

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie



Petr Máslo

Role juvenilního hormonu při ontogenetických procesech u hrobaříků (Coleoptera: Silphidae)
The role of juvenile hormone in ontogeny of burying beetles (Coleoptera: Silphidae)

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Petr Šípek Ph.D.

Praha, 2013

Prohlášení:

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

V Praze, 17.5.2013

Podpis

Petr Máslo

Abstrakt

Hrobařici jsou významnou složkou ekosystémů a podílí se na odklizení kadaverů drobných obratlovců. Konkuruji tak především dalšímu nekrofágnímu hmyzu a mikroorganismům, které se na kadaverech množí. Touto činností mohou přispívat ke snížení hygienických rizik. Jsou také zajímaví svou komplexní rodičovskou péčí o potomstvo. Tato práce se zabývá juvenilním hormonem a jeho rolí v životě hrobařiků, zejména pak v rozmnožování a péči o potomstvo.

Klíčová slova: hrobařik, Nicrophorus, juvenilní hormon, kadaver, rozmnožování

Abstract

Burying beetles play an important role in ecosystems by removal of cadavers of small vertebrates. By competing other necrophagous insects and micro-organisms, they may contribute to reducing health risks. They are also interesting for their complex parental care of offspring. This paper describes the role of the juvenile hormone in the life history of burying beetles, breeding and parental care in particular.

Key words: burying beetle, Nicrophorus, juvenile hormone, cadaver, breeding

Obsah

1. Úvod.....	5
2. Juvenilní hormon.....	6
2.1 Chemická charakterizace juvenilních hormonů.....	6
2.2 Syntéza juvenilních hormonů.....	7
2.3 Degradace juvenilních hormonů.....	7
2.4 Účinky juvenilních hormonů.....	7
2.5 Receptory a JH-vazebné proteiny.....	8
2.6 Regulace činnosti <i>corpora allata</i>	9
3. Hrobařiči.....	10
3.1 Taxonomické zařazení a rozšíření.....	10
3.2 Morfologie Silphidae.....	10
3.3 Ekologie.....	11
3.4 Kadaver jako potravní zdroj.....	12
3.5 Rozmnožování.....	13
4. Role juvenilního hormonu v regulaci ontogenetických procesů ve vývoji hrobaříků.....	17
4.1 Role juvenilního hormonu u samic.....	17
4.2 Role juvenilního hormonu u samců.....	22
4.3 Role juvenilního hormonu u larev.....	23
5. Závěr.....	25
6. Literatura.....	26

1. Úvod

Tato práce vznikla za účelem shromáždění informací o juvenilním hormonu, jeho významu a vlivu na životní cyklus hrobaříků (Coleoptera: Silphidae, *Nicrophorus*). Juvenilní hormon je důležitým regulátorem ontogenetických procesů hmyzu jak v oblasti vývoje a morfologie, tak při řízení behaviorálních aspektů života. Hrobaříci jsou důležitou součástí ekosystémů, ve kterých se podílí na odklizení mrtvých těl živočichů. Vyznačují se komplexním chováním při rozmnožování, zejména biparentální péčí o potomstvo a jsou tedy zajímavým modelem pro výzkum vlivu juvenilního hormonu na různé aspekty života chování hmyzu.

2. Juvenilní hormon

Juvenilní hormon je naprosto zásadním prvkem v hormonální regulaci hmyzu. Reguluje důležité momenty ontogeneze jako embryonální vývoj, svlékání, funkci pohlavních orgánů a některé aspekty chování (např. polyethismus sociálního hmyzu, migrace, diapauza) (Hartfelder 2000; Truman, Riddiford 1999, 2002; Lassiter et al. 1995). Tradičně je nazýván „status quo“ hormonem nebo také neoteninem, jelikož určuje vývoj larválních struktur a při manipulačních pokusech tonicky potlačuje další vývoj, tedy zastavuje vývoj v daném stadiu (Truman, Riddiford 1999).

