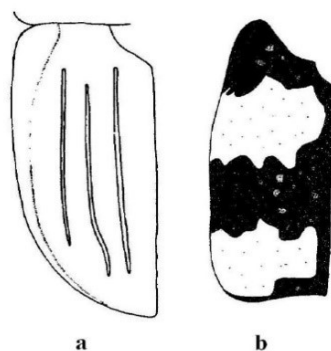
Obrázek 2.: Stavba těla dospělého hrobaříka z dorzálního a ventrálního pohledu (Zdroj: Ratcliffe 1998)
 A – kusadla, B – tykadla, C – stehno, D – holeň, E – chodidlo, F – ostruhy, G – drápky, H – Labrum, CH – Clypeus, I – oko, J – štít, K – štítek, L – krovky, M – články zadečku (tergity), M1 – stridulační orgán, N – pyskové makadlo, O – čelistní makadlo, P – episterna předohruď, Q – předohruď, R – kloubní jamky předních kyčlí, S – středohruď, T – kloubní jamky středních kyčlí, U – zadohruď, V – kloubní jamky zadních kyčlí, W – články zadečku (ventrity), X – epipleura krovek, Y – kyčel, Z – příkyčelí

Hlava (*caput*) je obvykle lehce protáhlá a málo pohyblivá. Silná kusadla mohou být někdy zakončena dvěma zuby. Kusadla rozdělena na první pár (*mandibuly*) a druhý menší pár (*maxily*). Čelistní makadlo (*palpus maxillaris*) tvořené čtyřmi články, pyskové makadlo (*palpus labialis*) složené jen ze tří. Horní pysk (*labrum*) je často prorostlý řadou tuhých brv. Dominantní jsou na hlavě párová tykadla (*antennae*) rozdělená do jedenácti segmentů. U podčeledi Nicrophorinae jsou zakončena kulatou paličkou složenou ze čtyř apikálních článků, zatímco u podčeledi Silphinae jsou na konci postupně se rozšiřující (obr. 3.) (Šustek 1981, Sikes 2005, Sikes 2008, Dekeirsschieter et al. 2011). Po celé délce tykadel jsou nepravidelně rozprostřeny smyslové buňky (senzily), nejvíce pak na posledních třech vrcholových článcích (IX, X, XI) (Dekeirsschieter et al. 2011, Oliva 2012). Podle Olivy (2012) jsou různé senzily specializované na konkrétní podněty (vlhkost vzduchu, elektrické napětí, feromony, látky uvolňující se z mršiny). Díky senzilám mají brouci velice citlivý čich, což urychluje lokalizaci potravy i partnera. Párové složené oči (*oculus compositus*) jsou sestaveny z jednotlivých jednoduchých čoček (*facet*), většinou umístěny po stranách hlavy (Šustek 1981, Sikes 2005).

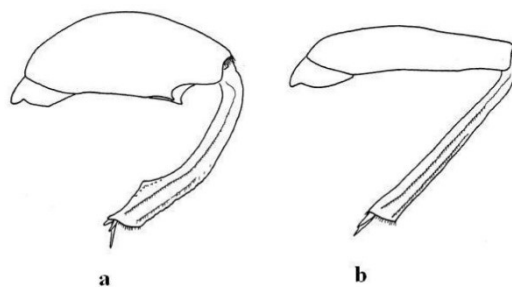


Obrázek 3.: Tykadla podčeledí Silphinae (a), (b) a podčeledí Nicrophorinae (c); a – *Silpha carinata*, b – *Aclypea opaca*, c – *Nicrophorus humator* (Zdroj: Šustek 1981)

Hrud' (*thorax*) složena ze tří článků. Předohrud' (*prothorax*) tvoří na dorzální straně štít (*pronotum*) a na ventrální straně nese první pár nohou. Štít je holý, tvarem vejčitý, polokruhovitý, nebo čtvercovitý (Šustek 1981). Středohrud' (*mesothorax*) nese na ventrální straně druhý pár nohou a na dorzální straně jeden pár chitinózních krovek (*elytrae*). Krovky mohou být zkrácené a odkrývat 1–4 poslední zadečkové články (rody *Necrodes* Leach, 1815 a *Thanatophilus* Leach, 1815, podčeleď Nicrophorinae), u podčeledi Silphinae mimo výjimek nikdy zkrácené. Na krovkách jsou mnohdy podélná žebra s vertikální řadou teček (Silphinae), u druhů rodu *Nicrophorus* Fabricius, 1775 jsou na krovkách široké zbarvené pruhy či skvrny (obr. 4). Shora je vždy viditelný štítek (*scutellum*). Štítek je relativně veliký, trojúhelníkovitý či pětiúhlý. Zadohrud' (*metathorax*) nese zespod třetí pár nohou a nahoře pár blanitých křídel. Blanitá křídla jsou vždy vyvinuta. Nohy brouků jsou k tělu připojeny kyčlemi (*coxa*) a příkyčlím (*trochanter*). Stehna (*femur*) zadních nohou bývají u samic některých rodů (*Necrodes* Leach, 1815, *Diamesus* Hope, 1840) zesílená (obr. 5). Holeně (*tibia*) u vybraných druhů jsou přizpůsobena k hrabání. Chodidla (*tarsus*) jsou složena z pěti článků, zpravidla zakončena dvěma drápkami, silně žlutě ochlupená (Nicrophorinae) (Šustek 1981, Sikes 2005).



Obrázek 4.: Levá krovka *Silpha carinata* se třemi podélnými žebry (a), levá krovka *Nicrophorus interruptus* se zbarvením (b) (Zdroj: Šustek 1981)



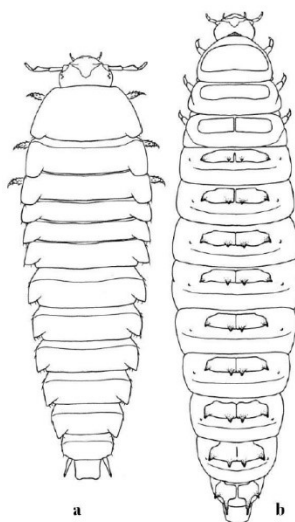
Obrázek 5.: Porovnání zadních nohou samce (a) a samičky (b) (Zdroj: Ratcliffe 1996)

Zadeček (*abdomen*) je složen z článků které mají dorsálně tergity a ventrálně ventrity (obvykle kryté krovkami). Ventrity III-VIII viditelné u samic, III-IX viditelné u samců. Na dorsální straně je tvořen ze šesti (výjimečně z pěti) sklerotizovaných článků. Na pátém tergitu je vyvinutý stridulační orgán (u *Nicrophorinae*) (více o stridulaci v kapitole 4.1. Morfologie *Nicrophorinae*). Abdomen nese vnitřní orgány (Šustek 1981, Sikes 2005, Sikes 2008).

2.4.2. Larva

Larvy mrchožroutovitých brouků podčeledi *Silphinae* jsou oligopodní a campodeiformní, pro které je charakteristická prognátní hlava (ústní ústrojí směřuje dopředu ve směru podélné osy těla), delší končetiny a rychlý pohyb. Larvy podčeledi *Nicrophorinae* jsou oligopodní a eruciformní, jejich tělo je kratší a válcovité (Sikes 2005, Smrž 2013). Délka larev je obvykle od 12 do 40 mm. Povrch těla je silně pigmentován a sklerotizovaný (*Silphinae*) nebo jen jemně pigmentován a slabě sklerotizovaný (*Nicrophorinae*) (Newton 1991, Růžička 1992, Ratcliffe 1996, Sikes 2005, Sikes 2008). Zbarvení je běžně hnědé až černé (*Silphinae*) nebo krémové až bílé (*Nicrophorinae*). Hlava po stranách nese jeden (*Nicrophorinae*) nebo šest (*Silphinae*) párů jednoduchých očí (*stemma*). Čelistní makadla jsou tříčlenná, pysková jen

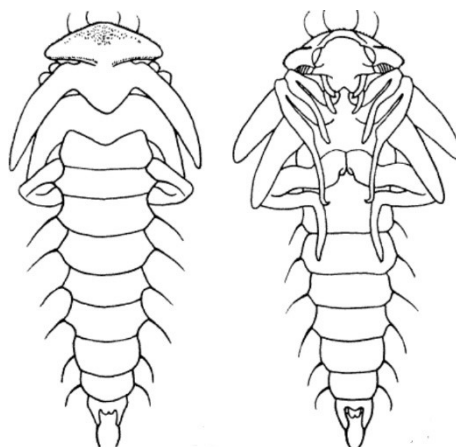
dvoučlenná. Tykadla složená ze tří částí, dvakrát až třikrát delší než šířka hlavy. Krk není diferenciován. Nohy jsou dlouhé, segmentované na pět částí, první dva páry nohou kratší než poslední pár. Abdomen tvořen z deseti článků, přičemž na předposledním (IX) článku jsou vyvinuty dvoučlenné urogomfy, koncové štěty (Newton 1991, Ratcliffe 1996, Sikes 2005, Šustek 1981). Anální lalok je se zoubky (Silphinae) či zcela bez zoubků (Nicrophorinae) (Newton 1991, Sikes 2005).



