

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA EKOLOGIE



Česká zemědělská univerzita v Praze

**Fakulta životního
prostředí**

**Proč se liší tělesná velikost brouků z hor od těch z
nížin?**

Why there are intraspecific differences in body size of
beetles originating from various sites?

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Bakalant: Kateřina Tomečková

Vedoucí práce: Ing. Michal Knapp, Ph.D.

2015

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra ekologie

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Kateřina Tomečková

Aplikovaná ekologie

Název práce

Proč se liší tělesná velikost brouků z hor od těch z nížin?

Název anglicky

Why there are intraspecific differences in body size of beetles originating from various sites?

Cíle práce

Vnitrodruhová geografická (klinální) variabilita v tělesné velikosti je jednou z nedořešených záhad ekologie/evoluční biologie. Cílem práce bude vypracovat stručnou literární rešerši sumarizující znalosti o příčinách geografické variability v tělesné velikosti hmyzu. Součástí práce bude i praktický experiment studující relativní význam genetické adaptace na lokální podmínky prostředí a fenotypové plasticity pro determinaci velikosti dospělců druhu *Silpha carinata* (Coleoptera: Silphidae).

Metodika

Literární rešerše bude vypracována na základě vědeckých článků vyhledaných v databázi Web of Science. Praktický experiment bude studovat rozdíly ve velikosti těla čtyř populací (dvě z hor a dvě z nížin) mrchožrouta *Silpha carinata*. Dospělí jedinci pocházející z různých populací budou po párech chováni v laboratorních podmínkách, aby nakladli vajíčka, která budou použita pro experiment. Vajíčka budou dále uložena do standardizovaných podmínek (teplota 22°C; relativní vlhkost cca 70 %; fotoperioda 16L:8D). V obdobných standardizovaných podmínkách budou za dostatku (nadbytku) potravy chovány i vylíhlé larvy. Po vykuklení dospělců bude změřena jejich strukturní tělesná velikost. Informace o strukturní velikosti jedinců z přírody (= rodičů) poslouží k určení relativního významu adaptace na lokální podmínky a fenotypové plasticity pro determinaci tělesné velikosti jedinců *S. carinata*.

Doporučený rozsah práce

cca 30 stran + přílohy dle potřeby

Klíčová slova

Silpha carinata, tělesná velikost, rychlost vývoje, fenotypová plasticita, genetické predispozice

Doporučené zdroje informací

- Chown SL, Klok CJ (2003): Altitudinal body size clines: latitudinal effects associated with changing seasonality. *Ecography* 26: 445-455.
- Keller I, Alexander JM, Holderegger R, Edwards PJ (2013): Widespread phenotypic and genetic divergence along altitudinal gradients in animals. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 2527-2543.
- Stillwell RC, Fox CW (2009): Geographic variation in body size, sexual size dimorphism and fitness components of a seed beetle: local adaptation versus phenotypic plasticity. *Oikos* 118: 703-712.
- Stillwell RC (2010): Are latitudinal clines in body size adaptive? *Oikos* 119: 1387-1390.
- Tsuchiya Y, Takami Y, Okuzaki Y, Sota T (2012): Genetic differences and phenotypic plasticity in body size between high- and low-altitude populations of the ground beetle *Carabus tosanus*. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 1835-1842.

Předběžný termín obhajoby

2015/06 (červen)

Vedoucí práce

Ing. Michal Knapp, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 17. 2. 2014

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 17. 2. 2014

prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.

Děkan

V Praze dne 09. 04. 2015

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně, pod vedením Ing. Michala Knappa, Ph.D., a že jsem uvedla všechny literární zdroje, ze kterých jsem čerpala.

V Praze, dne 13. 4. 2015

.....

Poděkování

Chtěla bych poděkovat mému konzultantovi Ing. Michalu Knappovi, Ph.D., za pomoc při zpracování celé mé bakalářské práce – za pozitivní přístup, odborné rady při vyhledávání a zpracování literárních pramenů a seznámení s terénními experimenty v oblasti entomologie. Dále bych ráda poděkovala Ing. Elišce Baranovské za ochotu a pomoc s prováděným terénním experimentem, seznámením s prací v laboratoři, chováním brouků, pomocnou konzultací a za fotodokumentaci celého pokusu. Poděkování patří též Pavlu Saskovi, který zařídil možnost využívání

laboratoře ve výzkumném ústavu na Ruzyni. Za podporu a neustálé dodávání energie děkuji celé mé rodině a všem blízkým lidem, kteří mi pomohli s realizací terénního experimentu.

V Mělníku, dne 13. 4. 2015

.....

Abstrakt

Tělesná velikost organismu je zřejmě nejdůležitější charakteristikou, která značně ovlivňuje fyziologické procesy a biologickou zdatnost jedince (fitness). Každý živočišný druh na určité lokalitě volí svojí životní strategii, aby byla co nejvýhodnější pro jeho přežití. Tato životní strategie není neměnná, organismus má schopnost přizpůsobit se prostředí, na základě zkušeností a životních prožitků (fenotypová plasticita), ale proměnlivost má i své meze dané genetickými omezeními, často spojenými s prostředím výskytu (lokální adaptace). Lokální adaptace se může projevit i v míře realizované fenotypové plasticity.

V této bakalářské práci jsem nejprve zpracovala literární rešerši o geografické proměnlivosti v tělesné velikosti hmyzu a dále jsem provedla praktický experiment, ve kterém jsem zkoumala vnitrodruhovou geografickou variabilitu v tělesné velikosti u mrchožrouta *Silpha carinata* (řád: Coleoptera, čeleď: Silphidae, podčeleď: Silphinae, rod: *Silpha*, druh: *carinata* (Herbst, 1793)). Nejprve jsem se snažila posbírat co nejvíce párů brouků druhu *Silpha carinata* z nižších nadmořských výšek, kde se vyskytují větší, černí jedinci a z vyšších nadmořských výšek, kde se vyskytují menší, nahnědlí jedinci. Vzorky z nížin byly sbírány na čtyřech lokalitách – na Mělníku, v Obříství, v Roztokách u Prahy a v Srbsku u Berouna. Nejhojnější výskyt druhu *Silpha carinata* byl v Srbsku u Karlštejna, odkud jsem použila 22 párů. Z vyšších nadmořských výšek byli brouci dovezeni z Jeseníků, konkrétně z lokality Praděd. Tito dospělí jedinci byli chováni po párech v laboratorních podmínkách, aby za standardizovaných podmínek (teplota 22°C, relativní vlhkost 70%, fotoperioda 16L:8D) vyprodukovali novou generaci, jejíž dospělce jsem chtěla následně měřit. Takové měření je nutné k odlišení vlivu fenotypové plasticity a lokální adaptace. Výše popsáný experiment se však nepovedl, protože všichni laboratorně chovaní jedinci zemřeli před vykuklením, nejčastěji během posledního larválního instaru. Nejpravděpodobněji byla nová generace brouků napadena nějakým patogenem, protože laboratoř se nacházela vedle místnosti, kde se pracovalo s karanténními (infekčními) organismy.

Klíčová slova:

Silpha carinata, tělesná velikost, geografická proměnlivost, lokální adaptace, fenotypová plasticita

Abstract

Body size of an organism is probably the most important characteristic, which considerably affects its physiological traits and realized fitness. Each animal species chooses its own life strategy based on certain locality of its occurrence to enhance survival and reproductive success under particular environmental conditions. These life strategies are not static, organisms are able to adapt to particular environmental conditions based on their life experiences (phenotypic plasticity), but variability in life strategies is limited by the genetic constraints associated with the environment of occurrence (local adaptation). Some degree of local adaptation may affect degree of phenotypic plasticity.

In this bachelor thesis, I first processed the literature search on geographic variation in body size in insects and second I conducted the experiment in which I examined the intraspecific geographic variation in body size of the carrion beetles *Silpha carinata* (order: Coleoptera, family: Silphidae, subfamily: Silphinae, genus: *Silpha*, species: *carinata* (Herbst, 1793)). First, I tried to collect as many pairs of adult *Silpha carinata* beetles from lower altitudes, where beetles are larger and black ones and then at higher altitudes, where beetles are smaller and brownish. Samples from the lowlands were collected at four locations- in Mělník, Obříství, Roztoky near Prague and in Srbsko near Beroun. The most abundant occurrence of *Silpha carinata* was in Srbsko, I used 22 pairs originating from this locality. Beetles from higher altitudes were collected in Jeseníky mountains (Praděd). Collected adults were kept in pairs in standardized laboratory conditions (22 °C, 70% relative humidity, photoperiod 16L: 8D) to produce new (offspring) generation. I wanted to measure body size of adults from offspring generation, to distinguish the effects of local adaptation and phenotypic plasticity. Unfortunately, the above described experiment failed, because no offspring individual was reared to adult stage. Most likely explanation is that beetles were attacked by a pathogen, because the laboratory was located next to the room where experiments with quarantine (infectious) organisms were performed.

Key words:

Silpha carinata, body size, geographical variation, local adaptation, phenotypic plasticity

Obsah

1. ÚVOD	9
1.1 Tělesná velikost organismů.....	9
1.1.1 Darwinova teorie	11
1.1.2 Pravidla uplatňovaná v ekologii živočichů	14
1.2 Morfologická proměnlivost organismů	17
1.2.1 Proměnlivost bezobratlých v důsledku různé teploty prostředí.....	20
1.2.2 Hypotézy změny tělesné velikosti s nadmořskou výškou.....	21
1.3 Čeleď <i>Silphidae</i> (mrchožroutovití).....	26
1.3.1 Taxonomický systém.....	26
1.3.2 Charakteristika	27
1.3.3 Morfologie	27
1.3.4 Rozšíření	31
1.3.5 Ekologie mrchožroutovitých.....	32
1.3.6 Významnost této čeledi.....	34
1.3.7 Využití ve forenzní entomologii	35
1.3.8 Proměnlivost tělesné velikosti mrchožroutů nadmořskou výškou ..	35
2. METODIKA.....	37
2.1 Popis studovaného druhu <i>Silpha carinata</i>	37
2.2 Lokality sběru vzorků	38
2.3 Výsledky sběru vzorků	39
2.4 Typy pastí a jejich vzhled	39
2.5 Vybírání pastí	41
2.6 Chov brouků v laboratoři.....	41
3. VÝSLEDKY	41
4. DISKUZE.....	42
5. ZÁVĚR	45
6. SEZNAM LITERATURY A POUŽITÝCH ZDROJŮ	46
7. SEZNAM PŘÍLOH.....	55

1. ÚVOD

Všechny formy života na naší planetě Zemi jsou ovlivněny neustálým procesem evoluce. Evoluční změny lze nejlépe pochopit ve světle ekologie – v souvislosti s biologickými interakcemi mezi organismy a s fyzikálními a chemickými vlastnostmi prostředí.

Živé organismy jsou výjimečné svou rozmanitostí. Existují milióny různých druhů a nespočetné miliardy genových forem. Jedinci, populace, společenstva osidlují různé lokality a vzájemně na sebe působí ve stále se měnícím světě. Organismy jsou ovlivněny prostředím, ve kterém se vyskytují. Působí na ně faktory fyzikální a chemické (abiotické) anebo jiné organismy (faktory biotické). Jednotlivci se přizpůsobují morfologicky (velikost, tvar či barva těla) i fyziologicky (rozdílné strategie v délce vývoje, rychlosti růstu – např. otázka, zda je lepší rychle vyrůst nebo postupně zvětšovat svou tělesnou velikost, změny v procesu metabolismu; Begon et al., 1986).

1.1 Tělesná velikost organismů

Tělesná velikost je zřejmě nejdůležitější charakteristika organismu. Jedná se o vlastnost, která je silně korelovaná s mnoha fyziologickými znaky a s biologickou zdatností jedince (fitness) (Peters, 1983; Reiss, 1989; Roff, 1992; Stearns, 1992).

Výsledky dosavadních studií vlivu tělesné velikosti na všechny možné biologické aspekty a prohloubení studií z hlediska fyziologických mechanismů a z hlediska funkční morfologie odlišných velikostí na ekologické charakteristiky přinesly celou řadu zajímavých poznatků. Dříve bylo studium velikosti těla odsunuto do pozadí, a pokud se zkoumalo, tak na nedostatečné úrovni. Často se také porovnávaly různé neporovnatelné veličiny mezi sebou – např. při měření tělesné velikosti u živočichů se nesmí zaměňovat strukturní velikost (jedinec doroste určité velikosti a ta se nemění) a hmotnost (jedinec může měnit svou hmotnost v průběhu času – ta koreluje s množstvím dostupné potravy, teplotními extrémy atd.). V relevantních studiích musí být druhy obsažených údajů pečlivě vybrány, pokud výsledky mají být smysluplné. Dnešní výsledky studií vlivu tělesné velikosti na vzhled (morfologii) a funkci (fyziologii) jsou vykládány s důrazem na ekologickou a

vývojovou biologii (LaBarbera, 1989).

U zvířat, rostlin, protist a bakterií má celková tělesná velikost určitý vliv na dlouhověkost, plodnost, metabolické procesy, schopnost migrovat, schopnost konkurence, schopnost bránit se před predátory, odolávat hladu a vysychání (Atkinson, 1994).

Obecně přijímané názory, proč je větší velikost organismu výhodnější, jsou:

- vyšší produkce potomstva (Honěk, 1993),
- větší předpoklad životaschopných mláďat v důsledku dlouhého vývoje nebo rychlého růstu,
- více životaschopných jedinců navzdory predaci,
- více životaschopných jedinců navzdory parazitaci,
- lepší snášenlivost hladovění (Blanckenhorn, 2000),
- posílení úspěchu v pozici predátora,
- stabilnější tělesné funkce při změnách prostředí,
- výraznější konkurenceschopnost oproti menším formám (Begon et al., 1986).

Existují i určitá rizika:

- vyšší absolutní požadavky na získanou energii,
- riziko predace během juvenilního vývoje u druhů s dlouhým vývojem nebo rychlým růstem
- snížení reprodukčního úspěchu v důsledku pozdní reprodukce (Blanckenhorn, 2000).

V některých případech může být problém, že větší organismus je více nápadný a tím více náchylnější k napadnutí nebo i k zasažení přírodním vlivy. Např. Vyšší strom zasáhne blesk nebo vyvrátí vichřice s větší pravděpodobností než strom menší. Někteří predátoři dávají přednost větší kořisti (Begon et al., 1986). U bezobratlých např. zákeřnice *Zelus longipes* (čeleď: Reduviidae), která tráví svou

potravu mimotělně, loví různě velkou kořist se stejnou pravděpodobností. Větší kořist je snadnější nalézt, ale náročnější usmrtit. Úspěšnost útoků se sice snižuje se zvýšením velikosti těla oběti, ale pravděpodobnost napadení různých velikostí kořisti je stejná (Cogni et al., 2002).

