

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie



Šárka Mikátová

Vliv velikosti mršiny na sukcesi hmyzích společenstev

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Petr Šípek, Ph.D.

Praha, 2013

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 17. 05. 2013

Šárka Mikátová

Poděkování

Ráda bych poděkovala svým rodičům za podporu při studiu biologie, ačkoliv zajisté neočekávali, že se jejich geny budou ubírat právě tímto směrem. Dále můj dík patří školiteli Mgr. Petru Šípkovi Ph.D. a kolegovi Jakubu Kadlecovi za cenné rady a připomínky. V neposlední řadě také děkuji svému okolí za podporu a víru ve zdárné dokončení, jmenovitě Kateřině Kmecové za dodávání psychických sil a Anně Janské za pomoc při boji s počítačem.

Abstrakt

Cílem práce bylo posoudit vliv velikosti mršiny na sukcesi hmyzích společenstev na základě dříve publikovaných prací. Posouzení různých vlivů působících na mršině je z praktického hlediska důležité ve forenzních analýzách a k určení PMI (post morte interval). Nejčastějšími a nejvíce zkoumanými skupinami hmyzu na mršinách jsou dvoukřídlí (Diptera) a brouci (Coleoptera). Modelovým organismem je ve většině případů prase (*Sus scrofa*).

Rozklad malých mršin se liší od rozkladu mršin středních či velkých, což způsobuje odlišnou sukcesi hmyzu. Rozdíly mezi zkoumanými studii však není možné relevantně zhodnotit díky velkému množství faktorů ovlivňujících rozklad.

Klíčová slova: nekrobiontní hmyz, mršina, velikost těla, Diptera, Coleoptera

Abstract

The aim of this work was to assess the effect of carrion size on insect communities succession based on previously published studies. Assessment of various factors on carrion is important in forensic analysis and to determine the PMI (post morte interval). The most abundant and investigate groups of carrion insects are Diptera and Coleoptera. Model organism in most cases is a pig (*Sus scrofa* L).

Decomposition of small carrions varies from medium and large size carrion, which causes different succession of insects. Relevant judging of differences between studies is not possible because of many factors which affect carrion decomposition.

Key words: necrobiont insects, carrion, body size, Diptera, Coleoptera

Obsah

I Úvod.....	1
II Mršina jako potravní zdroj.....	2
II. 1 Ekologické niky.....	2
II. 2 Kompetice o zdroj.....	4
III Dekompozice mrtvého těla.....	5
III. 1 Rozkladné procesy	5
III. 2 Fáze rozkladu dle fyzického stavu	6
III. 3 Rozklad za absence hmyzu.....	11
IV Fauna kolonizující mršinu.....	13
IV. 1 Dvoukřídlí (Diptera).....	13
IV. 2 Brouci (Coleoptera).....	15
V Sukcese hmyzu	17
V. 1 Kolonizace pohřbených mršin.....	19
V. 2 Kolonizace ve vodním prostředí.....	20
VI Vliv velikosti mršiny na sukcesi hmyzu	21
VI. 1 Vliv velikosti na osidlování mršiny hmyzími společenstvy.....	24
VI. 2 Velikost mršiny a faktory ovlivňující sukcesi hmyzu	25
VI. 3 Fáze rozkladu a jejich trvání v závislosti na velikosti mršiny.....	27
VI. 4 Vliv velikosti mršiny na počet pozorovaných druhů.....	30
VII Diskuse	33
VIII Závěr.....	36
IX Seznam literatury	37

I Úvod

Každý z nás se ve svém životě setká se smrtí. A ať již se jedná o někoho blízkého, psa či kočku, nebo mrtvou srnku nalezenou na nedělním výletě, jedno mají společné. Ať chceme nebo ne, ať je nám to příjemné nebo není, vzejde z popela fénix, obrazně řečeno.

V dřívějších kulturách bylo běžné, že mrtví byli uctíváni. Těla byla odevzdána žvlům, popřípadě uchovávána pomocí mumifikace. Různé kultury, různá pohřbívání. Jedno je však jisté, a to, že vzejde nový život. Popel pohnojí, tělo nasytí mrchožrouty (s. 1.).

Není proto divu, že se lidé začali zabývat organismy na těle přebývajících či působícími na něj. Dalším krokem pak již byl vznik vlastních forenzních věd a určování doby uplynulé od smrti, tzv. post morte intervalu (PMI). V tomto odvětví se velmi dobře uplatňuje forenzní entomologie, tedy věda o hmyzu nalézajícím se na mrtvém těle a jeho aktivitě na něm.

Odtud je jen kousek k mé práci zabývající se hmyzem na mršině, konkrétně vlivem velikosti mršiny na sukcesi hmyzích společenstev. Nejde tu jen o mrtvoly lidské, výzkumy tomuto tématu se věnující využívají různé modelové organismy, z nichž nejdůležitějším je prase (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758). Ve své práci uvádím postupy rozkladu těla a okolnosti s tím související. Dále popisují nejdůležitější skupiny účastníci se kolonizace mršiny a v neposlední řadě se zabývám vlivem velikosti těla v souvislostech s hmyzími společenstvy. Tato práce nesleduje konkrétní druhy hmyzu, ale spíše trendy fungující ve zkoumaném prostředí.

II Mršina jako potravní zdroj

Mršiny jsou zdroj efemérní, tedy dočasný a dynamický, avšak nutričně bohatý (Horenstein and Linhares, 2011; Rozen et al., 2008). Tento zdroj je díky rozkladu časově a prostorově vymezen. Často vytváří vlastní mikroklima, vhodné pro vývoj nekrofágních organismů (Villet, 2011). Podobné vlastnosti má například hnůj, tlející dřevo, odpad, houby či výkaly (Payne, 1965).

II. 1 Ekologické niky

Mršiny jsou navštěvovány hmyzem z několika důvodů, z nichž nejdůležitější je využití kadaveru jako potravního zdroje. Dalšími důvody je například vyhledání úkrytu či místa pro rozmnožování. Vzhledem k limitovanosti tohoto zdroje a kompetici druhů o něj můžeme hmyz třídit do ekologických guild podle jejich trofických preferencí (Reed 1958; Miralbes 2002; Payne and Crossley 1966; Smith 1986 in Amendt et al. 2011), viz Obr. 1.

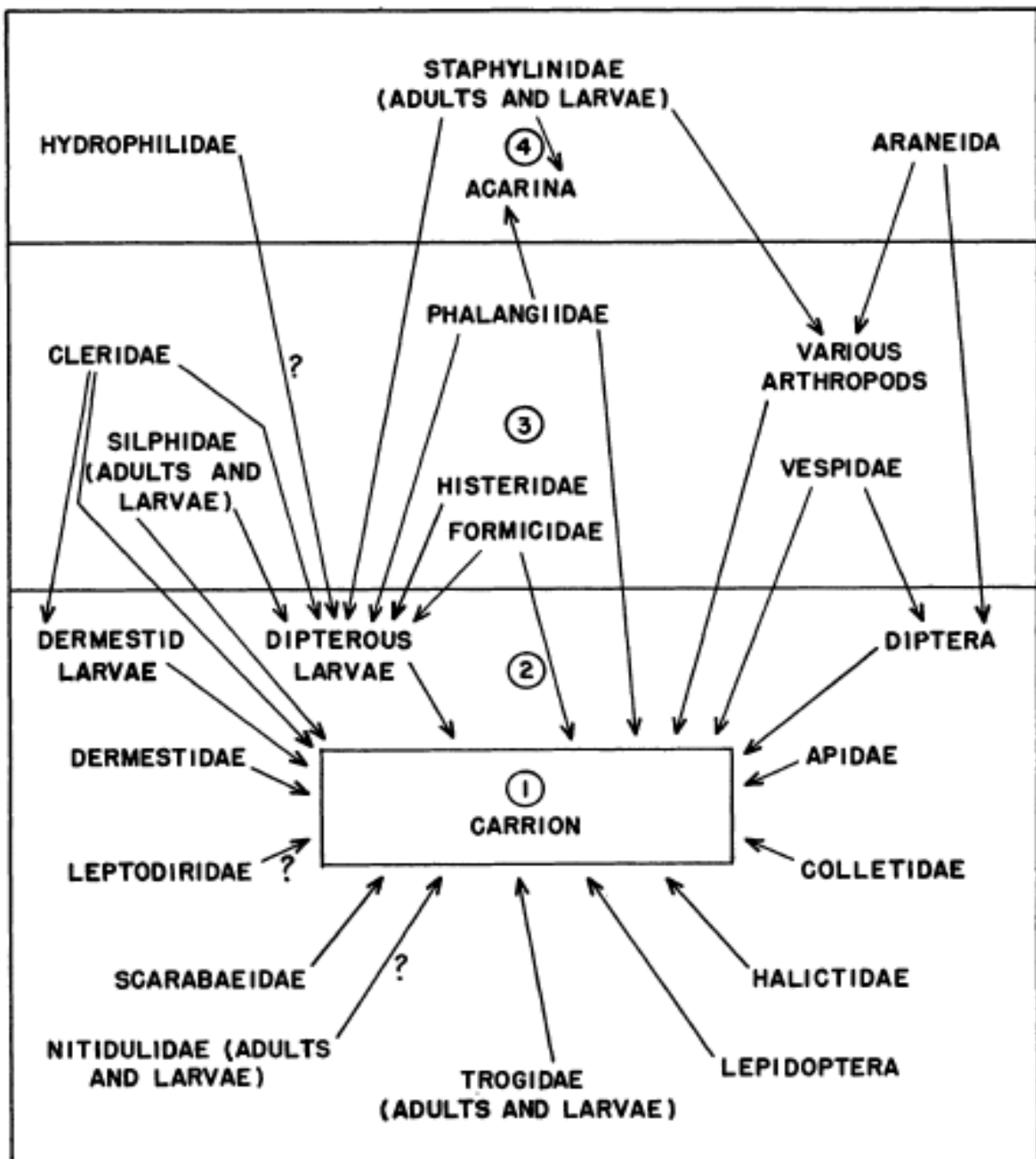
Nekrofágní druhy: Jako nekrofágy označujeme organismy, které se živí mrtvou tkání. Nekrofágní druhy můžeme rozlišit na několik skupin dle preferovaného stavu mrtvých tkání (Povolný, 1978). Vlastní nekrofágové se vyskytují na čerstvé mrtvole. Saprofágové jsou na mrtvole biochemicky aktivní. Dermatofágové osidlují mršinu již vysychající a keratofágové jsou na dehydratovaných zbytcích.

Parazité a predátoři: Živí se jinými živočichy na mršině. Primární nekrofágové se v pozdějších stádiích rozkladu můžou stát predátory (Smith, 1986 in Amendt et al., 2011).

Omnivorní (všežravé) druhy: Do této kategorie zahrnujeme hmyz, který není striktně nekrofágní, ale případný zdroj využije. Patří sem například vosy (Hymenoptera: Vespidae) a mravenci (Hymenoptera: Formicidae).

Adventivní (náhodné) druhy: Tyto druhy využívají mršinu jako rozšíření svého stanoviště, například někteří pavouci (Aranea), chvostokoci (Collembola) či housenky (Lepidoptera).

Obr. 1: Trofické vztahy na mršině dle Reeda (1958). Jednotlivé oblasti zahrnují potravní preference: vlastní mršina (1), nekrofágové (2), omnivoři (3) a predátoři (4).



II. 2 Kompetice o zdroj

Jak již bylo řečeno, mršina představuje velmi limitovaný zdroj. Koexistence řady druhů na něm závislých je umožněna například ekologickým rozložením potravních preferencí či časovou determinací. Jinou strategií je maximální omezení konkurenčních druhů. Existuje řada způsobů jak monopolizovat potravní zdroj, například agrese či predace (Miralbes, 2002). Další strategií je vylučování chemických látek, například amoniaku, což slouží k odpuzování jiných kompetitorů. Tento způsob používají larvy bzučivek (Diptera: Calliphoridae) (Heath, 1982). Zajímavý způsob eliminace konkurentů uplatňují například hrobařici (Coleoptera: Silphidae), kteří využívají foretických roztočů rodu *Poecilochirus* (Wilson, 1983). Tito roztoči požírají vejíčka či malé larvy dvoukřídlých. Vztah mezi hrobařikem a roztoči je v zásadě mutualistický, často koreluje i jejich vývoj (Athias-Binche et al. 1993; Springett 1968 in Scott 1998). Další varianta kompetičního boje, opět u hrobařiků se zakládá na zpracování a zahrabání malé mrtvolky do země v podobě potravní koule, která slouží k vývoji larev (Scott, 1998).

III Dekompozice mrtvého těla

Rozklad mršiny je kontinuální proces. Je také završením koloběhu hmoty v systému, tedy produkce (rostliny), primární a sekundární konzumace (býložravci a predátoři) a redukce (Begon et al., 1999; Kočárek, 2003; Povolný, 1979).

Rychlost dekompozice mršiny je ovlivněna řadou faktorů. Jedná se buď o vlastnosti mrtvého těla, nebo vnější vlivy. Mezi vlastnosti mrtvého těla můžeme zahrnout druh živočicha, stáří, velikost, pohlaví, zdravotní stav, příčinu smrti, míru ochlupení a další. Vnějšími vlivy pak jsou například teplota, vlhkost, přístup vzduchu, geografická lokace, zastínění, denní a roční doba, přítomnost bakterií, hmyzu nebo činnost člověka (Campobasso et al., 2001; Likovský, 1967; Payne, 1965; Schoenly and Reid, 1987).

III. 1 Rozkladné procesy

Ihned po smrti zvířete nastávají tzv. rozkladné procesy, které jsou definovány souhrou faktorů působících na mršinu. Dle těchto podmínek procesy dekompozice rozlišujeme jako hnilobu, saponifikaci či mumifikaci (viz. níže). Tyto procesy mohou probíhat samostatně, často však na mršině působí všechny tři. Po jejich ukončení nastává tlení, tedy rozklad posledních zbytků těla, jako jsou zuby, drápy nebo kosti s vazy (Likovský, 1967).

Hniloba: Hniloba je proces, kdy mrtvé tělo napadají bakterie jak z vnitřního, tak z vnějšího prostředí (Campobasso et al., 2001). Tento proces nastává při dostatečné vnitřní či okolní vlhkosti. Mršina je nafouklá díky plynům vznikajícím činností bakterií a z tělních otvorů díky tlaku těchto plynů vytéká hnilobná tekutina. Pokud je přítomna srst, v chomáčích odpadá. Tohoto procesu se účastní larvy dvoukřídlého hmyzu, které pomáhají narušit kůži. V posledním stádiu zůstanou jen odolné části, jako jsou drápy, zuby, kosti apod. (Likovský, 1967, Knobloch, 1958).

Saponifikace (zmýdelnatění): Saponifikace bývá také často nazývána přeměnou v mrtvolný vosk (adipocire). Dochází k ní tehdy, není-li porušena kůže mršiny a k tělu nemá přístup téměř žádný vzduch. Z měkkých částí těla vzniká mazlavá páchnoucí hmota, která postupně vysychá, až zbyde kostra potažená kůží. Saponifikace nastává primárně u podkožního tuku, posléze ve svalech a vnitřních orgánech (Knobloch, 1958; Likovský, 1967).

Mumifikace: V tomto procesu dochází k odstranění tekutin z kůže a tkání. Kůže stane pevnou a vrásčitou, často hnědého zabarvení (Gennard, 2007). Celková mumifikace probíhá za vysokých teplot, na suchých místech s prouděním vzduchu, je proto v našich podmínkách méně častá. K částečné mumifikaci dochází téměř u všech mršin v oblastech uší, hlavy, hřbetu těla a předních končetin (Likovský, 1967). Často bývají mumifikovány části svaloviny, vazy, kosti a kůže (Obenberger, 1953). Při rozmáčení mumifikovaných oblastí pokračuje rozklad jinými procesy.

III. 2 Fáze rozkladu dle fyzického stavu

Rozklad mršiny je kontinuální proces, probíhající dle určitého schématu. Pro zjednodušení popisu dekompozice došlo k rozdělení do jednotlivých, na sebe navazujících fází. Těchto rozdělení bylo v průběhu minulosti popsáno několik (Tab. 1).

Jednou z prvních vědeckých prací, vztahujících se k tomuto tématu je *La Faune des Cadavres* (Mégnin, 1894 in Miralbes, 2002). V této práci se dělí rozklad mršiny na osm sukcesních vln. Další rozdělení uvádí Fuller (1934) in Chapman and Sankey (1955), který dekompozici mršiny rozdělil do tří fází. Reed (1958) rozlišuje čtyři fáze rozkladu. Tyto fáze nazýváme fresh (čerstvá mršina), bloated (nadýmání), decay (hnití), dry (vysychání). Dělení rozkladu dle Reeda (1958) je využíváno nejčastěji a je podrobně popsáno níže. Čtyři fáze rozkladu uvádí i Abell et al. (1982) a (Jirón and Cartín, 1981), avšak odlišné. V prvním případě je tak pravděpodobně díky ektotermii modelového organismu. Ektotermní živočichy studoval i Cornaby (1974), který popsal rozklad bez jednotlivých fází. Rozklad dělený na pět fází uvádí Hewadikaram and Goff (1991) a Anderson and VanLaerhoven (1996). Obě dělení se zakládají na fázích rozkladu dle Reeda (1958), stejně tak dělení dle Payne (1965), který uvádí šest stádií rozkladu za účasti hmyzu (Obr. 2).