Obrázek 6.: Dorzální pohled na a – larvu podčeledi Silphinae, b – larvu podčeledi Nicrophorinae (Zdroj: Ratcliffe 1996).

2.4.3. Kukla

Kukla je typu *adectica exarata libera* (tzn. nekousací, volná) (Novák et al. 2018, Jakubec et al. 2019), mírně protáhlá, lehce sklerotizovaná (Nicrophorinae) (Ratcliffe 1972, Růžička 1992). Velikost je proměnlivá v závislosti na potravě (Ratcliffe 1972). Zbarvení je krémově bílé, nepravidelně pokryté tmavě hnědými štětinkami (*setae*) (Novák et al. 2018, Jakubec et al. 2019), postupem času lehce tmavne (Nicrophorinae) (Ratcliffe 1972). Protonum je pokryté krátkým ochlupením se dvěma páry dlouhých štětin (Novák et al. 2018). Křídla dosahují ke III (Nicrophorinae) nebo IV (Silphinae) abdominálnímu článku (Ratcliffe 1972, Novák et al. 2018, Jakubec et al. 2019). Krovky a křídla jsou přitisknuta blízko k tělu, nohy jsou volné, viditelné z ventrální strany těla (Novák et al. 2018, Jakubec et al. 2019).



Obrázek 7.: Dorzální a ventrální pohled na kuklu *Necrodes surinamensis* (Zdroj: Ratcliffe 1972)

3. Podčeleď SIPLHINAE

3.1. Morfologie

Dospělí jedinci z podčeledi Silphinae mají dorzoventrálně zploštělé tělo, obvykle tmavě zbarvené, velikost kolísá od 8 do 25 mm (Ratcliffe 1996, Dekeirsschieter et al. 2011). Tykadla z jedenácti jasně rozlišených článků jsou na konci postupně se rozšiřující. Obzvláště nápadné rozšíření je viditelné na posledních třech, někdy čtyřech, apikálních člancích. Vrcholky krovek mají zaoblené či ostré, nikdy však seříznuté či zkrácené mimo rodu *Necrodes* Leach, 1815 a některých druhů rodu *Thanatophilus* Leach, 1815, které mají krovky zkrácené, odhalující tak zadečkové segmenty jako jedinci podčeledi Nicrophorinae (Peck 1990, Ratcliffe 1996, Sikes 2005). S výjimkou rodu *Ablattaria* Reitter, 1885, který na krovkách žebra postrádá úplně, mají obvykle krovky s nanejvýš třemi podélnými žebry (Ratcliffe 1996).

Larvy jsou nejčastěji oligopodní a campodeiformní se silně pigmentovaným a sklerotizovaným tělem (Sikes 2005, 2008). Velikost těla má rozsah od 12 do 40 mm. Na hlavě mají z každé strany šest jednoduchých očí (Dekeirsschieter et al. 2011). Abdominální segmenty (10) příčně postavené, postupně se zužující. Tergity se rozšiřují do stran, takže se jednotlivé články shora překrývají (Dorsey 1940, Šustek 1981, Newton 1991, Ratcliffe 1996, Sikes 2005)

3.2. Ekologie a biologie

V porovnání s podčeledi Nicrophorinae je toho o ekologii a biologii podčeledi Silphinae známo poměrně málo (Dekeirsschieter et al. 2011, Ratcliffe 1996).

Zástupci podčeledi Silphinae jsou primárně mrchožraví. Příležitostně se však také živí predací hmyzu a larev na mršinách (Ratcliffe 1996, Sikes 2005). Jsou zaznamenány druhy, které se živí predací suchozemských bezobratlovců, kupříkladu *Phosphuga atrata* (Linnaeus, 1758) se živí slimáky a hlemýždi, nebo *Dendroxena quadrimaculata* (Scopoli, 1772) je predátorem housenek. Tyto druhy považujeme za druhy lidem přínosné, jelikož snižují početnost slimáků a housenek, které lidem škodí (Šustek 1981). Existují také striktně fytofágní druhy, které značíme jako škůdné (*Aclypea opaca* (Linnaeus, 1758)), nebo druhy preferující rozkládající houby, eventuálně hnůj (Sikes 2005, Sikes 2008).

Jedinci podčeledi Silphinae k rozmnožování vyhledávají především těla větších obratlovců (> 300 g) (Sikes 2008). Nálet na mrtvé tělo začíná již při počátečním stádiu rozkladu, nejčastěji však ve střední fázi rozkladu. Samička klade vajíčka vždy v bezprostřední blízkosti od mršiny, a to do země či na ni, nebo přímo na mršinu (Ikeda 2008, Dekeirsschieter et al. 2011). Čtyři až pět dnů uplyne od naklazení vajíček do vylíhnutí prvního larválního instaru. Larvy se živí primárně mrtvou tkání (Dekeirsschieter et al. 2011). Larvy větších velikostí mají větší šanci dosáhnout dospělosti než larvy menší. Důvodem je větší tolerance hladu v období, kdy nemají k dispozici žádnou potravu (Ikeda 2008). Po dosažení třetího instaru opouští larvy mršinu a dochází k zakuklení, kdy v zemi tvoří kuklu (*pupae*) (poslední stádium před dosažením dospělosti). V rámci této fáze dochází k markantním morfologickým změnám. Křídla jsou již plně vyvinuta a je dosažena pohlavní dospělost. Životní cyklus podčeledi Silphinae je delší než podčeledi Nicrophorinae. Důvodem je nejspíš absence rodičovské péče u zástupců podčeledi Silphinae (Dekeirsschieter et al. 2011).

Ojediněle mohou být Silphinae k nalezení také na mršinách malých obratlovců, kde konkurují své sesterské podčeledi Nicrophorinae. Malá těla však slouží pouze jako zdroj potravy, nikoliv k reprodukci a vývoji larev (Sikes 2005, Dekeirsschieter et al. 2011).

Na rozdíl od Nicrophorinae, u zástupců podčeledi Silphinae došlo u některých druhů k degradaci létacího aparátu a tím ke ztrátě schopnosti letu. Tyto linie se přizpůsobily změnou potravní strategie a zvýšením kvantity naklazených vajíček (Ikeda 2008, Dekeirsschieter et al. 2011).

4. Podčeleď NICROPHORINAE

4.1. Morfologie

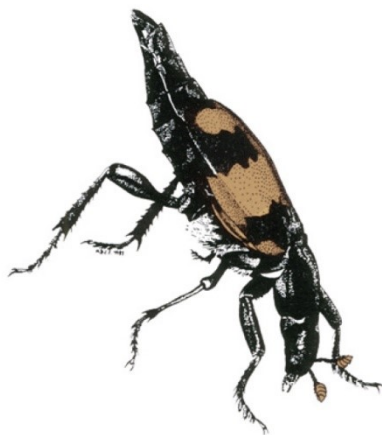
Dospělci jedinců z podčeledi Nicrophorinae jsou obvykle tmavé barvy s nápadným oranžovo-červeným zbarvením na krovkách. Toto charakteristické zbarvení zcela chybí u evropských druhů *Nicrophorus humator* (Gleditsch, 1767) a *Nicrophorus germanicus* (Linnaeus, 1758) (Ratcliffe 1996, Sikes 2008, Dekeirsschietter et al. 2011). Mohutná hlava s párem složených očí, vystupujících do stran. Tykadla jsou složena z jedenácti článků, na vrcholcích jsou zakončená paličkami. Paličky tvoří poslední čtyři tykadlové články. Tykadla se kvůli zkrácení druhého článku zdají být pouze desetičlánková. Krovky jsou zkrácené a odkrývají tak tři až čtyři koncové zadečkové články. Odkryté segmenty jsou často pokryté žlutým ochlupením. Žebra na krovkách jsou pouze slabě naznačena. Ochlupení lze zpozorovat také na bázi kusadel, horním pysku, někdy na bázi a na okraji krovek. Samečci mají rozšířená přední a někdy i střední chodidla (Šustek 1981, Ratcliffe 1996, Sikes 2005, Sikes 2008).