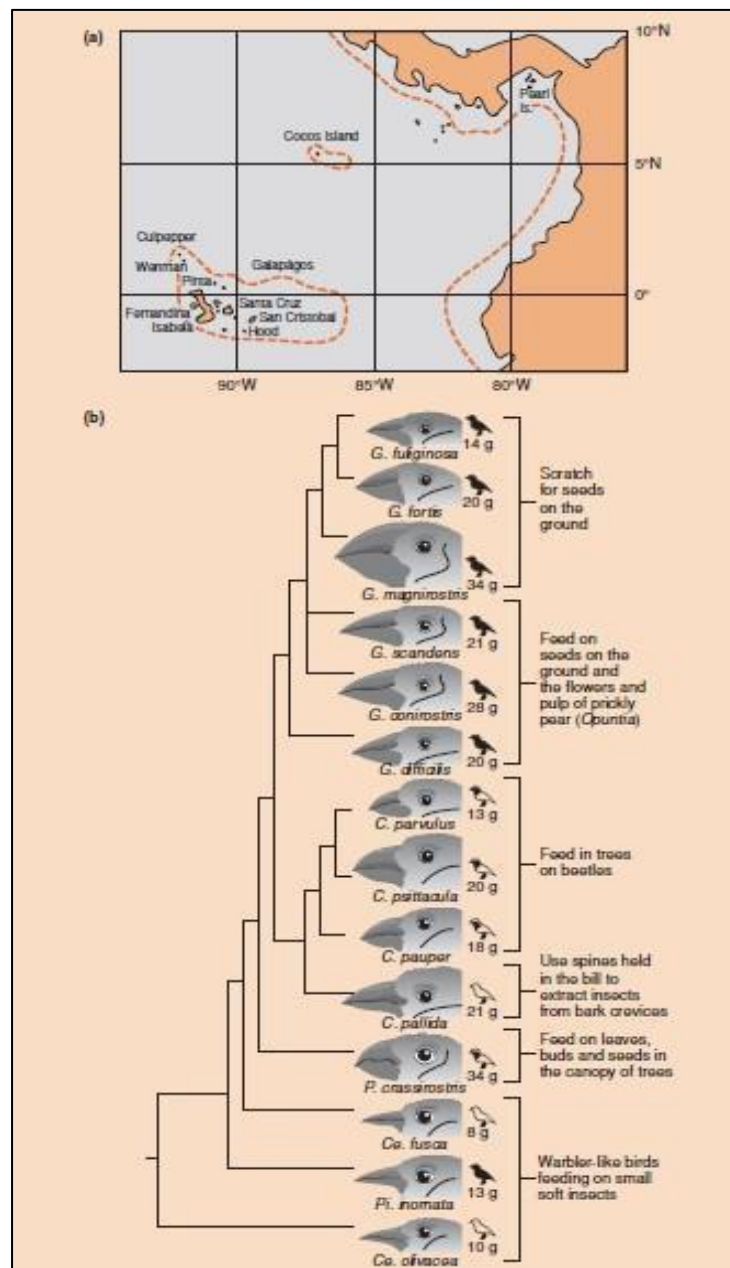
Schopnost přežití u největších jedinců také není jistá. Podrobné studie vykazují, že optimální velikost je spíše ta střední, nikoli ta maximální (Begon et al., 1986). Pro různé druhy jsou výhodné odlišné morfologické i fyziologické adaptace, proto se často provádí experimentální srovnávací studie pro více taxonomických skupin současně. Studie řeší výhody velkých tělesných velikostí vzhledem ke zdatnosti (fitness) na ekologické, fyziologické a genetické úrovni (Blanckenhorn, 2000).

Proměnlivost tělesné velikosti na mezidruhové i vnitrodruhové úrovni zajímá biology více než 150 let a stále ji nelze jednoznačně vysvětlit. U některých druhů se setkáváme se zvýšením tělesné velikosti se zvyšující se nadmořskou výškou (např. medvědi, tygři) a u jiných druhů je naopak pozorovatelné snížení tělesné velikosti se zvyšující se nadmořskou výškou (např. tažní ptáci, hlodavci – rejsci). Lidé tyto jevy už od historie pozorovali a snahou zařadit jednotlivé druhy do větších skupin, začínali tvořit i jednoduchá biogeografická pravidla (Stillwell, 2010).

1.1.1 Darwinova teorie

Charles Robert Darwin (1809 – 1882) je jedním z nejvýznamnějších vědců posledních 500 let a stal se otcem oboru evoluční biologie, kterou založil na teorii přírodního a pohlavního výběru. Evolucí života na zemi se zabývalo více učenců, ale Ch. R. Darwin přišel s konkrétním důkazem, že jsou tyto teorie pravdivé. Napsal několik děl, z nichž nejdůležitější jsou – O vzniku druhů přirozeným výběrem, aneb zachování zvýhodněných ras v boji o přežití (zde tvrdí, že organismy se přizpůsobují změněným podmínkám a přežijí jen ti, kteří se dokáží nejlépe adaptovat, uzpůsobují se jedinci, populace, generace po generaci až může vzniknout nový druh), Původ člověka a pohlavní výběr (v tomto díle připustil vznik člověka a opic ze společného předka), Vyjadřování emocí u člověka a u zvířat (druhovú příbuznost lidí a zvířat). Klíčový mezník v jeho poznávání byla plavba na lodi Beagle, v letech 1831 – 1836,

kdy ho při pobytu na souostroví Galapágy zaujalo několik ptáků z čeledi pěnkavovitých. Jedinci si byli hodně podobní, ale výrazně se lišili tvarem a velikostí zobáku. Darwin a po něm i další vědci usoudili, že tito ptáci se vyvinuli ze společného předka. Velikost, tvar zobáku byl projev adaptace na získávání potravy z různých zdrojů (viz obr. 1). S podobnými závěry přišel i Alfred Russel Wallace, který je v literatuře považován za spoluautora evoluční teorie (Keith, 2007).



Obr. 1: Adaptace zobáků u ptáků z čeledi pěnkavovití na způsob získávání potravy na souostroví Galapágy
Zdroj: Begon et al., 1986

Darwinova (1859) teorie evoluce je zjednodušeně chápána jako souhrn tvrzení:

- jedinci v populaci nejsou shodní,
- existuje dědičnost znaků mezi generacemi,
- druhy mají schopnost osidlování volných nik,
- různí jedinci zanechávají různé množství potomstva,
- počet potomků závisí na interakci mezi vlastnostmi jedinců a okolím.

Z „Darwinovského“ úhlu pohledu můžeme i vnitrodruhovou proměnlivost tělesných velikostí chápat jako projev lokální adaptace. Lokální adaptace je geneticky podmíněná vlastnost určitého organismu. Podle Wiliamse (1966) se síly selekce v prostoru různí, to má za následek odlišné interakce genotypů a prostředí. Tyto selekční tlaky mohou způsobit vývoj znaků vedoucích ke zvýhodnění určité populace v daných podmínkách (zvýšení zdatnosti jedinců) i za cenu nižší schopnosti přežití a rozmnožení se v jiných podmínkách. Např. – rostlina (pupečník) *Hydrocotyle bonariensis* (čeleď: Araliaceae) je delší a má větší listy ve vyšších nadmořských výškách než v nižších nadmořských výškách (Knight & Miller, 2004). Toto může být geneticky založená lokální adaptace, vedoucí k větší pravděpodobnosti přežití jedinců v konkrétních podmínkách. Morfologické i fyziologické projevy organismů na jedné určité lokalitě se mohou měnit při přemístění na jinou odlišnou lokalitu. Změna prostředí působí na jedince a může měnit jeho vzhled, funkci, chování – jedná se o míru fenotypové plasticity, jakou jedinec vykazuje. Fenotypová plasticita je geneticky podmíněná vlastnost každého organismu pozměnit růst a vývoj v nových přírodních podmínkách (Alpert & Simms, 2002). Např. – u bezobratlých kněžice *Piezodorus guildinii* (čeleď: Pentatomidae) vykazuje větší tělesné velikosti ve vyšších teplotách a delší fotoperiodě (Zerbino et al., 2014).

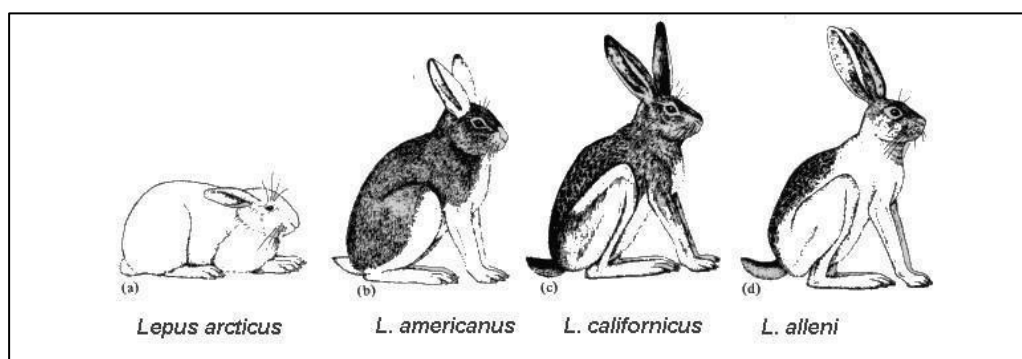
V některých prostředích (většinou původních) jedinci přežívají lépe, produkují více mláďat. S introdukcí do jiných lokalit může být dominance potlačena a následné přežívání organismů bývá výsledkem přizpůsobení se novému prostředí.

V jiných případech se mohou invazní organismy okamžitě prosadit mezi druhy původní a navíc ovlivnit strukturu celé lokality (Begon et al., 1986).

1.1.2 Pravidla uplatňovaná v ekologii živočichů

V minulosti si lidé začínali všimnout různých morfologických projevů a měli tendenci z nich vytvářet pravidla, uplatňující se na všechny rostlinné i živočišné druhy. S postupem času začaly být prováděny detailnější analýzy na jednotlivých taxonomických úrovních, ale výsledky studií vždy nepotvrzovaly očekávané předpoklady. Potvrzuje se, že příroda je ve své složitosti velmi různorodá, takže ji nelze ve všech případech přesně zařadit do obecnějších pravidel, mezi něž patří např.:

Allenovo pravidlo: bylo zavedeno Joelem Asaphem Allenem v roce 1877 a vysvětluje tvary těl u endotermních živočichů ve vztahu k prostředí. V chladném podnebí se vyskytují kulatější a kompaktní tvary těl, protože mají menší povrchovou plochu, tedy výhodnější poměr plochy těla vůči objemu. Končetiny, náchylné k tepelným ztrátám, jsou zpravidla zmenšené prostřednictvím přirozeného výběru v průběhu času. Oproti tomu živočichové v teplejších podmínkách jsou lineárního tvaru, bez velkého množství potřebných tukových zásob (Laden, 2012). Příkladem jsou jednotlivé druhy zajíců, u kterých se mění stavba těla (kompaktnost těla, délka uší, délka nohou) s prostředím, kde se vyskytují – viz obr. 2.



Obr. 2: Allenovo pravidlo znázorněné ve stavbách těl zajíců z různých prostředí: a – *L. arcticus* - severním pól, b – *L. americanus*, c – *L. californicus*, d – *L. alleni* – pouště
Zdroj: Laden, 2012

Bergmannovo pravidlo: popsal Carl Bergmann roku 1847 (i když nebyl první biolog, který si této zákonitosti všimnul) a popisuje vztah mezi přírodním prostředím, kde se organismus vyskytuje a velikostí těla jedince. Zpozoroval, že

endotermní organismy mají tendenci být větší v chladnějším prostředí. Poměr mezi objemem a povrchem těla jednotlivých taxonů je zřejmým důvodem rozdílu ve velikosti u teplotokrevných živočichů. To znamená, že větší živočichové mají menší poměr povrchu těla vůči objemu a tím menší tepelné ztráty na jednotku hmotnosti (Atkinson, 1994).

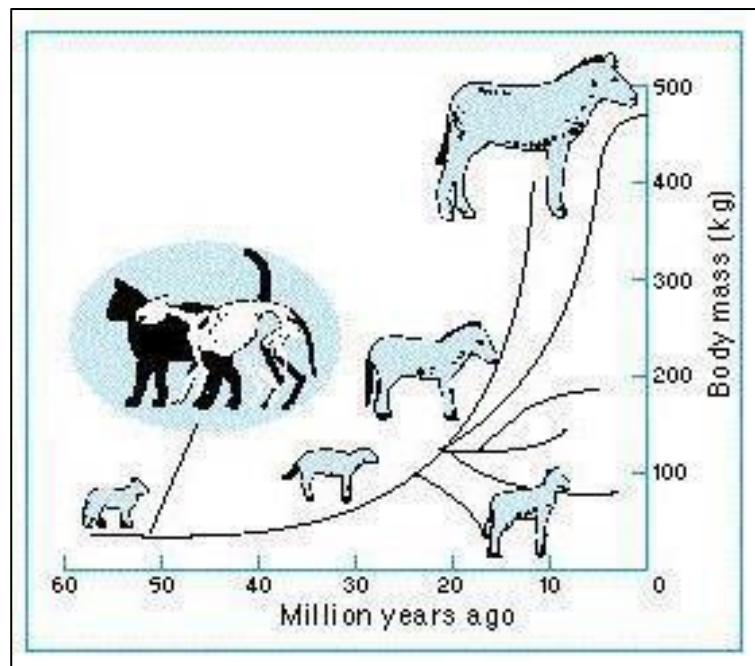
Bergmannovo pravidlo bylo potvrzeno u savců (Ashton et al., 2000), a podobné vztahy teploty prostředí s velikostí těla byly stanoveny u ptáků a některých ektotermních organismů (přezkoumáno Ashton, 2001; také Ashton, 2002a, 2002b; Ashton & Feldman, 2003). Obecně platí, že dospělá zvířata v chladnějším podmínkách bývají větší ve srovnání se stejným druhem žijícím v teplejších klimatických podmínkách (Angilleta & Dunham, 2003; Stillwell, 2010). Toto pravidlo můžeme chápat jako projev lokální adaptace organismů na podmínky prostředí.

TSR: „temperature size rule“ je pravidlo, ve kterém se uplatňuje fyziologická nutnost organismů být větší v chladnějším podmínkách. Účinnost růstu klesá s rostoucí teplotou prostředí (extrémně vysoké nebo naopak nízké teploty mohou úplně omezit růst jedince – každý jedinec má své teplotní optimum, ve kterém roste nejrychleji) (Angilleta & Dunham, 2003). Jedná se o fenotypovou plasticitu jedinců, která je nevyhnutelná. Mechanismy probíhající uvnitř organismů jsou ovlivněné okolní teplotou (jinak se chová organismus v nízkých teplotách a má i jiné fyziologické pochody než ve vysokých teplotách) (Kingsolver et al., 2007). Odhaduje se, že více jak 80 % druhů ektotermních živočichů vykazuje během vývoje při vyšších teplotách rychlejší růst, ale zároveň menší finální velikost dospělců (Atkinson & Sibly, 1997). Atkinson (1995) svými studiemi u různých ektotermálních organismů zjistil, že se zvyšující se teplotou se jejich tělesná velikost zmenšuje. Potvrzení TSR způsobilo oživení snahy pochopit, jak teplota ovlivňuje růst a tělesnou velikost organismů (Atkinson & Sibly, 1997).

Copeovo pravidlo: zavedl Edward Drinker Cope (1840 – 1897) a vypovídá o tendenci organismů zvětšovat svojí strukturní velikost v průběhu evolučního času. Z dosud provedených studií bylo zjištěno, že velké tělo má dle Copea mnoho výhod

- zvýšená výhoda proti predaci, zvýšení úspěchů predace, větší rozsah přijatelných potravních zdrojů, zvýšený úspěch v páření a mezidruhové konkurenci,

prodloužená životnost, zvýšená inteligence (větší velikost mozku), velký potenciál pro tepelnou setrvačnost, přežití extrémních podmínek. Nevýhody velké velikosti těla jsou – delší vývojový čas, zvýšené požadavky na vodu a jídlo, náchylnost k zániku v důsledku delší generační doby a delšího vývojového času – snížená schopnost přizpůsobit se náhlé změně, nižší plodnost. Organismy se v průběhu evoluce zvětšují jen tehdy, když to má příznivý vliv na jejich fitness (zdatnost). Toto pravidlo bylo zřídka prokázáno a je složité ho zkoumat společně pro různé druhy organismů (Benton & Hone, 2005). Příklad – za posledních 60 miliónů let se zvětšilo tělo koní, z původní velikosti dnešního psa, na nynější mohutnější postavu (průměrná hmotnost koní se desetkrát zvýšila) – viz obr. 3.