Tab. 1: Srovnání počtu a typu fázi rozkladů dle různých autorů

autor	modelový organismus	počet fází rozkladu	fáze rozkladu																			
			fresh body	decomposition commenced	fatty acids	caseous products	ammoniakal fermentation, black liquefaction	desiccation	extreme	debris	emphysematic	discoloration	primary infestation									
Mégnin (1894)	člověk	8	fresh body																			
Chapman, Sankey (1955) - dle Fuller (1934)	králik	3	fresh		liquefaction and disintegration																	
Reed (1958)	pes	4	fresh	bloated		decay														dry		
Payne (1965)	prase	6	fresh	bloated	active decay	advanced decay														dry	remains	
Cornaby (1974)	legnán zelený (<i>Iguana iguana</i>), legnán černý (<i>Cnemidophorus tigris</i>), ropucha okrová (<i>Bufo marinus</i>)	0																				
Jirón, Carlin (1981)	pes	4	discoloration	emphysematic		liquefaction															mummified	
Abell et al. (1982)	želva nádherná (<i>Trachemys scripta elegans</i>)	4	primary infestation	x	decay	liquefaction															dry	
Hewadikaram, Goff (1991)	prase	5	fresh	bloated		decay															postdecay	remains
Anderson, Vanlaerhoven (1996)	prase	5	fresh	bloated	active decay	advanced decay																dry/remains

Dělení rozkladu dle Reeda (1958):

Fresh stage (čerstvá mršina): Tato fáze nastává ihned po smrti zvířete a končí lehkým nadýmáním těla. Vnitřní teplota těla se snižuje a na mršinu nalétává první hmyz.

Bloated stage (nadýmání): Pro tuto fázi je charakteristická aktivita anaerobních bakterií, které způsobují nadýmání nejdříve břišní části zvířete, poté i zbytku těla. Jsou produkovány plyny, které způsobují hnilobný zápach. Mršina postupně bledne a zvyšuje se vnitřní teplota. V této fázi nastává velký a rychlý úbytek hmotnosti.

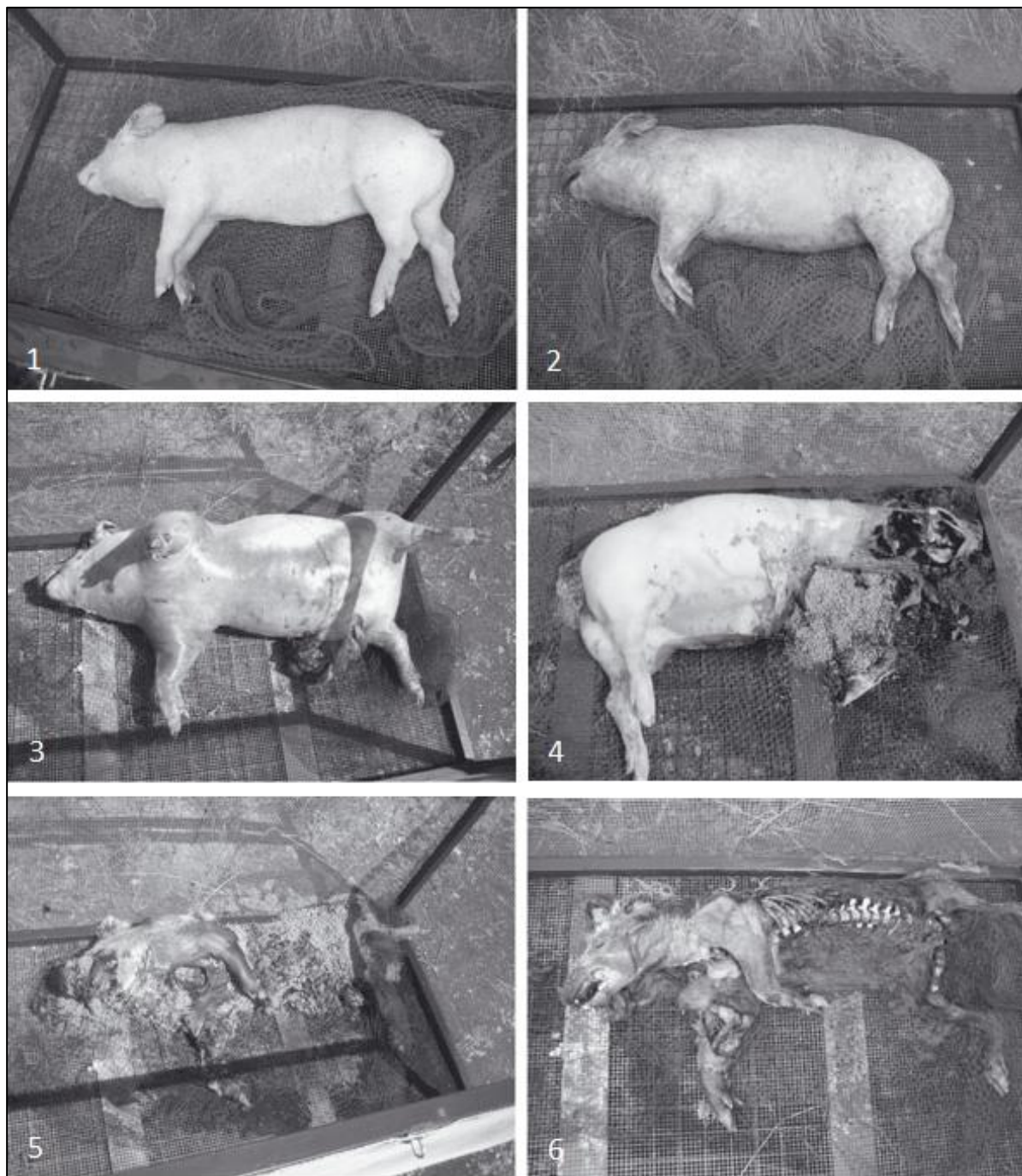
Decay stage (hnítí): Nastává po ukončení nadýmání a vypuštění plynů. Kůže mrtvolky je relativně suchá a proděravělá, začíná aerobní rozklad. Rozdíl teploty vnějšího a vnitřního prostředí dosahuje maxima. Fázi decay můžeme rozdělit na dvě etapy (Anderson and VanLaerhoven, 1996; Ortloff et al., 2012).

Active decay (aktivní hnítí): Mršina se vyznačuje nižším hnilobným zápachem a deflací kostry. Vnitřní teplota těla dosahuje maxima, tělo ztrácí nejvíce na hmotnosti.

Advance decay (pokročilé hnítí): Nastává dehydratace, pokožka se začíná oddělovat od orgánů a klesá vnitřní teplota těla. Úbytek hmotnosti je pomalejší než u active decay.

Dry stage (vysychání): Z mršiny zbývají kosti, chrupavka a kůže, vlhkost pochází z deště, rosy atp. Tělo již neláká téměř žádný hmyz, hnilobný zápach je pouze minimální. Tato fáze bývá občas označována i jako remains, v některé literatuře se však jako remains fáze označuje konečný rozklad po fázi dry (Payne, 1965).

Obr. 2: Dekompozice mrtvoly prasete (*Sus scrofa* L.) dle Anton et al. (2011). Stádia rozkladu fresh (1), bloated (2), active decay (3), advance decay (4), dry (5), remains (6).



Vzhledem ke kontinuitě procesu rozkladu nejsou přechody mezi jednotlivými fázemi ostře ohraničené. Díky odlišným preferencím hmyzu má však každá fáze charakteristické druhové složení (Payne, 1965; Amendt et al., 2011), viz Obr. 3 a 4.

Obr. 3: Distribuce hmyzu během jednotlivých fází rozkladu v létě (Reed, 1958)

Group (Adults) ^b	Stage ^c			
	Fresh	Bloated	Decay	Dry
Calliphoridae (G)	--xxxxxxxxxxxx	XXXXXXXXXXXXXX	XXXXXxxxx-----	-----
Formicidae (G)	-----xxxxxx	XXXXXXXXXXXXXX	XXXXXXXXXXXXXXXXXX	xxx-----
Muscidae (G)	-----xxx	xxxXXXXXXXXXXXX	XXXXXXXXxxxx---	---
Sphaeroceridae (G)	-----xxx	xxxXXXXXXXXXXXX	XXXXXXXXXXXXXX	XXXxxxxxx---
Silphidae ^d (S)	-----xx	xxxxXXXXXXXXXXXX	XXXXXXXXxxxx---	-----
Lepidoptera (G)	-----	XXXXXXXXXXXXXX	XXXXXXXXxxxxxx--	-----
Hymenoptera ^e (G)	-----	xxxXXXXXXXXXXXX	XXXXXXXXxxxxxx--	-----
Sarcophagidae (G)	-----	xxxxxxXXXXXXXXXX	XXXXXXXXXXXXXXXXXX	-----
Histeridae (G)	-----	xxxxxxXXXXXXXXXX	XXXXXXXXXXXXXXXXXX	-----
Staphylinidae (G)	-----	-xxxxxxXXXXXXXX	XXXXXXXXXXXXXXXXXX	-----
Phalangidae (G)	-----	-xxxxxxXXXXXXXX	XXXXXXXXxxxxxx---	-----
Piophilidae (G)	-----	-xxxxxxXXXXXXXX	XXXXXXXXxxxxxx---	-----
Araneae (G)	-----	-xxxxxxXXXXXXXX	XXXXXXXXxxxxxx---	-----
Sepsidae (G)	-----	-xxxxxxXXXXXXXX	XXXXXXXXxxxxxx---	-----
Phoridae (G)	-----	-xxxxxxXXXXXXXX	XXXXXXXXxxxxxx---	-----
Acarina (G)	-----	-----xx	xxxxXXXXXXXXXX	XXXXxxxxxx---
Nitidulidae (S)	---	-----x	xxxxXXXXXXXXXX	XXXXXXXXxxxxxx---
Cleridae (S)	---	-----	-----xxxxxx	XXXXXXXXxxxxxx---
<i>Dermestes caninus</i>	---	-----	-----xxxxxxxx	XXXXXXXXxxxxxx---
Trogidae (S)	---	---	-----xxxxxx	XXXXXXXXxxxxxx---

Obr. 4: Distribuce larev hmyzu během jednotlivých fází rozkladu v létě (Reed 1958)

Larvae	Stage			
	Fresh	Bloated	Decay	Dry
Calliphoridae	--xxXXXXXXXXXXXXXXxxxxx-----			
Muscidae		---xxxxXXXXXXXXXXXXXXxxxxx-----		
Nitidulidae			--xxXXXXXXXXXXXXXXxxx---	
Staphylinidae			--xxXXXXXXXXXXXXXXxxx---	
Silphidae			--xxXXXXXXXXxxxxxx---	
Dermestidae			---xXXXXXXXXxx-	
Trogidae			--xXXXXxx---	

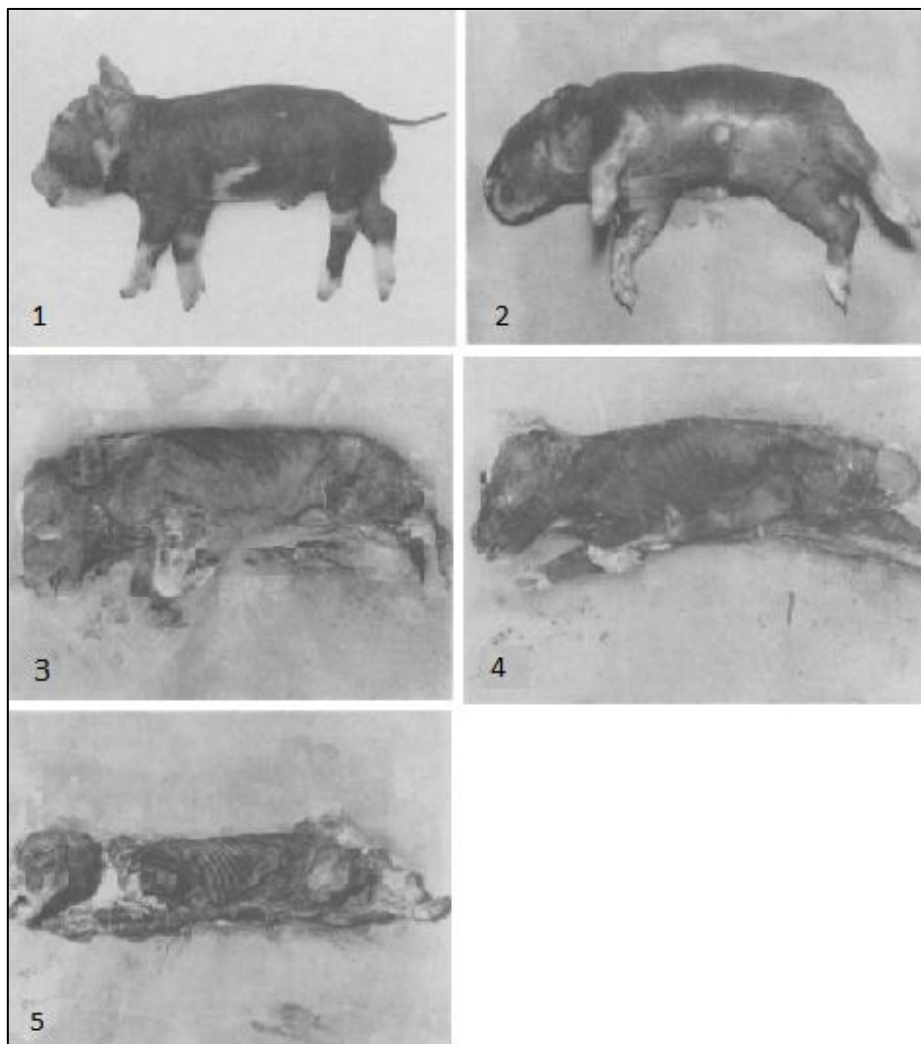
U malých mršin jako jsou myši a jiní hlodavci (Payne, 1965) nebo ještěrky a žáby (Cornaby, 1974) jsou jednotlivé fáze často obtížně rozpoznatelné kvůli rychlému postupu rozkladu v rámci dnů. Likovský (1967) tvrdí, že mršiny jako např. králík, s váhou do 1 kg podléhají rychlé mumifikaci.

III. 3 Rozklad za absence hmyzu

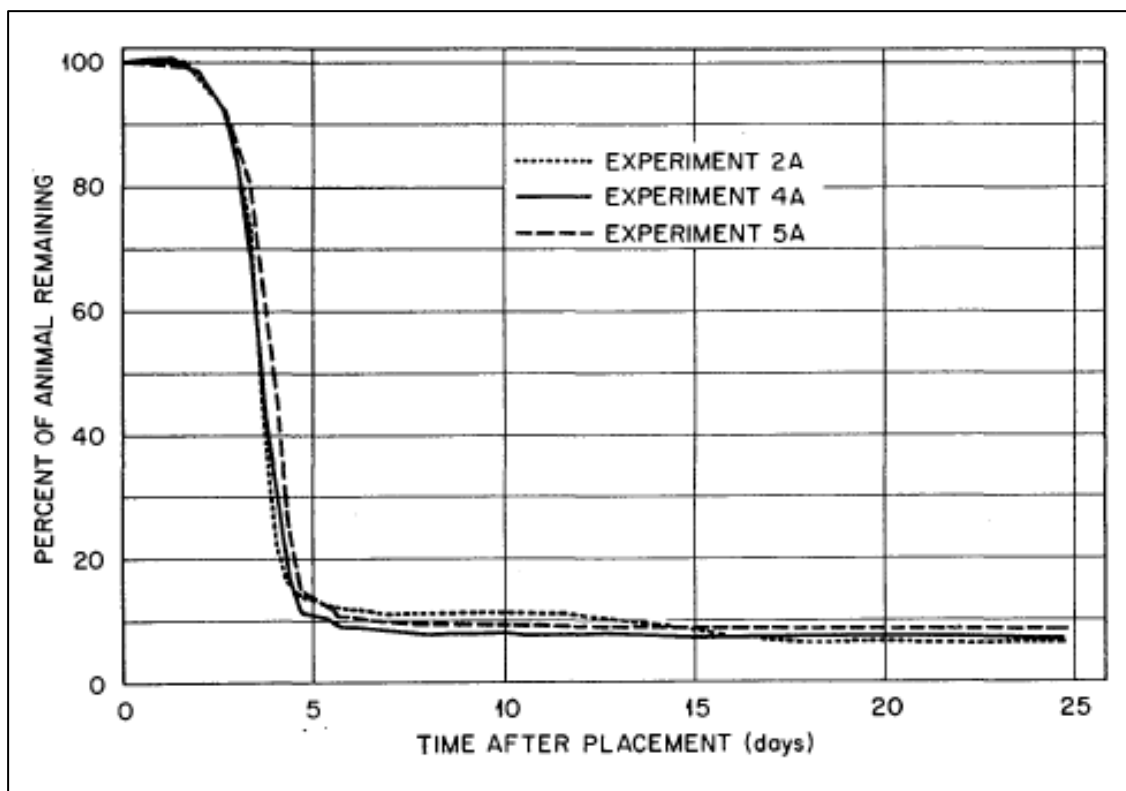
Mršina neosídlená hmyzem se rozkládá a vysušuje pomaleji (Kočárek, 2003; Obenberger, 1953; Payne, 1965), viz Obr. 6 a 7. Payne (1965) rozděluje dekompozici mršiny bez přítomnosti hmyzu do pěti fází (Obr. 5): fresh (čerstvá mršina), bloating and decomposition (nadýmání a zahnívání), flaccidity and dehydration (ochablost a dehydratace těla), mummy stage (mumifikaci), desiccation and disintegration (vysušení a rozklad). Abell et al. (1982) a Kočárek (2003) fáze rozkladu bez přítomnosti hmyzu nerozlišují.