Jedinečným společným znakem zástupců podčeledi Nicrophorinae je stridulační orgán umístěn na pátém dorzálním segmentu (obr. 2 M1). Tento orgán nesou obě pohlaví (Peck 1990, Ratcliffe 1996, Sikes 2008). Nicrophorinae stridulují vzájemným třením abdomenu o krovky. Na abdomenu jsou vystouplé pásy s příčnými vroubky, které se třou o lištu (*plektrum*) umístěnou na spodní straně krovek, což emituje zvuk. Nicrophorinae jsou schopni vydávat různou škálu zvuků, které se liší podle funkce. Stridulace slouží k vábení opačného pohlaví při namlouvání, ke komunikaci samice a samečka při pohřbívání mršiny a mimoto i ke komunikaci samice se svými potomky. Navíc je stridulace využívána při obraně, eventuálně jako znak agrese (Šustek 1981, Ratcliffe 1996, Wessel 2006, Sikes 2008).

Larvy jsou oligopodní a eruciformní, slabě pigmentované a s výjimkou hlavy a nohou bez sklerotizace. Délka těla larev v rozpětí od 12 do 40 mm. Ventrální strana larvy je měkká a krémově bílá. Na stranách hlavy umístěn jeden pár nepigmentovaných jednoduchých očí. Hřbetní tergity jsou malé, každý má na zadní straně čtyři ostré trny. Jednotlivé články se nepřekrývají. Anální lalok je bez zubů (Šustek 1981, Newton 1991, Růžička 1992, Ratcliffe 1996, Sikes 2005).

4.2. Ekologie a biologie

Většina Nicrophorinae jsou nejaktivnější po západu slunce, kdy hledají svou potravu. Mršinu dokážou lokalizovat do jedné hodiny od momentu uhynutí na to pomocí čichových senzil rozmístěných na koncích tykadel. Obvykle však nacházejí kadáver do jednoho až dvou dnů (Peck 1990, Ratcliffe 1996). Hrobařici se specializují na mršiny menších obratlovců (<300 g, nejčastěji <100 g). Často se na mršině sejde více samců i samic, kteří mezi sebou soupeří (samec se samcem a samice se samicí). Zpravidla vítězí největší samec a největší samice (Sikes 2008, Dekeirsschieter et al. 2011). V případě, že je samec sám, vypouští po úspěšném zajištění mršiny feromony, které samičku přilákají (Ratcliffe 1996, Dekeirsschieter et al. 2011). Působivé na tomto rituálu je poloha, do které si samec stoupne. Na nejvyšším možném bodě na mršině zaujme pozici, kdy hlavou směřuje k zemi a zadeček vystrkuje vzhůru (obr. 7.). Tím obnažuje poslední koncové zadečkové články, ze kterých emituje feromony nejintenzivněji. Zadečkem zároveň pohybuje nahoru a dolů (Ratcliffe 1996, Oliva 2012).

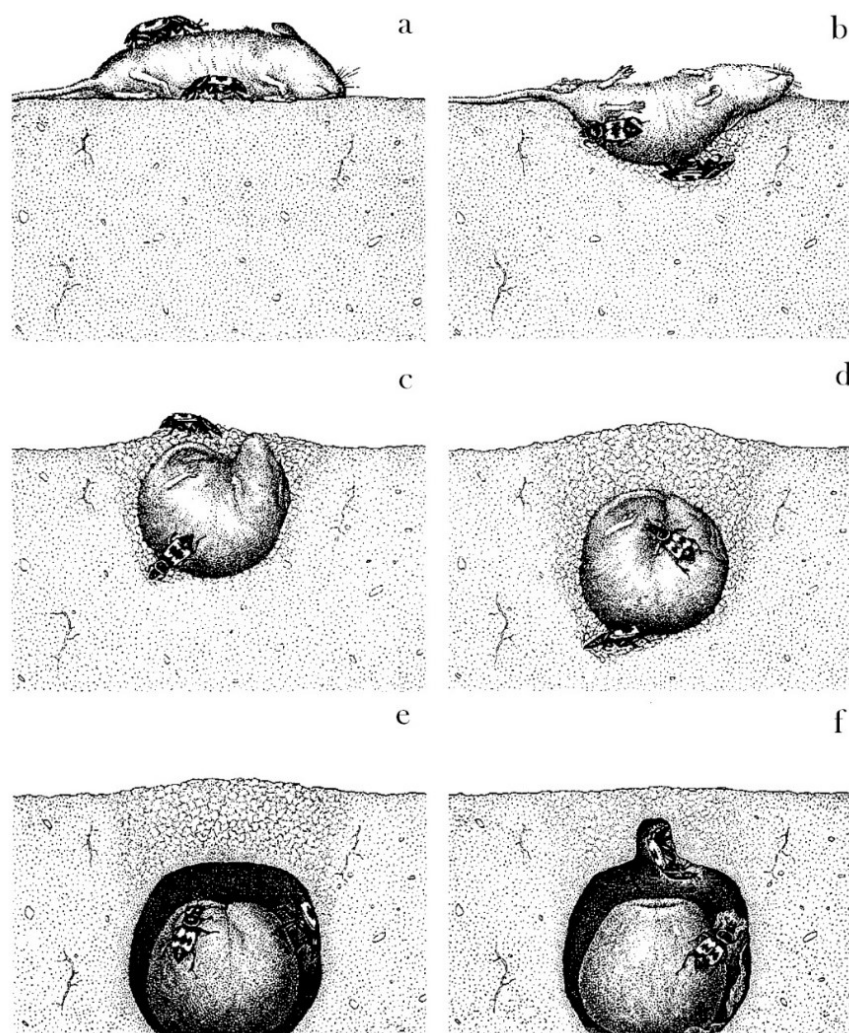


Obrázek 8.: Samec *Nicrophorus* sp. V charakteristické vábící pozici (Zdroj: Ratcliffe 1996)

Po namlouvání provede pár hrobaříků inspekci těla mršiny (obr. 8a) a okolního terénu, aby našli vhodné místo pro jeho zahrabání. Malí živočichové jsou pro ně ideální, neboť s tělem můžou volně manipulovat a bez velkých obtíží ho zahrabat. Doposud není úplně jasné, jak se pár dokáže shodnout kam zdechlorinu ukrýt či jak spolu spolupracují při přemístění těla (Ratcliffe 1996). Kadáver běžně pohřbívají do hloubky 10–20 cm pod povrch (Dekeirsschieter et al. 2011). Pokud narazí na překážky ve formě kořenů, jsou buď posunuty anebo rozkousány. Celý proces zahrabání těla trvá zhruba 5–8 hodin. Pár pracuje rychle, aby zabránil mouchám (Diptera) naklást do mršiny

vajíčka. Ačkoliv můžou larvy much sloužit jako potrava, pokud počet larev přesáhne určité množství, stává se mršina pro hrobařky nepoužitelná (Ratcliffe 1996).

Po kompletním pohřbení těla se pár zbavuje chlupů (nebo peří) a formuluje tzv. potravní kouli (obr. 8e) (Ratcliffe 1996, Kočárek & Roháčová 2001, Dekeirsschieter et al. 2011). Aby zabránili rychlé dekompozici těla ošetřují ho orálními a análními sekrety, jenž pomáhají mršinu zachovat. Samice poté nad koulí vyhrabe tunel, kam naklade 10–30 vajec (obr. 8f) (Ratcliffe 1996, Dekeirsschieter et al. 2011).



Obrázek 9.: Postup pohřbení uhynulého hlodavce. (Zdroj: Ratcliffe 1996)

Samice vybuduje na potravní kouli otvor, do kterého pak oba rodiče vyvrhují natrávenou potravu. První instary larev krmí přímo rodiče. Larvy se soustřeďují kolem ústního otvoru samice, kde sají přetrávenou tkáň. Jedno takové krmení trvá po dobu dvě až tři sekundy a opakuje se po deseti až třicetiminutových intervalech (Šustek 1981, Ratcliffe 1996). Někdy je toto krmení praktikováno po celý larvální vývoj, častěji však

jen během prvního instaru. Larvy *Nicrophorus tomentosus* Weber, 1801 normálně nevyžadují přímé krmení rodičem. Taková intenzivní biparentální péče o potomky je pro Coleoptera ojedinělá a je spojována spíše se sociálním hmyzem (včely, mravenci, vosy). V případě, že je potomstvo moc početné a hrozí, že potravní koule nevystačí, je množství potomků oběma rodiči regulováno kanibalismem nejmenšího z potomků, a to do 24 hodin po líhnutí. Záměrný kanibalismus je mezi Coleoptera opět neobvyklým chováním. Samec i samice po celou dobu potravní kouli ošetřují a zbavují ji hub a patogenů (Dekeirsschieter et al. 2011, Ratcliffe 1996, Sikes 2008). Přibližně po týdnu zkonzumovali larvy vše vyjímaje kosti. Dospělci tou dobou opouštějí komoru. Larvy kuklí asi po dvou týdnech od líhnutí. Ve stádiu kukly zůstávají přibližně měsíc (Ratcliffe 1996).