Obr. 3: Copeovo pravidlo průběhu zmohtňování těl koní z minulosti až do dnešní doby
Zdroj: Evolution – Cope's rule, 2015

Renschovo pravidlo: uvedl Bernhard Rensch v roce 1950 a týká se pohlavního dimorfismu zvětšujícího se s velikostí, když samci jsou větší, ale snižujícího se s velikostí, když samice jsou větší (Rensch's rule: Rensch, 1959; Fairbairn, 1997). Jev popisuje, že se zvětšující se velikostí druhů se zvětšuje velikost samců více než velikost samic. Samci u větších druhů bývají větší vzhledem k velikosti samic než u menších druhů (Blanckenhorn et al., 2007). Teorie se potvrdila pro většinu taxonů, nicméně u členovců, zejména u hmyzu toto pravidlo neplatí. Podle Blanckenhorn et al. (2000) bylo zjištěno, že Renschovo pravidlo platí

pouze u několika zástupců řádu Diptera (dvoukřídli), podřádu Heteroptera (ploštice), v čeledi Gerridae (bruslařkovití) a u několika druhů motýlů. Zvláštností je, že mezi těmito taxony nejsou žádné příbuzenské vztahy. Dále bylo u hmyzu prokázáno, že rychlost růstu a doba vývoje mezi samečkami a samičkami se u mnoha druhů liší - tento rozdíl je spojen s pohlavním dimorfismem ve velikosti dospělců (Wiklund & Forsberg, 1991). Obecně u většiny ektotermních živočichů platí, že samice jsou větší než samci (Arak, 1988; Shine, 1988, 1989, 1997) a u ptáků, savců jsou naopak větší samci než samice (Ralls, 1977; Cabana et al., 1982; Abouheif & Fairbairn, 1997; Székely et al., 2004).

Žádné ekologické pravidlo nelze uplatnit napříč všemi taxonomickými skupinami. V dnešní době víme, že tyto pravidla jsou historická a spíše orientační. Nemůžeme jim připisovat větší význam. V některých případech může platit jedno pravidlo a zase další může být vyvráceno – např. studie provedená na roztočích *Abacarus panticis* Keifer (čeleď: Eriophyidae) potvrzuje Bergmannovo pravidlo, že v chladnějších podmínkách (vyšších nadmořských výškách) se vyskytují větší tělesné velikosti (může se jednat o lokální adaptaci spojenou s projevem určité míry fenotypové plasticity), ale vyvrací Renschovo pravidlo – velikost samečků podél výškových gradientů je téměř stejná a velikost samiček roste se zvyšující se nadmořskou výškou (Kuo et al., 2013). U bezobratlých byla potvrzena teorie, že zvýšení tělesné hmotnosti u samic pozitivně koreluje s jejich plodností (Honěk, 1993). Proto se může u příkladu s roztoči *Abacarus panticis* Keifer (čeleď: Eriophyidae) zvětšovat tělesná velikost samic s vyšší nadmořskou výškou, aby tento druh v ne tolik příznivých podmínkách vyprodukoval více potomstva a lépe přežil. Jednoznačné rozřazení všech živých organismů do zavedených pravidel zkrátka není možné. Každé pravidlo má tolik výjimek, že obecné aplikace nejsou možné.

1.2 Morfologická proměnlivost organismů

Biologové jsou fascinováni proměnlivostí ve velikosti těl organismů. Rozdíl mezi hmotnostmi nejmenších mikroorganismů a největších organismů (např. velryb, obřích sekvojí) je až 21 řádů (Woodward et al., 2005).

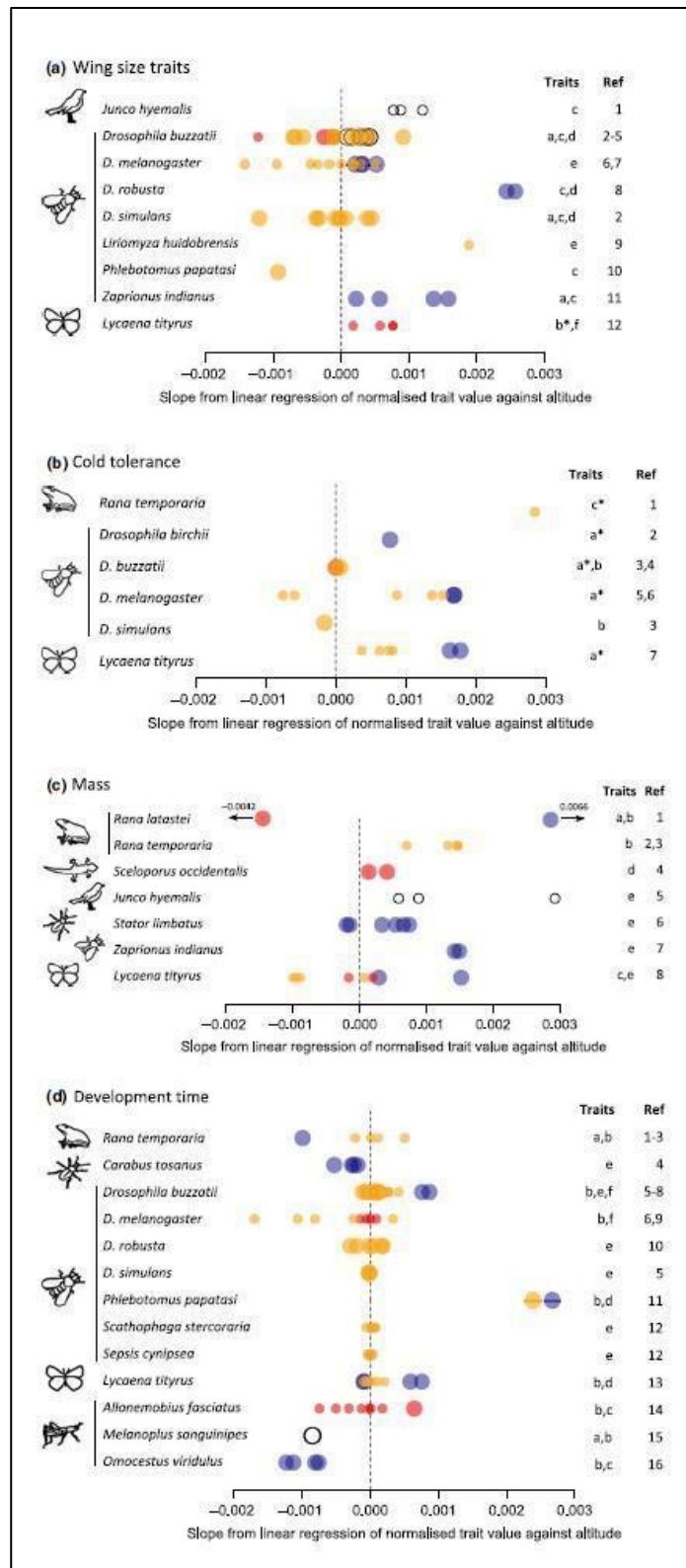
Velikost jedinců různých druhů se neustále mění vlivem evoluce a přirozeného výběru. U každého taxonu se setkáváme se specifickou životní historií, která udává celoživotní ráz růstu (Begon et al., 1986). Tento jev není neměnný, má meze dané genetickou informací spojenou s prostředím, kde se organismus vyskytuje (lokální adaptace) a schopností přizpůsobit se změněnému prostředí, na základě zkušeností a životních prožitků (fenotypová plasticita). Přizpůsobivost závisí na interakci genotypu organismu s jeho prostředím. Odlišná prostředí mohou vyvolat změny v morfologii, fyziologii i v chování jedince (Price et al., 2003). Určitá míra lokální adaptace se může projevit i ve fenotypové plasticitě. Všechny tyto vlastnosti jsou geneticky založené a rozšířené u většiny taxonů (Keller et al., 2013).

Výskyt organismů v různých nadmořských výškách nabízí možnost studia propojení lokální adaptace s fenotypovou plasticitou v rámci a mezi populacemi. Studují se různé faktory, které by mohly podporovat nebo naopak zabraňovat adaptaci organismu na prostředí. Fenotypová plasticita vykazuje časté rozdíly v rámci jednoho druhu i mezidruhově (Keller et al., 2013). Např. teplota je jedna z proměnných, u které dokážeme předpovídat s velkou pravděpodobností vliv na celkovou velikost jedince. Projevy přizpůsobivosti se odlišnému prostředí mohou být např. změna velikosti organismů, změna zbarvení organismů, odlišné načasování reprodukce, atd. a mohou se měnit s výškovým gradientem. Konkrétní příklad je znázorněn na obr. 2.

Proměnlivost tělesné velikosti organismů je způsobena více faktory - genetickým základem, lokální adaptací a fenotypovou plasticitou (Stillwell, 2010). A může být ještě navýšena vlivem genetického driftu, mutacemi, imigrací jedinců z jiných prostředí (Lenormand, 2002; Hoffmann & Willi, 2008). Všechny projevy přizpůsobení se okolním faktorům (adaptace) jsou považovány za úsilí organismů k zachování druhu. Vlivem selekčních tlaků reagují různé druhy na různé typy prostředí odlišně (Keller et al., 2013). Rostliny často vykazují nápadné vnitrodruhové rozdíly v růstové formě, morfologii listů mezi vysokými a nízkými nadmořskými výškami (Körner, 2003), zatímco u zvířat je nejvíce pozorovatelná změna ve velikosti těla (Chown a Klok, 2003).

Pro upřesnění je třeba zdůraznit, že vývoj a růst nejsou stejné veličiny. Vývoj se odlišuje v tom smyslu, že danému vývojovému stádiu mohou odpovídat různé

velikosti a daných velikostí mohou jedinci dosahovat v různých stádiích vývoje (Begon et al., 1986).



Obr. 4: Pozorované změny fenotypových znaků jednotlivých druhů živočichů v různých nadmořských výškách

Zdroj: Keller et al., 2013

1.2.1 Proměnlivost bezobratlých v důsledku různé teploty prostředí

Bezobratlí patří mezi ektotermní živočichy, kteří jsou závislí na zdroji tepla z vnějšího prostředí. Další ektotermní organismy jsou rostliny, houby, protista a všechna zvířata kromě ptáků a savců (tvoří přibližně 98% druhů žijících na Zemi). Okolní teplota určuje rychlost růstu a délku vývoje jedince. Vývoj je pomalejší při nízkých teplotách než při vysokých teplotách (Jarošík et al., 2004).

Adaptivní projevy se mohou lišit mezidruhově i vnitrodruhově. Např. Sarup et al. (2009) zjistili významné odlišnosti ve fenotypích mezi populacemi octomilek *Drosophilla buzzatii* a *D. simulans* (čeleď: Drosophilidae). Dalším příkladem je studie fenotypové plasticity, reakce na teplotu, prováděná v rámci jednoho druhu – u dvou populací mandelínek *Stator limbatus* (čeleď: Chrysomelidae) (Stillwell & Fox, 2005). Experiment přinesl výsledky, že každá populace je přizpůsobená různé teplotě. Populace z nižší nadmořské výšky rostla a vyvíjela se lépe při vyšší teplotě než populace z vyšší nadmořské výšky. Naopak při nízké teplotě se lépe vyvíjela a rostla populace z vyšší nadmořské výšky. V tomto případě tak byly prokázány mezipopulační rozdíly v teplotních reakčních normách. Tyto vnitrodruhové rozdíly u bezobratlých jsou obzvláště zajímavé, protože naznačují silné vztahy mezi velikostí organismu a jeho okolím (Angilletta & Dunham, 2003).

Variabilita na vnitrodruhové úrovni se navyšuje pohlavním dimorfismem. Dříve se předpokládalo, že pohlavní dimorfismus je neměnný v rámci druhu, ale na základě recentních studií byla odhalena mezipopulační variabilita na vnitrodruhové úrovni (např. Teder & Tammaru, 2005). Dimorfismus mezi samcem a samicí je velmi důležitý znak, stejně tak i výběr partnera k páření. Velikost jedince může ovlivnit úspěch v páření, plodnost, životaschopnost a růst potomstva, úspěch ve shánění potravy (Blanckenhorn, 2005).

Na základě srovnávacích studií bylo zjištěno, že plodnost samic u hmyzu je pozitivně korelovaná s velikostí (Gilbert, 1984; Honěk, 1993). Velikost a plodnost samic jsou veličiny ovlivněné genetickou informací a vývojovými podmínkami. Plodnost je také závislá na okolních podmínkách, převládajících během kladení vajíček. Obecně u hmyzu platí, že větší samičky vyprodukují větší počet potomků – tento jev je těsněji korelovaný než reprodukční úspěšnost samečků, myšleno v jejich

schopnosti pářit se a plodit větší množství potomstva (Charnov et al., 1981). V poslední době byly zdokumentovány i určité výjimky. U motýlic druhu *Ischnura verticalis* (čeleď: Coenagrionidae) se zjistilo, že v prostředích s nedostatkem potravy neměly větší samičky vyšší plodnost (Richardson & Baker, 1997).

Vztah mezi vnitrodruhovou proměnlivostí samičí velikosti těla a potencionální plodností byl zkoumán dle publikované literatury, která zahrnovala 57 vejcorodých druhů hmyzu (z řádů Diptera, Ephemeroptera, Hemiptera, Homoptera, Lepidoptera, Trichoptera, atd.) a 11 druhů živorodých druhů hmyzu (z řádů Diptera, Sternorhyncha, atd.). Samičí velikosti těl byly převedeny na suché tělesné hmotnosti. Změna v tělesné velikosti a plodnosti byla vyjádřena jako procentuální odchylka od střední hodnoty. Zvýšení plodnosti s tělesnou hmotností v rámci druhu byla potvrzena ve většině případů, existovalo pouze několik málo výjimek (Honěk, 1993).

1.2.2 Hypotézy změny tělesné velikosti s nadmořskou výškou

Změna ve velikosti těla u bezobratlých podél výškových gradientů je prezentována jako přizpůsobení se místním podmínkám prostředí, zejména adaptací na teplotu (Fox & Stillwell, 2009). Z dříve uvedených studií se podle Bergmana vyskytují větší živočišné formy v chladnějších podmínkách. Angilleta & Dunham (2003) srovnávali výsledky z 97 laboratorních experimentů pro různé druhy živočichů, včetně 58 druhů ektotermních živočichů a u většiny případů živočichové dorostli větších rozměrů ve vyšší teplotě. Vyšší teplota v nejvíce případech pozitivně ovlivnila přírůst biomasy, v několika případech neměla vliv a v málo případech zapříčinila vznik menších tělesných velikostí. Výsledky experimentu přinesly nové poznatky a částečně vyvrátil Bergmannovo pravidlo. Z další studie provedené Chownem a Gastonem (2010), kteří přezkoumali 74 druhů hmyzu, bylo zjištěno, že 30 druhů vykazovalo zvýšení v tělesné velikosti se zvyšující se nadmořskou výškou a 32 druhů se s rostoucí nadmořskou výškou zmenšovalo. Navíc u 10 druhů nebyla prokázána závislost tohoto typu a u 2 druhů byl graficky zjištěn vztah k podmínkám, který vybočuje z předchozích tří kategorií (vztah tělesné velikosti k nadmořské výšce nesleduje žádný trend). Z uvedených závěrů vyplývá, že Bergmannovo pravidlo lze považovat za téměř přežitě.