Absence hmyzu na mrtvole způsobuje odlišný rozpad. Přítomnost hmyzu urychluje proces zkapalnění a rozkladu díky trávicím šťávám, mechanickému rozrušení těla a šíření bakterií (Fuller 1934 in Payne 1965).

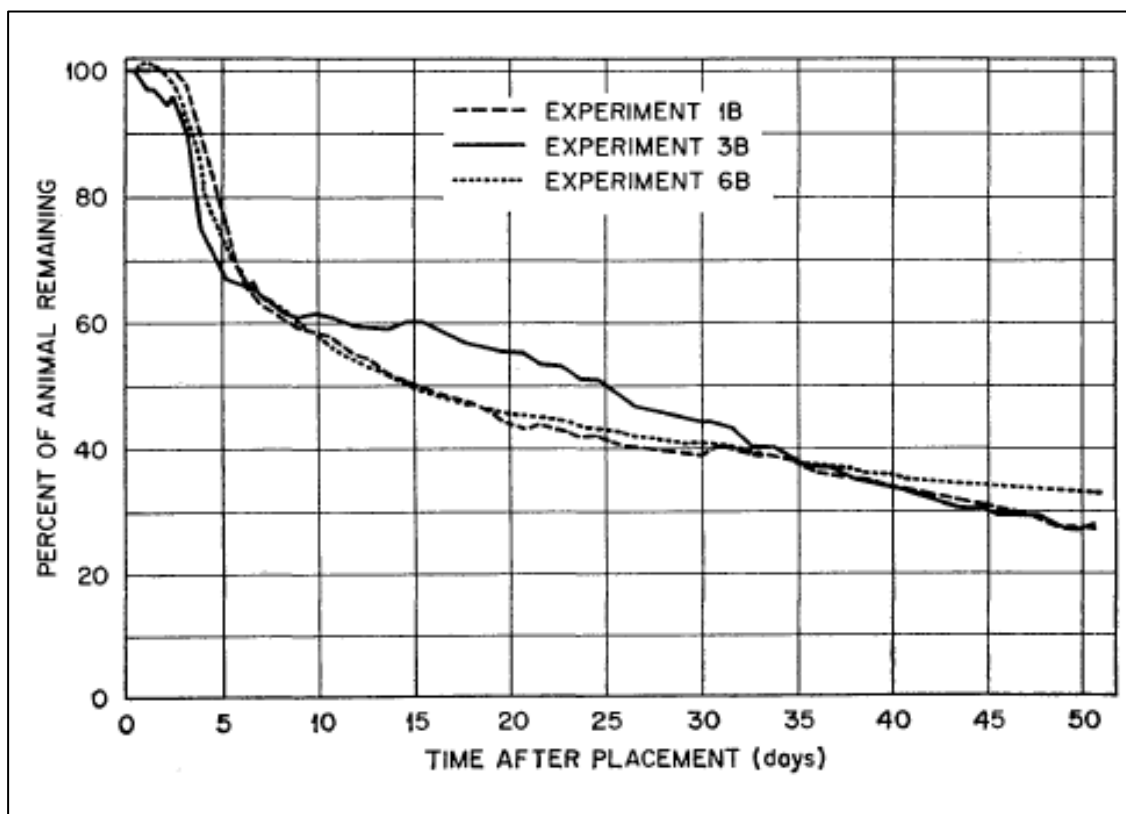
Obr. 5: Rozklad mrtvoly prasete (*Sus scrofa*) za absence hmyzu (Payne 1965). Fáze fresh (1), bloating and decomposition (2), flaccidity and dehydration (3), mummy (4) a desiccation and disintegration (5)



Obr. 6: Graf rozkladu mrtvoly prasete (*Sus scrofa*) za přítomnosti hmyzu (Payne, 1965)



Obr. 7: Graf rozkladu mrtvoly prasete (*Sus scrofa*) za absence hmyzu (Payne, 1965)



IV Fauna kolonizující mršinu

Mršiny jsou nutričně velmi bohatým a pro kolonizátory výhodným zdrojem. Z tohoto důvodu bývají často navštěvovány či osidlovány nejrůznějšími živočichy. Primární a nejpočetnější skupinou kolonizující mršinu je hmyz. Payne (1965) uvádí, že 78 % druhů nalezených na mrtvole prasete patří mezi členovce, z 522 nalezených druhů bylo 422 druhů hmyzu.

Mimo hmyz se na mršinách často vyskytují zástupci pavouků (Araneae), sekáčů (Opiliones) a roztočů (Acari). Reed (1958) pozoroval například želvy *Chelydra serpentina* (Linnaeus, 1758) a *Terrapene carolina* (Linnaeus, 1758), které se živily hmyzem na mršině. Payne, Crossley (1966) uvádí mezi návštěvníky mršiny mnohonožky (Diplopoda) a stonožky (Chilopoda). Dále pak plže (Gastropoda), u nichž však nebyla pozorována žádná trofická aktivita. Mezi další mrchožravé živočichy patří i někteří ptáci (Aves) či savci (Mammalia).

Nejvíce druhů navštěvujících mršiny patří do řádu dvoukřídlých (Diptera) a brouků (Coleoptera) (Payne, 1965; Amendt et al., 2011). Zástupci těchto skupin mají na rozklad mršiny největší vliv (Gill, 2005). Mršiny jsou však vítaným zdrojem potravy i pro jiné řády hmyzu. Často se zde vyskytují blanokřídlí (Hymenoptera), převážně mravenci (Formicidae) či vosy (Vespidae), vzácněji lumci (Ichneumonidae) či čmeláci (Bombidae). Mravenci (Hymenoptera: Formicidae) bývají pozorováni na mrtvolách poměrně často. V prvních fázích rozkladu aktivně požírají sliznice, při vyšším výskytu larev dvoukřídlých využívají spíše strategie predace (Povolný, 1979). Motýli (Lepidoptera) a vosy (Hymenoptera: Vespidae) mršiny navštěvují na krátkou dobu, ale opakovaně (Reed, 1958). Dále byli pozorováni škvoři (Dermaptera), srpice (Mecoptera), pisivky (Psocoptera), rovnokřídlí (Orthoptera), chvostokoci (Collembola), ploštice (Hemiptera), síťokřídlí (Neuroptera), v tropických podmínkách potom švábi (Blattodea), termity (Isoptera) a další (Payne and Crossley, 1966; Reed, 1958; Villet, 2011).

IV. 1 Dvoukřídlí (Diptera)

Nejvíce druhů hmyzu na mršinách spadá do řádu dvoukřídlých (Diptera). Zástupci tohoto řádu mají také největší abundanci jedinců. Dvoukřídlí jsou dominantní během fresh a bloated fáze rozkladu (Gill, 2005). Pro dvoukřídlé je mršina zdrojem bílkovin pro imaga a primární potravní zdroj pro jejich larvy (Gennard, 2007; Povolný, 1978). Ke kladení vajíček dochází ve dne, převážně v raných stádiích rozkladu v místech porušení kůže či v blízkosti tělních otvorů (Rodriguez and Bass, 1983). Larvy (tzv. strusky) se vyskytují na mršině v obrovských počtech, čímž tvoří největší skupinu reducentů. Rozrušení mršiny probíhá jak mechanicky (pomocí cephalofaingálního aparátu), tak chemicky, kdy dochází k mimostřevnímu enzymatickému trávení. V prvním instaru dochází převážně k chemické činnosti, v oblastech tělních otvorů, sliznic, atp. Tím se zároveň brání před patogenní mikroflórou. V instarech před kuklením dochází k migraci, kdy larvy většiny druhů much opouští mršinu. Následně se larva promění v pupárium, které je z počátku bílé a velmi měkké.

Po určité době, v závislosti na okolních podmínkách, pupárium ztvrdne a ztmavne a larva se pod kutikulou zakuklí. Vylíhlé imago má měkká a málo chitinizovaná křídla (Gennard, 2007; Povolný, 1979).

Vývoj dvoukřídlých je regulován různými faktory, především teplotou a vlhkostí. Aby mohl organismus prodělat další vývoj, musí akumulovat určité množství tepla vyjádřené jako efektivní suma teplot (Povolný, 1982).

Mezi nejčastější čeledi, které můžeme nalézt na mršinách, patří Calliphoridae (bzučivkovití), Sarcophagidae (masařkovití), Phoridae (hrbilkovití), Muscidae (mouchovití) a Piophilidae (sýrohloďkovití). Dále se zde vyskytují například Drosophilidae (octomilkovití), Psychodidae (koutulovití), Sphaeroceridae (mrvnatkovití), Heleomyzidae (lanýžkovití), Sepsidae (kmitalkovití) a řada dalších (Gennard, 2007; Gill, 2005; Payne and Crossley, 1966).

Calliphoridae (bzučivkovití): Calliphoridae jsou kosmopolitní čeledí, řada zástupců je nekrofágních a v případě nedostatku tohoto zdroje se živí výkaly či odpadem. Některé druhy mají synantropní tendence (Roháček and Ševčík, 2009). Životní cyklus obsahuje vajíčko, tři larvální stádia, stádium prepupy, kukly a dospělého jedince. Larvy se aktivně krmí na mršině, ve třetím stádiu se poté přesunují na místa kuklení, dál od zdroje potravy (Morris, 1991). Zástupci této čeledi jsou zpravidla prvními kolonizátory mršiny (Gennard, 2007). Jejich larvy se pak vyskytují především v bloated a decay fázi rozkladu. Calliphoridae jsou velmi plodní a larvy se rychle vyvíjí, díky čemuž je jejich kompetice s jiným hmyzem velmi úspěšná, především na malých mršinách (Denno and Cothran, 1976 in Gill, 2005). Reed (1958) uvádí, že připadá až 8,8 samic na jednoho samce.

Sarcophagidae (masařkovití): Larvy mnoha druhů z této čeledi se živí na rozkládajících se mršinách. Jiní zástupci pak jsou parazity bezobratlých či obratlovců, u kterých produkují myiáze (Borror et al. 1989 in Gill 2005). V teplých temperátních a tropických oblastech jsou Sarcophagidae primárními kolonizátory mršin (Payne, 1965). Sarcophagidae mají nižší počet larev než Calliphoridae nebo Muscidae, konkurenční tlak je snižován kratším a rychlejším životním cyklem. (Denno and Cothran 1976 in Gill 2005). Sarcophagidae jsou ovoviviparní či viviparní, samice kladou na mršinu první instar larvy, která tak může okamžitě využívat potravní zdroj (Gennard, 2007; Roháček and Ševčík, 2009). Většinou se vyvíjí na malých mršinách, jako jsou šneci, hmyz či malí obratlovci (Roháček and Ševčík, 2009).

Phoridae (hrbilkovití): Tato čeleď se na mršině vyskytuje až v pozdějších stádiích rozkladu, kde je pozorována na zbytcích těla a okolní zemi. Hrbilkovití jsou velmi aktivní skupinou dvoukřídlých, dospělci jsou schopní „běhu a skákání“ (Gennard, 2007). Larvy většiny druhů jsou predátoři nebo paraziti, dále se zde vyskytují parazitoidi jiného hmyzu, saprofágové a nekrofágové (Barták and Kubík, 2005). Disney (1994) této čeledi připisuje úlohu největší masy rozkladačů u pohřbených mršin. U těl exponovaných tuto úlohu zastávají Calliphoridae.

Muscidae (mouchovití): Zástupci čeledi Muscidae jsou velmi často synantropní druhy, kromě mršin se často vyskytují i na výkalech (Reed, 1958). Dospělí jedinci preferují spíše chráněná

stanoviště, jako jsou lesy. Mršina je zdrojem potravy i vhodným místem k rozmnožování, převážně během decay fáze. Dospělci se často živí nektarem, rostlinnými šťávami nebo na rozkládajícím se organickém materiálu. Některé druhy jsou dravé či krevsající. Larvy čeledi Muscidae mají různé potravní preference, většina je saprofágní, avšak ve třetím instaru se stanou částečnými či obligátními predátory. Vodní larvy jsou dravci (Barták and Kubík, 2005; Roháček and Ševčík, 2009).

Piophilidae (sýrohlodkovití): Piophilidae se vyskytují na rozkládajících se mršinách, kostech, výkalech, v blízkosti kanalizace apod. Larvy preferují exponované mršiny v pozdějších stádiích rozkladu. Mohou se však vyskytovat i na jiném organickém rozkládajícím se materiálu nebo na houbách, některé sají krev na mláďatech ptáků (Barták and Kubík, 2005; Roháček and Ševčík, 2009).

IV. 2 Brouci (Coleoptera)

Brouci jsou druhým nejdůležitějším řádem nacházejícím se na mršinách. Reed (1958) uvádí, že brouci a dvoukřídlí soupeří o dominanci v rané decay fázi, zatímco pozdní decay a dry fázi dominují převážně brouci. Mršiny jsou pro ně zdrojem potravním, pro některé druhy pak slouží k rozmnožování.

Nejčastějšími čeleděmi jsou například Silphidae (mrchožroutovití), Histeridae (mršníkovití), Staphylinidae (drabčíkovití), Cleridae (pestrokrovečnickovití), Dermestidae (kožojedovití), Nitidulidae (lesknáčkovití), Hydrophilidae (vodomilovití), Geotrupidae (chrobákovití) a Trogidae. Dále můžeme pozorovat zástupce čeledi Tenebrionidae (potemníkovití), Carabidae (střevlíkovití), Scarabaeidae (vrubounovití) a další (Payne and Crossley, 1966).

Silphidae (mrchožroutovití): Zástupci čeledi Silphidae navštěvují mršinu po celou dobu rozkladu (Payne, 1965). Tuto čeleď můžeme rozdělit na čtyři skupiny dle potravních preferencí (Šustek, 1981). První skupinou jsou původní predátoři, dále existují druhy pantofágní, živící se drobnými živočichy (členovci apod.) či jejich mrtvolkami, druhy fytofágní a druhy nekrofágní. U nekrofágních druhů obývají mršinu či její okolí jak dospělci, tak larvy, je zde silná, i vnitrodruhová kompetice o zdroj. Některé rody mrchožroutovitých, např. *Thanatophilus* Leach, 1815 a *Necrodes* Leach, 1815 se živí nekrofágně po celý život, jiné (*Nicrophorus* Fabricius, 1775) jsou nekrofágní jako larvy, dospělí jedinci jsou částečně karnivorní a požírají larvy much či mravence (Reed 1958; Payne and King 1970 in Gill 2005). Zástupci rodu *Nicrophorus* často zahrabávají malé mršiny do země, což slouží jako potravní zdroj jejich larvám. Je zde vyvinutá péče o potomstvo (Reed, 1958).

Histeridae (mršníkovití): Tito brouci se mimo mršiny vyskytují na výkalech, starých houbách, vytékající šťávě stromů, ve hnízdech či i mravenců. Dospělci i larvy požírají larvy brouků a dvoukřídlých (Hůrka, 2005; Reed, 1958; Watson and Dalwitz, 2003).

Staphylinidae (drabčíkovití): Drabčíkovití vyhledávají rozkládající se hmotu, hnůj, houby apod. Někteří se vyskytují například i na květech (Hůrka, 2005). Jsou nejčastějšími predátory na mršinách, kde se živí jiným hmyzem, převážně larvami (Tantawi et al. 1996 in Gill 2005)

a mravenci (Balduf 1935 in Reed 1958), avšak některé druhy jsou převážně saprofágní (Kočárek, 2003).

Cleridae (pestrokrovečnickovití): Většina pestrokrovečnickovitých jsou predátoři (Reed 1958; Payne and King 1970 in Gill 2005), některé druhy však požírají i odumřelé rostliny či živočichy (Hůrka, 2005). Dravě se živí jak larvy, tak dospělci. Mezi mrchožravé zástupce patří rod *Necrobia* Olivier, 1795. Tito brouci se vyskytují především na vysušených částech těla spolu s čeleděmi Dermestidae a Nitidulidae.