2.1 Chemická charakterizace juvenilních hormonů

Juvenilní hormony jsou seskviterpenoidy, deriváty seskviterpenů. Seskviterpeny se skládají ze tří izoprenových podjednotek (2-methyl-1,3-butadien) a obsahují 15 atomů uhlíku (Westerlund 2004). V případě JH se jedná o dlouhý necyklický uhlíkatý řetězec s dvojnými vazbami na C₂ a C₆ a epoxidovou vazbou na C₁₀, dále různě modifikovaný.

Juvenilní hormony jsou lipofilní, nepříliš stabilní a váží se nespecificky k různým povrchům, což způsobuje problémy při práci zejména s nízkými koncentracemi (Westerlund 2004).

Bylo popsáno 6 hlavních homologů, které se vyskytují u hmyzu (Westerlund 2004):

JH 0: methyl (2E,6E)-10R,11S-(oxiranyl)-3,7-diethyl-11-methyl-2,6-tridecadienoát

JH I: methyl (2E,6E)-10R,11S-(oxiranyl)-7-ethyl-3,11-dimethyl-2,6-tridecadienoát

JH II: methyl (2E,6E)-10R,11S-(oxiranyl)-3,7,11-trimethyl-2,6-tridecadienoát

JH III: methyl (2E,6E)-10R-(oxiranyl)-3,7,11-trimethyl-2,6-dodecadienoát

JH B3: methyl (2E,6E)-6S,7S,10R-(dioxiranyl)-3,7,11-trimethyl-2-dodecaenoát

Methyl farnesoát (MF): methyl (2E,6E)-3,7,11-trimethyl-2,6,10-dodecatrienoát

Hlavními juvenilními hormony hmyzu jsou JH I, II a především III. JH 0 a MF se vyskytují v embryích některých skupin hmyzu a JHB3 je popisován z kruhošvých dvoukřídlých (Diptera: Cyclorhapha), např. *Drosophila* Fallen, 1823 (LaFont 2000). JH III je nalézán u všech řádů hmyzu, JH I a II především u motýlů (Hartfelder 2000).

JH je ryze hmyzím hormonem, methyl farnesoát (MF) je popisován u dalších skupin – především u koryšů je MF syntetizován mandibulární žlázou a má podobné funkce jako JH. Ovlivňuje reprodukci, svlékání a proteosyntézu (Homola, Chang 1997).

2.2 Syntéza juvenilních hormonů

Biosyntéza JH u většiny hmyzu probíhá v *corpora allata* (CA), což je drobný párový orgán kompaktní nervové tkáně se sekretorickou funkcí. CA jsou připojena k retrocerebrálnímu komplexu 2 – 3 nervy, kterými jsou také ovlivňována (Hartfelder 2000). Výchozí látkou pro syntézu JH je farnesol – (2*E*,6*E*)-3,7,11-trimethyldodeca-2,6,10-trien-1-ol (Westerlund 2004).

Farnesol je metabolisován v *corpora allata* na aldehyd a následně karboxylovou kyselinu, která je methylesterifikována za vzniku methyl farnesoátu. MF je epoxidován za vzniku JH III (Westerlund 2004).

U motýlů (Lepidoptera) dochází nejprve vytvoření epoxidu na karboxylové kyselině, která je následně esterifikována za vzniku JH (Westerlund 2004).

2.3 Degradace juvenilních hormonů

Degradace JH je zásadní pro zastavení jeho signalizačního účinku. Primární degradace JH je většinou uskutečněna hydrolýzou esteru specifickou esterázou za vzniku karboxylové kyseliny (Hartfelder 2000). Druhým zásadním enzymem v katabolismu JH je epoxid hydroláza, která štěpí epoxid za vzniku diolů. Další kroky v degradaci mohou být oxidace nebo konjugace se silně polárními skupinami jako fosfát nebo sulfát (Westerlund 2004).

JH esteráza je 66 kDa protein (Campbell et al. 1998) rozpuštěný volně v hemolymfě, produkovaný tukovým tělesem. JH esteráza krom JH může zřejmě štěpit ještě další substráty, jelikož podání specifických inhibitorů JH esterázy narušuje resistenci k insekticidům (Gilbert et al. 2000).

