

**Preference různě staré mršiny u nekrofágních mrchožroutovitých brouků
(Coleoptera: Silphidae) ve střední Evropě**

**Carriion succession stage preference among necrophagous beetles
(Coleoptera: Silphidae) in central Europe**

Hana ŠÍPKOVÁ & Jan RŮŽIČKA

Katedra ekologie, Fakulta životního prostředí, Česká zemědělská univerzita v Praze,
Kamýcká 129, 165 21 Praha 6 – Suchdol;
e-mail: sipkova@fzp.czu.cz, ruzickajan@fzp.czu.cz

Coleoptera, Silphidae, ecology, carrion succession stage, diet habit, pitfall traps, Czech Republic, central Europe

Abstract. We observed the carrion succession stage preference of necrophagous carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) in Žabovřesky nad Ohří (Libochovice env.) in northern Bohemia. We used pitfall traps with mouse carrion of different ages (three days old and fresh) to test the hypothesis that burying beetles (*Nicrophorus* Fabricius, 1775) prefer carcasses in an early stage of decay, in contrast to the other necrophagous carrion beetles (represented by two species of the genus *Thanatophilus* Leach, 1815) which are attracted to older carcasses. We found no sex- or species related difference in carrion preference in either *Nicrophorus* or *Thanatophilus* species. Moreover, all species showed a significantly higher preference for the three days old carcasses than for the fresh ones. These results contradict previously published findings stating that the burying beetles (genus *Nicrophorus*) are mostly attracted to fresh carrion, whereas the other necrophagous carrion beetles are generally attracted to older carcasses. We discuss the possible explanations for this phenomenon and indicate the direction of our future research.

ÚVOD

Dosud je známo přibližně 183 druhů mrchožroutovitých brouků z čeledi Silphidae (Coleoptera), kteří jsou řazeni do 13 rodů (Sikes 2008). V Evropě žije devět rodů obsahujících 45 druhů (Růžička 2007), z toho na území České republiky je zjištěno 23 druhů čeledi Silphidae (Růžička 1993, 2005). Tato čeleď bývá dělena na dvě podčeledi – Nicrophorinae a Silphinae (Sikes 2008).

Většina mrchožroutů patří mezi nekrofágy a tvoří významnou část skupiny hmyzu, která se spolupodílí na rozkladu mrtvé hmoty v ekosystému (Ratcliffe 1996, Scott 1998). Díky odklizení mršin z půdního povrchu a urychlování jejich rozkladu značnou mírou snižují šíření choroboplodných zárodků do okolí (Kočárek & Benko 1997). Predace larev much na mršině, především pak rodu *Calliphora* Robineau-Desvoidy, 1830 (Diptera: Calliphoridae) nebo druhů čeledi Muscidae, činí tyto brouky významnou skupinou z hygienického hlediska (Peck & Anderson 1985, Ratcliffe 1996).

Mršiny slouží pro tyto brouky jako potrava i zdroj pro budoucí potomstvo. Představují ale jen velmi krátkodobý a nepravidelně rozmístěný zdroj podléhající vysoké kompetici mezi jednotlivými zástupci mrchožroutovitých brouků, ostatním hmyzem, ale i ostatními živočichy (Pukowski 1933, Petruška 1964 či Kočárek 2003). Na základě rychlosti rozkladu potravního zdroje si vybudovaly jednotlivé skupiny mrchožroutů specifickou potravní strategii. Brouci

z rodu *Nicrophorus* Fabricius, 1775 začínají nalétávat na mrtvolu krátce po smrti živočicha, nálet je nejintenzivnější na začátku rozkladu a trvá až do jeho pokročilého stádia (Payne 1965, Johnson 1974, Ratcliffe 1980, Scott 1994, 1998). Narodil od hrobařů jsou ostatní brouci z čeledi mrchožroutovitých (u nás např. druhy z rodů *Silpha* Linnaeus, 1758, *Thanatophilus* Leach, 1815 nebo *Oiceoptoma* Leach, 1815) přitahování podstatně staršími mršinami (Peck 1982, Wilson 1986, Byrd & Castner 2001, Kočárek 2002, Grassberg & Frank 2004, Tabor et al. 2004, 2005 nebo Sikes 2005).