Dermestidae (kožojedovití): Brouci z čeledi Dermestidae jsou významnými škůdci skladišť, sbírek atp. (Háva, 2011). Nacházejí se na mršině většinou až v pozdějších fázích rozkladu, když se přestávají krmít larvy dvoukřídlých. Larvy kožojedovitých se živí především kostmi, kůží, vlasy, peřím (Reed 1958; Payne and King 1970 in Gill 2005; Háva 2011), či larvami jiných druhů hmyzu (Háva, 2011). Dospělí jedinci se živí na živočišných zbytcích, některé druhy můžeme nalézt i na květenstvích rostlin, zejména miříkovitých (Háva, 2011).

Nitidulidae (lesknáčkovití): Nitidulidae se nacházejí na květech, rozkládajícím se ovoci, kvasící míze stromů, houbách a mršinách (Borror et al. 1989 in Gill 2005; Hůrka 2005). Larvy i dospělci se na mršině krmí, převážně na vlhkých oblastech těla (Payne and King 1970 in Gill 2005).

Hydrophilidae (vodomilovití): Většina druhů této čeledi je vodních, některé druhy se však vyskytují na efemérních stanovištích, jako je například trus či hnůj. Dospělci se živí rozkládajícím se materiálem, larvy jsou dravé, živí se larvami dvoukřídlých (Reed, 1958; Watson and Dalwitz, 2003).

Geotrupidae (chrobákovití): Geotrupidae se nacházejí převážně na mršinách (Reed, 1958), rozkládajících se houbách a hnoji (Gill, 2005; Hůrka, 2005). Chrobákovití si vytváří z mršiny potravní kouli pro larvy, kterou zahrabávají pod zem. Larvy jsou často nalézány v blízkosti mršiny (Reed, 1958).

Trogidae: Trogidae nejsou draví, živí se převážně suššími částmi mrtvoly, jako je kůže, vlasy či peří, kosti (Watson and Dalwitz, 2003). Vajíčka kladou do blízkosti potravního zdroje (Hůrka, 2005)

V Sukcese hmyzu

Sukcesí hmyzu na mršinách rozumíme chronologický sled osidlování, kdy je různý hmyz přitahován v určitých fázích rozkladu. (Amendt et al., 2011; Obenberger, 1953; Valdes-Perezgasga et al., 2010). Tento postup je natolik charakteristický, že bývá využíván v kriminalistice k určení času od smrti, tzv. post morte interval (Povolný, 1982). Aktivita jednotlivých skupin je ovlivněna podmínkami panujícími na i okolo mršiny. Sukcese je též ovlivněna tím, zda mrtvé tělo leží na povrchu země, či zda je zahrabáno (Gennard, 2007). V případě mršiny pod zemí se osidlování hmyzem liší i podle hloubky zakopání. Zde potom můžeme pozorovat i jiné druhy hmyzu, kteří indikují dlouhé trvání rozkladu (Obenberger, 1953; Povolný, 1978). Gennard (2007) cituje tzv. Casper's dictum (Casperův výrok), tedy že při stejné teplotě odpovídá tělo ležící na vzduchu jeden týden (měsíc) tělu ležícímu ve vodě dva týdny (měsíce) nebo tělu pohřbenému osm týdnů (měsíců).

U mrtvého těla ležícího na zemi lze pozorovat, že kůže a srst na spodní straně těla je vlhká, v případě krvácení nasáklá krví a stejně tak i půda pod ní. Zde často dochází k primárnímu vniku hmyzu, popřípadě v oblasti slabin, břicha a tělních otvorů (Obenberger, 1953). Pod rozkládající se mršinou se dočasně mění půdní fauna (edafon) a částečně mizí druhy běžně se zde nacházející, například roztoči (Acari), hmyzenky (Protura), roupice (Enchytraeidae), žížaly (Lumbricidae), chvostokoci (Collembola), mravenci (Formicidae) apod. (Povolný, 1978).

Hmyz bývá primárními kolonizátory mršiny, díky citlivým smyslům, zejména čichu (Povolný, 1978). Jako první na mrtvé tělo nalétávají zástupci dvoukřídlých, zatímco brouci kolonizují mršinu až v pozdějších fázích rozkladu (Obenberger, 1953; Velásquez, 2008). Rozklad probíhá víceméně dle stejného vzoru sukcese hmyzu, jednotlivé fáze rozkladu nejsou pevnými hranicemi při výskytu čeledí. Druhové spektrum je zásadně ovlivněno geografickou lokací (Anton et al. 2011) a sezónní distribucí hmyzu (Gennard, 2007), viz Obr. 8. Reed (1958) uvádí, že díky vysoké aktivitě hmyzu probíhá nejrychlejší dekompozice v létě. Některé druhy však mají svá maxima i v chladnějších obdobích. Zde uvedená dekompozice je popisována na základě studií volně ležících mršin.

Obr. 8: Sezónní distribuce dvoukřídlých na mršině (Gennard, 2007)

Family	Genus	Season
Calliphoridae	<i>Calliphora</i>	Spring, autumn
	<i>Lucilia</i>	Summer
	<i>Phormia</i>	Summer
	<i>Pollenia</i>	Summer
	<i>Melinda</i>	Summer
	<i>Cynomya</i>	Summer
Sarcophagidae		Summer
Rhinophoridae		Summer
Tachinidae		Summer
Fanniidae	<i>Fannia</i>	Spring, summer, autumn
Muscidae	<i>Azelia</i>	Summer
	<i>Hydrotaea (Ophyra)</i>	Spring, autumn
	<i>Muscina</i>	Summer
	<i>Musca</i>	Summer
	<i>Pyrellia</i>	Summer
	<i>Phorbia</i>	Summer
Anthomyiidae	<i>Paregle</i>	Summer
	<i>Anthomyia</i>	Summer
	<i>Fucellia</i>	Summer
		Summer
Platystomatidae		Summer
Dryomyzidae		Summer, autumn
Heleomyzidae		Summer, autumn
Piophilidae		Spring, summer, autumn
Carnidae	<i>Meoneura</i>	Spring, summer
Milichiidae		Spring, summer
Agromyzidae		Spring, autumn
Chloropidae		Summer
Clusiidae		Spring

Modified from Dear (1978), with permission of the Amateur Entomologists' Society.

Na počátku rozkladu, tedy ve fresh fázi (čerstvá mršina), je mršina charakterizována přítomností dvoukřídlých (Ortloff et al., 2012). Nachází se zde především zástupci čeledi Calliphoridae, Sarcophagidae a Muscidae (Reed, 1958; Valdes-Perezgasga et al., 2010). Ortloff et al. (2012) uvádí počátky kladení vajíček. Ty jsou situovány do oblastí tělních otvorů, především dutiny ústní a nosní. Zde klade hojně druh *Lucilia sericata* (Meigen, 1826) z čeledi Calliphoridae, který je často primárním kolonizátorem mršin. Pokud fresh fáze trvá déle, mohou se již líhnout larvy prvního instaru a taktéž dochází k druhé vlně kladení, do oblastí chráněných před osvětlením (Ortloff et al., 2012). V literatuře bývá zmíněna přítomnost mravenců (Hymenoptera: Formicidae) (Bonacci et al., 2011), není však pro rozklad určující.

Ve fázi bloated (nadýmání) stále dochází ke kladení dvoukřídlého hmyzu. Dále se vyvíjejí larvy druhého a třetího instaru (Ortloff et al., 2012). Dalšími zástupci dvoukřídlých v této fázi jsou dospělci čeledi Piophilidae (Valdes-Perezgasga et al., 2010). Na mršinu nalétávají Staphylinidae (Ortloff et al., 2012) a Cleridae (Valdes-Perezgasga et al., 2010), kteří se živí larvami dvoukřídlých. Pod mršinou se mohou vyskytovat švábi (Blattodea) a Dermestidae (Valdes-Perezgasga et al., 2010). Reed (1958) uvádí přítomnost řádu Lepidoptera a čeledi Sphaeroceridae a Histeridae.

Active decay stage (aktivní hnití) je charakterizována vysokou aktivitou larev dvoukřídlého hmyzu a jejich velkou abundancí. Na mršině se nachází vysoký počet jedinců čeledi Fanniidae a dochází ke snížení počtu dospělců čeledi Calliphoridae. Staphylinidae zvyšují svou

aktivitu a na mršině se objevují Histeridae (Ortloff et al., 2012). Valdes-Perezgasga et al. (2010) popisuje výskyt pokračující výskyt čeledí Cleridae a Dermestidae, na mršině zůstávají švábi (Blattodea) a škvoři (Dermaptera).

Ve fázi advance decay (pokročilé hnití) se zvyšuje hustota dvoukřídlých čeledi Faniidae. Larvy čeledi Calliphoridae jsou zpravidla ve druhém či třetím instaru, opouštějí mršinu a hledají vhodný úkryt pro kuklení (Ortloff et al., 2012). Objevují se larvy čeledi Phiophilidae. Počet jedinců čeledí Cleridae a Dermestidae se zvyšuje. Taktéž mravenci se vyskytují v hojném počtu (Valdes-Perezgasga et al., 2010).

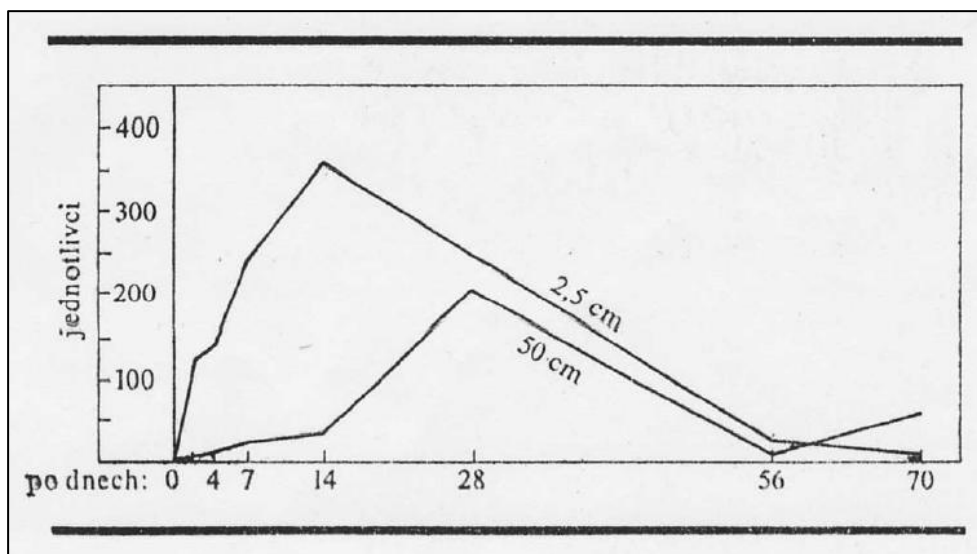
Z dalších významných čeledí se v decay fázi vyskytují Nitidulidae, Phiophilidae apod. (Reed, 1958). Decay fáze je obdobím s největším počtem druhů hmyzu (Payne, 1965a).

Poslední fáze, dry (vysychání) nebo remains (zbytky) se vyznačuje nízkou abundancí larev dvoukřídlých, které migrují z dosahu mršiny. Míží i Staphylinidae, Cleridae, Dermestidae, Formicidae, Trogidae atd., kteří přichází o svůj potravní zdroj (Ortloff et al., 2012; Reed, 1958; Valdes-Perezgasga et al., 2010).

V. 1 Kolonizace pohřbených mršin

Volně ležící mršiny jsou dobře přístupným zdrojem, a tudíž jsou také rychle využívány. Mršiny, které jsou například v zemi, popřípadě ve vodě jsou limitovány špatnou dostupností (Gennard, 2007). Taktéž nedojde k zaklazení hmyzem. Podstatná je i hloubka půdy, v jaké se mršina nachází (Pastula and Merritt, 2013; Povolný, 1978). I malý pokryv půdy kolonizaci zpožďuje. Povolný (1978) uvádí, že do hloubky 20 cm pronikají imaga čeledí Muscidae a Helomyzidae. Do hloubky 30-50 cm pronikají Phoridae a Sphaeroceridae. Tenkou vrstvou půdy pronikne většina druhů živorodých much, jejich larvy tuto vrstvu dokážou překonat. Oviparní dvoukřídlí kladou na obnažené části mršin. Vývoj dvoukřídlých je v půdě značně zpomalen, tedy i mršina se rozkládá pomaleji (Povolný, 1978). Pastula, Merritt (2013) popisují sukcesi hmyzu na prasatech pohřbených 30 a 60 cm hluboko. U mršin pohřbených 30 cm do půdy nastala kolonizace po pěti dnech, kdy se objevila *Neobellieria bullata* (Parker, 1916) (Diptera: Sarcophagidae) a *Hydrotaea* Robineau-Desvoidy, 1830 (Diptera: Muscidae). Později se objevili další zástupci Calliphorid a Phorid. U druhé skupiny prasat šlo o pomalejší nástup, kdy se první kolonizátoři objevily až sedmý den. Jednalo se o zástupce *Megaselia scalaris* (Loew, 1866) (Diptera: Phoridae) a *Hydrotaea* sp. (Diptera: Muscidae). Přítomnost larev brouků – predátorů (např. Histeridae) dokazuje druhotné zahrabání mršiny. Tito brouci kladou až za přítomnosti vyššího počtu larev Dipter (Povolný, 1978). Obenberger (1953) uvádí jako signifikantní u pohřbené lidské mrtvoly čeleď Nitidulidae, kdy rod *Rhizophagus* Herbst, 1793 dokazuje dlouhou přítomnost mrtvého lidského těla v půdě, minimálně rok. Tyto údaje opět mohou sloužit k určení PMI.

Obr. 9: Graf vývoje množství hmyzu na mršině v hloubce 2,5 a 50 cm půdy (Povolný, 1978)



V. 2 Kolonizace ve vodním prostředí

Kolonizace mršiny ve vodním prostředí probíhá odlišně. Mimo obvyklého rozdělení dekompozice zde nastává jedna fáze navíc, tzv. floating decay stage (plovoucí fáze), tedy fáze, kdy tělo vyplave na hladinu (Gennard, 2007). Do této doby je mršina kolonizována pouze larvami pakomárů (Diptera: Chironomidae) a vodními plži. Rychlost rozkladu ve vodě je při stejné teplotě nižší než u vystavených mrtvol na souši. Rozdíly jsou způsobeny tím, že tělo ve vodě ztrácí dvakrát rychleji vnitřní teplotu. Oproti mršinám v zemi rozklad ve vodě probíhá rychleji (Gennard, 2007).

Tomberlin, Adler (1998) prováděli výzkum kolonizace hmyzu na mrtvých krysách *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758), které byly umístěny do nádob s vodou či bez vody. Rozklad těl vystavených na zemi v zimě a v létě a rozklad ve vodě během léta odpovídal rozkladu prasete dle Payne (1967), avšak zimní rozklad krysích mršin se od běžného schématu lišil. Rozklad těl vystavených na zemi byl dvakrát rychlejší než rozklad těl ve vodě.

VI Vliv velikosti mršiny na sukcesi hmyzu

Mršina je prostorově i nutričně omezený zdroj (Villet, 2011). Prostor se stává limitujícím faktorem v případě přílišného fyzického nahloučení. Aby nedošlo k jeho vyčerpání, dochází ke konkurenčnímu boji pomocí různých strategií (Begon et al., 1999). Velikost zdroje je tedy velmi důležitým faktorem ovlivňujícím biotu na mršině, druhou diverzitu a abundanci.

K rozkladovým studiím jsou využívány různé velikosti a druhy zvířat. Nejčastěji využívanými modely jsou prasata (Anton et al., 2011; Hewadikaram and Goff, 1991; Payne, 1965; Payne and Crossley, 1966 a další), dále pak myši (Kasper et al., 2012; Moretti et al., 2008), potkani a krysy (Moretti et al., 2008; Tomberlin and Adler, 1998), psi (Jirón and Cartín, 1981; Reed, 1958), morčata (Bornemissza, 1957), ještěrky a žáby (Cornaby, 1974), želvy (Abell et al., 1982), králíci (Chapman and Sankey, 1955; Shi et al., 2009) a lidi (Rodriguez and Bass, 1983). Prasata představují kvůli snadné dostupnosti nejčastější modelový organismus, není obtížné získat zvířata s obdobnou hmotností a velikostí. Kůže prasat je řídká chlupatá a má podobné vlastnosti jako lidská, tudíž se jedná o spolehlivý model pro testování lidského rozkladu a zjišťování PMI (Gill, 2005).

Vliv velikosti je jedním z faktorů ovlivňujících rozklad (Payne, 1965). Studie zabývající se tímto tématem můžeme rozdělit do dvou skupin. Tou první jsou vědecké práce bez prokázaného vlivu velikosti (Hewadikaram and Goff, 1991; Kuusela and Hanski, 1982). Druhá skupina obsahuje studie, které určitý vliv velikosti potvrdily.