Degradační procesy JH mohou být zřejmě různě modifikovány. Například JH III u *Culex quinquefasciatus* Say, 1823 (Diptera) je v některých stádiích rozkládán primárně epoxid hydrolázou (Lassiter et al. 1995).

2.4 Účinky juvenilních hormonů

Ametabolní hmyz je velmi citlivý na hladinu JH v embryonálním vývoji, v postembryonální fázi již JH nehraje tak významnou roli. Stav, kdy je JH hormon hlavním regulátorem embryonálního vývoje se zdá být ancestrálním, jako je tomu třeba u koryšů (Homola, Chang 1997). Role JH jako důležitého postembryonálního hormonu souvisí

s posunem vývoje některých tkání (typicky křídla a rozmnožovací soustava) do postembryonálního vývoje (Truman, Riddiford 1999).

JH u hemimetabolního hmyzu (*Locusta* Linnaeus, 1758; *Schistocerca* Stal, 1873) je přítomen již ve vejcích, před 1. embryonálním svlekem mizí, jeho hladina stoupá ve fázi pronymfy a udržuje se na vysoké hladině až do posledního nymfálního instaru, kdy opět klesá na nedetekovatelnou úroveň (Truman, Riddiford 1999). Při umělém zvýšení hladiny JH v embryu dochází k narušení správného vývoje embrya, stejně tak v nymfální fázi dochází k poruchám při umělém snížení hladiny JH. Zasažené tkáně jsou především končetiny, epidermis, základy křídel, střevo a ústní ústrojí (Truman, Riddiford 1999).

V případě holometabolního hmyzu dochází k navýšení hladiny JH v embryu a drží se na vysoké hladině do posledního larválního instaru, kdy mizí. V kritickém momentě posledního larválního instaru dochází opět ke zvýšení titru JH. Toto je doba, kdy larva zastaví příjem potravy a připravuje se na kuklení. JH se opět objevuje v kukle, jeho pokles pak je následován diferenciací tkání. Larvy Holometabola jsou obvykle citlivé k manipulacím s činnostmi *corpora allata*, kdy dochází k rozvoji struktur typických pro imaga (např. složené oko, křídla) (Truman, Riddiford 2002).

U dospělců ovlivňuje JH především produkci vitellogeninu, vitellogenezi, chování spojené s rozmnožováním, migrací a diapauzou. U sociálního hmyzu pak také do značné míry ovlivňuje rozdělení do kast a polyethismus (Truman, Riddiford 1999).

Role JH u holometabolního hmyzu je velmi komplexní a je závislá na dalších prvcích endokrinního systému (zejm. ekdysteroidech)(Truman, Riddiford 1999).

JH I a II se zdají být při manipulačních pokusech silnějšími morfogeny než JH III, což může být způsobeno tím, že JH III je polárnější a tím pádem přístupnější degradačním enzymům (Gilbert et al. 2000).

2.5 Receptory a JH-vazebné proteiny

Specifický receptor juvenilního hormonu dosud nebyl popsán. Jsou známy JH-vazebné proteiny, ty však nesplňují požadavky na vlastnosti specifického receptoru JH. JH-vazebné proteiny jsou hojné v hemolymfě, kde však mají funkci spíše transportní, zajišťují dopravu z místa syntézy k cílovým tkáním, chrání JH před degradačními enzymy a zabraňují sekvestraci JH v lipidních kompartmentech jako jsou buněčné membrány. Jedná se především o hemolymfální lipoforiny. JH-vazebné proteiny mají obecně poměrně vysokou afinitu k JH,

nízkou afinitu k jejich degradačním produktům a jsou selektivní ke stereoizomerům (Gilbert et al. 2000).

2.6 Regulace činnosti *corpora allata*

Činnost *corpora allata* je řízena především neuropeptidy a biogenními aminy (dopamin, oktopamin).