Cílem této studie je testovat potravní preference mrchožroutovitých brouků na vybrané lokalitě v severních Čechách za pomoci dvou typů návnad (myš v počátečním stádiu rozkladu a myš tři dny v rozkladu). Předpokládáme, že potravní preference mršin mrchožroutů (Coleoptera: Silphinae) a hrobařů (Coleoptera: Nicrophorinae) se bude odlišovat.

MATERIÁL A METODIKA

Dne 29.VI.2008 v okolí vesnice Žabovřesky nad Ohří (severní Čechy, Dolní Poohří, Libochovice env., faunistický čtverec 5550, 50°24'45"N 14°05'33"E) v zemědělské krajině (160 m n.m., jižní expozice, teplá suchá oblast, prům. teplota 8°C, roční srážky 500 mm – Tolaz et al. (2007)) bylo v lučném biotopu zakopáno celkem 63 zemních padacích pastí. Pasti byly instalovány ve třech liniích (linie byly od sebe vzdáleny min. 500 m), v rámci každé linie bylo sedm trojic pastí (vzdálenost mezi trojicemi pastí byla 50 m), každá trojice obsahovala past bez návnady (kontrolní), past s čerstvě zabitou myší a past s tři dny mrtvou myší (vzdálenost jednotlivých pastí mezi sebou 30 m, pořadí pastí se v trojici střídalo). V pastech byly jako návnada použity různě staré mrtvolky *Mus musculus* Linnaeus, 1758 (laboratorní chov). Starší mrtvolky myší byly během tří dnů (**M3**) uchovány ve stínu na zemi v plastové nádobě s hlinou a přikryté hustou sítí, aby byl zamezen přístup jiných bezobratlých včetně much (ty by na mršinu nakladly vajíčka a tím mršinu pro pokus nezneškodnily). Druhý typ návnad představovala čerstvě zabitá laboratorní myš (**M1**), a třetí past byla kontrolní, bez návnady (**blank**). Na zemní padací pasti byly použity litrové plastové nádoby, naplněné do výšky 3 cm uvnitř roztokem slané vody k usmrcení odchycených brouků. Návnada byla umístěna do menšího kelímku a drátky zavěšena do 2/3 výšky odchytové nádoby, celá past byla svrchu překryta pletivem. Proti dešti byla nad každou pastí umístěna stříška. Pasti byly exponovány pouze 24 hodin (instalované mezi 10–12 hodinou dopolední a sbírány ve stejnou dobu následujícího dne). Determinaci provedla H. Šípková podle Růžičky (2005) a dokladové exempláře jednotlivých druhů jsou uchovány v její sbírce.

Ze souboru dat, které jsme získali zemními padacími pastmi, jsme pro statistické výpočty vyloučili pasti bez návnad, neboť se do nich nechytl žádný brouk ze sledované skupiny. Tyto pasti sloužily jen jako kontrolní. Ostatní data týkající se rozdílného chování mezi pohlavím u jednotlivých druhů byla zpracována nejprve pomocí testu homogenity (čtyřpolní tabulky). Dále pak jsme s použitím kontingenčních tabulek porovnávali, zda mrchožroutoví brouci preferují více jednu z návnad (M1 nebo M3). Porovnáním pozorovaných a očekávaných četností odchycených brouků v pastech jsme zjišťovali, zda je statisticky významný rozdíl v preferenci návnady M1 a M3 (Zvára 2003). Vypočtená hodnota χ^2 uvedená v tabulce 2 se při vyhodnocení signifikance porovnává s kritickou hodnotou $\chi_{df}^2(0,05)$ odpovídající určitému stupni volnosti a hladině významnosti (0,05). Pokud hodnota χ^2 překročí tuto kritickou hodnotu $\chi_{df}^2(0,05)$, zjistíme signifikantní rozdíl mezi testovanými hodnotami a výsledná pravděpodobnost (p) odpovídá $p < 0,05$.