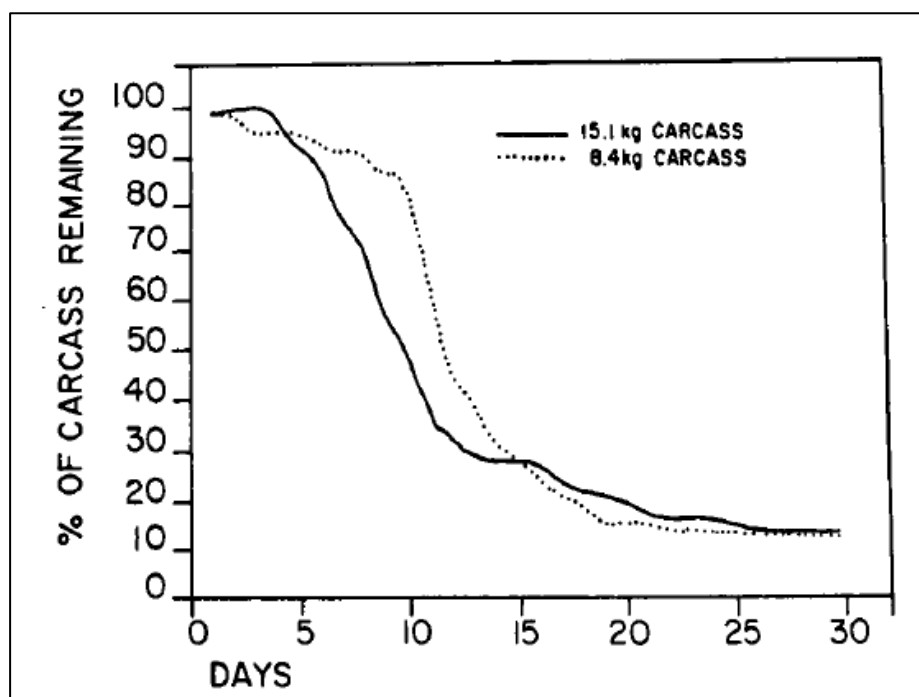
Řada autorů neprokázala vliv velikosti mršiny na sukcesi hmyzích společenstev. Povolný (1982) tvrdí, že velikost ani hmotnost mršiny není při rozkladu rozhodující, podstatné je především množství bzučivek (Calliphoridae), které se na rozkladu podílí. Vzor rozkladu je potom stejný i u různě velkých mršin. Obenberger (1953) popisuje dekompozici mršiny a sukcesi hmyzu na mrtvole zajíce. Zmiňuje, že v případě že by šlo o mrtvolu lidskou, proces rozkladu a nástupu nekrofilního hmyzu by byl obdobný. Rozdíl by byl pouze díky oblečení, které hmyz mírně pozastaví v rozrušování těla.

Kuusela and Hanski (1982) popisuje kolonizaci hmyzu na pěti druzích mršin (viz níže) a játrech tura domácího. Modelovými organismy byli plotice obecná *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) o váze 55 a 80 g, drozd kvíčala (*Turdus pilaris* Linnaeus, 1758) o váze 102 g, drozd zpěvný (*Turdus philomelos* Brehm, 1831) o váze 50 g a norník rudý *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) o váze 27 g. Kravská játra vážila 40 g. Pokus byl rozdělen na dvě části. V jedné šlo o odchyt dospělých dvoukřídlých, ve druhé se pěstovaly larvy. V této studii nebyl nalezen výrazný rozdíl v počtu druhů a jedinců dospělého hmyzu na různě velkých mršinách. Případné rozdíly byly přisuzovány odlišné ekologii vystavených druhů. Byla však nalezena pozitivní korelace mezi velikostí mršiny a počtem larev dvoukřídlých.

Hewadikaram and Goff (1991) použili jako modelové organismy dvě prasata o váze 8,4 a 15,1 kg. Zkoumali vliv velikosti těla na dobu rozkladu, složení fauny a postup sukcese. Průběh

dekompozice klasifikovali do těchto fází: fresh, bloated, decay, postdecay a remains. Postup sukcese hmyzu byl na obou prasatech v obdobný a nelišil se zásadně od jiných studií. Na větším praseti bylo pozorováno více dospělých jedinců dvoukřídlých, což také způsobilo výrazný rozdíl v počtu larev na obou mršinách. To může být částečně vysvětleno i tím, že kladení bylo u větší mršiny pozorováno již první den pokusu, u menší až druhý den, oboje ovšem ve fresh fázi. Rozdíl trvání jednotlivých fází byl patrný především u decay a postdecay fáze, kdy se větší prase rozkládalo rychleji (Obr. 10), což bylo způsobeno větší abundancí larev much. Fáze fresh trvala u obou mršin stejně dlouho (den 1. - 2.), bloated fáze byla u menší mršiny delší (den 2. -5.) než u větší (den 2. -3.). Decay fáze byla u menší mršiny opět delší (den 5. -12.) než u větší (den 3. -9.). Ve fázi postdecay se rozklad začal srovnávat (menší: den 12. -16., větší: den 9. -14.), fáze remains trvala do konce rozložení těl. Rozklad většího prasete tedy probíhal rychleji, s větším počtem hmyzu, jedinců i druhů.

Obr. 10: Rozklad prasete v závislosti na váze těla (8,4 a 15,1 kg) dle Hewadikaram, Goff (1991)



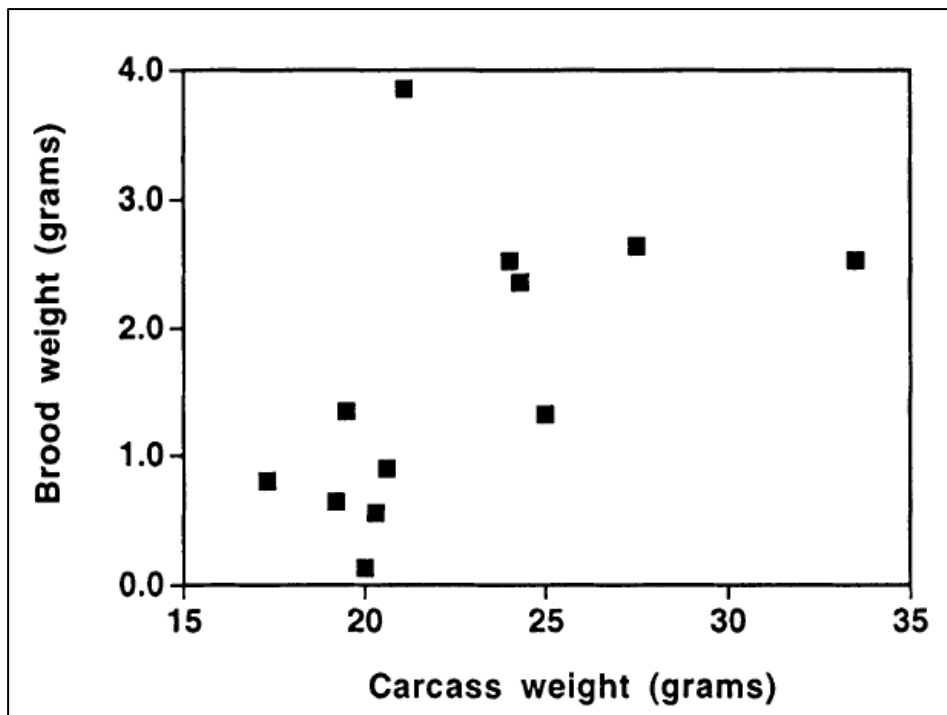
K opačným výsledkům došli autoři, kteří studovali potravní preference jednotlivých druhů hmyzích kolonizátorů a jejich kompetiční schopnosti.

Denno, Cothran (1975) porovnávali potravní preference vybraných druhů čeledi Sarcophagidae a Calliphoridae. Obě skupiny patří mezi pionýrské kolonizátory mršin. Bylo zjištěno, že Sarcophagidae upřednostňují malé mršiny a v konkurenčním boji jsou úspěšní. Některé druhy čeledi Calliphoridae preferují mršiny malé, některé druhy velké. Konkurenční tlak je snižován rozdílným obdobím výskytu a nástupem druhů na mršinu. Druhy ultrapionýrské - *Lucilia sericata* (Meigen, 1826) a *Eucalliphora lilaea* (Walker, 1849) nalétávají spíše na malé mršiny, druhy

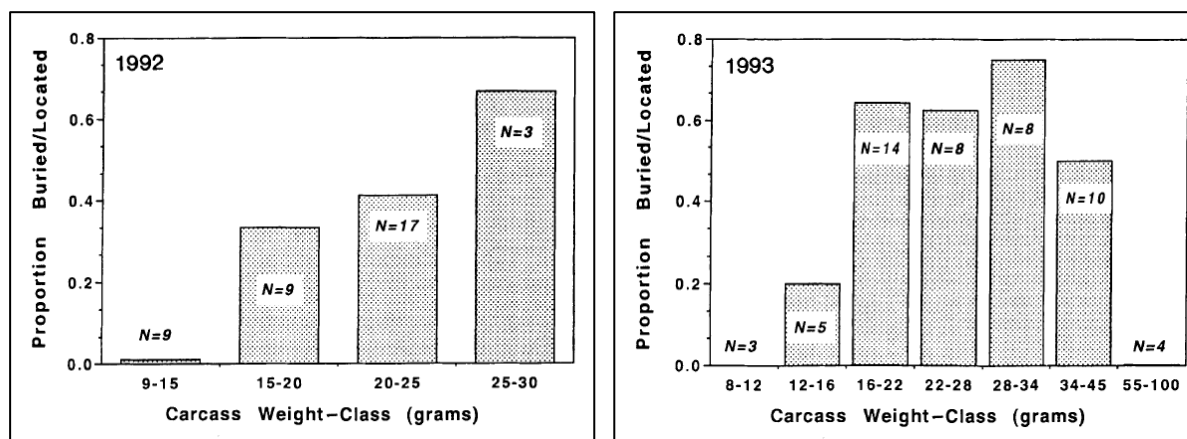
kolonizující mršinu v pozdějších fázích rozkladu - *Phormia regina* (Meigen, 1826) a *Cochliomyia macellaria* (Fabricius, 1775) vyhledávají spíše těla velká.

Mezi často zkoumané fenomény patří pohřbívání mrtvých těl hrobaříky rodu *Nicrophorus* (Coleoptera: Silphidae). K tomuto jevu dochází za účelem snížení kompetice. Hrobařící mršinu zahrabou a vytvoří z ní potravní kouli pro své larvy. Preferovány jsou menší mrtvolky, kvůli snadnějšímu vytvoření koule, rychlejšímu zahrabání a nižší konkurenci z čeledi dvoukřídých (Trumbo, 1992). Milne and Milne (1976) uvádí, že hrobařící pohřbívají mršiny do váhy 100 g. Trumbo (1992) prováděl pokusy na různě velkých mršinách, přičemž hrobařící pohřbívali i mršiny okolo 200 g, avšak menší mršiny byly pohřbívány častěji. V případě zahrabání většího těla se zvyšuje pravděpodobnost odchovu více larev (Smith and Heese, 1995; Trumbo, 1992), viz Obr. 11. Počet larev však není neomezený, u různých druhů rodu *Nicrophorus* se liší. Smith and Heese (1995) zkoumali preference mršin u hrobařícíka *N. investigator* Zetterstedt, 1824. Optimální rozmezí velikosti těla mršiny (hlodavce) bylo 16-55 g (Obr. 12). Mršiny s hmotností pod 16 g byly brouky zřídka osidlovány a nedocházelo zde k reprodukčnímu chování. Scott (1998) popisuje rozdílné preference velikostí těl u různých druhů hrobařících (*Nicrophorus* sp.).

Obr. 11: Graf závislosti hmotnosti 10 dní starého potomstva hrobařícíka *Nicrophorus investigator* na váze mršiny (Smith and Heese, 1995)



Obr. 12: Preference velikostních kategorií mršiny u druhu *Nicrophorus investigator*, vyjádřený poměrem využitých a nevyužitých návnad (Smith and Heese, 1995)



VI. 1 Vliv velikostí na osidlování mršiny hmyzími společenstvy

Trend sukcese hmyzu se na různě velkých mršinách může lišit. Pro srovnání prací 20 autorů (tab. 2 – viz příloha) jsem rozdělila mršiny dle velikosti do tří kategorií: malá mršina je vymezena zhruba do hmotnosti 0,5 kg, středně velká mršina se pohybuje v rozptylu 0,5-5 kg a velká mršina je od 5 kg výše. Srovnávána byla přítomnost či absence 35 čeledí řádu Diptera, 20 čeledí řádu Coleoptera a 4 čeledí řádu Hymenoptera. Případná pozorování jiných řádů jsou v tabulce zaznamenána také.

Napříč všemi kategoriemi velikostí byly pozorovány některé čeledi všech tří řádů. U řádu Diptera se ve všech kategoriích nacházelo 12 čeledí (Anthomyidae, Calliphoridae, Drosophilidae, Fanniidae, Muscidae, Otitidae, Phoridae, Piophilidae, Sarcophagidae, Sepsidae, Sphaerocidae a Syrphidae). Nejčastějšími kolonizátory byli Calliphoridae, Muscidae a Sarcophagidae. Čeď Micropezidae byla pozorována pouze v kategoriích malá (Cornaby, 1974; Moretti et al., 2008; Velásquez, 2008) a středně velká mršina (Abell et al., 1982), zatímco čeď Piophilidae kolonizovala středně velké (Abell et al., 1982; Jirón and Cartín, 1981; Payne, 1965b) a velké mršiny (Matuszewski et al., 2008 a další - viz tab. 2). Také čeď Tachinidae byla pozorována pouze v kategoriích středně velká (Payne, 1965) a velká mršina (Anderson and VanLaerhoven, 1996; Anton et al., 2011). Některé čeledi obsahují pouze jeden či dva údaje, nelze tedy vyvozovat závěry o jejich preferencích.

Ve všech velikostních kategoriích bylo u řádu Coleoptera pozorováno 9 čeledí (Cleridae, Dermestidae, Histeridae, Leioidae, Nitidulidae, Scarabaeidae, Silphidae, Staphylinidae a Trogidae). Čeď Carabidae se nacházela pouze u kategorií malá (Kočárek 2003) a velká mršina (Anderson and VanLaerhoven, 1996 a další, viz tab. 2 - příloha). U ostatních čeledí bylo pozorováno málo vzorků.

U řádu Hymenoptera byly údaje ze studií řazeny do čtyř čeledí (Apidae, Braconidae, Formicidae, Vespidae), druhy sem nepatřící byly řazeny do kolonky jiné Hymenoptera. Čeďe

Apidae, Formicidae a Vespidae byly pozorovány u všech kategorií velikosti, Braconidae se nacházeli pouze na středně velkých (Abell et al., 1982) a velkých mršínách (Anton et al., 2011; Bonacci et al., 2011).

Dále byli na mršínách pozorováni zástupci osmi řádů (Orthoptera, Neuroptera, Isoptera, Psocoptera, Lepidoptera, Hemiptera, Dermaptera a Blattodea, viz tab. 2 - příloha). Trend preference určité velikosti zde díky nízkému počtu údajů nebyl pozorován.

VI. 2 Velikost mršiny a faktory ovlivňující sukcesi hmyzu

Velikost mršiny může mít vliv na některé faktory ovlivňující sukcesi hmyzu, jako jsou například přítomnost či absence fází rozkladu, trend sukcese hmyzích společenstev, kompetice mezi druhy či forma rozkladu. V tabulce č. 3 jsou srovnány práce 21 autorů. Tyto práce se zabývaly sukcesí hmyzu a rozkladem těla, nejsou zde zahrnuty práce koncipované pro určité druhy či čeledi. Rozdělení do velikostních kategorií je stejné jako u předchozí kapitoly: malá mršina je vymezena zhruba do hmotnosti 0,5 kg, středně velká mršina se pohybuje v rozptylu 0,5-5 kg a velká mršina je od 5 kg výše.

Sled nástupu hmyzích společenstev na mršině je charakteristický a závislý na fyzickém stavu mršiny, tedy na jednotlivých fázích dekompozice (Amendt et al., 2011; Payne, 1965). Fáze rozkladu byly rozeznávány u studií na středně velkých a velkých mršínách (viz tab. 4), mimo práce (De Jong and Chadwick, 1999), kde však není uváděna ani absence fází rozkladu. Mrtvolky malých živočichů podléhají často dekompozici bez vyznačených fází rozkladu (Cornaby, 1974; Payne, 1965). Cornaby (1974) na mršínách obojživelníků a plazů, jednotlivá stádia rozkladu nepozoroval. Absenci dekompozičních stádií na malých mršínách uvádí i Payne (1965). Velásquez (2008) jednotlivá stádia rozkladu na potkanech o hmotnosti 0,5 kg nepopisuje, avšak nepotvrzuje jejich absenci.

Dalším kritériem ovlivňujícím rozklad je rozlišení primárních kolonizátorů. Různé čeledi dvoukřídlých byly primárními kolonizátory na téměř všech mršínách mimo práce Kočárek (2003), kde byli zkoumáni pouze brouci. Payne (1965) a Moretti et al (2008) na malých mršínách trend sukcese neuvádí. Dále byli pozorováni v první fázi rozkladu blanokřídli, převážně mravenci (Formicidae), méně sršňovití (Vespidae). Nejvíce byli blanokřídli pozorováni na mršínách patřících do skupiny středně velkých mršin. V této skupině zmiňují mravence jako primární kolonizátory Jirón and Cartín (1981), De Jong and Chadwick (1999) a Shi et al. (2009), sršňovité pozorovali Payne (1965) a Shi et al. (2009). Dále byli mravenci pozorováni u malých mršin (Cornaby, 1974) i velkých mršin (Anderson and VanLaerhoven, 1996; Bonacci et al., 2011).