Neuropeptidy mají funkci allatotropickou (stimulační) a allatostatickou (inhibiční). Kromě regulace činnosti *corpora allata* mohou ovlivňovat řadu jiných tkání (svaly, gonády, střevo, tukové těleso). Jejich zdrojem jsou různé tkáně – prvním popsáným allatoaktivním peptidem byl allatotropin izolovaný z hlavových ganglií *Manduca sexta* Linnaeus, 1763 (Lepidoptera) (Kataoka et al. 1989). Tento 13 aminokyselin dlouhý peptid vykazuje allatotropní aktivitu i u dalších motýlů a larev *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (Stay 2000). Samčí přídatné pohlavní žlázy *Drosophila* produkují peptid, stimulující samičí CA po kopulaci. Allatotropní aktivitu vykazují rovněž extrakty z subesofageálních ganglií *Gryllus bimaculatus* De Geer, 1773 (Orthoptera) a při transplantaci ovaríí do těla samců je rovněž popisována stimulace produkce JH. (Stay 2000).

Prvním popsáným allatostatinem byl peptid izolovaný z CNS *Diploptera punctata* Eschscholtz, 1822 (Blattodea) v roce 1989 (Pratt et al. 1989).

3. Hrobařici

3.1 Taxonomické zařazení a rozšíření

Hrobařici jsou řazeni do čeledi Silphidae (mrchožroutovití), která náleží do nadčeledi Staphylinoidea, podřádu Polyphaga. Silphidae jsou blízce příbuzní čeledi Staphylinidae (drabčíkovití). Dříve bývala čeleď Silphidae řazena i jako podčeď Staphylinidae, tato hypotéza je však pravděpodobně mylná (Sikes 2005).

Čeleď, čítající 183 druhů v 13 rodech, se dále dělí na 2 podčeledi: Silphinae a Nicrophorinae (111, respektive 72 druhů). Hlavní zastoupení této čeledi je ve východním Palearktu (Sikes 2008).

V Evropě je známo 45 druhů mrchožroutovitých v 9 rodech, na území České republiky 24 druhů. Hrobařici jsou zde zastoupeni jedním rodem *Nicrophorus* (Fabricius 1775), čítajícím 9 druhů: *N. antennatus* (Reitter 1884), *N. germanicus* (Linnaeus 1758), *N. humator* (Gleditsch 1767), *N. interruptus* (Stephens 1830), *N. investigator* (Zetterstedt 1824), *N. sepultor* (Charpentier 1825), *N. vespillo* (Linnaeus 1758), *N. vespilloides* (Herbst 1783) a *N. vestigator* (Herschel 1807) (Růžička 2004, 2005).

3.2 Morfologie Silphidae

Velikost dospělců se pohybuje v rozmezí 7 – 45 mm, obvyklá velikost je 12 – 20 mm. Tělo oválné, někdy mírně protáhlé a dorsoventrálně zploštělé, z vrchní strany lysé, spodní strana je často výrazně ochlupená. Tykadla jsou 11-členná, ke konci kyjovitě rozšířená, v případě hrobařiků 10-členná s výraznou 4-člennou paličkou na konci. Hlava mírně protažená, kusadla silná, někdy zakončena 2 zuby. Končetiny jsou u některých druhů uzpůsobeny k hrabání (Nicrophorinae), tarsus vždy 5-členný, někdy rozšířený. Krovky mohou být zkrácené (uťaté), v případě hrobařiků s výraznou, typickou žlutooranžovou až červenou kresbou (Sikes 2008).

Hrobařici mají vyvinutý stridulační orgán. Na 5. abdominálním tergitu jsou přítomny 2 lišty zubů či hřebínky, o které je třeno hřebínky, umístěnými na krovkách. Stridulační orgány jsou přítomny u obou pohlaví a jsou využívány při komunikaci mezi partnery a larvami a také při napadení (Sikes 2008). Lane a Rothschild popisují nápadnou podobnost chování hrobařiků a čmeláků (*Bombus*) při vyrušení jako Müllerovské mimikry (Lane, Rothschild 1965).

Larvy jsou 12 – 40 mm dlouhé, kampodeiformní (Silphinae) nebo eruciformní

(Nicrophorinae). Larvy Silphinae jsou silně sklerotizované, pigmentované, mají 6 stemmat na obou stranách hlavy (Sikes 2008). Larvy Nicrophorinae jsou pigmentované a sklerotizované jen málo, na každé straně hlavy mají jen po 1 stemmatu (Sikes 2008).