VÝSLEDKY A DISKUSE

Během 29.VI.-30.VI.2008 (v průběhu 24 hodin) v okolí obce Žabovřesky nad Ohří se do 63 zemních padacích pastech nachtalo celkem 950 ex. mrchožroutů (Coleoptera: Silphidae) (tabulka 1). Z toho bylo 336 ex. hrobaříků (podčeleď *Nicrophorinae*) (175 ♂♂, 161 ♀♀) ve 4 druzích, a 498 ex. ostatních mrchožroutů (podčeleď *Silphinae*), reprezentovaných dvěma druhy rodu *Thanatophilus* (272 ♂♂, 324 ♀♀), podrobněji viz tabulka 1.

Pomocí testu homogenity jsme neprokázali rozdíl v chování mezi jednotlivými druhy všech odchycených mrchožroutovitých brouků ($\chi^2 = 6,05$, $df = 5$, $p > 0,05$) ani rozdílné preference mezi samci a samicemi ($\chi^2 < 2,86$, $df = 1$, $p > 0,05$) (viz tabulka 2). Signifikantní rozdíl jsme zjistili při atraktivitě návnady M3 oproti M1 mrchožroutovitými brouky ($\chi^2 > 7,759$, $df = 1$, $p < 0,05$) (tabulka 2, obr. 1). Všichni odchycení brouci prokazatelně preferovali pasti se starší návnadou (M3) ve srovnání s čerstvě zabitou myší (M1). Z tabulky 2 a obr. 1 je dále patrné, že nejvíce rozdílnou preferenci mezi návnadami ve prospěch M3 měli brouci z rodu *Thanatophilus* (hodnoty pro *T. sinuatus* $\chi^2 = 170,41$ a pro *T. rugosus* $\chi^2 = 69,83$ mnohonásobně překračují kritickou hodnotu $\chi_{df}^2(0,05) = 3,841$), naopak nejmenší zjištěný rozdíl, ale stále signifikantní, v preferenci návnad byl u druhu *N. germanicus* ($\chi^2 = 7,76$). Do pastí bez návnady (blanku) se nechytl žádný mrchožrout.

Toto zjištění je u druhů *T. rugosus* a *T. sinuatus* v souladu s literárními údaji, týkajícími se i ostatních zástupců podčeledi *Silphinae*. Payne (1965), Likovský (1967), Payne et al. (1968), Peck & Anderson (1985), Wilson (1986), De Jong & Chadwick (1999) nebo Tabor et al. (2004, 2005) uvádějí výskyt těchto druhů převážně na starších mršinách. Naopak námi zjištěná preference starších mršin u hrobaříků (*Nicrophorinae*) neodpovídá publikovaným informacím. Peck & Anderson (1985), Scott (1998) nebo Sikes (2005) uvádějí, že hrobaříci v přírodě vyhledávají co nejčerstvější mršiny a jsou schopni rozeznat i myš mrtvou pouze jednu hodinu. Toto chování má za cíl snížit konkurenci o tento vzácný potravní zdroj (a to jak kompetici mezi

Tabulka 1. Počet odchycených mrchožroutovitých brouků (druhy rodů *Nicrophorus* Fabricius a *Thanatophilus* Leach) během 24 hodin (expoze 29.-30.VI. 2009, poledne – poledne) do zemních padacích pastí s různě starými mršinami myši (M1 – myš čerstvě zabitá, M3 – myš tři dny mrtvá) v okolí obce Žabovřesky nad Ohří (Česká Republika, severní Čechy, Libochovice env., 50°24'45"N 14°05'33"E).

Table 1. Trapped carrion beetles (*Nicrophorus* Fabricius, *Thanatophilus* Leach) taken during a 24 h period (exposed 29.-30.vi.2009, 12 a.m. – 12 a.m.) using pitfall traps (baited with freshly killed mouse (M1) and dead mouse after three days of decomposition (M3)) near Žabovřesky nad Ohří (Czech Republic, northern Bohemia, Libochovice env., 50°24'45"N 14°05'33"E).