Obecně u bezobratlých rozlišujeme 3 základní modely v souvislosti s tělesnou velikostí ve vztahu k nadmořské výšce. U prvního modelu se tělesná velikost živočichů zvětšuje s vyšší nadmořskou výškou (Krasnov et al., 1996), u druhého modelu se snižuje s vyšší nadmořskou výškou (Krasnov et al., 1996; Blanckenhorn, 1997) a některých druhů se tělesná velikost s nadmořskou výškou nemění (Krasnov et al., 1996). Tyto změny jsou ovlivněny lokální adaptací a fenotypovou plasticitou na podmínky prostředí (teplota, vlhkost, dostupnost a kvalita stravy, atd.) (Keller et al., 2013).

Roff (1980) přišel s tvrzením, že konečná velikost hmyzu je úměrná délce vývoje. To znamená, že jedinec může dobu vývoje zkrátit za cenu toho, že doroste menších tělesných velikostí. Nebo naopak bude vývoj jedince trvat delší dobu a to zapříčiní větší tělesnou velikost. Záleží, co je pro konkrétní organismus výhodnější a úzce to souvisí s prostředím výskytu. Některé hypotézy tvrdí, že biotopy vyšších nadmořských výšek představují prostředí s menší mírou predančního tlaku, a tudíž organismy mohou dorůst větších tělesných velikostí (vsadí na delší dobu vývoje). I konkurenční boj o potravu v těchto prostředích není tak silný, v důsledku nižšího počtu jedinců v populacích. Navíc větší organismus lépe odolává extrémům, např. lépe odolá vyhladovění, když není dostatek potravních zdrojů (Pincheira-Donoso et al., 2008). V nižších nadmořských výškách by se podle této hypotézy měli naopak vyskytovat menší jedinci, kteří jsou vystaveni většímu predančnímu tlaku, vlivem velké diverzity těchto příhodných biotopů. Živočichové zde vsadili na rychlý růst a kratší dobu vývoje, ve které predátoři nemají tak velkou šanci v lovu uspět. Potravních zdrojů je zde velké množství, ale vlivem hojného zastoupení jednotlivých druhů existuje silná konkurence v boji o potravu.

Další hypotézy oponují s tvrzením, že množstvím potravy spotřebované jednotlivci v průběhu ontogeneze přímo souvisí s jejich konečnou tělesnou velikostí (Kant et al., 2012). V důsledku tohoto tvrzení by se měli větší tělesné velikosti vyskytovat v nižších nadmořských výškách, kde je vyšší potravní nabídka. Podle jiné hypotézy by se tělesná velikost měla zvyšovat se snižujícími se srážkami, protože větší organismus je více odolný proti vysoušení (Remmert, 1981). Důležité jsou i vztahy mezi jednotlivými faktory (množství srážek, průměrná teplota, množství a dostupnost zdrojů na jedné konkrétní lokalitě) a které z těchto faktorů ovlivňují

konkrétní druh nejvíce. Každá populace na určité lokalitě volí svojí životní strategii, aby byla co nejvýhodnější pro její přežití. A tato strategie se může měnit se změnou působících faktorů i se změnou okolního prostředí (Chown & Gaston, 1999). Protože je optimalizace tělesné velikosti konkrétního druhu závislá na biotických interakcích s ostatními druhy a každý druh je jinak omezován abiotickými podmínkami prostředí, není se co divit, že v přírodě pozorujeme pro jednotlivé druhy velmi různorodé vztahy mezi nadmořskou výškou a tělesnou velikostí jedinců.

Řada výzkumných experimentů zabývajících se vlivem zeměpisné šířky nebo nadmořské výšky na tělesnou velikost hmyzu zjistila, že ve většině taxonů je u samců tělesná velikost více geograficky proměnlivá než u samic (Blanckenhorn et al., 2006; Stillwell et al., 2007).

1.2.2.1 Konkrétní příklady proměnlivosti tělesné velikosti s nadmořskou výškou u bezobratlých

Jedna studie byla provedena na základě srovnání celkových tělesných velikostí světlých a tmavých samečků cvrčků *Isophya rizeensis* (čeled': Tettigoniidae), posbíraných z 15 odlišných míst z rozdílných nadmořských výšek v rozsahu 350 – 2000 m n. m. Byly zkoumány 4 hypotézy. První hypotéza předpokládala, že velikost může být ovlivněna teplotou, druhá hypotéza vlhkostí, třetí hypotéza sezónním omezením teploty a čtvrtá hypotéza primární produktivitou. Míra zastoupení těchto všech veličin se liší s nadmořskou výškou. Obecně bylo zjištěno, že světlí samečci (posbíráni ve vyšších nadmořských výškách, chladnějším, sušším a sezónně různorodých podmínkách) byli v průměru větší než tmavší samečci (vyskytující se v nižších nadmořských výškách, teplejších, vlhčích a méně sezónně různorodých teplotních prostředích). Výsledky studie naznačovaly, že světlé formy druhu *Isophya rizeensis* byly více variabilní a velikost těla byla silně korelovaná s nadmořskou výškou - s vyšší nadmořskou výškou se zvyšovala tělesná velikost (až do 1900 m n. m.), s následující vyšší nadmořskou výškou velikost trochu klesala, ale stále byla větší než celkové rozpětí velikostí u tmavých samečků. Nejvýznamnější faktory, které ovlivňovaly velikost těla, byly vlhkost prostředí a sezónní omezení teplot (souvisí to s výslednou teplotou, ale nejedná se pouze o proměnnou teplotu). Primární produktivita se neukázala statisticky významná, proto dostupnost a kvalita

potravy se nezdá být limitujícím faktorem. Tmavé zbarvení jedinců neprokázalo podstatnou variabilitu velikosti těl s nadmořskou výškou (Çaglar et al., 2013). Vysvětlení můžeme uvést na základě hypotézy, že úroveň melanizace vysoce koreluje s odolností vůči vysušení (Parkash et al., 2008, 2009). Ve vyšších nadmořských výškách, kde je chladnější podnebí, se vyskytují světlí jedinci, různých velikostí podle okolních faktorů, kteří vlivem světlé barvy se nezahřívají tak rychle, ale získané teplo jsou schopni udržet déle než tmavší formy (mají nižší ztráty vyzařováním) a mají vyšší toleranci k dehydrataci. Oproti tomu v nižších nadmořských výškách se vyskytují tmavší jedinci, menší velikosti, kteří se zahřívají rychleji, ale získané teplo i rychle ztrácí (mají vyšší ztráty vyzařováním), ale vlivem sezónně více stálých teplot je tento projev nijak neohrožuje. V tomto příkladu je nejdůležitější zbarvení jedince, což může být projev fenotypové plasticity a od toho se odvíjejí další důležité životní projevy. Setkáváme se zde i s potvrzením hypotézy, že s vyšší nadmořskou výškou se vyskytují větší jedinci (Bergmannovo pravidlo), tento jev však může být, v tomto případě, ovlivněn jejich zbarvením.

Jiná studie zkoumala vnitrodruhové i mezidruhové změny tělesných velikostí u nosatců (čeleď: Curculionidae) z 2 regionů, kde jsou rozdílné přírodní podmínky i sezónní výkyvy teplot. První lokalita – Marion Island je ostrov, nacházející se v Indickém oceánu, ležící severně od antarktické polární fronty. Podnebí je stabilní s minimálními sezónními výkyvy teplot (průměrná roční teplota se pohybuje v rozmezí 2 – 7°C), častým deštěm a občasným sněhovým pokryvem. Druhá lokalita

– Heard Island je také ostrov v Indickém oceánu, který leží jižně od antarktické polární fronty. V důsledku toho má chladnější podnebí s většími sezónními výkyvy teplot než Marion Island (průměrná roční teplota je -2 – 2°C a více než 50% území je pokryto ledovci). Na Marion Islandu bylo posbíráno 6 druhů a na Heard Islandu 5 druhů nosatců, přičemž 1 druh *Palirhoeus eatoni* se našel na obou ostrovech. Výsledky byly takové, že na Marion Islandu se tělesná velikost brouků zvyšovala s rostoucí nadmořskou výškou a na Heard Islandu jsme se setkali s opačným jevem, kdy se tělesná velikost brouků snižovala s rostoucí nadmořskou výškou (Bergmannovo pravidlo, ale i opak – záleží na okolním prostředí). Dva druhy brouků ze studovaných ostrovů byly vyřazeny, neboť se vyskytovaly pouze na pobřeží. Marion Island nabízel lepší přírodní podmínky, celoroční zdroj obživy a jednotlivé populace se navzájem překrývaly. Na Heard Islandu se populace brouků

vyskytovaly odděleně a vlivem sezónních teplotních cyklů docházelo k zastavení růstu, vývoje jedinců, a tím k zmenšení celkové tělesné velikosti. V tomto případě autoři došli k závěru, že sezónnost a s tím spojené dostupné zdroje potravy mají hlavní vliv na velikost nosatců. Ve vyšších nadmořských výškách je chladnější podnebí a brouci podléhají delšímu růstovému období (vlivem zpomalování růstu při nepříhodných podmínkách a nedostatečné obživě), to má za následek zmenšení tělesné velikosti (Chown & Klok, 2003).

Další experiment byl prováděn u univoltinního druhu brouka *Carabus tosanus*, který se vyskytuje na ostrově Šikoku v Japonsku. V terénu bylo sesbíráno několik poddruhů (z výškového rozmezí 50 – 1900 m n. m.) a zjištěno, že brouci žijící ve vyšších nadmořských výškách jsou menší a světlejší (měděná barva) – to může reprezentovat vznikající speciace (evoluční proces vzniku nových druhů), na rozdíl od brouků žijících v nižších nadmořských výškách, kteří byli větší a tmavší (černá barva). Nové generace brouků druhu *Carabus tosanus* byly chovány v teplotě

15 i 20°C. Výsledky studie byly, že při 20°C jedinci dosáhli větších velikostí, samičky byly větší než samečci a celkově větší tělesnou velikost měli populace posbírané z nižších nadmořských výšek. Vliv genotypu jedinců (= lokální adaptace) byl výraznější než vliv teploty, ve které byli zkoumaní brouci chováni (= fenotypová plasticita) – to naznačuje podstatné genetické rozdíly mezi populacemi v různých nadmořských výškách. Vyšší nadmořské výšky a tím chladnější podnebí zřejmě nenabízí dostatečné zdroje potravy, příhodně dlouhý čas na vývoj, a tím se zde setkáváme s menšími tělesnými velikostmi. Nižší nadmořské výšky nabízejí teplejší podnebí, dostatek potravních zdrojů a více příhodných dnů jdoucích za sebou, proto mají jedinci kratší vývojový čas než jedinci z chladnějších oblastí a dosahují větších rozměrů (Tsuchiya et al., 2012).

Je obtížné zohlednit všechny efekty a rozplést hádanku vnitrodruhové proměnlivosti tělesné velikosti bezobratlých. I úzce spjaté druhy mohou vykazovat určité odlišnosti. Lidé se snaží tyto odlišnosti odhalit, předvídat chování organismu, populace, společenstva, ekosystému, ale nikdy nelze předpovědět všechno. Můžeme poznávat, pozorovat různé pochody, třídit informace, ale chování přírody a projevy všech živých organismů na naší planetě Zemi nemůžeme nikdy rozkódovat úplně (Begon et al., 1986).

1.3 Čeleď *Silphidae* (mrchožroutoví)

1.3.1 Taxonomický systém

Řád: Coleoptera

Nadčeleď: Staphylinoidea

Čeleď: Silphidae (Latreille, 1806)

Podčeleď: Nicrophorinae (Kirby, 1837)

Rod: *Eonecrophorus* (Kurosawa, 1985)

Rod: *Nicrophorus* (Fabricius, 1775)

Rod: *Palaeosilpha* (Flach, 1890)

Rod: *Ptomascopus* (Kraatz, 1877)

Podčeleď: Silphinae (Latreille, 1806)

Rod: *Diamesus* (Hope, 1840)

Rod: *Necrodes* (Leach, 1815)

Rod: *Ablattaria* (Reitter, 1885)

Rod: *Aclypea* (Reitter, 1885)

Rod: *Dendroxena* (Motschulsky, 1858)

Rod: *Heterosilpha* (Portevin, 1926)

Rod: *Heterotemna* (Wollaston, 1864)

Rod: *Necrophila* (Kirby & Spence, 1828)

Rod: *Oiceoptoma* (Leach, 1815)

Rod: *Oxelytrum* (Gistel, 1848)

Rod: *Phosphuga* (Leach, 1817)

Rod: *Ptomaphila* (Kirby & Spence, 1828)

Rod: *Silpha* (Linnaeus, 1758)

Rod: *Thanatophilus* (Leach, 1815)

(BioLib, 2015)

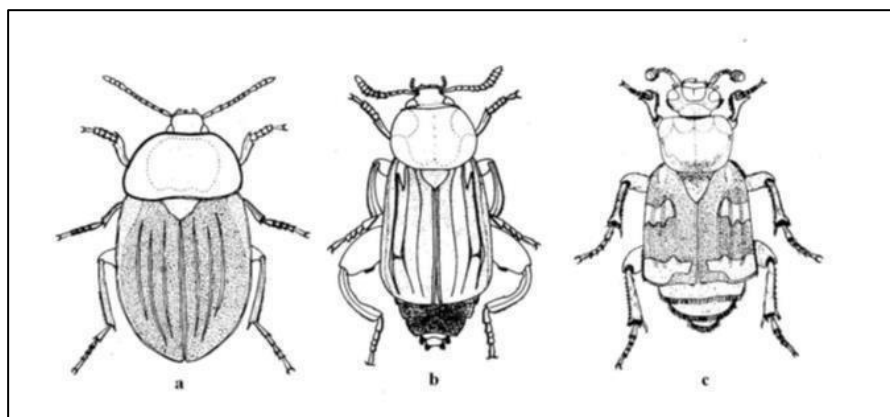
Taxonomický systém se neustále rozšiřuje. Biologové objevují nové druhy brouků nebo stávající druhy, vlivem odlišností, rozřazují do nových taxonů, či naopak po revizích taxonomické jednotky slučují. Jedná se o stále se vyvíjející taxonomickou klasifikaci.

1.3.2 Charakteristika

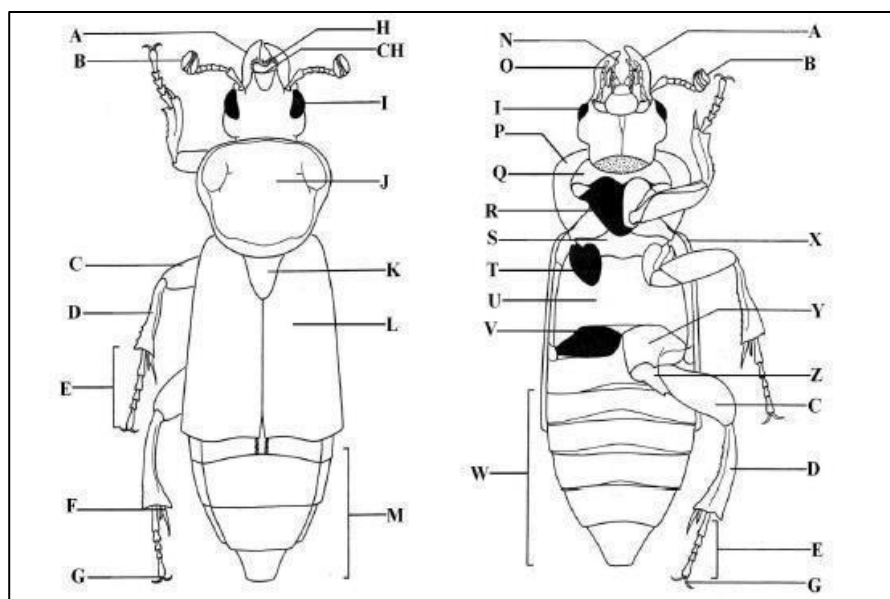
Mrchožroutovití (Coleoptera: Silphidae) tvoří poměrně malou skupinu brouků s dosud popsány 186 druhy, které jsou celosvětově rozšířeny (Sikes, 2008). V Evropě žije 45 druhů (Růžička, 2007), z toho na území České republiky se vyskytuje 23 druhů z této čeledi Silphidae (Růžička, 2005). Tato čeleď se skládá ze dvou podčeledí – Nicrophorinae, Silphinae a je celosvětově rozšířena (Sikes, 2008). Většina mrchožroutů patří mezi nekrofágy a tvoří významnou část hmyzu, která se spolupodílí na rozkladu mrtvé hmoty v ekosystémech (Ratcliffe, 1996; Scott, 1998). Potravní nároky jednotlivých zástupců jsou různorodé – existují čistě karnivorní druhy, saprofágové i fytofágové (Sikes, 2005).