V případě, že samice uhájila kadáver sama a není schopna najít vhodného samce, používá k oplození sperma uchované ve spermatéce po dřívější kopulaci a potomky vychovává sama (Ratcliffe 1996, Sikes 2008).

Některé druhy rodu *Nicrophorus* mají zajímavý mutualistický vztah s roztoči rodu *Poecilochirus* G. Canestrini & R. Canestrini, 1882 (Acari: Mesostigmata: Parasitidae) (Ratcliffe 1996, Sikes 2008, Dekeirsschieter et al. 2011). Deuteronymfy (vývojové stádium roztočů) se přemisťují forézí za pomoci hrobaříků, nijak jim však neškodí. Naopak roztoči pomáhají broukům zbavit se na mršině vajíček a larev much. Roztoči se reprodukuje společně s hrobaříky a 86 % roztočů následuje dospělé v momentě kdy opouští potomky. V laboratorních pokusech bylo dokázáno, že přítomnost roztočů zvyšuje šanci na úspěšnou reprodukci. Je nutné dodat, že přítomnost roztočů na mršině však nevyklučuje přítomnost much a nebrání jejich úspěšnou kolonizaci mršiny (Springett B. P. 1968, Ratcliffe 1996, Baker & Schwarz 1997).

5. Forenzní entomologie

5.1. Forenzní entomologie a její principy

Forenzní entomologie je vědecká disciplína, která využívá znalostí jednotlivých řádů hmyzu při ověřování důkazů a vyšetřování v rámci občanského a trestního práva (Dekeirsschieter et al. 2013, Klimešová 2015, Babu 2018). Nejvíce se využívá v kriminalistické praxi, kde je jeho hlavním principem stanovení minimální doby od smrti po nalezení těla, tzv. post-mortem intervalu (PMI), proto je často označován jako kriminalistická entomologie (Klimešová 2015). Díky forenzní entomologii lze zároveň odpovědět i na otázky týkající se okolnostech úmrtí – zda došlo k přemístění těla, v jakém prostředí bylo tělo uchováno, popřípadě, zda se v těle v době smrti nacházeli tělu cizí látky (látky jako jsou těžké kovy, léky či drogy se přirozeně váží na chitin v těle hmyzu) (Goff & Lord 1998, Dekeirsschieter et al. 2013, Klimešová 2015). Skutečnosti zjištěné pomocí forenzní entomologie mohou být rozhodující při kriminalistickém vyšetřování. Také v případech zanedbání či týrání (člověka i zvířete) poskytují usvědčující důkazy (Klimešová 2015). Příkladem může být problematika myiáz. Myiáza je druh onemocnění, kdy v živém těle parazitují larvy dvoukřídlého hmyzu, což nastává při dlouhodobém zanedbání péče svěřence (Benecke 2004, Šuláková 2014).

5.2. Post-mortem interval

Jak již bylo zmíněno post-mortem interval je doba mezi úmrtím a nalezením těla. Stanovení PMI je možné pouze pokud známe délku vývoje konkrétního druhu a údaje o druhovém složení na kadáveru. Přesnost u nových nálezů (do pěti týdnů) se pohybuje v rozmezí jednoho až pěti dnů. Výpočet se udává na určitý den $x \pm 1$ až 2 dny. Pro těla mrtvá více než 72 hodin jsou entomologické metody často jediným a nejpřesnějším prostředkem pro určení doby úmrtí (Gennard 2007, Šuláková 2014, Klimešová 2015, Novák 2018). U starších nálezů klesá přesnost na měsíce. U nálezů starších, než dva roky není možné přesně určit časovou osu úmrtí (Klimešová 2015).

Možné faktory ovlivňující délku PMI podle Klimešové (2015):

Faktory zkracující délku PMI

- vysoká průměrná denní teplota,
- expozice těla na slunci,
- výskyt traumat a jejich obnažení.

Faktory prodlužující délku PMI:

- nepřítomnost hmyzu,
- nízká průměrná denní teplota,
- pokles obsahu vody v těle (mumifikace).

Faktory měnící délku PMI nekontrolovatelným způsobem:

- přemístění těla,
- dodatečné pohřbení,
- odkrytí těla.

Přesnost PMI však musíme vnímat s rezervou. Protože forenzní entomolog ve skutečnosti nezkoumá samotné tělo, ale soustřeďuje se na analýzu přítomného hmyzu, stanovuje spíše dobu od počáteční kolonizace hmyzem, a ne dobu uplynulou od smrti. Začátek kolonizace a doba úmrtí nemusí striktně korespondovat, například v případech, kdy člověk zemřel nenásilnou smrtí (infarkt, mrtvice) začíná nálet hmyzu až ve chvíli, kdy dochází k bakteriálnímu rozkladu zevnitř (Šuláková 2014).

5.3. Stručná historie

První případ užití hmyzu k usvědčení viníka byl zaznamenán v Číně ve 13. století právníkem a vyšetřovatelem Sung Tzu, kdy vyšetřoval násilnou vraždu ubodáním (Benecke 2001, Gennard 2007, Babu 2018). Sung Tzu identifikoval použitý vražedný nástroj díky mouchám, které přitahovala zaschlá krev (Benecke 2001, Gennard 2007). Základy forenzní entomologie byly budovány už od 17. století, kdy Ital Francesco Redi experimentem na různých zvířatech dokázal, že larvy pravidelně vyskytující se na mršínách jsou na tkáň nakladeny mouchami (do té doby věřili, že larvy se na odumřelé tkáni objevují spontánně). Poté Carl Linnaeus vytvořil systém klasifikace hmyzu a tím poskytl prostředek k identifikaci hmyzu, včetně forenzně významných druhů (Gennard 2007). Forenzní entomologie nabyla na popularitě až začátkem 19. století, kdy si lékaři začali více všimnout spojitosti určitých druhů hmyzu a nalezené mrtvoly. V roce 1894 publikoval Francouz Jean Pierre Mégnin knihu *La fauna des Cadavres* (v překladu Fauna mrtvol), ve které stanovil 8 sukcesních vln, při kterých hmyz nalétává na obnaženou mrtvolu (2 vlny pro pohřbené tělo) (Benecke 2001, Babu 2018). V knize také anatomicky popsal nejčastěji se nacházející hmyz pro budoucí zjednodušení identifikace (Benecke 2001). Další průlomový objev byl učiněn Eduardem Ritter von Niezabowskim, jenž ve své studii dokázal, že lidské ostatky sdílí stejnou faunu jako ty

zvířecí. Začátkem dvacátých let dvacátého století si odborníci začali uvědomovat, že mají nedostatek dat, aby mohli určit post-mortem interval za pomoci hmyzu. V reakci na to začaly být publikovány seznamy forenzně významných druhů hmyzu. Důraz byl kladen především na jejich ekologii, anatomii a metabolismus (Benecke 2001). Později byly zveřejněny i důkladné popisy larev, obzvláště larev much (Diptera). Koncem sedmdesátých let dvacátého století se z forenzní entomologie vyčlenilo nové odvětví tzv. entomotoxikologie, zabývající se analýzou především toxických látek v těle hmyzu (Babu 2018).

5.4. Vztah mezi hmyzem a mršinou

Mršiny obratlovců jsou efemérní, nicméně pro nekrofágní členovce (Arthropoda) velice zásadním zdrojem potravy. Nejenže jsou velmi bohaté na živiny, představují pro ně i relativně lehce dosažitelný zdroj (nemusí obratlovce sami usmrtit) (Kočárek 2003). Kolem mršiny se dočasně tvoří mikroklima, vhodné pro vývoj nekrofágních organismů (Goff & Lord 1998, Villet 2011). Podobné vlastnosti má kupříkladu tlející dřevo či hnůj (Payne 1965).

Podle Smithe (1986) lze na mršině najít hmyz se 4 různými trofickými prevencemi:

Nekrofágní druhy. Takto označujeme druhy, které se přímo živí mrtvou tkání či tekutinami uvolňovanými při rozkladu. Do této kategorie řadíme brouky čeledi mrchožroutovití (Silphidae) a kožojedovité (Dermestidae), dále pak bzučivky (Diptera: Calliphoridae) (Smith 1986, Goff & Lord 2001, Kočárek 2003).

Predátoři a parazité nekrofágních druhů. Živí se primárně jedinci z předchozí gildy. Tato skupina zahrnuje i schizofágní druhy, jejichž larvy se živí na mršině a později mění potravní strategii a jsou dravé (Goff & Lord 1998, Amendt et al. 2011, Smith 1986).