Primární kolonizátoři jsou důležitým faktorem v rámci rozkladu především u malých mršin (Moretti et al., 2008b). V případě kolonizace malé mršiny brouky, především hrobaříky r. *Nicrophorus* (Silphidae), může dojít k jejímu pohřbení (Smith and Heese, 1995). (Matuszewski et al., 2008) zmiňuje u hrobaříků preferenci menších mršin. Srovnávané práce s velkými a středními mršinami

pohřbívání neuvádějí. Mezi malými mršinami byl tento trend patrně omezen díky metodice některých prací, kdy byly mršiny umístěny v klecích či nádobách (Kočárek, 2003; Moretti et al., 2008; Velásquez, 2008). Cornaby (1974) uvádí částečné pohřbívání mršin mravenci a vrubounovitými (Coleoptera: Scarabaeidae).

Poslední srovnávanou kategorií byla přítomnost mumifikace na mršině. Tento fyzický stav nastává místo běžných fází rozkladu (Jirón and Cartín, 1981), je pro hmyz omezující a nutričně méně výhodný. Likovský (1967) uvádí rychlou mumifikaci mršin do 1 kg. Mezi srovnávanými studii potvrdili mumifikaci malých mršin pouze Kočárek (2003) a Moretti et al. (2008). Jirón and Cartín (1981) popisuje mumifikaci jako konečné stádium rozkladu 8kg psa. U velkých mršin uvádí (Grassberger and Frank, 2004) mumifikované části kůže prasete. Ostatní studie mumifikaci nezmiňují.

Tab. 3: Srovnání vlivu velikosti mršiny v závislosti na faktorech ovlivňujících sukcesii hmyzu

velikostní kategorie	autor	modelový organismus	hmotnost	fáze rozkladu	prvními kolonizátoři	pohřbívání	mumifikace	sukcesní vzhled
malá mršina (cca do 200-500 g)	Kočárek (2003)	počkan (<i>Rattus norvegicus</i>)	70-80 g	ano	x	x	ano	x
	Cornaby (1974)	leguan saleri (<i>Iguana iguana</i>), leguan čerý (<i>Crocodora similis</i>), ropucha obovská (<i>Bufo marinus</i>)	61-303 g	ne	Diptera, Hymenoptera, Formicidae	částečně (Scarabaeidae, Formicidae)	ne	ano
	Velásquez (2008)	počkan (<i>Rattus norvegicus</i>)	300 g	x	Diptera	x	ne	ano
	Moretti et al. (2008)	mys domácí (<i>Mus musculus</i>) počkan (<i>Rattus norvegicus</i>)	x	ano	x	x	ano	
	Pygne (1965)	čechek bílonový (<i>Protophyta heteropus</i>), mys domácí (<i>Mus musculus</i>), ryjské krtkočasy (<i>Galeria brevicornis</i>), čechek bavlnkový (<i>Sigmodesmopsis</i>), španělk východní (<i>Zonitoides stratus</i>)	x	ne	x	x	ne	x
	Abell et al. (1982)	žába nádherná (<i>Triturus cristatus</i>)	1 kg	ano	Diptera	ne	ne	ano
	Pygne (1965)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	1-1,4 kg	ano	Diptera, Hymenoptera, Vespidae	ne	ne	ano
	De Jong and Chadwick (1999)	králík divoký (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	1,15-2,02 kg	x	Diptera, Hymenoptera, Formicidae	ne	ne	ano
	Shu et al. (2009)	králík divoký (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	2,25-2,45 kg	ano	Diptera, Hymenoptera, Formicidae, Vespidae	ne	ne	ano
	Jirón and Cartín (1981)	pes (<i>Canis lupus familiaris</i>)	x	ano	Diptera, Hymenoptera, Formicidae	ne	ano	ano
středně velká mršina (cca 0,5-5 kg)	Hewadikaram and Gott (1991)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	8,4 a 15,1	ano	Diptera	ne	ne	ano
	Chin et al. (2011)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	10 kg	ano	Diptera	ne	ne	ano
	Oldorf et al. (2012)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	15 kg	ano	Diptera	ne	ne	ano
	Manuszewski et al. (2008)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	21, 34, 47 kg	ano	Diptera	ne	ne	ano
	Anderson and Vanl. aethoven (1996)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	22 kg	ano	Diptera, Hymenoptera, Formicidae	ne	ne	ano
	Valdes-Perezassasa et al. (2010)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	22 kg	ano	Diptera	ne	ne	ano
	Ahnon et al. (2011)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	25 kg	ano	Diptera	ne	ne	ano
	Bonacci et al. (2011)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	25 kg	ano	Diptera, Hymenoptera, Formicidae	ne	ne	ano
	Grisales et al. (2010)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	25 kg	ano	Diptera	ne	ne	ano
	Grassberger and Frank (2004)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	37 a 44 kg	ano	Diptera	ne	ano	ano
velká mršina (cca 5 kg+)	Wang et al. (2009)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	32-67 kg	ano	Diptera	ne	ne	ano
	Rodriguez and Bass (1983)	dovčik (<i>Homo sapiens sapiens</i>)	(dospělý)	ano	Diptera	ne	ne	ano

VI. 3 Fáze rozkladu a jejich trvání v závislosti na velikosti mršiny

Řada prací studujících sukcesi hmyzu na mršinách nerozlišuje jednotlivé fáze rozkladu, či neuvádí jejich dobu trvání, což poněkud ztěžuje porovnání zkoumaného jevu. Autoři některých studií uvádí, že se větší mrtvola rozkládá v zásadě déle (Villet, 2011), ovšem velikost není nejdůležitějším faktorem (Matuszewski et al., 2008b). Většina prací byla prováděna v podmínkách, které se zásadně lišily, což výrazně ztěžuje vzájemné porovnání (viz tab. 4).

Rodriguez, Bass (1983) ve své práci použili čtyři lidské mrtvoly. Průměrná váha dospělého člověka se pohybuje okolo 60-70 kg, tato těla jsou tedy největšími modelovými organismy v rámci zkoumaných studií. Pokus byl rozdělen na čtyři etapy, kdy každé tělo bylo vystaveno v jinou roční dobu (květen, červen, říjen a listopad). Dekompozice byla rozdělena do čtyř fází dle Reeda (1958) a sledován byl pouze hmyz z řádů Diptera a Coleoptera. U každé z mrtvol trvala jednotlivá stádia rozkladu jinak dlouho, stejně tak celková doba dekompozice byla u jednotlivých těl velmi rozdílná. Nejkratší dobu trval rozklad těla vystaveného v létě (26 dní), jarní pokus trval 61 dní, zbylá dvě těla nebyla pozorována do konce rozkladu.

V několika dalších studiích, kde jako modelový organismus sloužilo prase domácí byla posuzována těla o hmotnosti 22 a 25 kg. Kus o váze 25 kg, vystavený v Itálii v červenci dospěl do poslední (dry) fáze za osm dní (Bonacci et al., 2011), což zhruba odpovídá práci (Grisales et al., 2010). Zde 25 kg prase dospělo do dry fáze po 11 dnech, rozdíl je způsoben délkou trvání celé decay fáze. Fresh fáze trvala u obou studií pouze jeden den, stejně jako u prací Anderson and VanLaerhoven (1996) a Valdes-Perezgasga et al. (2010). Obě tyto práce byly prováděny na 7 mršinách prasat, o váze 22 kg. Celkový rozklad těl vystavených v Britské Kolumbii (Anderson and VanLaerhoven, 1996) a Mexiku (Valdes-Perezgasga et al., 2010) byl 271 a 70 dní. Anderson and VanLaerhoven (1996) porovnávají své výsledky s výzkumy jiných autorů (např. Payne, 1965, Rodriguez and Bass, 1983). Jako důvod delšího rozkladu uvádí v porovnání s menšími mršinami velikost. V porovnání se stejně velkými či většími těly byl déle trvajícím rozklad pravděpodobně způsoben deštěm ve fresh fázi, kdy se vyplavila vajíčka Dipter a jejich vývoj byl zpomalen.

Studium sukcese hmyzu na mrtvých, 15 kg těžkých prasatech probíhalo na Hawaji a v Chile (Hewadikaram and Goff, 1991; Ortlhoff et al., 2012). Tyto studie se výrazně neliší v celkové době rozkladu, který trval přibližně více než 30 (Hewadikaram and Goff, 1991) a 24 dní (Ortlhoff et al., 2012). Hewadikaram and Goff (1991) však zaznamenali znatelně delší dobu active decay fáze (8 dní) než uvádí práce druhá (2 dny). Rozdíly v práci Hewadikaram, Goff (1991) u 15,1 a 8,4 kg mršin spočívají především v delším trvání bloated a active decay fáze u menší mršiny. Tento rozdíl se však začal srovnávat ve fázi advance decay, celková doba rozkladu je tedy rámcově stejná. Další uváděná studie probíhala v srpnu v Malajsii na třech prasatech s váhou okolo 10 kg (Chin et al., 2011). Zde trvala každá fáze rozkladu 2 dny, až do fáze dry. Pokus byl ukončen 14. den od počátku rozkladu.

(Jirón and Cartín, 1981) pozorovali sukcesi hmyzu na jedné mršině psa. Rozklad dělili do čtyř fází odlišných od Reeda (1958). Fáze nazývali: discoloration (odbarvení), emphysematic (nadýmání), liquefaction (zkapalnění) a mummified stage (mumifikace). Celý rozklad trval déle než 90 dní, po tuto dobu bylo tělo sledováno. První dvě fáze trvaly pouze 3 a 5 dní, tedy v porovnání s celkovou dobou rozkladu jen nepatrný čas. Pozorování fáze mumifikace je odpovídající vzhledem k podmínkám výzkumu.

Další dvě studie byly prováděné na malých ektotermních živočiších. První práce se týkala rozkladu 36 mršin želvy nádherné (*Trachemys scripta elegans*) v létě ve státě Massachusetts (Abell et al., 1982). Byly rozpoznány čtyři fáze rozkladu a absence fáze bloated (nadýmání). Fáze byly nazývány: primary infestation (primární napadení), decay (hnutí), liquefaction (zkapalnění), dry (vysychání). Celý rozklad trval zhruba 156 dní, nejdéle trvala fáze dry (144 dní), naopak fáze primary infestation trvala pouhé dva dny.

(Cornaby, 1974) popisuje rozklad tří druhů živočichů: ropuchy obrovské (*Bufo marinus*), leguána zeleného (*Iguana iguana*) a leguána černého (*Ctenosaura similis*). K pokusu byly použity čtyři mrtvé ropuchy, dva leguáni zelení a dva leguáni černí. Velikost mršin se pohybovala od 61 do 303 g. Cornaby uvádí jako dobu trvání celého rozkladu 7-10 dní, bez zřetelných fází rozkladu.

Tab. 4: Velikost mšiny ve vztahu k délce trvání jednotlivých fází rozkladu

autor	modelový organismus	hmotnost [kg]	počet kusů	počet stádií	fresh	bloated	active decay	advance decay	dry/remains	doba trvání rozkladu [dny]	stát	roční doba - počátek sezóna
Rodriguez and Bass (1983)	člověk	(dospělý)	1	4	10	5		19	27	61	Tennessee (USA)	jaro
Rodriguez and Bass (1983)	člověk	(dospělý)	1	4	4	3		6	13	26	Tennessee (USA)	léto
Rodriguez and Bass (1983)	člověk	(dospělý)	1	4	14	7		+	+	21+	Tennessee (USA)	podzim
Rodriguez and Bass (1983)	člověk	(dospělý)	1	4	36	19		112	+	167+	Tennessee (USA)	podzim
Bonacci et al. (2011)	prase	25	1	4	1	4		3	+	8+	Itálie	léto
Grisales et al. 2010	prase	25	1	5	1	5	4	6	11	27	Colombia	suchá sezóna
Anderson and Vanl aethoven (1996)	prase	22	7	5	1	9	6	26	229	271	British Columbia (Canada)	léto
Valdes-Perezgassa et al. (2010)	prase	22	7	5	1	3	9	16	41	70	Mexiko	suchá sezóna
Hewadikaram and Goff (1991)	prase	15,1	1	5	2	2	7	6	+	17+	Havaii	suchá sezóna
Orthoff et al. (2012)	prase	15	4	5	2	3	2	3	14	24	Chile	léto
Chin et al. (2011)	prase	10	3	5	2	2	2	2	+	8+	Malajsie	léto
Hewadikaram and Goff (1991)	prase	8,4	1	5	2	3	8	5	+	18+	Havaii	suchá sezóna
Jiron and Carth (1981)	pes	x	1	4 (jiná)	3	5		20	+	90+	Costa Rica	suchá sezóna
Abbell et al. (1982)	zálva nádherná (<i>Trachymyia conjux elegans</i>)	x	36	4 (jiná)	2	x	6	4	144	156	Massachusetts	léto
Cornaby (1974)	lagján, zálaný (<i>Laguna iguana</i>), lagján černý (<i>Ternocara zinnis</i>), ropucha okrovská (<i>Biffo marinus</i>)	61-303 g	8	0			x			7(10)	Costa Rica	suchá/ deštivá sezóna

Další prací zabývající se rozkladem mršiny je Matuszewski et al. (2008), viz tab. 5. V této práci byl sledován rozklad tří mršin o různé velikosti, v různých lesních biotopech. Tato práce nešla zařadit do tab. 2, kvůli rozlišení rozkladu hlavy a trupu zvířete. V borovo-dubovém lese byla vystavena mršina o váze 34 kg, v habrovo-dubovém lese byla mršina o váze 47 kg a v olšovém lese mršina o váze 21 kg. Rozklad prasat 1 a 2 byl ukončen dříve, kvůli narušení schématu pokusu. Fáze rozkladu se překrývaly, byl pozorován značně pomalejší rozklad trupu, při nástupu bloated fáze. Fresh fáze trvala u jednotlivých těl vždy stejnou dobu, u prasat 1 a 3 trvala jeden den, u prasete 2 trvala dva dny. Nejdéle trvající fází u všech těl byla fáze advance decay, fáze remains nastala pouze u prasete 3, kde pokus nebyl přerušen. Matuszewski et al.(2008) vysvětluje rozdíly v rozkladu různými abiotickými a biotickými podmínkami prostředí, či velikostí těla zvířat, nejvíce však upozorňuje na rozdílnou vlhkost půdy. Vyšší vlhkost způsobuje zvýšení rychlosti kladení vajíček u čeledi Calliphoridae, je tedy vyšší i množství larev, tudíž se snižuje biomasa mršiny. Nejvíce vlhká je půda v olšině, je tedy logické, že zde rozklad probíhal nejrychleji.

Tab. 5: Porovnání rozkladu prasete v různých lesích dle Matuszewski et al. (2008)

číslo	lokality	váha prasete	část těla	fresh	bloated	active decay	advance decay	remains	den ukončení
prase 1	borovo-dubový les	34 kg	hlava	1	6	4	12+	x	22
			trup	1	9	13+	x	x	
prase 2	habrovo-dubový les	47 kg	hlava	2	3	5	49+	x	57
			trup	2	6	5	48+	x	
prase 3	olšina	21 kg	hlava	1	4	5	31	19	57
			trup	1	6	3	48	7	

V uvedených studiích byly jako modelové organismy používány především prasata a lidi. Práce koncipované na malá zvířata (myš, potkan atp.) se povětšinou zabývají konkrétní skupinou či druhem hmyzu (Denno and Cothran, 1975; Smith and Heese, 1995), nebo je uváděna velká rychlost rozkladu a absence jednotlivých fází (Cornaby, 1974; Payne, 1965a). Mezi porovnanými pracemi nebyl nalezen trend korelace velikosti mršiny a doby rozkladu. Časnější fáze rozkladu však zpravidla trvají kratší dobu než fáze na konci rozkladu. Zkoumané práce se lišily v tolika faktorech, že případné nalezení trendu by nebylo signifikantní a prokazatelné.

VI. 4 Vliv velikosti mršiny na počet pozorovaných druhů

Dalším způsobem jak porovnat vliv velikosti těla na sukcesi hmyzu je zhodnocení počtu pozorovaných druhů a jejich abundance. V tabulce 6 jsou shrnuty výsledky několika studií a jejich parametry jako: velikost mršiny, počet exemplářů a jejich hmotnost, počet druhů hmyzu a pozorované hmyzí řady.

Porovnáno bylo 8 druhů modelových organismů z 15 různých prací. Hmotnost zkoumaných organismů se pohybovala od 0,5 do 67 kg, taktéž se lišil počet kadaverů v jednotlivých studiích.