druh / species	pohlaví / sex	blank	M 1	M 3
<i>N. germanicus</i> (Linnaeus, 1758)	♂	0	3	14
<i>N. germanicus</i> (Linnaeus, 1758)	♀	0	4	8
<i>N. vespillo</i> (Linnaeus, 1758)	♂	0	15	63
<i>N. vespillo</i> (Linnaeus, 1758)	♀	0	12	57
<i>N. interruptus</i> Stephens, 1830	♂	0	7	41
<i>N. interruptus</i> Stephens, 1830	♀	0	11	43
<i>N. sepultor</i> Charpentier, 1825	♂	0	4	28
<i>N. sepultor</i> Charpentier, 1825	♀	0	5	21
<i>T. rugosus</i> (Linnaeus, 1758)	♂	0	9	58
<i>T. rugosus</i> (Linnaeus, 1758)	♀	0	4	45
<i>T. sinuatus</i> (Fabricius, 1775)	♂	0	35	170
<i>T. sinuatus</i> (Fabricius, 1775)	♀	0	62	213

hrobaříky samotnými tak i kompetici mezi hrobaříky a jinými bezobratlými) (Novák 1964). Vysvětlení námi zjištěných rozdílů oproti literárním údajům může být víceméně trojí.

První možné vysvětlení spočívá ve vysoké druhové diverzitě a populační hustotě hrobaříků na lokalitě (vyskytuje se zde sedm z devíti našich druhů rodu *Nicrophorus*, většina druhů navíc ve vysokých populačních hustotách – Rýzlerová (2009)). Tento fakt může vést k posunu ekologických preferencí hrobaříků, kteří naletují na jakoukoli mršinu bez ohledu na její stáří. Tři dny rozkládající se mršina uvolňuje infochemikálie (látky, které nesou určitou informaci), které jsou intenzivnější i koncentrovanější a proto je atraktivnější než mršina čerstvě uhynulá.

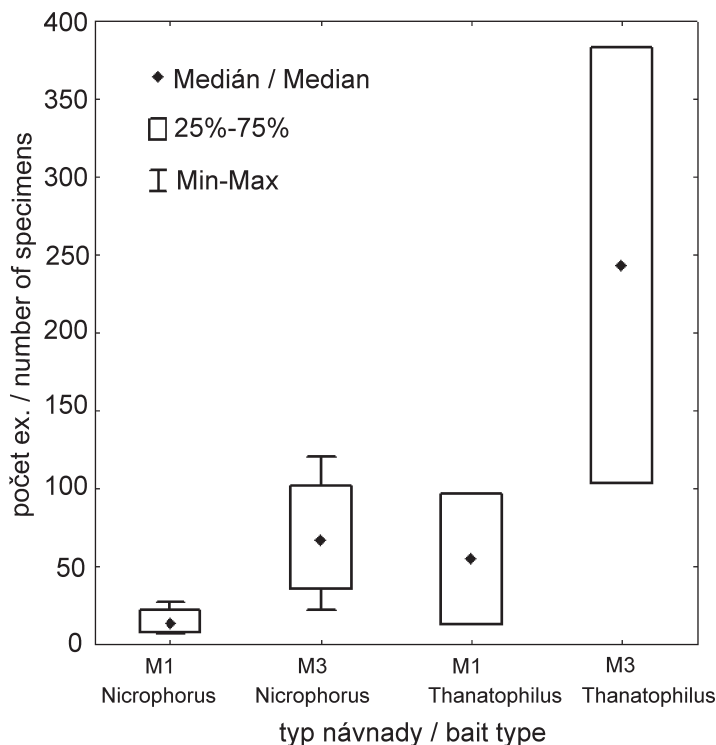
Druhé možné vysvětlení spočívá ve faktu, že mršina zvířete je v přírodě velmi rychle objevena nejen hrobaříky, ale i mnohými jinými bezobratlými včetně much, které na ní téměř vždy rychle nakladou vajíčka (Payne 1965, Payne et al. 1968, Grassberger & Frank 2004 nebo Byrd & Castner 2001). Tři dny staré mršiny, na kterých se nevyskytují mušičky se největší pravděpodobností v přírodě nenacházejí. Lze předpokládat, že mršina s výskytem vyššího počtu mušiček bude do jisté míry představovat kvalitativně horší zdroj pro vývoj potomstva. Proto hrobaříci budou preferovat mršiny, které nejsou obsazeny mušičkami nebo mršiny, kde je jejich počet na natolik malý, že larvy mohou být hrobaříky snadno odstraněny. Je tedy možné, že hrobaříci nevyhledávají mršinu podle jejího stáří, ale podle toho zda je či není obsazena kompetitory.