Omnivorní druhy. Patří sem druhy jen oportunisticky nekrofágní. Normálně mršinu nevyhledávají, ale využijí doplňujícího zdroje živin. Mohou se žít jak mršinou, tak jejími kolonizátory. Jedná se například o mravence (Hymenoptera: Formicidae) nebo vosy (Hymenoptera: Vespidae) (Goff & Lord 1998, Smith 1986).

Adventivní druhy. Mršina je pro ně jen rozšíření životního prostředí. Do kategorie patří zástupci pavouků (Araneae) či housenek (Lepidoptera) (Goff & Lord 1998, Smith 1986).

5.5. Dekompozice mršiny

5.5.1. Rozkladné procesy

Rozklad je nepřetržitý proces, při kterém dochází k završení koloběhu živin (Kočárek 2003). Rychlost dekompozice je ovlivněna samotným tělem (velikostí, hmotností, stářím, příčinou smrti, ochlupením, zdravotním stavem) nebo vnějšími vlivy (lokalita, denní a roční doba, zastínění, teplota, vlhkost, přístup vzduchu) (Payne 1965). Rozkladné procesy začínají bezprostředně po smrti. Likovský (1967) rozděluje degradaci na hnilobu, saponifikaci a mumifikaci. Tyto procesy mohou probíhat samostatně, častěji však probíhají současně. Konečným procesem, kdy z těla zůstanou zachovány jen zuby, drápy, vazy a kosti, je tlení.

Hniloba. Kritériem hniloby je dostatečná vlhkost (okolní nebo vnitřní). Tělo je napadeno bakteriemi, jejichž působením se tělo nafukuje plyny. Díky tlaku vytéká z tělních otvorů hnilobná tekutina (Likovský 1967).

Saponifikace. V českém jazyce zmýdelnění. Dochází k němu za absence vzduchu. Z měkkých tkání (podkožní tuk, svaly a orgány) se stává mazlavá tekutina, která v těle zasychá. Z na kostře zbude jen kůže (Likovský 1967).

Mumifikace. Dochází k odstranění tekutiny z kůže a tkání. Podmínkou jsou vysoká teplota a suché prostředí s proudícím vzduchem. K částečné mumifikaci dochází takřka u všech mršin v oblastech hlavy (Likovský 1967).

5.5.2. Rozklad mršiny za přítomnosti hmyzu

Proces rozkladu mršin probíhá v přírodě jako kontinuální sled dějů. Přestože se jedná o souvislý proces, je zde určitá snaha definovat jednotlivé fáze (Goff 2010). Doposud byly fáze dekompozice cílem již mnoha studií. Autorem jedné z prvních prací byl Francouz Mégnin (viz. kapitola 5.3. Stručná historie). Nejvíce užívané jsou práce od autorů Reed (1958), který rozlišuje 4 fáze dekompozice (fresh, bloated, decay, dry) a Payne (1965), který uvádí stádií 6 (fresh, bloated, active decay, advanced decay, dry, remains). Mezi novější autory patří Goff (2010), který rozděluje 5 fází rozkladu: Fresh, Bloated, Decay, Postdecay, and Skeletal (nebo Remains).

Fáze rozkladu podle Goffa (2010) (doplněno o poznatky z jiných zdrojů):

Fresh stage (čerstvá mršina). Nastává okamžitě po smrti a trvá do chvíle, než začne tělo projevovat známky nadmutí. Kůže ztrácí přirozenou barvu a tělo ztrácí

teplotu (Reed 1958). V této fázi dochází k náletu much, které kladou vajíčka v okolí slabin a tělních otvorů (ústa, uši, nos). Je-li na mršině otevřená rána, lze očekávat naklazení vajíček i zde (Goff & Lord 1998).

Bloated stage (nadýmání). Plyny produkované metabolickou aktivitou bakterií způsobují nadýmání prvně břišní části, poté celého těla. Tělo vlivem plynů silně zapáchá. Vnitřní teplota začíná činností bakterií a hmyzu stoupat. Aktivitou muších larev končí tato fáze otevřením břišní dutiny (Reed 1958, Goff & Lord 1998).

Decay stage (hnutí). Nadýmání ustupuje. Kůže je suchá, činností larev narušená. Otvory proudí vzduch a začíná aerobní rozklad. Maximální dosažení rozdílu teploty mezi tělem a okolím. V místech infestace hmyzem ztrácí tělo ochlupení (Reed 1958). Postupně mizí organická hmota. V posledních okamžicích zůstávají jen chrupavky, kosti, zbytky svalů a pozůstatky střev. Zvolna se vytrácí zápach a tělo se ochlazuje. V této fázi bývá abundance mrchožroutovitých brouků nevyšší, je znatelná jasná převaha brouků nad mouchami, které pomalu ztrácí zájem o mršinu (Goff & Lord 1998).

Postdecay stage. Z těla zbyly pouze srst, zbytky kůže, kostí a chrupavek. Mršina je již bez zápachu (Reed 1958). Okolí opouští většina hmyzu, zůstávají výhradně zástupci kožojedů (Dermestidae) a hlodáčovitých (Trogidae) (Goff & Lord 1998).

Skeletal stage. V tuto chvíli na místě zbyly už jen kosti. Půda pod kostrou se vrací do původního stavu (vrací se původní fauna a vyrovnává se hladina pH). Někteří jako finální fázi označují Remains, tato fáze nemá jasně definovaný konec (Payne 1965).

Hranice mezi jednotlivými fázemi nejsou ostře hraničené. Na základě rozdílné ekologie hmyzu však můžeme přiřadit ke každé fázi charakteristické druhové složení (Payne 1965).

5.5.3. Rozklad mršiny bez přítomnosti hmyzu

Rozklad mršiny za absence hmyzu je výrazně pomalejší, neúčast na dekompozici způsobuje rozdílný proces (Payne 1965, Kočárek 2003). Payne (1965) rozděluje průběh do pěti fází: fresh, bloating and decomposition, flaccidity and dehydration, Kočárek (2003) průběh degradace nerozlišuje.

5.6. Sukcese brouků na mršině

Pojmem sukcese hmyzu rozumíme chronologický sled kolonizace, kdy je určitý hmyz lákán na mršinu v určitém stádiu rozkladu (Amendt et al. 2011, Klimešová 2015). Sukcese je z velké míry ovlivněna i tím, zda je mrtvé tělo v prostoru volně či zda je zahrabané v zemi. V případě pohřbení hraje roli i hloubka zakopání (Povolný, 1978).

Základní data o sukcesi brouků jsou tradičně získávána během jednoho roku, aby byla pokryta všechna roční období. Podle Archera (2003) není sběr dat v rámci jednoho roku dostačující. Ve své studii tedy věnoval sběru dat dva roky (rok 1999 a 2000) a zjistil, že rychlost a intenzita náletu se meziročně liší. V porovnání s rokem 1999 byl nálet v roce 2000 rychlejší (nejrychleji proběhl v létě 2000). Důvodem jsou podle něho meziroční výkyvy teplot a fakt, že druhové složení brouků je každoročně proměnlivé. Fluktuace populace je ze značné míry ovlivněna onemocněním, predací, konkurencí a klimatem. Aby nedošlo k chybám ve výsledcích studií, navrhuje Archer aspoň dvouroční sběr dat nejlépe i dvakrát v jedné sezóně.

Půda pod mršinou bývá vlhká, v případě výskytu otevřených ran může být nasáklá krví. Právě v otevřených ranách dochází k primárnímu vniku hmyzem do těla. Běžně také v oblastech slabin, břicha a přirozených tělních otvorů (Goff & Lord 1998). Pod tělem dochází ke změně edafonu (půdní fauny), ze země se vytrácejí například roztoči (Acari), žížaly (Lumbricidae) a mravenci (Formicidae) (Povolný 1978).

Mezi primární kolonizátory mršiny řadíme dvoukřídly hmyz, kdežto brouci běžně osidlují mršinu až v pozdějších stádiích degradace. Kombinace vysoké teploty a celkové vysoké aktivity hmyzu v letních měsících má za následek značné urychlení dekompozice (Reed 1958).

Jednotlivé sukcesní vlny podle Eliášové & Šulákové (2012):

1. sukcesní vlna. Tato vlna nastává ihned po smrti. U inaktních těl má sukcese velice pomalý náběh. Jinak je to s tělem s krvácivým traumatem. Pro tuto fázi jsou charakterističtí zástupci čeledi Calliphoridae a Muscidae. Pokud trvá první vlna déle, mohou se již začít líhnout larvy prvního instaru (Reed 1958).

2. sukcesní vlna. Z těla se uvolňují plyny, které začínají lákat i jiné zástupce (např. nekrofágní brouky). Stále pokračuje nálet dvoukřídly, larvy dále pokračují v destrukční činnosti.