1.3.3 Morfologie

Většina druhů má oválný, plochý nebo mírně klenutý tvar těla. Délka těla se pohybuje v rozmezí od 5 do 40 mm, převážná většina druhu je střední velikosti (10 – 25 mm). Zbarvení jedinců bývá tmavé – černé, hnědé, zřídka i kovové (Šustek, 1981). U některých druhů jsou viditelné červeno-oranžovo-žluté znaky na krovkách (Nicrophorus spp.), které slouží jako varovné a ochranné zbarvení (Ratcliffe, 1996; Šustek, 1981). Horní strana těla je holá, spodní strana těla bývá hustě ochlupená. Obě podčeledi jsou morfologicky odlišné, hlavně ve tvaru těla (obr. 5). Tělní typ brouka z podčeledi Nicrophorinae, z rodu Nicrophorus je znázorněn a popsán na obrázku 6.



Obr. 5: Tělní typy podčeledi Silphinae: a – *Silpha carinata*, b – *Necrodes littoralis* a tělní typ podčeledi Nicrophorinae: c - *Nicrophorus interruptus* Zdroj: Šustek, 1981



Obr. 6: Dorsální a ventrální strana dospělého jedince rodu *Nicrophorus* z podčeledi Nicrophorinae

A – kusadla, B – tykadla, C – stehno, D – holeň, E – chodidlo, F – ostruhy, G – dráčky, H – horní pysk, CH – čelní štítek, I – oko, J – štít, K – štítek, L – krovky, M – články zadečku (tergity), 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 (sternity), X – epipleura krovek, Y – kyčel, Z – příkyčlí

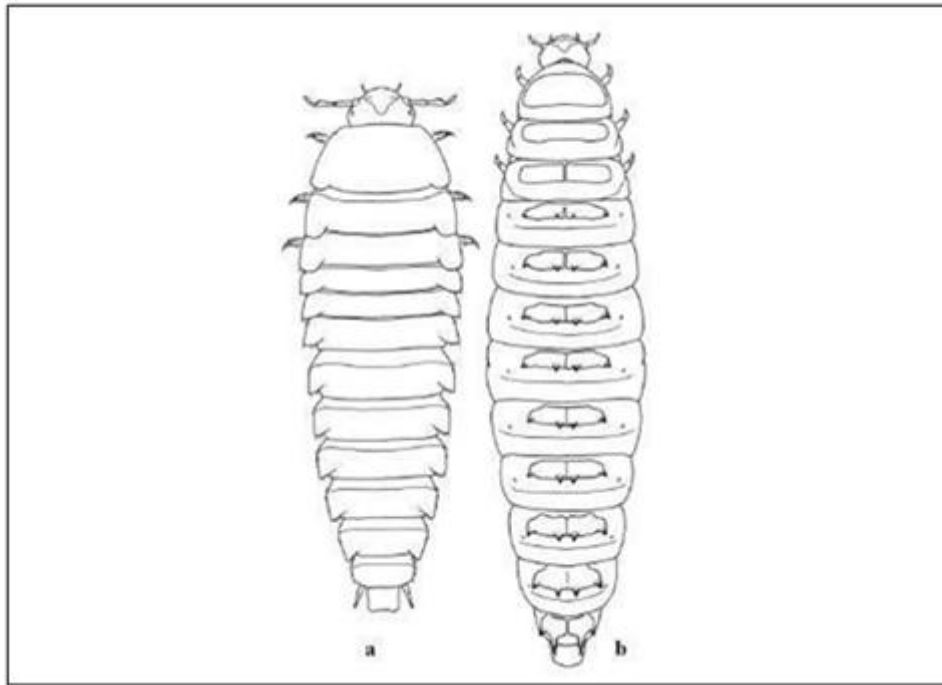
Zdroj: Ratcliffe, 1996

Hlava je mírně protáhlá, kusadla jsou silná, zahnutá, občas zakončená dvěma zuby. Čelistní makadla (palpus maxillaris) jsou složena ze čtyř článků, pysková makadla (palpus labialis) ze tří. Horní pysk (labrum) bývá na předním okraji porostlý dlouhými, tuhými brvami. Složené oči (oculus compositus) jsou velké, silně vystupující do stran. Tykadla (antennae) tvoří jedenáct segmentů a mohou být zakončena kulatou paličkou, složenou ze čtyř apikálních článků, u podčeledi Nicrophorinae nebo se mohou postupně kyjovitě rozšiřovat u podčeledi Silphidae (Dekeirsschieter et al., 2011; Šustek, 1981). Na posledních vrcholových člancích tykadel (segmenty 9 až 11) bývají štětinky s velkým počtem pachových sensil, které slouží k vyhledávání potravy (Dekeirsschieter et al., 2011).

Štít (pronotum) je příčně oválný, polokruhovitý nebo čtvercovitý, občas srdčitý. Povrch štítu bývá holý a neobyčejně různotvarý. Štítek (scutellum) je viditelný, poměrně velký, trojúhelný nebo pětiúhelný, na špici zaoblený. Krovky (elytrae) pokrývají celý zadeček nebo jsou vzadu zkrácené (mohou odkrývat 1 až 5 článků zadečku). Zkrácené krovky se vyskytují u druhů podčeledi Nicrophorinae a u jediného rodu *Necrodes* z podčeledi Silphinae (Sikes, 2005). Předohrud' (nese viditelný štít a první pár nohou) a středohrud' (výskyt páru krovek a druhého páru nohou) jsou o trochu delší než kyčle. Zadohrud' (nese pár blanitých křídel schovaných pod krovkami a třetí pár nohou) je dlouhá. Blanitá křídla jsou vždy vyvinuta a žilnatina křídel je staphylinoidního typu (Šustek, 1981). Kyčle (coxa) jsou velké, většinou kuželovité. Stehna (femur) předních a středních párů nohou jsou normální, zadní stehna bývají u sameček zesílená. Holeně (tibia) jsou u některých druhů přizpůsobeny k hrabání. Chodidla (tarsus) jsou pětičlenná, u sameček je pozorovatelné rozšíření předních a často i středních chodidel. Spodní strana chodidlových článků bývá hustě žlutě ochlupená u podčeledi Nicrophorinae (Šustek, 1981).

Zadeček (abdomen) je složen ze šesti (výjimečně z pěti) pohyblivých článků, jejichž zadní okraje jsou opatřeny krátkými štětinkami. Na pátém tergitu je vyvinutý stridulační orgán.

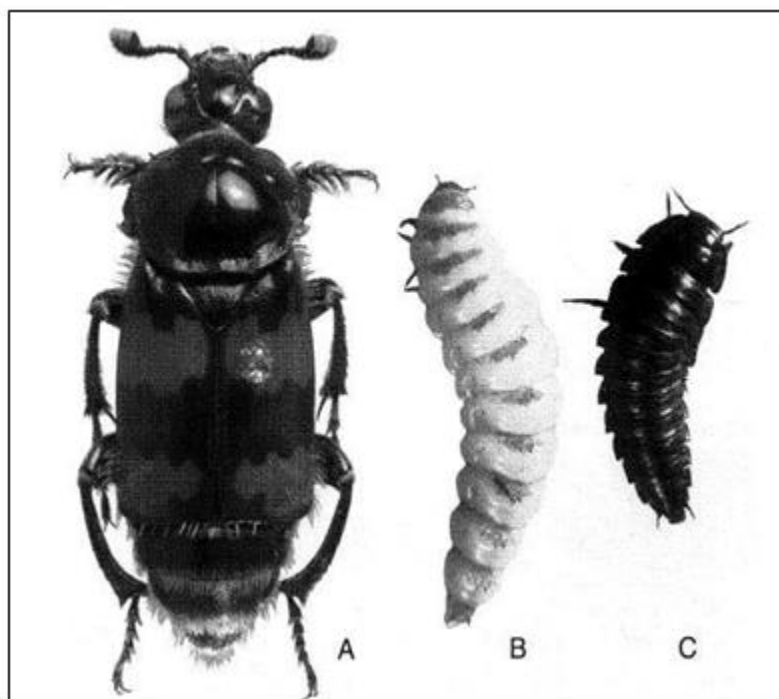
Larvy jsou vzhledově rozlišené na dvě výrazné skupiny, podle vnitřního členění na dvě podčeledi. Odlišná morfologie larev je zobrazena na obr. 7.



Obr. 7: a – typ larvy z podčeledi Silphinae, b – typ larvy z podčeledi Nicrophorinae

Zdroj: Ratcliffe, 1996

U podčeledi Silphinae jsou larvy většinou kampodeiformní (mají dobře vyvinuté nohy, tykadla a zploštělé tělo), zbarvení bývá tmavé (černé nebo nahnědlé), tělo mají silně pigmentované a sklerotizované, na posledním zadečkovém článku jsou vyvinuté dvoučlenné urogomfy (koncové štěty). Podčeleď Nicrophorinae má nejčastěji larvy eruciformní, zbarvení světlé (krémové až bílé), tělo lehce pigmentované, lehce sklerotizované a nemají hrudní a zadečkové články překryty hřbetními sklerity (Šustek, 1981; Ratcliffe, 1996). Velikost obou typů larev se pohybuje mezi 12 – 40 mm (Sikes, 2005). Ukázka srovnání dospělého brouka s oběma morfologicky odlišnými skupinami larev je znázorněna na obr. 8.



Obr. 8: A – dospělec z podčeledi Nicrophorinae (*Nicrophorus vespillo*), B – larva z podčeledi Nicrophorinae, konkrétně z rodu *Nicrophorus* sp., C – larva z podčeledi Silphinae
Zdroj: Sikes, 2005

1.3.4 Rozšíření

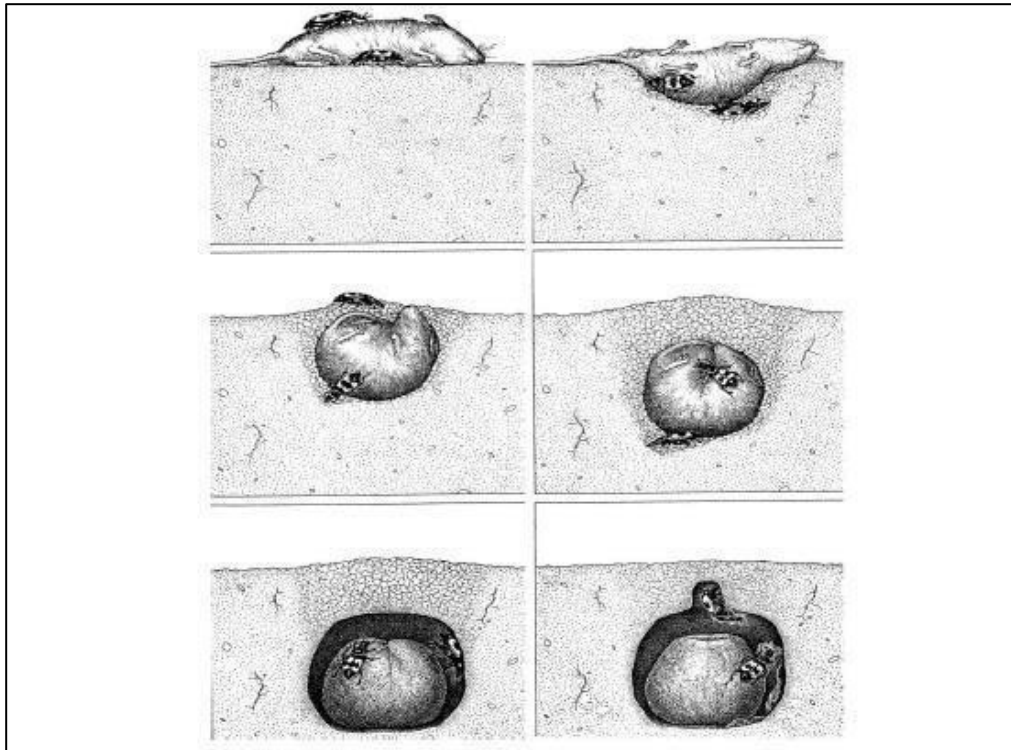
Čeleď Silphidae má celosvětové rozšíření s hojnějším výskytem na severní polokouli v oblastech mírného pásu (Sikes, 2005). V palearktických a nearktických oblastech se vyskytuje většina rodů a je zde nejvyšší počet druhů (Dekeirsschieter et al., 2011). Nejnižší zastoupení této čeledi je v tropických oblastech, kde nejsou schopni konkurovat mravencům, mouchám či mrchožravým obratlovcům v boji o potravu. Nachází se zde pouze několik australských a latinskoamerických endemitických druhů z podčeledi Silphinae (rod *Diamesus* a rod *Ptomaphila*) (Ratcliffe, 1996). Jednotlivé druhy mají různé biotopové preference – část druhů preferuje otevřené biotopy a jiní se naopak více nacházejí v lesních vegetacích (Anderson, 1982; Růžička 1994). O vertikální zonalitě rozšíření mrchožroutů zatím není moc známo. Druhy z podčeledi Nicrophorinae se vyskytují spíše v nížinách a zasahují do středních poloh, zatímco druhy z podčeledi Silphinae jsou více vázány na horské polohy. U mnoha druhů je rozšíření v závislosti na nadmořské výšce velmi

rozmanité. Optimální oblasti výskytu nejsou přesně známé. Přibližné závěry nelze vyvozovat ani ze studovaných sbírkových materiálů, protože lokální údaje se omezují jen na udání místa nálezu (Šustek, 1981).

1.3.5 Ekologie mrchožroutovitých

Většina druhů mrchožroutů je potravně vázaná na rozkládající se těla uhynulých živočichů a zauímají funkčně nezastupitelnou složku ekosystému lesa i otevřené krajiny (Šustek, 1981). Jsou užiteční svými potravními zvyky, kdy mršiny odklízejí z povrchu země, tím se urychluje jejich rozklad a snižuje se šíření choroboplodných zárodků do okolí (Kočárek & Benko, 1997). Mršiny slouží pro tyto brouky jako potrava i zdroj pro budoucí potomstvo. Jedná se však o krátkodobý a nepravidelně rozmístěný zdroj potravy, o který soupeří více živočichů – jednotliví zástupci mrchožroutovitých brouků, ostatní hmyz, ale i ostatní živočichové (Ratcliffe, 1996). Různé druhy brouků z čeledi Silphidae si vytvořili odlišnou specifickou potravní strategii spojenou s rozrůzněním jejich nik a rozdílnou časovou aktivitou během roku (Anderson, 1982).