Nejmenšími zkoumanými mršinami byli potkani (*Rattus norvegicus*) o váze cca 0,5 kg (Velásquez, 2008). Na čtyřech tělech bylo pozorováno 29 druhů hmyzu ze čtyř řádů (Diptera, Coleoptera, Hymenoptera, Isoptera). Abell et al. (1982) prováděl výzkum na 36 mršinách želvy nádherné (*Trachemys scripta elegans*). Želva nádherná dosahuje zpravidla hmotnosti do 1 kg. Pozorováno bylo 31 druhů hmyzu čtyř řádů (Diptera, Coleoptera, Hymenoptera, Neuroptera).

Payne (1965) zkoumal proces rozkladu na malých prasatech o váze 1-1,4 kg. Na osmi mršinách pozoroval 422 druhů hmyzu 11 řádů. Tato práce naprosto nekoresponduje s údaji u podobně velkých mršin. (De Jong and Chadwick, 1999) pozorovali na 8 mršinách (1,15-2,02 kg) králíka divokého, *Oryctolagus cuniculus* (Linnaeus, 1758) pouze 50 druhů hmyzu tří řádů (Diptera, Coleoptera, Hymenoptera).

Okiwelu et al. (2011) porovnával mršiny tří různých druhů živočichů, vždy po jednom kuse (Tab. 4). Modelovými organismy byli ženetka královská, (*Genetta poensis* Waterhouse, 1838), kočkodan mona, *Cercopithecus mona* (Schreber, 1774) a řekomyš africká, *Thryonomys swinderianus* (Timm, 1827). Ženetky mívají průměrnou hmotnost cca okolo 2 kg, kočkodan mona cca 5 kg a řekomyš africká cca 6,5 kg (Anděra, 1997, 1999). Okiwelu et al. (2011) pozoroval velmi málo druhů hmyzu, mršinu ženetky kolonizovalo pouze 9 druhů hmyzu řádů Diptera, Coleoptera, Hemiptera, mršinu kočkodana 6 druhů, všechny z řádu Diptera a na mršině řekomyši bylo pozorováno 5 druhů hmyzu z řádu Diptera a Coleoptera.

Oproti Okiwelu et al. (2011) pozoroval Shi et al. (2009) na 26 mršinách králíka (*Oryctolagus cuniculus*) o hmotnosti 2,25-2,45 kg více druhů hmyzu (49) z řádů Diptera, Coleoptera a Hymenoptera.

V dalších porovnávaných studiích byly jako modelové organismy využity prasata (*Sus scrofa*), všechny již větší než 5 kg. Hewadikaram and Goff (1991) zkoumali dekompozici dvou mršin o hmotnosti 8,4 a 15,1 kg. Pozorovali 36 druhů hmyzu čtyř řádů (Diptera, Coleoptera, Hymenoptera, Dermoptera). Ortloff et al. (2012) na 4 mršinách o váze 15 kg pozoroval pouze 12 druhů hmyzu ze 2 řádů (Diptera a Coleoptera).

V dalších studiích byla využita prasata od 20 do 25 kg. Anderson and VanLaerhoven (1996) pozorovali na 7 mršinách 54 druhů hmyzu z řádů Diptera, Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Psocoptera. Anton et al. (2011) pozoroval na 8 mršinách 105 druhů hmyzu, ovšem pouze z řádů Diptera a Coleoptera. Bonacci et al. (2011) a Grisales et al. (2010) pozorovali na jednom kusu prasete 20 a 36 druhů hmyzu. Lišilo se však složení řádů, Bonacci et al. (2011) uvádí řády Diptera, Coleoptera, Hymenoptera, zatímco Grisales et al. (2010) uvádí řády Diptera, Coleoptera a Hemiptera.

(Matuszewski et al., 2008b) sledoval sukcesi hmyzu na třech mršinách prasat v lesích s různým složením stromů. Kus o hmotnosti 21 kg byl umístěn v olšíně. Zde bylo pozorováno 47 druhů hmyzu. Na mršině (34 kg) v borovo-dubovém lese bylo pozorováno 70 druhů hmyzu a na mršině (47 kg) umístěné v habro-dubovém lese bylo pozorováno 38 druhů hmyzu. Všechny tyto druhy patřily do řádů Diptera a Coleoptera.

(Grassberger and Frank, 2004) sledovali rozklad dvou prasat o hmotnosti 37 a 44 kg. Pozorováno bylo 37 druhů hmyzu tří řádů (Diptera, Coleoptera, Hymenoptera). Wang et al. (2008) využil 18 mrtvých prasat o váze 32-67 kg. Pozorováno bylo 46 druhů hmyzu řádů Diptera, Coleoptera, Hymenoptera, Orthoptera a Dermaptera.

Vzhledem k odlišným podmínkám, počtu zkoumaných mrtvol a excerpovaných prací však nelze trend závislosti velikosti mršiny a počtu druhů hmyzu relevantně vyhodnotit. Nebyla shledána ani souvislost mezi počtem mršin a druhů hmyzu.

Tab. 6: Srovnání studií dle velikosti mršiny

autor	modelový organismus	počet mršin	hmotnost [kg]	počet druhů hmyzu	pozorované řády
Valásquez (2008)	potkan (<i>Rattus norvegicus</i>)	4	0,5	29	Diptera, Coleoptera, Hymenoptera, Isoptera
Abell et al. (1982)	želva nádherná (<i>Trachemys scripta elegans</i>)	36	cca 1	31	Diptera, Coleoptera, Hymenoptera, Neuroptera
Payne (1965)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	8	1,1-4	422	Diptera, Coleoptera, Hymenoptera + 8
De Jong and Chadwick (1999)	králík divoký (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	8	1,15-2,02	50	Diptera, Coleoptera, Hymenoptera
Okiewlu et al. (2011)	ženetka královská (<i>Gemetta poensis</i>)	1	cca 2	9	Diptera, Coleoptera, Hemiptera
Shi et al. (2009)	králík divoký (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	24	2,25-2,45	49	Diptera, Coleoptera, Hymenoptera
Okiewlu et al. (2011)	kočkodan mona (<i>Cercopithecus mona</i>)	1	cca 5	6	Diptera
Okiewlu et al. (2011)	řekomýš africká (<i>Thryonomys swinderianus</i>)	1	cca 6,5	5	Diptera, Hymenoptera
Hewadkaram and Goff (1991)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	2	8,4 a 15,1	36	Diptera, Coleoptera, Hymenoptera, Dermaptera
Orthoff et al. (2012)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	4	15	12	Diptera, Coleoptera
Matuszewski et al. (2008)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	1	21	47	Diptera, Coleoptera
Anderson and Vaal aethoven (1996)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	7	22	54	Diptera, Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Psocoptera
Anton et al. (2011)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	8	25	105	Diptera, Coleoptera
Bonacci et al. (2011)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	1	25	20	Diptera, Coleoptera, Hymenoptera
Grisales et al. (2010)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	1	25	36	Diptera, Coleoptera, Hemiptera
Matuszewski et al. (2008)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	1	34	70	Diptera, Coleoptera
Grassberger and Frank (2004)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	2	37 a 44	37	Diptera, Coleoptera, Hymenoptera
Matuszewski et al. (2008)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	1	47	38	Diptera, Coleoptera
Wang et al. (2008)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	18	32-67	46	Diptera, Coleoptera, Hymenoptera, Orthoptera, Dermaptera

VII Diskuse

Vliv velikosti mršiny je v literatuře často uváděn jako jeden z důležitých faktorů při rozkladu mrtvého těla. Přesto je velmi málo studií zabývajících se přímo tímto tématem.

Názory na trend sukcese hmyzích druhů či společenstev na mršinách se různí (tab. 7). Amendt et al. (2011) uvádí, že pattern sukcese je na různých mršinách obdobný a jednotlivé fáze rozkladu mají charakteristické složení čeledí či druhů (tab. 7). U malých mršin (myši, žáby, ještěrky atp.) se však kvůli rychlému rozkladu v rámci dnů často nedají jednotlivé fáze rozeznat (Cornaby, 1974; Payne, 1965). (Likovský, 1967) dokonce tvrdí, že mršiny do 1 kg podléhají rychlé mumifikaci, zatímco větší mršiny dosahují mumifikace až v posledních stádiích rozkladu (Jirón and Cartín, 1981), viz tab. 7. Kočárek (2003) uvádí rychlý rozklad malých mršin, avšak za přítomnosti dekompozičních fází.

Zdroj je tedy u malých mršin velmi omezený a krátkodobý, sukcesi proto ovlivňují hlavně primární kolonizátoři. Moretti et al. (2008) tvrdí, že díky krátkému trvání tohoto zdroje, může probíhat osidlování mršiny současně různými skupinami hmyzu, jako jsou dvoukřídlí, brouci či mravenci. Vzniká tedy větší kompetiční soutěž než u velkých mršin (Gill, 2005; Moretti et al., 2008). Calliphoridae, jsou díky vysokému počtu larev při osidlování malé mršiny kompetičně velmi úspěšní (Denno and Cothran, 1976 in Gill, 2005), avšak často preferují mršiny velké (Denno and Cothran, 1975). Naopak Sarcophagidae hojně kolonizují malé mršiny, i bezobratlých živočichů (Roháček and Ševčík, 2009). Na malých mršinách se často vyskytují i mravenci (Moretti et al., 2008), kde mohou tvořit primární nekrofágní faunu, či odstraňovat a požírat vajíčka a larvy dvoukřídle (Moretti et al., 2013). Důležitým rozdílem oproti velkým mršinám je také možnost zahrabání malé mršiny hrobařiky (Coleoptera: Silphidae), viz tab. 7. Tito brouci preferují malé mršiny, avšak v rámci druhového spektra se preference velikostí malé mršiny liší. Trumbo (1992) také uvádí, že větší mršina poskytuje prostor pro více larev. Pohřbením mršiny hrobařici zabrání konkurenčním kolonizátorům dosažení zdroje (Smith and Heese, 1995). Částečné pohřbívání mršin mravenci a vrubounovitými (Coleoptera: Scarabaeidae) uvádí (Cornaby, 1974).

U mršin o hmotnosti v řádech kilogramů probíhá rozklad a sukcese hmyzu dle jednotlivých fází. Vliv velikosti je tedy posuzován jinými způsoby. Jedním z nich je srovnání délky trvání jednotlivých fází či celého procesu rozkladu. Vzhledem k množství odlišných vlivů, jako je lokace, prostředí, roční období, teplota atp., je logické, že srovnání nevykazuje žádný trend. Zajímavým je však porovnání 22 a 25kg prasat ze čtyř studií, kde obě těžší prasata dosáhla poslední fáze rozkladu již po několika dnech (Bonacci et al., 2011; Grisales et al., 2010), zatímco Anderson and VanLaerhoven (1996) a Valdes-Perezgasga et al. (2010) uvádí rozklad několikrát delší, což je zřejmě způsobeno nepříznivými podmínkami. Hewadikaram and Goff (1991) však tvrdí, že v případě malého rozmezí velikostí je možné, že se větší tělo díky atraktivitě pro dvoukřídle a

velkému množství jejich larev rozkládá v počátečních fázích rozkladu rychleji. Celý rozklad by pak měl trvat víceméně stejně dlouho, což však u výše zmíněných studií neplatí. Villet (2011) uvádí, že velikost těla s rychlostí rozkladu mršiny koresponduje, menší těla mají vyšší rychlost rozkladu.

Rozklad mršin se v různých prostředích liší. Nacházíme tedy mrtvoly terestrické - vystavené či zakopané a mrtvoly ve vodě. Zde se nejspíše bude lišit i prostředí sladkovodní a mořské. Casper's dictum říká, že nejrychleji se rozkládá tělo na vzduchu a to dvakrát rychleji než tělo ve vodě. Toto potvrzuje i Tomberlin, Adler (1998) ve svém výzkumu. Tělo na vzduchu se rozkládá osmkrát rychleji než tělo pohřbené. Rychlejší rozklad popisuje například Obenberger (1953). Pastula, Merritt (2013) ve své práci dokazují dřívější přítomnost hmyzu na mršině pohřbené pod menší vrstvu půdy. Vzhledem k důležitosti hmyzu při rozkladu mršiny můžeme i toto považovat za relevantní důkaz zpomalení rozkladu pohřbeného těla.

Zkoumané práce se zabývaly spíše počtem či abundancí jednotlivých druhů než vlastním sukcesním trendem. Porovnání velikosti mršiny v souvislosti s počtem pozorovaných druhů nevykazuje žádnou korelaci. Ta nebyla nalezena ani při porovnání počtu mršin s počtem druhů hmyzu.

Kuusela and Hanski (1982) tvrdí, že počet druhů a dospělých jedinců se u různě velkých mršin neliší, ve své práci však použili mršiny spadající do stejné velikostní kategorie, čímž může být způsobena nepřítomnost rozdílů. Hewadikaram and Goff (1991) uvádí, že větší či více zdrojů jsou lepšími atraktanty pro potenciální kolonizátory z řad hmyzu, větší mršina je tedy zdrojem pro více druhů i jedinců hmyzu. Pozitivní korelaci ve velikosti mršiny a počtu larev dvoukřídlých uvádí i Kuusela and Hanski (1982). Na větších mršinách působí nižší konkurenční tlak, uživí se tam tedy více larev. To potvrzuje Velásquez (2008), který uvádí, že malé mršiny nabízí jen omezenou potravní kapacitu, a tudíž se zde nalézá méně druhů a jedinců. Velikost zvířete však není primárním faktorem ovlivňujícím počet druhů na mršině, může jím být například prostředí, ve kterém se mršina nachází a podmínky v něm panující (Matuszewski et al., 2008).

Pro tuto práci jsem rozdělila mršiny do tří velikostních skupin (tab. 7). Tyto kategorie se pravděpodobně částečně překrývají, přesné vymezení je tedy irelevantní. Rozdíly v kolonizaci velikostních kategorií mršiny hmyzem nejsou příliš patrné. Mezi hlavní kolonizátory všech tří kategorií patří z řádu Diptera Calliphoridae, Muscidae a Sarcophagidae, kteří zároveň patří mezi nejdůležitější primární kolonizátory. Díky velkému množství larev je kolonizace pro ostatní organismy obtížnější. Proto vznikají různé strategie a preference (Denno and Cothran, 1975). Dle srovnání čeledí Micropezidae preferuje malé a středně velké mršiny, zatímco Tachinidae a Piophilidae dávají přednost středně velkým a velkým mršinám. Roháček and Ševčík (2009) zmíněné preference neuvádí, avšak popisuje čeled' Micropezidae jako dvoukřídlé malých rozměrů, zatímco Tachinidae a Piophilidae jsou větší. Jejich velikost tedy může korelovat s potravními preferencemi. Podobný jev uvádí u hrobaříků Milne and Milne (1976), tedy větší druhy hrobaříků preferují větší mršiny. U řádu Coleoptera jsou nejhojnějšími kolonizátory mršin všech velikostí Dermestidae, Histeridae

a Staphylinidae. Kolonizace mršiny těmito řády není překvapující, jelikož zde dochází k časovému rozložení, Histeridae a Staphylinidae se nacházejí na mršině převážně ve střední části rozkladu, kdy se živí larvami jiného hmyzu, zatímco Dermestidae dávají přednost fází dry nebo remains, tedy fázím málo kompetiční vytiženým. Zároveň také preferuje jiný druh potravy, kompetice mezi těmito čeleděmi je tedy značně omezená.

Kolonizátory všech tří velikostních skupin jsou i Formicidae a Vespidae, obě tyto skupiny jsou však spíše častými návštěvníky než stálými obyvateli mršiny.

Tabulka výskytu zkoumaných čeledí nevykazuje vzájemné vyloučení řádů Diptera, Coleoptera a Hymenoptera. Velké množství dvoukřídlých a jejich larev v počátečních fázích rozkladu mohlo způsobit rychlejší rozklad, zdroj by tedy mohl být vyčerpán příliš brzo na kolonizaci některými čeleděmi. Řád Hymenoptera navštěvuje mršinu víceméně po celou dobu rozkladu, tudíž pro něj není časové omezení důležité, zvláště u malých mršin. Mnoho čeledí z řádu Coleoptera se živí na larvách dvoukřídlých (např. Staphylinidae), tudíž jejich přítomnost potřebuje, druhy živící se zbytky těla (např. Dermestidae) rychlý rozklad také nepoznamená. Rozdíl může být především u malých mršin, kde by rychlý rozklad mohl být okolností, za které brouci (např. Silphidae) nestihnou mršinu kolonizovat. Tento fakt je u malých mršin kompenzován nerozlišeným trendem sukcese.