3. sukcesní vlna. Začíná proces zmýdelnění tuků, kdy se uvolňují těkavé mastné kyseliny (hlavně kyselina máselná). Na těle se začínají shlukovat i predátoři nekrofágního hmyzu – drabčici (Staphylinidae).

4. sukcesní vlna. Dochází k fermentaci proteinů. Uvolňují se silně zapáchající látky lákající nově i octomilky (Drosophilidae). Úměrně s úbytkem tkáně na mršině klesá i počet nekrofágů.

5. sukcesní vlna. Nastává čpavková fermentace, z těla jsou uvolňovány amoniakální látky. V reakci na to přilétají drobné mušky hrbilky (Phoridae).

6. sukcesní vlna. Tkáně vysychají. Z těla zbyly jen kosti a kůže. Mršina již ztrácí pro nekrofágy význam. Tato vlna zpravidla nastává kolem druhého roku stáří mrtvolky.

7. a 8. sukcesní vlna. V těchto fázích se na rozkladu podílí roztoči (Acari) a kožojedi (Dermestidae).

Group (Adults) ^b	Stage ^a			
	Fresh	Bloated	Decay	Dry
Calliphoridae (G)	---xxxxxxxxxxx	XXXXXXXXXXXXXX	XXXXXXXXXX----	-----
Formicidae (G)	-----xxxxxx	xXXXXXXXXXXXXX	XXXXXXXXXXxxxxxx	xxx-----
Muscidae (G)	-----xxx	xxxXXXXXXXXXXXX	XXXXXXXXXXxxx---	---
Sphaeroceridae (G)	-----xxx	xxxXXXXXXXXXXXX	XXXXXXXXXXXXXXX	XXXxxxxx---
Silphidae ^d (S)	-----xx	xxxXXXXXXXXXXXX	XXXXXXXXXX---	-----
Lepidoptera (G)	-----	xXXXXXXXXXXXXX	XXXXXXXXXXXXXX	-----
Hymenoptera ^a (G)	-----	xxxXXXXXXXXXXXX	XXXXXXXXXXXXXX	-----
Sarcophagidae (G)	-----	xxxxxXXXXXXXXX	XXXXXXXXXXXXXXX	-----
Histeridae (G)	-----	xxxxxXXXXXXXXX	XXXXXXXXXXXXXXX	-----
Staphylinidae (G)	-----	-----XXXXXXXX	XXXXXXXXXXXXXXX	-----
Phalangidae (G)	-----	-----XXXXXXXX	XXXXXXXXXXXXXXX	-----
Piophilidae (G)	-----	-----XXXXXXXX	XXXXXXXXXXXXXXX	-----
Araneae (G)	-----	-----XXXXXXXX	XXXXXXXXXXXXXXX	-----
Sepsidae (G)	-----	-----XXXXXXXX	XXXXXXXXXXXXXXX	-----
Phoridae (G)	-----	-----XXXXXXXX	XXXXXXXXXXXXXXX	-----
Acarina (G)	-----	-----	xxxxXXXXXXXXXX	XXXXxxxx---
Nitidulidae (S)	---	-----	xxxXXXXXXXXXX	XXXXXXXXxxx--
Cleridae (S)	---	-----	-----XXXXX	XXXXXXXXxxx--
<i>Dermestes caninus</i>	---	-----	-----	XXXXXXXXxxx--
Trogidae (S)	---	---	-----	XXXXXXXXXXx--

Tabulka 1.: Distribuce hmyzu během dílčích etap rozkladu (v létě) (Zdroj: Reed 1958)

5.6.1. Faktory ovlivňující sukcesi

Sukcesi hmyzu na mršině mohou ovlivnit jak vlivy vnější, tak vlivy vnitřní. Může nastat urychlení sukcese a tím i dekompozice, na druhou stranu negativní vliv na sukcesi hmyzu může potenciálně způsobit i vynechání jednoho stádia rozkladu (Klimešová 2015).

Stav těla. Jakýkoliv typ zranění usnadňující hmyzu vstup do mršiny a podněcuje urychlení degradace. U mršin s poraněním většinou dochází k vynechání bloated fáze a po fresh fázi přechází přímo do fáze decay (Šuláková 2006). Zároveň je třeba brát v úvahu i hmotnost těla, množství podkožního tuku pohlaví, ba i stav oblečení.

Velikost mršiny. Překvapivě větší mršiny bývají rozloženy rychleji než ty malé (například plazi). Důvodem je větší množství hmyzu podílejícího se na dekompozici (Hewadikaram & Goff 1991).

Okolní teplota. Obecně aktivita hmyzu s nižší teplotou klesá. Navíc nízká teplota snižuje i metabolické procesy bakterií, v zimních měsících se tak rozklad může zastavit úplně. Okolní teplota má na sukcesi mnohem větší vliv než kterýkoliv jiný vnější faktor (Payne 1965).

6. Využití brouků čeledi Silphidae

Většina dosavadních výzkumů zabývajících se forezní entomologií se zaměřuje na pozorování dvoukřídlého hmyzu, především čeledi Calliphoridae, a nekrofágní brouky zcela opomíjí. Možnou příčinou je skutečnost, že naprostá většina nezařazuje Silphidae k pionýrským druhům (druhům, kolonizující mršinu jako první), přestože byly zaznamenány případy, kdy k osidlování brouky (např. druhu *Thanatophilus micans* (Fabricius, 1794)) došlo už v prvních 24 hodinách od uhynutí (Dekeirsschieter J. et al. 2011). Přednost Silphidae spočívá také v jejich dlouhém životním cyklu. Vzorky lze odebrat i v pokročilejším stádiu rozkladu, kdy dvoukřídlí hmyz mršinu už opouští (Dekeirsschieter J. et al. 2011, Kočárek 2003).

Přestože je jejich význam v tomto odvětví zřejmý, kvůli nespolehlivosti či nedostatku dat je jejich využití v praxi bohužel téměř nemožné (Dekeirsschieter J. et al. 2011, Jakubec 2016). Aby došlo k obratu, je třeba zjednodušit proces identifikace forezně významných druhů. Dospělci jsou mezi sebou relativně dobře rozpoznatelní, zásadní překážkou je rozeznat larvální stádia (jak konkrétního instaru, tak druhového zařazení). V současnosti se k jejich identifikaci používá molekulární analýza (např. barcoding), kterou ale není možné provést u všech druhů. Navíc špatné uchování jedince může DNA degradovat a analýzu ztížit či prodražit (Novák et al. 2018). Jakubec et al. (2019, 2020), Novák et al. (2018) a Montoya-Molina et al. (2020) ve svých pracích již vypracovali extenzivní popisy larválních stádií mrchožroutů druhů *Thanatophilus sinuatus* (Fabricius, 1775), *T. rugosus* (Linnaeus, 1758) a *Necrophila brunnicollis* (Kraatz, 1877) a částečně tak zaplnili mezeru v našem poznání.

6.1. Zhodnocení výzkumů

Jak již bylo nastíněno, identifikace larválních stádií Silphidae je velice obtížná. Řešení se pokusil poskytnout Jens Amendt, který navrhl odchovat odebraného jedince od stádia vejce vajíčka až po dospělost a mezitím ho identifikovat podle morfologických poznatků v dostupné literatuře. Tento postup je ale příliš zdlouhavý a poskytuje mnoho příležitostí pro neúspěch (Novák et al. 2018). Možné východisko poskytli výše jmenovaní. Ve svém výzkumu se soustředili na kompletní popis a nalezení jednoznačných charakteristických znaků jednotlivých stádií vývoje (vajíčko, první až třetí fáze instaru, fáze po krmení – postfeeding stage a kukla). Montoya-Molina et al. (2020) navíc povznesli otázku, zda pohlaví jedince ovlivňuje rychlost životního cyklu.

K jakým výsledkům se autoři dobrali? Zajímavě všichni upozorovali malou míru kanibalismu, přestože měli potravu ad libitum (bez omezení). Vysvětlením je podle Jakubce et al. (2019) nedostatek místa v Petriho misce nebo nedostatek živin z poskytnuté potravy.

Montoya-Molina et al. (2020) a Jakubec et al. (2020) se shodli, že na rychlosti vývoje jedince nemá pohlaví žádný významný vliv. Zároveň poznamenali, že nejvyšší úmrtnost nastala při nejvyšších teplotních podmínkách (Jakubec 29 °C, Montoya-Molina 26 °C).

Novák et al. (2018) zjistili, že některé párové přívěsky těla druhu *Thanatophilus rugosus* (Linnaeus, 1758) rostou nesouměrně. Konkrétně I a II segment koncových štětů (urogomfy). Tohoto poznatku lze v kombinaci například s šířkou hlavy larvy potenciálně využít pro přesnější identifikaci konkrétního instaru.