Podčeleď Nicrophorinae vyhledává spíše mršiny drobných druhů obratlovců (< 300 g) pomocí čichových sensil na konci tykadel, které jsou schopné zachytit např. zápach mrtvé myši už po první hodině a na vzdálenost až 3 kilometrů. Nalétávají tedy na mrtvolu krátce po smrti živočicha, obvykle během jednoho až dvou dní. Následně jí pohřbívají do země (10 – 20 cm) a formují z ní tzv. potravní kouli, která slouží jako potravní zdroj pro jejich potomstvo (Scott, 1998) viz obr. 9.



Obr 9: Zahrabání mrtvého těla myši párem brouků z podčeledi Nicrophorinae

Zdroj: Ratcliffer, 1996

Takovéto odklizení mršin z povrchu země je pro tuto podčeleď typické a velmi důležité, jelikož zahrabáním zabraňují případné konkurenci ze strany ostatních živočichů a především much (Ratcliffe, 1996) – odtud vznikl i jejich český název hrobařici. Dospělí hrobařici se živí dravě, hlavně mouchami a jejich vývojovými stádii vázanými na mršiny. Vlivem silné mezidruhové konkurence existují výrazné rozdíly v sezónní a diurnální aktivitě u této podčeledi. Zajímavostí je mutualistický vztah mezi dospělými brouky a roztoči rodu *Poecilochirus*. Na většině hrobaříků se nachází několik deuteronymf těchto roztočů, které jim nijak neškodí. Brouk slouží roztočům jako dopravní prostředek a deuteronymfy roztočů po nalezení mršiny z brouka slezou a požírají vajíčka a larvy much, čímž pomáhají hrobaříkům snížit konkurenci v boji o potravu (Ratcliffer, 1996).

U podčeledi Silphinae se larvy i dospělci živí především rozkládajícími se živočišnými tkáněmi (Šustek, 1981). Upřednostňují tedy starší mršiny ve střední fázi rozkladu a větších veliostí (> 300 g), tato mrtvá těla však využívají pouze jako svůj zdroj potravy (Sikes, 2008). Dospělci se též živí dravě na mršinách, a to ostatními

obyvateli tohoto zdroje potravy – především vajíčky a larvami much, červy či jinými mrchožravými brouky (Ratcliffe, 1996; Sikes, 2005; Dekeirsschieter et al., 2011). Po objevení mršiny párem brouků a následném páření klade samička vajíčka do půdy nebo na ni v blízkosti mrtvoly. Celý životní cyklus je delší než u sesterské podčeledi Nicrophorinae. Larvy se vyvíjí na mrtvém těle, ke kuklení dochází v zemi v blízkosti mrtvoly. Během této fáze dochází k neuvěřitelným morfologickým změnám a je dosažena pohlavní dospělost (Dekeirsschieter et al., 2011).

Čeľad' Silphidae je též zajímavá tím, že brouci vykazují komplexní reprodukční chování včetně rodičovské péče, která je extrémně vzácná v řádu Coleoptera. S touto péčí se setkáváme většinou u sociálního hmyzu – např. u včel či mravenců. Rodičovskou péčí vykazuje podčeľad' Nicrophorinae – hrobařici. Po vylíhnutí vajíček v kryptě, nedaleko potravní koule, zůstávají první dny oba brouci. Sameček pak odlétá a samička se stará o larvy během celého vývoje, který trvá jeden až čtyři týdny. Rodičovská péče spočívá v tom, že po vylíhnutí dospělí brouci krmí larvy natrávenou potravou, většinou po celou dobu prvního instaru. Larvy rychle naberou na hmotnosti a poté se už krmí sami z potravní koule. Samička larvy po celou dobu vývoje ochraňuje před predátory a svými sekrety udržuje potravní kouli bez patogenů. Přibližně po týdně larvy zkonzumují všechno z mrtvého těla, kromě kostí, a začínají se kuklit v okolní půdě. V tomto okamžiku je opouští i samička. Po měsíci se objevují vyvinutí dospělí brouci (Ratcliffe, 1996).

1.3.6 Významnost této čeledi

Silphidae je významná skupina hmyzu z hygienického a epidemiologického hlediska. Urychlování rozkladu mršin omezuje šíření choroboplodných zárodků do okolí a draví dospělci regulují počty vyvíjejících se much na mrtvých tělech. Konkrétní případ hospodářsky významného mrchožrouta je *Xylodrepa quadripunctata*, který se živí housenkami motýlů, a tudíž snižuje hustotu některých lesnických významných škůdců. Z celé čeledi jsou škodlivé pouze dva fytofágní druhy - *Aclypea opaca* a *Aclypea undata*. Oba tyto druhy jsou polyfágní, ožirají na jaře listy nejrůznějších bylin a později přecházejí na cukrovku. Škodí larvy i imaga (Šustek, 1981).

1.3.7 Využití ve forenzní entomologii

Brouci z čeledi Silphidae jsou využíváni též ve forenzní entomologii při určování tzv. PMI (posmrtný interval). Jedná se o přibližné stanovení času smrti s využitím hmyzu, který se na těle vyskytuje. K tomuto určování byl používán hmyz z řádu dvoukřídlí (Diptera), protože nalétá na mrtvé tělo dříve. V dnešní době se začíná pracovat i s brouky z čeledi mrchožroutovitých. Studují se časové intervaly, po kterých jednotlivé druhy začínají nalétávat na mršinu, a následně se zjišťuje, jak dlouho se larvy vyvíjí skrze instary. Zkoumání těchto základních projevů zajišťuje správné pochopení a co nejpřesnější výsledky při stanovování PMI touto čeledí. Výzkumy jsou prováděny za různých teplotních podmínek, protože teplota může ovlivnit dobu vývoje jedince. K určování PMI jsou využívány larvy, ale mohou posloužit i samotní brouci. Díky nim se v některých případech dá zjistit přítomnost drog nebo jedů – využívá se toho v případě, když není k dispozici jiný biologický materiál. Mnohé výzkumy, týkající se využití brouků z čeledi Silphidae ve forenzní entomologii, již proběhly. Stále jich však není dostatek, aby se tento specifický druh hmyzu mohl využívat ve forenzní entomologii naplno (Dekeirsschieter et al., 2010; Dekeirsschieter et al., 2011).

1.3.8 Proměnlivost tělesné velikosti mrchožroutů snadmořskou výškou

Proměnlivost tělesné velikosti brouků na gradientu nadmořské výšky je často zkoumána v souvislosti s délkou vegetačního období v každé určité oblasti (Šustek, 1983). U mrchožroutů je larvální vývoj relativně rychlý a nemělo by být problémem jej v plné délce zvládnout i ve vyšších nadmořských výškách. Z tohoto hlediska by teoreticky jedinci z této čeledi mohli dorůstat stejných tělesných velikostí v různých nadmořských výškách, ale není tomu tak. Námi studovaný druh *Silpha carinata* (podčeleď: Silphinae) má výraznou tělesnou proměnlivost s nadmořskou výškou. Ve vyšších nadmořských výškách (např. Karpaty, Alpy) se vyskytují menší jedinci (11 – 15 mm), černohnědé barvy. V nižších nadmořských výškách (nížiny v severní Evropě - ve Finsku) se nacházejí větší jedinci (17 – 21 mm), černé barvy. Tyto morfologické projevy spojené s nadmořskou výškou jsou dobře pozorovatelné u obou pohlaví. Největší nalezené vzorky *Silpha carinata* byly vždy černé barvy. Celková délka těla u tohoto druhu se tedy plynule snižuje s

nárůstem nadmořské výšky (Šustek, 1983). Tělesná velikost v různých nadmořských výškách není spojena pouze s délkou vegetačního období v každé určité oblasti, ale určitě i s dalšími významnými faktory, které organismy ovlivňují např. dostupnost potravních zdrojů, množství srážek, síla predčního tlaku. Tyto všechny faktory působí na daný organismus, vyskytující se v konkrétní nadmořské výšce a ovlivňují celkovou velikost těl jednotlivých druhů brouků.

Dalším zástupce z čeledi Silphidae, u kterého se mění tělesná velikost s nadmořskou výškou je *Nicrophorus investigator* (podčeleď: Nicrophorinae). U tohoto druhu bylo také zjištěno, že jedinci z nižších nadmořských výšek dorůstají větších velikostí než jedinci z vyšších nadmořských výšek (Smith et al., 2000).

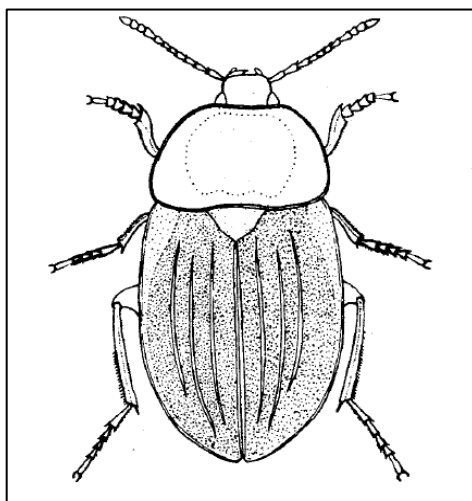
TERÉNNÍ EXPERIMENT

Cílem bakalářské práce bylo nasbírat co nejvíce párů brouků druhu *Silpha carinata* z nižších nadmořských výšek a vyšších nadmořských výšek a následně pomocí laboratorního chovu zjistit, zda geografická proměnlivost jejich tělesné velikosti je podmíněna lokální adaptací či způsobena podstatnou fenotypovou plasticitou druhu.

2. METODIKA

2.1 Popis studovaného druhu *Silpha carinata*

Taxonomické zařazení: čeleď Silphidae, podčeleď Silphinae, rod *Silpha*, druh *carinata* (Herbst, 1783). Tento druh má délku těla 15,3 – 19,5 mm, šířku štítu 7,5 – 9,5 mm a šířku krovek okolo 9,3 mm. Tvar těla je oválný, mírně lesklý, holý, tmavé barvy (černý, tmavě hnědý, červenohnědý). Tykadla nemají zřetelnou paličku. Hlava je bez jednoduchých oček. Na temeni hlavy je hustě tečkovaná (více než na klypeu). Mezi hrubými tečkami jsou vtroušeny jemnější tečky. Přední okraj štítu je silněji vykrojený než u ostatních druhů, štít je po stranách hustěji tečkovaný než ve středu. Krovky se třemi podélnými žebry, ramenní žebro je silnější než vnitřní 2 žebra a je zkrácené (častý sklon k tvorbě odchylek ve tvaru žeber a k jejich redukci). Imago druhu *Silpha carinata* - viz obr. 9.



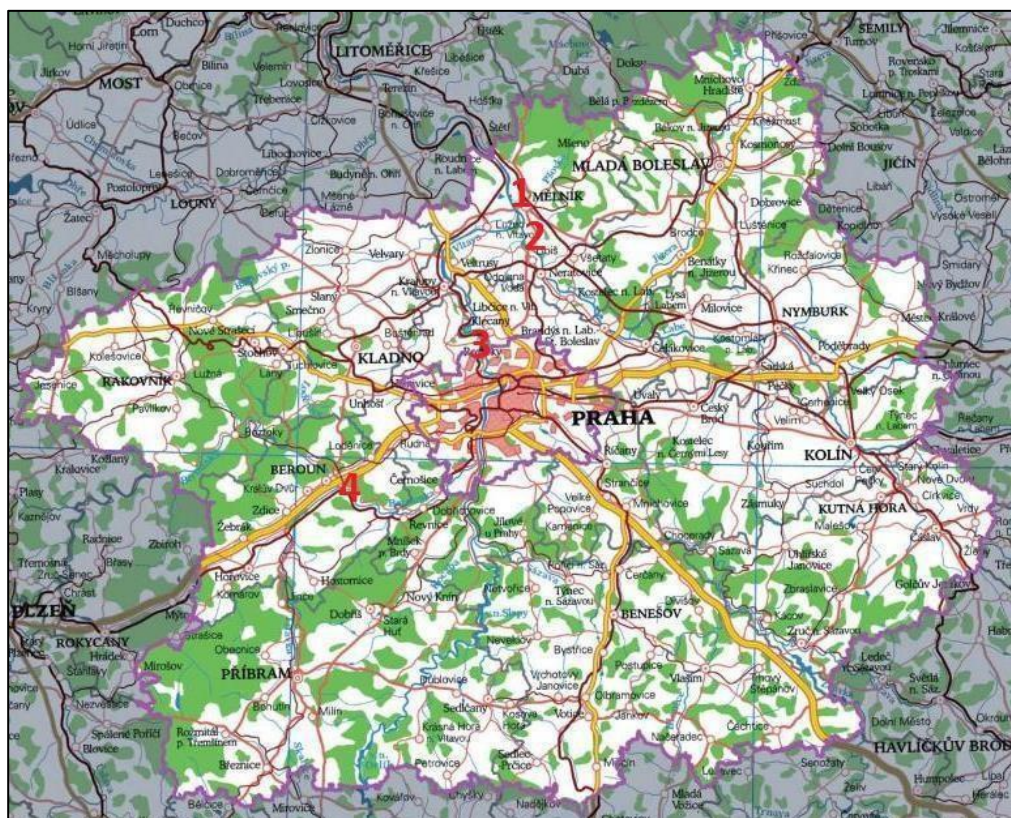
Obr. 9: Imago druhu *Silpha carinata*

Zdroj: Šustek, 1981

V nížinách se vyskytují větší černí jedinci, zatímco ve vyšších polohách menší nahnědlí jedinci. Mezi oběma extrémy existují plynulé přechody. Jedná se o palearktický druh, rozšířený v celé Evropě kromě Anglie a Španělska. Larva *Silpha carinata* je dravá, imago pantofágní, živí se drobnými živočichy, rozkládajícími se rostlinnými a živočišnými zbytky. Během roku mají až 2 generace (Šustek, 1981).

2.2 Lokality sběru vzorků

Vzorky z nížiny byly sbírány na čtyřech lokalitách – na Mělníku (50° 21' 2'' s. š., 14° 28' 27'' v. d.), v Obříství (50° 17' 45'' s. š., 14° 28' 42'' v. d.), v Roztokách u Prahy (50° 9' 30'' s. š., 14° 23' 51'' v. d.) a v Srbsku u Berouna (49° 56' 14'' s. š., 14° 8' 9'' v. d.). Všechny tyto lokality leží ve Středočeském kraji (obr. 10).



Obr. 10: Mapa Středočeského kraje: 1 – Mělník, 2 – Obříství, 3 – Roztoky u Prahy, 4 – Srbsko u Berouna

Zdroj: Mapy, 2015

Podle dosud provedených výzkumů na fakultě životního prostředí na ČZU v Praze jsme zjistili, že druh *Silpha carinata* se vyskytuje nejčastěji na rozhraní biotopů (rozmezí louka x les, pole x les, v remízkách na okrajích polí, atd.). Proto jsme naše pasti umísťovali na tato místa a jak na člověkem udržované louky, tak i na louky ponechané samovolné sukcesi. V terénu jsme odchyťovali brouky z nižších nadmořských výšek – všechny 4 popsané lokality se vyskytují v nížinách a brouci z vyšších nadmořských výšek byli dovezeni z Jeseníků, konkrétně z lokality Praděd (1400-1500 m n.m.). Odchyt vysokohorských jedinců zajistila Ing. Eliška Baranovská.

2.3 Výsledky sběru vzorků

Nejhojnější výskyt druhu *Silpha carinata* byl v Srbsku u Karlštejna. Z této oblasti jsme použili 22 párů. Z ostatních oblastí jsme pochyťovali pouze pár jedinců z rodu *Silpha*, a sice převážně druhy *Silpha obscura* a *Silpha tristis*, které jsme také převezli do laboratoře a snažili se je chovat v laboratorních podmínkách. V rámci každé lokality bylo umístěno okolo 25 pastí obohacených kouskem rybího masa. Celkem bylo nainstalováno cca 100 pastí. Umísťování pastí se v průběhu času měnilo na místa, kde byl výskyt brouků z rodu *Silpha* nejhojnější. Do pastí se dále chytali různé druhy hrobaříků, mnohonožky, pavouci, atd.