Poslední předpokládané vysvětlení se týká bionomie jednotlivých druhů hrobaříků ve vztahu k termínu pokusu. Hrobaříci vyhledávají mršiny jako potravní zdroj a také k rozmnožování. Na konci června se již tří ze čtyř zjištěných hrobaříků rozmnožují (Novák 1962), nicméně je možné, že se v tomto období také líhne první generace hrobaříků a čerstvě vylíhli jedinci vyhledávají mršiny pouze za účelem potravy. A nebo se samice starají o své potomstvo v kryptě a samci (včetně těch, které nenašli samičku) se pohybují v terénu. Hrobaříci druhu *N. germanicus* preferují mršiny o velikosti křečka a větší. V tomto případě je více než pravděpodobné, že výskyt hrobaříků na starších mršinách byl díky potravě (Novák 1964, Petruška 1968).

Tabulka 2. Statistické zpracování odchycených mrchožroutovitých brouků (druhy rodů *Nicrophorus* Fabricius a *Thanatophilus* Leach) do zemních padacích pastí s dvěma typy návnad v okolí obce Žabovřesky nad Ohří (Česká Republika, severní Čechy, Libochovice env., 50°24'45"N 14°05'33"E).

Table 2. Statistical analyses of carrion beetles (*Nicrophorus* Fabricius, *Thanatophilus* Leach) taken during 24 h (exposed 29.-30.vi.2009, 12 a.m. – 12 a.m.) using pitfall traps with two type of bait near Žabovřesky nad Ohří (Czech Republic, northern Bohemia, Libochovice env., 50°24'45"N 14°05'33"E).

druh / species	pohlaví / sex	χ^2 pohlaví / sex	χ^2 druhy / species	χ^2 stáří návnady / bait age
<i>N. germanicus</i>	♂	} 0,945	6,050	7,759
<i>N. germanicus</i>				
<i>N. vespillo</i>	♀	} 0,083		58,837
<i>N. vespillo</i>				
<i>N. interruptus</i>	♂	} 0,586		42,706
<i>N. interruptus</i>				
<i>N. sepultor</i>	♀	} 0,496		27,586
<i>N. sepultor</i>				
<i>T. rugosus</i>	♂	} 0,586		69,828
<i>T. rugosus</i>				
<i>T. sinuatus</i>	♀	} 2,860	170,408	
<i>T. sinuatus</i>				
$\chi^2_{df} (0,05)$		3,841	11,071	3,841
p		$p > 0,05$	$p > 0,05$	$p < 0,05$



Obr. 1. Odchycení mrchožroutovití brouci (*Nicrophorus* Fabricius, *Thanatophilus* Leach) během 24 hodin (odchyt 29.-30.VI.2009, poledne – poledne) do zemních padacích pastí s různě starými mršinami myši (M1 – myš čerstvě zabitá, M3 – myš tři dny mrtvá) v okolí Žabovřesky nad Ohří (Česká Republika, severní Čechy, Libochovice env., 50°24'45"N 14°05'33"E), grafické znázornění box plot, pohlaví jsou sečtena dohromady.

Fig. 1. Trapped carrion beetles (*Nicrophorus* Fabricius, *Thanatophilus* Leach) taken during a 24 h period (exposed 29.-30.vi.2009, 12 a.m. – 12 a.m.) using pitfall traps (baited with freshly killed mouse (M1) and dead mouse after three days of decomposition (M3)) near Žabovřesky nad Ohří (Czech Republic, northern Bohemia, Libochovice env., 50°24'45"N 14°05'33"E), box plot with both sexes combined.