Jakubec et al. (2019) ze získaných výsledků vyvodili, že jednotlivé instary druhu *Thanatophilus sinuatus* (Fabricius, 1775) od sebe lze odlišit díky odlišnému zbarvení dorzální strany těla. Třetí stádium má distální konce tergítů zbarvené do běla, druhé stádium má na tergitech pouze bílé skvrnky a první instar je vždy jednotně tmavě zbarvený.

Montoya-Molina et al. (2020) ve svém výzkumu utvrdili myšlenku, že Silphidae (v tomto případě *Thanatophilus sinuatus* (Fabricius, 1775)) mají delší životní cyklus než Diptera. Například bzučivce *Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy, 1830 trvá přibližně 66,67 dnů, než dosáhne dospělosti, zatímco mrchožroutovi druhu

Thanatophilus sinuatus (Fabricius, 1775) 78,24 dnů. V případech, kdy je tělo objeveno po více než 25 dnech, je vhodnější použít k výpočtu PMI druh *Thanatophilus sinuatus* (Fabricius, 1775).

Mimo vybraných výsledcích všichni autoři velice podrobně popsali všechna larvální stádia od vylíhnutí po dosažení dospělosti, což výrazně ulehčí identifikaci jak druhů, na které byla studie zaměřena, tak druhů pocházejících ze stejných rodů.

6.2. Nejčastěji užívané modely

6.2.1. Developmental Rate Isomorphy

Developmental Rate Isomorphy (DRI), v překladu izomorfie rychlosti vývoje, rozumíme jev, při kterém neohledně na změny teploty probíhá určité vývojové stádium stejně dlouhou dobu (Jarošík 2002, Jakubec et al. 2020, Montoya-Molina et al. 2020). V praxi by to znamenalo, že při vyšetřování by forenzní entomolog nemusel zohledňovat teplotní výkyvy. Bohužel na dosavadně popsané druhy (*Necrophila brunnicollis* (Kraatz, 1877) a *Thanatophilus sinuatus* (Fabricius, 1775)) nelze DRI aplikovat. Z výsledků získaných Jakubcem et al. (2020) a Montoya-Molinou et al. (2020) lze vyvodit, že doba, kterou jedinec stráví v určitém instaru je kvadraticky úměrná k teplotě.

6.2.2. Thermal summation model

Thermal Summation Model (TMS), v českém jazyce model tepelné sumace, je založen na předpokladu, že vývoj instarů je lineární. Slouží k modelování vztahu mezi celkovým vývojem a tzv. accumulated degree days (akumulovanými dny) jednotlivých stádií a vypadá následovně (Ikemoto & Takai, 2000):

$$DT = k + tD$$

D je celková doba vývoje, T je okolní teplota, t je nejnižší prahová hodnota pro vývoj (tzn. teplota, při které se vývoj úplně zastavuje) a k je konstanta

TSM modely jsou vypracovány přímo pro specifické druhy. Přesné určení PMI závisí na dostupnosti těchto dat pro forenzně relevantní druhy (Montoya-Molina et al. 2020). TSM modely byly doposud vypracovány pouze pro některé zástupce čeledi Silphidae: *Thanatophilus micans* (Fabricius, 1794), *T. mutilatus* (Castelnau, 1840) (oba afrotropické druhy) a *Oxelytrum discicolle* (Brullé, 1840) (neotropický druh). Nově přibýly modely pro *Thanatophilus sinuatus* (Fabricius, 1775), prvního detailně známého palearktického zástupce (Jakubec 2016, Jakubec et al. 2020).

7. Závěr

Závěrem bych chtěla shrnout výhody a nevýhody využití mrchožroutovitých brouků ve forenzní entomologii a jaké nepřesnosti mohou nastat při sběru dat.

Mezi hlavními výhodami je možnost chovu larev brouků individuálně, což umožňuje lepší dohled nad chovaným jedincem. Brouci mají déle trvající vývoj než Diptera, díky čemuž je lze nalézt na, ale i v blízkosti mršin i po delší časové prodlevě. Mimoto už byly zaznamenány druhy, které kolonizaci těla začínají ve stejné fázi rozkladu jako Diptera.

Nevýhodou Coleoptera je v současnosti především nedostatek dat, jak o jejich ekologii, tak o jejich morfologii. Dospělá stádia lze od sebe relativně jednoduše odlišit, předmětem forenzní entomologie jsou však larvy, pro které už toto tvrzení neplatí. Navíc jednu mršinu často osidluje více druhů a bez jednoznačného charakteristického poznávacího znaku může dojít k chybám při určování.

Ve své práci Jakubec et al. (2019) představili zabarvení, jako spolehlivý poznávací znak *Thanatophilus sinuatus* (Fabricius, 1775). Avšak sami později ve svém výzkumu souhlasí s tvrzením, že zabarvení těla je relativně proměnlivé a závisí na mnoha faktorech (správné zacházení se vzorkem a jeho zachování je rozhodující). Často se také jako charakteristický znak používá šířka hlavy. Délka hlavy je z důvodu pohybu larvy nekonzistentní, tedy nevhodná, nicméně šířka nikoliv. I tento znak ale nepatří mezi nejpřesnější.

Přínos nekrofágních brouků z čeledi Silphidae pro forenzní entomologii je nezpochybnitelný, hlavní překážkou představuje nedostatek vypracovaných dat.

8. Přehled literatury a použitých zdrojů

Amendt, J., Richards, C.S., Campobasso, C.P., Zehner, R., and Hall, M.J.R. 2011: Forensic entomology: applications and limitations. *Forensic Science. Medicine and Pathology* 7, 379–392.

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

Babu R. et al. 2018: Forensic entomology: A novel approach for crime investigation. *Indian Journal of Agriculture and Allied Sciences* Volume: 4 (1), 31–37.

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.

Benecke M. 2001: A brief history of forensic entomology. *Forensic Science International* (120), 2–14.

Benecke M. 2004: Forensic Entomology: Arthropods and Corpses. *Forensic Pathology Reviews* 2, 207–240.

Byrd J. H. & Castner J. L. 2001: Insects of forensic importance. *Forensic entomology: The utility of arthropods in legal investigations*, 2nd Edition. CRC Press, Boca Raton, 418s.

Byrd, J. H. & Castner, J. L. 2009: *Forensic entomology: The utility of arthropods in legal investigations*, second edition. Taylor & Francis, Boca Raton, 705s.

Dekeirsschieter J. et al. 2011: Large carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) in Western Europe: a review. *Biotechnology. Agronomy and Society and Environment* 15(3): 435–447.

Dekeirsschieter, J. et al. 2011: Carrion beetles visiting pig carcasses during early spring in urban, forest and agricultural biotopes of Western Europe. *Journal of Insect Science* 2(73), 1–13.

Dekeirsschieter J. et al. 2013: Diversity of Forensic Rove Beetles (Coleoptera, Staphylinidae) Associated with Decaying Pig Carcass in a Forest Biotope. *Journal of Forensic Sciences* 58(4), 1032–1040.

- Dorsey C. K. 1940: A comparative study of the larvae of six species of *Silpha* (Coleoptera, Silphidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 33, 120–134.
- Eggert, A. K., & Muller, J. K. 1989: Pheromone-mediated attraction in burying beetles. *Ecological Entomology*, 14(2), 235–237.
- Eliášová H. & Šuláková H. 2012: Forezní biologie. In: *Soudní lékařství a jeho moderní trendy*. Štefan, J., Hladík, J. et al. Grada Publishing, Praha, 448s.
- Gennard, D. 2007: *Forensic Entomology: An Introduction*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, 244s.
- Goff M. L. & Lord W.D. 1998: Forensic Entomology: Application of Entomological methods to the investigation of death 423–436. In: DiMaio V. J. M. M. D., Dana S. E. M. D. *Handbook of Forensic Pathology 1st Edition* CRC Press, Boca Raton, 262s.
- Goff M. L. 2010: Early postmortem changes and stages of decomposition 1–24. In: *Current concepts in Forensic Entomology* Amendt J., Goff M. L., Campobasso C. P., Grassberger M. (eds) Springer, Dordrecht, 376s
- Goff M. L., Charbonneau S., Sullivan M. 1991: Presence of fecal material in diapers as a potential source of error in estimations of postmortem interval using arthropod development rates. *Journal of Forensic Science* 36(5), 1603–1606.
- Gullan, P.J. & Cranston, P.S. 2005: *Insects: An Outline of Entomology*. 3rd Edition, Blackwell Publishing Ltd., Hoboken, 505s.
- Hall, C. L., Mason, A. C., Howard, D. R., Padhi, A., & Smith, R. J. 2003: Description of Acoustic Characters and Stridulatory Pars Stridens of *Nicrophorus* (Coleoptera: Silphidae): A Comparison of Eight North American Species. *Annals of the Entomological Society of America*, 106(5), 661-669.
- Hewadikaram, K. A. & Goff, M. L. 1991: Effect of carcass size on rate of decomposition and arthropod succession patterns. *American Journal of Forensic Medicine and Pathology*, 12, 235-240.
- Hůrka K., 2017: *Brouci České a Slovenské republiky [Beetles of the Czeck and Slovak Republics]*. Nakladatelství Kabourek Zlín. 390s.