2.4 Typy pastí a jejich vzhled

K odchytu brouků jsme používali zemní pasti, protože studování brouci žijí na zemi. Past se skládala z půllitrového plastového kelímku, zakopaného do země, zarovnaného s povrchem země a z drátky upevněného plastového kalíšku s návnadou uprostřed nad úrovní kelímku (obr. 11). Celá past byla kryta stříškou z plechu o rozměrech 15x25 cm, probodnutá ve třech rozích 10 cm hřebíky, částečně zatlučenými do země (obr. 12). Stříška byla se výšce cca 5 cm nad povrchem země, kryla celou past a ještě kus území okolo pasti. Sloužila jako ochrana pasti před nežádoucími vlivy počasí (silnými dešti) a jako ochrana před zničením různými druhy zvířat, lidmi – na vrchní straně bylo uvedeno upozornění o prováděném

výzkumu, prosbě o neničení pastí a identifikační kód pasti. Na dno kelímku jsme umístili trochu trávy, listí, hlíny, větviček, abychom tam vytvořili pro brouky podobné prostředí jako mimo kelímek a v případě spadnutí do pasti více druhů brouků, kdy jeden druh může být predátor pro jiné druhy, tak aby v kelímku byla možnost úschovy před tímto možným predátorem. Kalíšek s návnadou byl umístěn nad povrch země, těsně nad kelímkem, aby návnada byla pro brouky cítit. Návnadou mohl být jakýkoliv kus masa, který postupnými procesy hniloby je pro brouky více čichově atraktivní. V našem experimentu jsme používali aljašskou tresku.



Obr. 11: Zakopaná zemní past s návnadou

Zdroj: Fotografie od Elišky Baranovské, 2014



Obr. 12: Krycí stříška přes zemní past

Zdroj: Fotografie od Elišky Baranovské, 2014

2.5 Vybírání pastí

Sběr brouků probíhal měsíc - od poloviny května do poloviny června roku 2014. Pasti musely být jednou za 2 - 3 dny vybrány, abychom brouky pochytili živé. Brouci byli po pěti kusech skladováni v plastových krabičkách, s trochou vegetace, pitíčkem a potravou ve formě tresky. Po větším množství nasbíraných kusů jsme odchycené exempláře začali převážet do výzkumné laboratoře na Ruzyni (ve fytotronu VURV).

2.6 Chov brouků v laboratoři

Jedinci *Silpha carinata* byli umístěni do plastových krabiček vždy po jednom páru a vše bylo popisováno pro větší přehlednost. *Silpha obscura* a *Silpha tristis* jsme nechávali po 4 – 5 kusech v plastových krabičkách. Každá plastová krabička měla na dně hlínu přesypanou přes síto, aby neobsahovala žádné větší kusy zbytků humusu, pitíčko ve formě plastové zkumavky naplněné vodou, ucpané vatou a kousek tresky jako zdroj potravy. V těchto podmínkách se mohli brouci množit. Obecně je na horách vývoj (růst) teplot zpomalen, tím pádem i aktivita brouků je zde pozdější než v nížinách. Jedinci *Silpha carinata* z Jeseníků byli dovezeni až v polovině července a opět roztříděny po párech do plastových krabiček a jednotlivě popsány.

V laboratoři jsme od dospělých brouků druhu *Silpha carinata*, *Silpha obscura* a *Silpha tristis* sbírali vyprodukovaná vajíčka. Brouci z nižších nadmořských výšek se pářili spolu a z vyšších nadmořských výšek také spolu. Přehrabovali jsme hlínu a vajíčka po dvou přesouvali do petriho misek a popisovali, abychom věděli, od kterého druhu, a v případě *Silpha carinata*, od kterého páru, byla vajíčka vyprodukována. Do petriho misek jsme dávali křemenný písek, lehce navlhčený a popisovali je dnem, kdy jsme do nich vložili vajíčka a dnem, kdy se vylíhla larva. Takto jsme odebírali vajíčka, dokud je dospělci produkovali. Dospělým broukům jsme měnili pitíčka, potravu, vlhčili substrát. Larvy jsme také krmili treskou a vodu jim podávali opět v pitíčkách. Tento proces jsme opakovali jednou za 3 dny - vždy jsme vyměnili potravu, pití dospělcům i vylíhlým larvám, odebrali vajíčka od dospělců, popisovali sběr vajíček i vylíhlé larvy. Dospělé samičky kladly vajíčka do konce července a poté hynuly společně se samečkami. Jejich úkol rozmnožení byl dokončen a nová generace se vyvíjela.

3. VÝSLEDKY

Ze začátku jsme měli vysoký počet vajíček, vysoký počet vylíhlých larev, ale měli jsme velké procento úmrtnosti. Některá vajíčka se nevylíhla, některé larvy uhynuly po vylíhnutí, ale největší procento úmrtnosti bylo u larev větších velikostí, které se měly začít kuklit. Zkoušeli jsme všechny možné úpravy podmínek, za kterých byly larvy chovány. Některým larvám jsme dávali jako substrát písek, jiným hlínu. Některé petriho misky jsme více vlhčili, některé nechávali spíše sušší. U potravy jsme přešli z tresky na moučné červy, které jsme rozstříhávali, aby se larvy dostaly do vnitřních tkání. Moučné červy jsme uchovávali v plastové krabici, vlhčili je a jako zdroj potravy jim dávali vždy kousek rohlíku. V laboratoři byla nastavená fotoperioda – 16 hodin světlo, 8 hodin tma. Udržovala se tam relativní vlhkost 70%. A teplota byla nastavena na stálých 22°C. V průběhu výzkumu jsme nastavili i střídání teploty, kdy přes den se tam udržovala teplota 20°C a přes noc 15°C, protože jsme věděli, že larvy se v přírodě kuklí v noci a za nižší teploty. Přes veškeré vynaložené úsilí se nám novou generaci brouků druhů *Silpha carinata*, *Silpha obscura* a *Silpha tristis* nepodařilo dochovat. Některé petriho misky jsme vynesli i ven do přírody, ale stejně všichni jedinci uhynuli (umístění petriho misek bylo v remízku před laboratoří, pod stříškou). Z celé nově vyprodukované populace brouků, jak z nížin, tak z hor, se zakuklila pouze jedna larva, ze které se už nedovyvinul dospělý jedinec.

4. DISKUZE

Provedený experiment se nepovedlo dotáhnout do finální fáze = odchování nové generace brouků druhu *Silpha carinata* do dospělosti a následné měření tělesné velikosti brouků z nové generace. Můžeme zmínit pouze domněnky, proč tento pokus nebyl úspěšný.

V laboratoři byla špatně nastavená stálá teplota 22 °C, při které se larvy nekuklily, ale umíraly. Teplotu jsme nejdříve zvyšovali pro zrychlení celého procesu líhnutí a kuklení larev a slabé procento úmrtnosti neřešili. Proces se zvýšením teploty nezrychlil a larvy stále umíraly, poté jsme se dozvěděli, že larvy rodu *Silpha* se kuklí spíš v noci při nižší teplotě (navíc ve svrchní vrstvě půdy). Až v pozdější době experimentu jsme nastavili střídání teploty v klimaboxu na FŽP na 20°C po dobu světla (16 hodin) a na 15°C po dobu tmy – noci (8 hodin). Některé petriho misky s velkými larvami jsme dali do velké krabice a umístili ven do přírody, kde se světlo i teplota měnila přirozeně na počasí, ale stejně se larvy nezakuklily. Krabice byla umístěna v areálu výzkumného ústavu, do remízku na kraji pozemku, kde byla kryta stříškou a nesvítilo na ní přímé slunce. Některé larvy byly přesunuty do klimaboxů, kde byla nastavená ještě nižší teplota, ale stejně se opět nedokázaly zakuklit.

Další problém mohl být v potravě. Celou dobu jsme dospělé brouky i jejich larvy krmili treskou, ale tento zdroj potravy nikdy v přírodě přirozeně nenajdou. Proto jsme v průběhu pokusu přešli na moučné červy, ale ani tímto krokem se nic nezměnilo. Domněnka byla, jestli v tresce nechybí nějaká součást (určitý typ proteinu, lipidu, sacharidu), který v tresce není, ale v přírodě v jejich dostupných potravních zdrojích (většinou mršinách a na nich žijících členovcích) se nachází. Zkoušeli jsme různé množství vlhkosti a různé substráty v petriho miskách – v tom také nemohla být chyba. Další hypotéza, která nás napadla, byla, jestli broukům nechybí dostatek substrátu, aby se do něj mohli zahrabat a zakuklit se pod ním a jestli substrát není moc jemný na pozdější svlékání se z kukly. Ale prostředí by nemělo ovlivnit schopnost produkce kukly. Dále jsme si všimli, že brouci, kteří byli chováni ve větším počtu, vydrželi déle a vyprodukovali procentuálně více potomstva. Jedinci *Silpha carinata* byli rozděleni do párů a hynuly dříve než *Silpha obscura* a *Silpha tristis* chované po 4 – 5 jedincích, což ale může být i důsledek mezidruhových rozdílů. Nejsme si jisti, zda u brouků nebyl problém, že více vydrží ve větší kolonii.

Následující a nejvíce pravděpodobná hypotéza, proč náš experiment nevyšel, byl problém umístění laboratoře ve výzkumném areálu na Ruzyni. Výzkumná laboratoř se nacházela pod zemí, kde bylo pouze několik oddělených laboratoří a ve vedlejší laboratoři se pracovalo s karanténními (infekčními) organismy. Nevíme, zda nějaký patogen nenapadnul naše buď dospělé brouky, kteří produkovali špatně vyvinutá vajíčka nebo vylíhlé larvy, které jsou těsně po narození hodně náchylné ke všem možným patogenům a v přírodě i predátorům. Zvláštní byl i chov moučných červů, kteří za normálních okolností patří mezi odolné organismy a přežijí i různé extrémy. V naší laboratoři docházelo i k úhynu těchto moučných červů a to za dostatku potravy i vody – to svědčí o možném zamoření laboratoře např. nějakým virem.

V tomto experimentu jsme možná zanedbali nějaký důležitý faktor (zdroj), který je pro brouky nenahraditelný a nezbytně nutný pro přežití nebo se brouci z tohoto rodu nedají chovat v laboratorních podmínkách. Brouci druhu *Silpha carinata* dovezení z vyšších nadmořských výšek (z Jeseníků), vyprodukovali menší množství potomstva a larvy umíraly v různých stádiích – třeba se populace adaptované na nižší teploty nedají chovat při vyšších teplotách.

Pro zopakování tohoto experimentu by bylo potřeba brouky zkusit chovat na více místech. V laboratoři, ale třeba i venku v přírodě pod nějakým přístřeškem, kde je přirozené střídání světla/tmy a teplot. V laboratoři by byla také nastavena fotoperioda a střídání teplot, jako v přírodě (střídali by se průměrné denní a noční teploty podle aktuálního období). Dospělce i larvy bychom chovali ve větších počtech, například po 4 – 6 jedincích v jedné petriho misce. Od začátku výzkumu bychom preferovali přirozený zdroj potravy z naší přírody – např. larvy hmyzu. Dále bychom brouky chovali ve větších krabičkách s dostatečným množstvím hlíny, aby se mohli zavrtávat i do země s dostatečným množstvím potravy a pití. Odebraná vajíčka bychom nejdříve přesouvali do krabiček s křemenným pískem, aby bylo pouhým okem vidět vylíhnutí larev a byla možnost celý proces důkladně popisovat. Po vylíhnutí larev bychom do krabiček přisypali dostatečné množství hlíny i s větvičkami, listím, abychom jim nasimulovali co nejvíce přirozené prostředí. S larvami bychom ovšem nemanipulovali, abychom jim nijak neublížili. V takovýchto podmínkách bychom jim nechali potřebný čas na vyvinutí nové generace. Brouci z nížin by byli chováni v jim velice příbuzných přírodních

podmínkách, pouze by celý proces mohl být detailně zaznamenán:

- za kolik dní se z vajíčka vylíhla larva
- za kolik dní se larva zakuklila
- za kolik dní se z larvy dovyvinul dospělý jedinec.

Brouky z hor bychom přesunuli také do těchto podmínek, a pokud by brouci z nížin vyprodukovali novou generaci, tak bychom věděli, že tyto podmínky jsou pro ně snesitelné. Brouci z hor by také měli vyprodukovat novou generaci, zda jim to tyto pozměněné přírodní podmínky dovolí. Můžeme v experimentu dojít k závěru, že brouci tuto změnu neustojí a nebudou schopni vyprodukovat potomstvo, ale to je málo pravděpodobné. Po vytvoření nové generace můžeme obě populace brouků (z nížin i z hor) měřit a zkoumat vztah mezi jejich genetickou adaptací na lokální podmínky prostředí a fenotypovou plasticitou v důsledku rozdílného prostředí hor a nížin.

5. ZÁVĚR

Cílem našeho experimentu bylo vychovat ve standardizovaných laboratorních podmínkách populace druhu *Silpha carinata* pocházející z nižších nadmořských výšek (z nížin) a z vyšších nadmořských výšek (hor). U dochovaných jedinců (dospělců) měřit jejich tělesnou velikost a tak zkoumat příčiny zdokumentovaného rozdílu v tělesné velikosti horských a nížinných populací (brouci z hor jsou menší). Je příčinou lokální adaptace nebo výrazná fenotypová plasticita? U brouků druhu *Silpha obscura* a *Silpha tristis* jsme zkoušeli, zda je možné je chovat v laboratorních podmínkách. V případě úspěchu by mohli být v budoucnu použiti ke srovnání vlivu fenotypové plasticity na geografickou proměnlivost tělesné velikosti více druhů brouků z rodu *Silpha*.

Námi provedený experiment v létě roku 2014 se nepovedl. Imaga všech tří zmíněných druhů brouků vyprodukovala vajíčka, z velkého procenta vajíček se vylíhly larvy (přes 70%), ale z velkého množství larev (cca 400) se zakuklila pouze 1 larva, ze které už nevznikl dospělý jedinec. Larvy umíraly ve všech stádiích, občas i při jejich vlastním svlékání, nejvíce ale až v posledním instaru. Nově vzniklému potomstvu zřejmě chyběl nějaký důležitý zdroj, aby se z potomstva mohli vyvinout dospělí jedinci. Na základě zmíněných domněnek mohl být problém v nesjednocené teplotě během celého experimentu, v potravě, množství substrátu u larev, jelikož se přirozeně kuklí v zemi. Nejvíce pravděpodobná je však hypotéza, že naší nově vznikající populaci brouků napadl nějaký neznámý patogen, dost možná z výzkumu prováděného ve vedlejší laboratoři na karanténních organismech. Dospělí brouci cizorodý patogen ustáli, ale buď vyprodukovali oslabená vajíčka, nebo až pro vzniklé larvy se stal cizorodý patogen smrtící. Zvláštností byl úhyn i moučných červů, kteří bývají většinou velmi odolnými organismy.

Tento pokus by se mohl znovu opakovat, ale s předem nastavenými podmínkami, které by se v průběhu experimentu neměnily. A na jiném místě, kde by se v blízkosti nepracovalo s nebezpečnými karanténními organismy. To byl nejpravděpodobnější limitující faktor, kvůli kterému provedený pokus nevyšel. Nedosáhli jsme dospělých jedinců v nové generaci, tudíž jsme výsledky nemohli dále zpracovat.