Tato studie měla sloužit k ověření již publikovaných potravních preferencí mrchožroutovitých brouků, místo toho ale otevřela další zajímavé otázky týkající se chemické ekologie hrobaříků. V dalších terénních pokusech budeme testovat preference brouků na různě staré mršiny v závislosti na přítomnosti či nepřítomnosti muších larev během roku, převážně v květnu, kdy většina hrobaříků vyhledává mršiny za účelem rozmnožování (Novák 1962, Petruška 1968).

PODĚKOVÁNÍ. Rádi bychom poděkovali všem, kteří se fyzicky podíleli na tomto výzkumu. Zázemí při terénních pracích poskytla rodina Králových a jejich chalupa v Žabovřeskách, svou energii při rozmisťování a vybírání pastí přispěli mimo jiné i sourozenci Drožovi (Danka a Radek), dále pak Martin Kára, Kačka Rezková a Petr Šípek (všichni PŘFUK, Praha). Děkujeme také Janu Žďárkovi z Ústavu organické chemie a biochemie AV ČR (Praha) za konzultace a zajímavé postřehy k našemu výzkumu. Za pomoc se statistickým výpočty děkujeme Martině Hartové (ČZU, Praha) a za připomínky k textu Petru Kočárkovi (Přírodovědecká fakulta Ostravské univerzity, Ostrava). Tento projekt byl podpořen grantem IGA č. 200741110031.

LITERATURA

- BYRD J. H. & CASTNER J. L. (eds.) 2001: *Forensic entomology: the utility of arthropods in legal investigations*. CRC Press, Boca Raton, London, New York & Washington, 440 pp.
- DE JONG G. D. CHADWICK J. W. 1999: Decomposition and arthropod succession on exposed rabbit carrion during summer at high altitudes in Colorado, USA. *Journal of Medical Entomology*, 36: 838-845.
- GRASSBERGER M. & FRANK C. 2004: Initial study of arthropod succession on pig carrion in a central European urban habitat. *Journal of Medical Entomology*, 41: 511-523.
- JOHNSON M. D. 1974: Seasonal and microseral variations in the insect populations on carrion. *Americal Midland Naturalist*, 93: 79-90.
- KOČÁREK P. 2002: Diel activity patterns of carrion-visiting Coleoptera studied by time-sorting pitfall traps. *Biologia*, 57: 199-211.
- KOČÁREK P. 2003: Decomposition and Coleoptera succession on exposed carrion of small mammal in Opava, the Czech Republic. *European Journal of Soil Biology*, 39: 31-45.
- KOČÁREK P. & BENKŮ K. 1997: Výskyt a sezónní aktivita brouků čeledi Silphidae na Hlučínsku (Slezsko, Česká republika). *Časopis Slezského Muzea v Opavě, Serie A – Vědy Přírodní*, 46: 173-179.
- LIKOVSKÝ Z. 1967: Příspěvek k poznání fauny mršin (Insecta, Coleoptera). (Beitrag zur Kenntnis den Aasenfauna (Insecta, Coleoptera)). *Acta Musei Reginaehradecensis, Series A*, 8: 97-116 (in Czech, German abstr.).
- NOVÁK B. 1962: Příspěvek k faunistice a ekologii hrobaříků (Col. Silphidae). *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium*, 11: 263-300 (in Czech, Russian and German abstr.).
- NOVÁK B. 1964: Isolation als Ausschaltungsfaktor in den Phänomenen der Konkurrenz bei den Totengräbern (Col. Silphidae). *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium*, 16: 147-158.
- PAYNE J. A. 1965: A summer carrion study of the baby pig *Sus scrofa* L. *Ecology*, 46: 592-602.
- PAYNE J. A., KING E. W. & BEINHART G. 1968: Arthropod succession and decomposition of buried pigs. *Nature*, 219: 1180-1181.
- PECK S. B. 1982: The life history of the Japanese carrion beetle *Ptomascopus morio* and the origins of parental care in *Nicrophorus* (Coleoptera, Silphidae, Nicrophorini). *Psyche*, 89: 107-115.
- PECK S. B. & ANDERSON R. S. 1985: Taxonomy, phylogeny and biogeography of the carrion beetles of Latin America (Coleoptera: Silphidae). *Quaestiones Entomologicae*, 21: 247-317.
- PETRUŠKA F. 1964: Příspěvek k poznání pohyblivosti několika druhů brouků nalétávajících na mršiny (Col. Silphidae et Histeridae). (Beitrag zur Bewegungsaktivität einiger Aaskäfer-Arten (Col. Silphidae et Histeridae)). *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium*, 51: 159-189 (in Czech, German summary).
- PETRUŠKA F. 1968: Příspěvek k poznání pohyblivosti několika druhů brouků nalétávajících na mršiny (Col. Silphidae et Histeridae) (Beitrag zur Bewegungsaktivität einiger Aaskäfer-Arten (Col. Silphidae et Histeridae)). *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium*, 16: 159-187 (in Czech, German abstract).
- PUKOWSKI E. 1933: Ökologische Untersuchungen an *Nicrophorus* F. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 27: 518-586.
- RATCLIFFE B. C. 1980: A matter of taste or the natural history of carrion beetles. *University of Nebraska – Lincoln News Releases*, 59: 1-4.
- RATCLIFFE B. C. 1996: *The Carrion Beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska*. University of Nebraska State Museum, Lincoln, 100 pp.
- RŮŽIČKA J. 1993: Silphidae, pp. 119-123. In: JELÍNEK J. (ed.): Check-list of Czechoslovak insects IV. (Coleoptera). Seznam československých brouků. *Folia Heyrovskyana*, Suppl. 1: 3-172 (in English and Czech).
- RŮŽIČKA J. 2005: Icones Insectorum Europae Centralis. Coleoptera: Agyrtidae, Silphidae. *Folia Heyrovskyana, Ser. B*, 3: 1-9 (in English and Czech).
- RŮŽIČKA J. 2007: Fauna Europaea: Silphidae. In: ALONSO-ZARAZAGA M. A. & AUDISIO P. (eds.): *Fauna Europaea: Coleoptera, Beetles*. Fauna Europaea version 1.3, online on <http://www.faunaeur.org> (as of 15 July 2009).
- RÝZLEROVÁ I. 2009: *Ekologie nekrofágních brouků (Coleoptera) v otevřené krajině. (Ecology of carrion beetles (Coleoptera) in open landscape)*. Unpubl. diploma thesis, depos. in: Dept. Ecology, Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences in Prague, Praha, 90 + [2] + 15 pp (in Czech, English abstr.).