- Ikeda H., Kagaya T., Kubota K. & Abe T. 2008: Evolutionary relationships among food habit, loss of flight, and reproductive traits: life-history evolution in the Silphinae (Coleoptera: Silphidae). *Evolution*, 62(8), 2065–2079.
- Ikemoto T. & Takai K. 2000: A New Linearized Formula for the Law of Total Effective Temperature and the Evaluation of Line-Fitting Methods with Both Variables Subject to Error. *Environmental Entomology*, 29, 671–682.
- Jakubec P. et al. 2019: Description of immature stages of *Thanatophilus sinuatus* (Coleoptera: Silphidae). *International Journal of Legal Medicine*, 133, 1549–1565.
- Jakubec P. et al. 2020: Developmental Biology of Forensically Important Beetle, *Necrophila (Calosilpha) brunnicollis* (Coleoptera: Silphidae). *Journal of Medical Entomology*, XX(X), 1–7.
- Jarošík V. 2002: Developmental rate isomorphy in Insects and Mites. *The American Naturalist*, 160(4), 497–510.
- Javorek, V. 1964: Kapesní atlas brouků s určovacím klíčem vyobrazených druhů. – SPN, Praha, 254s.
- Keller, W. L., & Heske, E. J. 2001: An observation of parasitism of black rat snake (*Elaphe obsoleta*) eggs by a beetle (*Nicrophorous pustulatus*) in Illinois. *Transactions of the Illinois. State Academy of Science*, 94(3), 167–169.
- Klimešová V. 2015: Forenzní entomologie a její využití v kriminalistické praxi [The use of forensic entomology in criminalistic practice]. *Konference: Junior Forensic Science Brno 2015. Část 4. Kriminalistika*.
- Kočárek P., 2003: Decomposition and Coleoptera succession on exposed carrion of small mammal in Opava, the Czech Republic. *European Journal of Soil Biology*, 39, 31–45.
- Kočárek P. & Roháčová M. 2001: Mrchožroutovití brouci (Coleoptera: Silphidae) v ekosystému horského lesa (Moravskoslezské Beskydy, Česká republika) [Carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) in the mountain forest ecosystem (Moravskoslezské Beskydy Mts., Czech Republic)]. *Práce a studie Muzea Beskyd*, 11, 67–74.
- Kočárek P. 2001: Diurnal activity rhythms and niche differentiation in a carrion beetle assemblage (Coleoptera: Silphidae) in Opava, the Czech Republic. *Biological Rhythm Research*, 32, 431–438.

Kočárek P. 2001: Nekrobiontní hmyz v účasti na dekompozičních procesech [Necrobiont insects and their role in decomposition processes]. Autoreferát disertační práce. Olomouc: Univerzita Palackého, 23s.

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

Lawrence & Newton 1982: Evolution and Classification of Beetles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 261–290.

Likovský, Z. (1967): Příspěvek k poznání fauny mršin (Insecta, Coleoptera). *Acta Musei Reginahradecensis. Scientiae Naturales* 8, 97–116.

Montoya-Molina S. et al. 2020: Developmental Models of the Forensically Important Carrion Beetle, *Thanatophilus sinuatus* (Coleoptera: Silphidae). *Journal of Medical Entomology*, XX(X), 1–7.

Newton A. F., Jr. 1991: Silphidae, 339-341. In: Stehr F. W. (ed.): *Immature Insects*, Volume 2. Dubuque: Kendall/Hunt, 974s.

Newton A.F. 2021: StaphBase: Staphyliniformia world catalog database (version January 2021). In: Roskov Y., Ower G., Orrell T., Nicolson D., Bailly N., Kirk P.M., Bourgoin T., DeWalt R.E., Decock W., Nieukerken E., van Zarucchi J. & Penev L. (eds): *Species 2000 & ITIS Catalogue of Life*, 20th February 2019. Naturalis, Leiden. [online] [citováno 31.3.2021] dostupné z: www.catalogueoflife.org/col

Novák M. et al. 2018: Revisited larval morphology of *Thanatophilus rugosus* (Coleoptera: Silphidae). *International Journal of Legal Medicine*, 132, 939–954.

Oliva A. 2012: The Antennal Sensilla of *Oxelytrum erythrurum* (Blanchard) and *Oxelytrum apicale* (Brullé) (Coleoptera: Silphidae). *Neotropical Entomol*, 41, 395–403.

Payne, J. A. 1965: A summer carrion study of the baby pig *Sus scrofa* Linnaeus. *Ecology*, 46, 592-602.

Peck S. B. 1990: Insecta: Coleoptera Silphidae and the associated families Agyrtidae and Leiodidae, 1113-1136. In: Dindal D. L. (ed.): *Soil Biology Guide*. New York: John Wiley & Sons, XVIII + 1349s.

- Povolný, D. 1978: Hmyz v kriminologii. *Vesmír* 57, 205–208.
- Povolný, D. 1979: Některá hlediska praktického využití hmyzu v kriminalistice. *Kriminalistický sborník*, 10, 620–632.
- Povolný D. 1979: Některá hlediska praktického využití hmyzu v kriminalistice. *Kriminalistický sborník*, 10, 620–632.
- Qubaiová J., Růžička J. & Šípková H. 2015: Taxonomic revision of genus *Ablattaria* Reitter (Coleoptera, Silphidae) using geometric morphometrics. *ZooKeys*, 477, 79–142.
- Ratcliffe B. C. 1972: The Natural History of *Necrodes Surinamensis* (Fabr.) (Coleoptera: Silphidae). *Transactions of the American Entomological Society* 98(4), 359–410.
- Ratcliffe B. C. 1996: The carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 13, 1–100.
- Reed, H. B., Jr. 1958: A study of dog carcass communities in Tennessee, with special reference to the insects. *American Midland Naturalist*, 59, 213–245.
- Richards C.S., Villet M.H. 2008: Factors affecting accuracy and precision of thermal summation models of insect development used to estimate post-mortem intervals. *Int J Legal Med* 122(5), 401–408.
- Růžička J. & Jakubec P. 2016: *Icones Insectorum Europae Centralis*. Coleoptera: Agyrtidae, Silphidae. *Folia Heyrovskiana, Series B*, 26, 1-17.
- Růžička J. 1992: The immature stages of central European species of *Nicrophorus* (Coleoptera, Silphidae). *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 89, 113-135.
- Růžička J. 2015: Silphidae, 291–304. In: Löbl I. & Löbl D. (eds): *Catalogue of Volume 2. Hydrophiloidea – Staphylinoidea, Revised and Updated Edition*. Brill, Leiden, Boston, xxvi *Palaearctic Coleoptera*, 1702s.
- Scott M. P. 1998: The ecology and behaviour of burying beetles. *Annual Review of Entomology*, 43, 595–618.
- Sikes D. S. 2005: Silphidae Latreille, 1807, 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, 288-296.

Sikes D.S., 2008. Carrion beetles (Coleoptera: Silphidae). In: Capinera J.L., ed. Encyclopedia of entomology. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 749–757.

Smith K. G. V. 1986: A Manual Of Forensic Entomology. London. British Museum. 1986, 205s.

Smith, R.J., and Heese, B. 1995: Carcass Selection in a High Altitude Population of the Burying Beetle, *Nicrophorus investigator* (Silphidae). *The Southwestern Naturalist* 40, 50–55.

Smrž J. 2013: Základy biologie, ekologie, a systému bezobratlých živočichů. Karolinum Praha, 194s.

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

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

Šuláková H. 2014: Forenzní entomologie – když smrt je začátek [Forensic Entomology: when Death Is just the Beginning]. *Živa* 2014: 5, 250–256.

Šuláková H. 2006: Speciální biologie: Využití hmyzu při stanovení post mortem intervalu. *Kriminalistický sborník*, 3, 36–37.

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

Villet M.H. 2011: African Carrion Ecosystems and Their Insect Communities in Relation to Forensic Entomology. *Pest Technology* 5, 1–15.

Wessel A. 2006: Stridulation in the Coleoptera – an overview 397–403. In Drosopoulos S & Cladige M.F. (eds): *Insect Sounds and Communication, Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution*. Taylor & Francis Group Boca Raton, 552s.