6. SEZNAM LITERATURY A POUŽITÝCH ZDROJŮ

ABOUHEIF, E. & FAIRBAIRN, D. J., 1997: A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *American Naturalist* 149: 540–562.

ALPERT, P. & SIMMS, E. L., 2002: The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology* 16: 285–297.

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.

ANGILLETA, JR., M. J. & DUNHAM, A. E., 2003: The Temperature-Size Rule in Ectotherms: Simple Evolutionary Explanations May Not Be General. *The American Naturalist* 162: 332–342.

ARAK, A., 1988: Sexual dimorphism in body size: a model and a test. *Evolution* 42: 820–825.

ASHTON, K. G., 2001: Are ecological and evolutionary rules being dismissed prematurely? *Diversity and Distributions* 7: 289–295.

———, **2002a:** Do amphibians follow Bergmann's rule? *Canadian Journal of Zoology* 80: 708–716.

———, **2002b:** Patterns of within-species body size variation of birds: strong evidence for Bergmann's rule. *Global Ecology and Biogeography* 11: 505–524.

ASHTON, K. G. & FELDMAN, C. R., 2003: Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution* 57: 1151–1163.

ASHTON, K. G., TRACY M. C., de QUEIROZ, A., 2000: Is Bergmann's rule valid for mammals? *American Naturalist* 156: 390–415.

ATKINSON, D., 1994: Temperature and organism size – a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research* 3: 1–58.

ATKINSON, D., 1995: Effects of temperature on the size of aquatic ectotherms: exceptions to the general rule. *Journal of Thermal Biology* 20: 61–74.

ATKINSON, D. & SIBLY, R. M., 1997: Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 235–239.

BEGON, M., HARPER, J. L., TOWNSEND, C. R., 1986: Ecology: from individuals to ecosystems. Blackwell Publishing Ltd, USA.

BENTON, M. J. & HONE, D. W. E., 2005: The evolution of large size: how does Cope's Rule work? *Trends in Ecology and Evolution* 20: 1.

BIOLIB, 2015: Biological library [online], [cit. 2015-03-12]. Dostupné z WWW: <http://www.biolib.cz/>.

BLANCKENHORN, W. U., 1997: Altitudinal life history variation in the dung flies *Scathophaga stercoraria* and *Sepsis cynipsea*. *Oecologia* 109: 342–352.

BLANCKENHORN, W. U., 2000: The evolution of body size: what keeps organisms small? *The Quarterly Review of Biology* 75: 385–407.

BLANCKENHORN, W. U., 2005: Behavioral Causes and Consequences of Sexual Size Dimorphism. *Ethology* 111: 977 – 1016.

BLANCKENHORN, W. U., STILLWELL, R. C., YOUNG, K. A., FOX, CH. W., ASHTON, K. G., 2006: When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude? *Evolution* 60: 2004 – 2011.

BLANCKENHORN, W. U., DIXON, A. F. G., FAIRBAIRN, D. J., FOELLMER, M. W., GILBERT, P., VANDER LINDE, K., MEIER, R., NYLIN, S., PITNICK, S., SCHOFF, C., SIGNORELLI, M., TEDER, T., WIKLUND, C., 2007: Proximate causes of Rensch's rule: does sexual size dimorphism in arthropods result from sex differences in development time? *The American Naturalist* 169: 245–257.

BONNER, J. T., 1988: The Evolution of Complexity. Princeton (NJ): Princeton University Press.

CABANA, G., FREWIN, A., PETERS, R. H., RANDALL, L., 1982: The effect of sexual size dimorphism on variations in reproductive effort of birds and mammals. *American Naturalist* 120: 17–25.

ÇAGLAR, S. S., KARACAOĞLU, C., KUYUCU, A. C., SAGLAM, I. K., 2014: Humidity and seasonality drives body size patterns in males of the bush cricket *Isophya rizeensis* Sevgili, 2003 (Orthoptera: Tettigoniidae: Phaneropterinae). *Insect science* 21: 213 – 226.

COGNI, R., FREITAS, A. V. L., AMARAL FILHO, B. F., 2002: Influence of prey size on predation success by *Zelus longipes* L. (Het., Reduviidae). *Journal of Applied Entomology* 126:74-78.

DEKEIRSSCHIETER, J., VERHEGGEN, F., HAUBRUGE, E., BROSTAUX, Y., 2010: Carrion beetles visiting pig carcasses during early spring in urban, forest and agricultural biotopes of Western Europe. *Journal of Insect Science* 73: 1-13.

DEKEIRSSCHIETER, J., VERHEGGEN, F., HAUBRUGE, E., BROSTAUX, Y., 2011: Carrion beetles visiting pig carcasses during early spring in urban, forest and agricultural biotopes of Western Europe. *Journal of Insect Science* 11: 1-13.

EVOLUTION – COPE'S RULE, 2015: Mark Ridley – Third Edition: Evolution. [online], [cit.2015-03-12]. Dostupné z WWW: https://www.blackwellpublishing.com/ridley/a-z/Copes_rule.asp.

- FAIRBAIRN, D. J., 1997:** Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:659-687.
- FOX, CH. W. & STILLWELL, R. C., 2009:** Geographic variation in body size, sexual size dimorphism and fitness components of a seed beetle: local adaptation versus phenotypic plasticity. *Oikos* 118: 703–12.
- GILBERT, N., 1984:** Control of fecundity in *Pieris rapae*. I. The problem. *Journal of Animal Ecology* 53: 581 – 588.
- HOFFMANN, A. A. & WILLI, Y., 2008:** Detecting genetic responses to environmental change. *Nature Reviews Genetics* 9: 421–432.
- HONĚK, A., 1993:** Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos* 66:483-492.
- CHARNOV, E. L., LOS-DEN HARTOG, R. L., JONES, W. T., VAN DEN ASSEM, J., 1981:** Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature* 289: 27-33.
- CHOWN, S. L. & GASTON, K. J., 1999:** Exploring links between physiology and ecology at macro-scales: the role of respiratory metabolism in insects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 74: 87-120.
- CHOWN, S. L. & GASTON, K. J., 2010:** Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biological Reviews* 85: 139-169.
- CHOWN, S. L. & KLOK, C. J., 2003:** Altitudinal body size clines: latitudinal effects associated with changing seasonality. *Ecography* 26: 445-455.
- JABLONSKI, D., 1997:** Body-size evolution in cretaceous molluscs and the status of Cope's rule. *Nature* 385: 250-252.

JAROŠÍK, V., KRATOCHVÍL, L., HONĚK, A., DIXON, A. F. G., 2004: A general rule for the dependence of developmental rate on temperature in ectothermic animals. *The Royal Society* 271: 219–221.

KANT, R., MINOR, M. A., TREWICK, S. A., SANDANAYAKA, W. R. M., 2012: Body size and fitness relation in male and female *Diaeretiella rapae*. *BioControl* 57: 759-766.

KEITH, A. F., 2007: Charles Darwin and The origin of species - Greenwood guides to historic events, 1500–1900. Greenwood press, London.

KELLER, I., ALEXANDER, J. M., HOLDEREGGER, R., EDWARDS, P. J., 2013: Widespread phenotypic and genetic divergence along altitudinal gradients in animals. *Journal of evolutionary biology* 26: 2527-2543.

KINGSOLVER, J. G., MASSIE, K. R., RAGLAND, G. J., SMITH, M. H., 2007: Rapid population divergence in thermal reaction norms for an invading species: breaking the temperature–size rule. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 892–900.

KNIGHT, M. T. & MILLER, E. T., 2004: Local adaptation within a population of *Hydrocotyle bonariensis*. *Evolutionary Ecology Research* 6: 103–114.

KOČÁREK, P. & BENKO, K., 1997: The occurrence and seasonal activity of Silphidae in the Hlučín region (Silesia, Czech Republic). *Časopis Slezského Zemského Muzea, Série A – Vědy Přírodní* 46: 173–179.

KÖRNER, C., 2003: Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. Springer, Berlin.

KRASNOV, B., WARD, D., SHENBROT, G., 1996: Body size and leg length variation in several species of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) along a rainfall and altitudinal gradient in the Negev Desert (Israel). *Journal of Arid Environments* 34: 477-489.

KUO, C. – C., WANG, C. – F., TSAI, J. – I., FENG, F. – L., HUANG, K. – W., 2013: Altitudinal variation in body size in *Abacarus panticis* Keifer (Acari: Eriophyidae). *Ecological Research* 28: 1091 – 1097.

LaBARBERA, M., 1989: Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 97-117.

LADEN, G., 2012: Allen's rule, phenotypic plasticity and the nature of evolution. Greg Laden's blog [online], [cit. 2015- 03-12]. Dostupné z WWW: <http://scienceblogs.com/gregladen/2012/10/20/allens-rule-phenotypic-plasticity-and-the-nature-of-evolution/>

LENORMAND, T., 2002: Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 183–189.

MAPY, 2015: O přírodě a paměti středních Čech (mapy) [online], [cit. 2015- 03-12]. Dostupné z WWW: <http://krajina.kr-stredocesky.cz/article.asp?id=63>.

McLAIN, D. K., 1993: Cope's rules, sexual selection, and the loss of ecological plasticity. *Oikos* 68:490-500.

PETERS, R. H., 1983: The Ecological Implications of Body Size. Cambridge: Cambridge University Press.

PINCHEIRA-DONOSO, D., HODGSON, D. J., TREGENZE, T., 2008: The evolution of body size under environmental gradients in ectotherms: why should Bergmann's rule apply to lizards? *BMC Evolutionary Biology* 8: 68.

PRICE, T. D., QVARNSTRÖM, A., IRWIN, D. E., 2003: The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *The Royal Society* 270: 1433 – 1440.

RALLS, K., 1977: Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *American Naturalist* 111: 917–938.

RATCLIFFE, B. C., 1996: The Carrion Beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* 13: 1-100.

- REISS, M. J., 1989:** The Allometry of Growth and Reproduction. Cambridge: Cambridge University Press.
- REMMERT, H., 1981:** Body size of terrestrial arthropods and biomass of their populations in relation to the abiotic parameters of their milieu. *Oecologia* 50: 12–13.
- RENSCH, B., 1959:** Evolution above the Species Level. New York: Columbia University Press.
- RICHARDSON, J. M. L. & BAKER, R. L., 1997:** Effect of body size and feeding on fecundity in the damselfly *Ischnura verticalis* (Odonata: Coenagrionidae). *Oikos* 79: 477–483.
- ROFF, D. A., 1980:** Optimizing development time in a seasonal environment: the 'ups and downs' of clinal variation. *Oecologia* 45: 202–208.
- ROFF, D. A., 1992:** The Evolution of Life Histories. New York: Chapman & Hall: Oxford University Press.
- RŮŽIČKA, J., 1994:** Seasonal activity and habitat associations of Silphidae and Leiodidae: Cholevinae (Coleoptera) in central Bohemia. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 58: 67–78.
- RŮŽIČKA, J., 2005:** Icones Insectorum Europae Centralis. Coleoptera: Agyrtidae, Silphidae. *Folia Heyrovskyana* 3: 1–9.
- RŮŽIČKA, J., 2007:** Fauna Europaea: Silphidae. Alonso-zarazaga M. A. & Audisio P. (eds.): Fauna Europaea: Coleoptera, Beetles. Fauna Europaea version 1.3.
- SARUP, P., FRYDENBERG, J., LOESCHCKE, V., 2009:** Local adaptation of stress related traits in *Drosophila buzzatii* and *Drosophila simulans* in spite of high gene flow. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 1111–1122.
- SCOTT, M. P., 1998:** The ecology and behavior of burying beetles. *Annual Review of Entomology* 43: 595–618.

SHINE, R., 1988: The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage model." *American Naturalist* 131:124–131.

———, **1989:** Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology* 64: 419–461.

———, **1994:** Sexual dimorphism in snakes revisited. *Copeia* 1994: 326–346.

SIKES, D., 2005: Silphidae Latreille, 1807. Pp. 288–296. 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). *Walter de Gruyter*:632.

SIKES, D., 2008: Carrion beetles (Coleoptera: Silphidae). Capinera J. L. (ed.): *Encyclopedia of Entomology*: 749–758.

SMITH, R. J., HINES, A., RICHMOND, S., MERRICK, M., DREW, A., FARGO, R., 2000: Altitudinal variation in body size and population density of *Nicrophorus investigator* (Coleoptera: Silphidae). *Environmental Entomology* 29: 290-298.

STEARNS, S. C., 1992: The Evolution of Life Histories. Oxford: Oxford University Press.

STILLWELL, R. C. & FOX, C. W., 2005: Complex patterns of phenotypic plasticity: interactive effects of temperature during rearing and oviposition. *Ecology* 86: 924-934.

STILLWELL, R. C., MORSE, G. E., FOX, C. W., 2007: Geographic variation in body size and sexual size dimorphism of a seed-feeding beetle. *The American Naturalist* 170: 358–69.

STILLWELL, R. C., 2010: Are latitudinal clines in body size adaptive? *Oikos* 119: 1387–1390.

SZÉKELY, T., FRECKLETON, R. P., REYNOLDS, J. D., 2004: Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 101: 12224–12227.

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

ŠUSTEK, Z., 1983: *Silpha bilineata* Reitter, 1901 and *Silpha tatrix* Smetana, 1952 – new synonyms of *Silpha carinata* Herbst, 1783, and some ecological aspects of its intraspecific variability. *Annotationes Zoologicae et Botanicae* 153: 1–33.

TEDER, T. & TAMMARU, T., 2005: Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects. *Oikos* 108: 321 – 334.

TSUCHIYA, Y., TAKAMI, Y., OKUZAKI, Y., SOTA, T., 2012: Genetic differences and phenotypic plasticity in body size between high- and low-altitude populations of the ground beetle *Carabus tosanus*. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 1835–1842.

WIKLUND, C. & FORSBERG, J., 1991: Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae. *Oikos* 60: 373–381.

WILLIAMS, G. C., 1966: *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press, Princeton.

WOODWARD, G., EBENMAN, B., EMMERSON, M., MONTOYA, J. M., OLESEN, J. M., VALIDO, A., WARREN, P. H., 2005: Body size in ecological networks. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 402 - 409.

ZERBINO, M. S., ALTIER, N. A., PANIZZIA, R., 2014: Phenological and physiological changes in adult *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae) due to variation in photoperiod and temperature. *Florida entomologist* 97: 734-743.

7. SEZNAM PŘÍLOH

Příloha 1: Zakopávání pastí na lokalitě na Mělníku

Příloha 2: Plastové krabičky s dospělými brouky a petriho misky s larvami brouků z rodu *Silpha* v laboratoři

Příloha 3: Detail petriho misky s larvou a popiskem

Příloha 4: Detail larvy brouka *Silpha carinata*

Příloha 5: Vybírání vyprodukovaných vajíček od dospělců v laboratoři

Příloha 6: Dospělci druhu *Silpha carinata* chovaní v laboratoři



Příloha 1: Zakopávání pastí na lokalitě na Mělníku - autorka při práci

(Foto: Eliška Baranovská, 2014)



Příloha 2: Plastové krabičky s dospělými brouky a petriho misky s larvami brouků z rodu *Silpha* v laboratoři (Foto: Eliška Baranovská, 2014)



Příloha 3: Detail petriho misky s larvou a popiskem (Foto: Eliška Baranovská, 2014)



Příloha 4: Detail larvy brouka *Silpha carinata*

(Foto: Eliška Baranovská, 2014)



Příloha 5: Vybírání vyprodukovaných vajíček od dospělců v laboratoři

(Foto: Eliška Baranovská, 2014)



Příloha 6: Dospělci druhu *Silpha carinata* chováni v laboratoři

(Foto: Eliška Baranovská, 2014)