- SCOTT M. P. 1994: Competition with flies promotes communal breeding in the burying beetle, *Nicrophorus tomentosus*. *Behavior of Ecology and Sociobiology*, 26: 31-39.
- SCOTT M. P. 1998: The ecology and behavior of burying beetles. *Annual Review of Entomology*, 43: 595-618.
- SIKES D. S. 2005: Silphidae Latreille 1807, pp 288-296. In: BEUTEL R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds.): *Handbook of Zoology, Volume IV Arthropoda: Insecta, Part 38 Coleoptera, Beetles. Volume 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim)*. De Gruyter, Berlin, 632 pp.
- SIKES D. S. 2008: Carrion Beetles (Coleoptera: Silphidae), pp 749-758. In: CAPINERA J. L. (ed.): *Encyclopedia of Entomology, Second Edition*. Springer, London, 4346 pp.
- TABOR K. L., BREWSTER C. C. & FELL R. D. 2004: Analysis of the successional pattern of insects on carrion in southwest Virginia. *Journal of Medical Entomology*, 41: 785-795.
- TABOR K. L., FELL R. D. & BREWSTER C. C. 2005: Insect fauna visiting carrion in Southwest Virginia. *Forensic Science International*, 150: 73-80.
- TOLASZ R. (ed.) 2007: *Atlas podnebí Česka. (The Climate Atlas of the Czechia)*. Český hydrometeorologický ústav a Univerzita Palackého v Olomouci, Praha, 256 pp (in Czech, English title).
- ZVÁRA K. 2003: *Biostatistika*. Karolinum, Praha, 214 pp (in Czech).
- WILSON D. S. 1986: Adaptive indirect effects, pp. 437-444. In: DIAMOND J. & CASE T. J. (eds.): *Community Ecology*. Harper & Row, New York, 665 pp.