Tab. 7: Vliv velikosti mršiny na některé faktory ovlivňující sukcesi hmyzu

	malá mršina	středně velká mršina	velká mršina
velikost	do cca 200-500 g	0,5-5 kg	5 kg +
fáze rozkladu	ano/ne	ano	ano
sukcesní trend	nerozlišen	ano	ano
pohřbívání	někdy	ne	ne
mumifikace	rychlá	pomalá	pomalá
kompetice o zdroj	velká	přechod	malá

VIII Závěr

- Rozklad mršiny je ovlivněn řadou faktorů a podmínek, z nichž nejdůležitější je teplota a vlhkost.
- Nejdůležitějšími kolonizátory jsou dvoukřídlí (Diptera) a brouci (Coleoptera).
- Rozklad velkých a středně velkých mršin je určen jednotlivými stádii rozkladu, u malých mršin nemusí být dekompoziční fáze zřetelné.
- Přítomnost či absence dekompozičních fází ovlivňuje průběh sukcese hmyzu na mršině.
- Na velkých a středních mršinách je patrný trend osidlování dle schématu: primární konzumenti (Sarcophagidae, Calliphoridae, Muscidae) – predátoři (např. Staphylinidae) – reducenti (např. Dermestidae).
- Malé mršiny se rozkládají velmi rychle, není zde rozlišen sukcesní trend.
- Malé mršiny mohou podlehnout rychlé mumifikaci, u větších mršin případná mumifikace nastává v pozdějších fázích rozkladu.
- Velikost mršiny dle literatury pozitivně koreluje s počtem druhů a jedinců hmyzu.
- K snížení konkurenčního tlaku hmyz využívá různých strategií, jako jsou rozdílné časové a potravní preference, pohřbívání malých mršin či foréze roztočů u hrobaříků.
- Velké množství faktorů ovlivňujících rozklad znemožňuje relevantní porovnání zkoumaných studií.

IX Seznam literatury

- Abell, D.H., Wasti, S.S., and Hartmann, G.C. (1982). Saprothagous Arthropod Fauna Associated with Turtle Carrion. *Applied Entomology and Zoology* 17, 301–307.
- Amendt, J., Richards, C.S., Campobasso, C.P., Zehner, R., and Hall, M.J.R. (2011). Forensic entomology: applications and limitations. *Forensic Science, Medicine and Pathology* 7, 379–392.
- Anděra, M. (1997). Svět zvířat I. Savci (1) (Praha: Albatros), 144.
- Anděra, M. (1999). Svět zvířat II. Savci (2) (Praha: Albatros), 148.
- Anderson, S., and VanLaerhoven, S.L. (1996). Initial Studies on Insect Succession on Carrion in Southwestern British Columbia. *Journal of Forensic Sciences JFSCA* 41, 617–625.
- Anton, E., Niederegger, S., and Beutel, R.G. (2011). Beetles and flies collected on pig carrion in an experimental setting in Thuringia and their forensic implications. *Medical and Veterinary Entomology* 25, 353–364.
- Athias-Binche, F., Schwarz, H.H., and Meierhofer, I. (1993). Phoretic association of *Neoseius novus* (Ouds., 1902) (Acari: Uropodina) with *Nicrophorus* spp. (Coleoptera: Silphidae): A case of sympatric speciation? *International Journal of Acarology* 19, 75–86.
- Balduf, W.V. (1935). The bionomics of entomophagous Coleoptera (St. Luis: John S. Swift), 234.*
- Barták, M., and Kubík, Š. (eds.) (2005). Diptera of Podyjí National Park and Its Environs (Česká zemědělská univerzita), 432.
- Begon, M., Harper, J.L., and Townsend, C.R. (1999). *Ekologie: jedinci, populace a společenstva* (Vydavatelství Univerzity Palackého v Olomouci), 949.
- Bonacci, T., Brandmayr, Z.T., Brandmayr, P., Vercillo, V., and Porcelli, F. (2011). Successional patterns of the insect fauna on a pig carcass in southern Italy and the role of *Crematogaster scutellaris* (Hymenoptera, Formicidae) as a carrion invader. *Entomological Science* 14, 125–132.
- Bornemissza, G.F. (1957). An analysis of Arthropod succession in Carrion and the effect of its decomposition on the soil fauna. *Australian Journal of Zoology* 5, 1–12.
- Borror, D.J., Triplehorn, C.A., and Johnson, N.F. (1989). *An Introduction to the Study of Insects* (Philadelphia, Saunders College Publishing), 875.*
- Campobasso, C.P., Di Vella, G., and Introna, F. (2001). Factors affecting decomposition and Diptera colonization. *Forensic Science International* 120, 18–27.
- Cornaby, B.W. (1974). Carrion Reduction by Animals in Contrasting Tropical Habitats. *Biotropica* 6, 51–63.
- Denno, R.F., and Cothran, W.R. (1975). Niche Relationships of a Guild of Necrophagous Flies. *Annals of the Entomological Society of America* 68, 741–754.
- Denno, R.F., and Cothran, W.R. (1976). Competitive Interactions and Ecological Strategies of Sarcophagid and Calliphorid Flies Inhabiting Rabbit Carrion. *Annals of the Entomological Society of America* 69, 109–113.*
- Disney, R.H.L. (1994). Scuttle flies: the Phoridae. In *Scuttle Flies: The Phoridae.*, (Chapman & Hall), 1–12.
- Fuller, M.E. The insect inhabitants of carrion: a study in animal ecology. *Australian Council for Scientific Industrial Research Bulletin*, 5–62.*
- Gennard, D. (2007). *Forensic Entomology: An Introduction* (Chichester: John Wiley & sons Ltd), 244.
- Gill, G.J. (2005). Decomposition and arthropod succession on above ground pig carrion in rural Manitoba. (Ottawa, Ontario: Canadian Police Research Center), 178.

- Grassberger, M., and Frank, C. (2004). Initial study of arthropod succession on pig carrion in a central European urban habitat. *Journal of Medical Entomology* 41, 511–523.
- Grisales, D., Ruiz, M., and Villegas, S. (2010). Insects associated with exposed decomposing bodies in the Colombian Andean Coffee Region. *Revista Brasileira De Entomologia* 54, 637–644.
- Háva, J. (2011). Brouci čeledi kožojedovití (Dermestidae) České a Slovenské republiky (Praha: Nakladatelství Akademia), 102.
- Heath, A.C.G. 1982. Beneficial Aspects of Blowflies (Diptera: Calliphoridae). *New Zealand Entomologist* 7, 343–348.
- Hewadikaram, K.A., and Goff, M.L. (1991). Effect of carcass size on rate of decomposition and arthropod succession patterns. *American Journal of Forensic Medicine and Pathology* 12, 235–240.
- Horenstein, B.M., and Linhares, A.X. (2011). Seasonal composition and temporal succession of necrophagous and predator beetles on pig carrion in central Argentina. *Medical and Veterinary Entomology* 25, 395–401.
- Hůrka, K. (2005). Brouci České a Slovenské republiky (Nakladatelství Kabourek), 406.
- Chapman, R.F., and Sankey, J.H.P. (1955). The larger invertebrate fauna of three rabbit carcasses. *Journal of Animal Ecology* 24, 395–402.
- Chin, H.C., Kurahashi, H., Marwi, M.A., Jeffery, J., and Omar, B. (2011). Opportunistic Insects Associated with Pig Carrions in Malaysia. *Sains Malaysiana* 40, 601–604.
- Jirón, L.F., and Cartín, V.M. (1981). Insect Succession in the Decomposition of a Mammal in Costa Rica. *Journal of the New York Entomological Society* 89, 158–165.
- De Jong, G.D., and 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, 833–845.
- Kasper, J., Mumm, R., and Ruther, J. (2012). The composition of carcass volatile profiles in relation to storage time and climate conditions. *Forensic Science International* 223, 64–71.
- Knobloch, E. (1958). *Lékařská kriminalistika* (Praha: Státní zdravotnické nakladatelství), 318.
- 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.
- Kuusela, S., and Hanski, I. (1982). The structure of carrion fly communities: the size and the type of carrion. *Ecography* 5, 337–348.
- Likovský, Z. (1967). Příspěvek k poznání fauny mršín (Insecta, Coleoptera). *Acta Musei Reginaehradecensis. S.A.: Scientiae Naturales* 8, 97–116.
- Matuszewski, S., Bajerlein, D., Konwerski, S., and Szpila, K. (2008). An initial study of insect succession and carrion decomposition in various forest habitats of Central Europe. *Forensic Science International* 180, 61–69.
- Mégnin, P. (1894). *La fauna de los cadáveres. Aplicación de la entomología a la medicina legal* (Valencia: Libería Paris-Valencia), 185.*
- Milne, L.J., and Milne, M. (1976). Social-Behavior of Burying Beetles. *Scientific American* 235, 84–89.
- Miralbes, M.C. (2002). Estudio de la entomofauna asociada a cadáveres en el Alto Aragón (España) (Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa), 94
- Moretti, T. de C., Ribeiro, O.B., Thyssen, P.J., and Solis, D.R. (2008). Insects on decomposing carcasses of small rodents in a secondary forest in Southeastern Brazil. *European Journal of Entomology* 105, 691–696.

- Moretti, T. deC., Solis, D.R., and Godoy, W.A.C. (2013). Ants (Hymenoptera: Formicidae) Collected with Carrion-Baited Traps in Southeast Brazil. *The Open Forensic Science Journal*, 1–5.
- Morris, B. (1991). Description of the Life History Stages of *Calliphora Nociva* Hardy (diptera: Calliphoridae). *Australian Journal of Entomology* 30, 79–82.
- Obenberger, J. (1953). Hmyz a kriminalistika. *Knižnice SNB* 2, 3–14.
- Okiwelu, S.N., Ikpamii, T., and Umeozor, O.C. (2011). Arthropods Associated with Mammalian Carcasses in River State, Nigeria. *African Journal of Biomedical Research* 339–342.
- Ortloff, A., Peña, P., and Riquelme, M. (2012). Preliminary study of the succession pattern of necrobiont insects, colonising species and larvae on pig carcasses in Temuco (Chile) for forensic applications. *Forensic Science International* 222, 36–41.
- Pastula, E.C., and Merritt, R.W. (2013). Insect Arrival Pattern and Succession on Buried Carrion in Michigan. *Journal of Medical Entomology* 50, 432–439.
- Payne, J.A. (1965). A summer carrion study of the baby pig *Sus scrofa* Linnaeus. *Ecology* 46, 592–602.
- Payne, J.A., and Crossley, D.A. (1966). Animal species associated with pig carrion (Oak Ridge National Laboratory), 75.
- Payne, J.A., and King, E.W. (1970). Coleoptera associated with pig carrion. *Entomologists' Monthly Magazine* 224–232.*
- Povolný, D. (1978). Hmyz v kriminologii. *Vesmír* 57, 205–208.
- Povolný, D. (1979). Někteřá hlediska praktického využití hmyzu v kriminalistice. *Kriminalistický Sborník* 620–632.
- Povolný, D. (1982). Několik úvah o osudech mrtvol obratlovců v přírodě. *Živa* 30, 24–28.
- Reed, H.B. (1958). A Study of Dog Carcass Communities in Tennessee, with Special Reference to the Insects. *American Midland Naturalist* 59, 213–245.
- Rodriguez, W.C., and Bass, W.M. (1983). Insect Activity and Relationship to Decay Rates of Human Cadavers in East Tennessee. *Journal of Forensic Sciences JFSCA* 28, 423–432.
- Roháček, J., and Ševčík, J. (eds.) (2009). *Diptera of the Poľana Protected Landscape Area - Biosphere Reserve (Central Slovakia)* (Zvolen: Administration of the PLA – BR Poľana), 340.
- Rozen, D.E., Engelmoer, D.J.P., and Smiseth, P.T. (2008). Antimicrobial strategies in burying beetles breeding on carrion. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 17890–17895.
- Scott, M.P. (1998). The Ecology and Behavior of Burying Beetles. *Annual Review of Entomology* 43, 595–618.
- Shi, Y., Liu, X., Wang, H., and Zhang, R. (2009). Seasonality of insect succession on exposed rabbit carrion in Guangzhou, China. *Insect Science* 16, 425–439.
- Schoenly, K., and Reid, W. (1987). Dynamics of Heterotrophic Succession in Carrion Arthropod Assemblages: Discrete Seres or a Continuum of Change? *Oecologia* 73, 192–202.
- Smith, K.G.V. (1986). *A Manual of Forensic Entomology* (London: The Trustees of the British Museum Natural History).*
- Smith, R.J., and Heese, B. (1995). Carcass Selection in a High Altitude Population of the Burying Beetle, *Nicrophorus investigator* (Silphidae). *The Southwestern Naturalist* 40, 50–55.
- Springett, B.P. (1968). Aspects of the relationship between burying beetles, *Nicrophorus* spp. and the mite *Poecilochirus necrophori*. *Journal of Animal Ecology* 417–424.*
- Šustek, Z. (1981). Mrchožroutovití Československa (Coleoptera, Silphidae). *Zprávy Československé společnosti entomologické při ČSAV*, 47.

- Tabor, K.L., Brewster, C.C., and Fell, R.D. (2004). Analysis of the successional patterns of insects on carrion in southwest Virginia. *Journal of Medical Entomology* 41, 785–795.
- Tantawi, T.I., eL-Kady, E.M., Greenberg, B., and el-Ghaffar, H.A. (1996). Arthropod succession on exposed rabbit carrion in Alexandria, Egypt. *Journal of Medical Entomology* 33, 566–580.*
- Tomberlin, J.K., and Adler, P.H. (1998). Seasonal colonization and decomposition of rat carrion in water and on land in an open field in South Carolina. *Journal of Medical Entomology* 35, 704–709.
- Trumbo, S.T. (1992). Monogamy to communal breeding: exploitation of a broad resource base by burying beetles (*Nicrophorus*). *Ecological Entomology* 17, 289–298.
- Valdes-Perezgasga, M.T., Sanchez-Ramos, F., Garcia-Martinez, O., and Anderson, G.S. (2010). Arthropods of Forensic Importance on Pig Carrion in the Coahuilan Semidesert, Mexico. *Jornal of Forensic Sciences* 55, 1098–1101.
- Velásquez, Y. (2008). A checklist of arthropods associated with rat carrion in a montane locality of northern Venezuela. *Forensic Sciences International* 174, 68–70.
- Villet, M.H. (2011). African Carrion Ecosystems and Their Insect Communities in Relation to Forensic Entomology. *Pest Technology* 5, 1–15.
- Wang, J., Li, Z., Chen, Y., Chen, Q., and Yin, X. (2008). The succession and development of insects on pig carcasses and their significances in estimating PMI in south China. *Forensic Sciences International* 179, 11–18.
- Watson, L., and Dalwitz, M.J. (2003). British insect: the families of Coleoptera, <http://delta-intkey.com>
- Wilson, D.S. (1983). The effect of population structure on the evolution of mutualism: a field test involving burying beetles and their phoretic mites. *The American Naturalist* 121, 851–870.

* sekundární citace

Tab. 2: Vliv velikosti na osídlování mšičiny hmyzími společenstvy - pokračování

mšičina						Diptera																																						
velikostní kategorie	autor	modelový organismus	hmotnost	počet mšičin		Anthomyiidae	Asilidae	Calliphoridae	Carnidae	Cecidomyiidae	Coreidae	Culicidae	Dolichopodidae	Drosophilidae	Empididae	Fanniidae	Heleomyzidae	Chlorophidae	Lauxaniidae	Lonchaeidae	Micropezidae	Milichiidae	Muscidae	Otitidae	Phoridae	Piophilidae	Platysomatidae	Psychodidae	Rhagionidae	Richardiidae	Sarcophagidae	Scatopsidae	Sepsidae	Sphaeroceridae	Stratiomyidae	Syrphidae	Tachinidae	Tephritidae	Trichoceridae	Trioxselidae				
malá mšičina (cca 0,5-500 g)	Kočárek (2003)	počkan (<i>Rattus norvegicus</i>)	70-80 g	x	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/		
	Cornaby (1974)	leguň zelený (<i>Lygana lygana</i>), leguň černý (<i>Chenocara similis</i>), ropucha obrovská (<i>Bipb mertrius</i>)	61-303 g	2-2-4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
	Vaisquez (2008)	počkan (<i>Rattus norvegicus</i>) myš domácí (<i>Mus musculus</i>) počkan (<i>Rattus norvegicus</i>)	500 g	4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Moretti et al. (2008)	počkan (<i>Rattus norvegicus</i>) želva nádherná (<i>Trachemys scripta elegans</i>)	x	16-16	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
	Abell et al. (1982)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	1 kg	36	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
	Payne (1965)	prase (<i>Sus scrofa</i>) králík divoký (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	1-1,4 kg	8	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
	Siri et al. (2009)	prase (<i>Sus scrofa</i>) pes (<i>Canis lupus f. familiaris</i>)	2,25-2,45 kg	24	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
	Jirón and Carlin (1981)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	x	1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
	Hewakdarn and Goff (1991)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	8,4 a 15,1	2	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
	Orthoff et al. (2012)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	15 kg	4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
středně velká mšičina (cca 0,5-5 kg)	Matuszewski et al. (2008)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	21, 34, 47 kg	3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
	Anderson and VanL aethoven (1996)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	22 kg	7	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
	Valdes-Perezgasga et al. (2010)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	22 kg	7	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Antton et al. (2011)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	25 kg	8	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Bonacci et al. (2011)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	25 kg	1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Grisales et al. (2010)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	25 kg	1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Tabor et al. (2004)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	23-45 kg	4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
	Grassberger and Frank (2004)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	37 a 44 kg	2	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
	Wang et al. (2008)	prase (<i>Sus scrofa</i>)	33-67 kg	18	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Rodríguez and Bass (1983)	člověk (<i>Homo sapiens sapiens</i>) (dospělý)	(dospělý)	4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/