3.3 Ekologie

Silphidae jsou převážně nekrofágní, malý počet druhů je pak fytofágních, pantofágních (všežravých) a dravých (Sikes 2008; Ratcliffe 1996). Právě specializace na nekrofagii je zřejmě příčinou jejich omezení spíše na mírné klima. V teplejších oblastech je velmi silná konkurence, zejména mravenců, dvoukřídlého hmyzu a obratlovců (Woodard 2006) a také mikroorganismů (Rozen et al. 2008).

Nekrofágní brouci z podčeledi Silphinae preferují spíše větší kadavery (nad 300g), kde se živí buď na samotném kadaveru nebo na něm loví jiný hmyz (zejména larvy dvoukřídlých) (Scott 1998).

Podčeleď Nicrophorinae je potravně více specializovaná, druhy náležící do této podčeledi jsou vázány většinou na čerstvé kadavery drobných obratlovců. Kadavery slouží především jako potrava pro larvy, dospělci jsou schopni žít se dravě jinými bezobratlími. Hrobařící vynikají především komplexní rodičovskou péčí o larvy. Preferovány jsou kadavery do 300g, typicky do 100g (Sikes 2008).

Zvláštním případem je *N. pustulatus* Herschel, 1807, který je fakultativním parasitoidem vajec hadů *Elaphe obsoleta* Say in James, 1823 (Septentes: Colubridae) (Blouin-Demers, Weatherhead 2000).

Biotopy

Hrobařící obývají poměrně širokou škálu biotopů od polopouští, přes luční a polní stanoviště až po jehličnaté a listnaté lesy. Jednotlivé druhy vykazují rozdílné preference, díky čemuž je omezena mezidruhovná kompetice. Lesními druhy jsou *N. humator*, *N. vespilloides*, *N. interruptus* a *N. investigator* (Růžička 1994, Scott 1998), přičemž *N. humator*, *N. interruptus* a *N. investigator* jsou druhy preferující spíše suché jehličnaté lesy. *N. vespilloides* preferuje vlhké jehličnaté lesy (Růžička 1994). Scott (1998) uvádí, že severoamerická populace *N. vespilloides* obývá bažinaté oblasti a v jehličnatých lesích žije blízce příbuzný *N. defodiens*.

N. germanicus, *N. vespillo*, *N. vestigator*, *N. antennatus*, *N. interruptus* a *N. sepultor*

jsou druhy otevřené krajiny, především lesostepi a kulturní stepi. *N. investigator* je druhem bez výraznější preference biotopu (Šustek 1981).

Některé druhy jsou citlivé na změny biotopu, severoamerický *N. americanus* Olivier, 1790 je vznačně ohrožen odlesňováním a fragmentací biotopů (Creighton et al. 2009).

Vliv půdy na výskyt hrobaříků je také značný. Hrobaříci jsou velmi náchylní k vysychání (Bedick et al. 2006) a proto se zdají být naprosto nevyhovující písiky a štěrkové půdy, které rychle prosychají. Menší druhy (*N. vespilloides*) preferují lehčí půdy s vyšším podílem organické hmoty. Větší druhy jako *N. germanicus* a *N. vespillo* jsou schopny hrabat v těžších půdách a překonávat kořenový systém travních porostů na stepních a lučních stanovištích (Scott 1998).

3.4 Kadaver jako potravní zdroj

Mrtvá těla živočichů jsou bohatým zdrojem živin, který je však rozmístěn náhodně v prostoru a čase. Hrobaříci jsou až na výjimky omezeni na využití těl drobných obratlovců, zejména hlodavců a drobných ptáků. O tyto zdroje je veden silný kompetiční boj – jsou využívány hlavně obratlovci, dvoukřídlým hmyzem (zejm. Calliphoridae, Muscidae a Sarcophagidae), mravenci, brouky (např. Dermestidae, Silphidae, Staphylinidae) a mikroorganismy (Jurzenski 2012; Scott 1998; Rozen et al. 2008). Všechny skupiny organismů jsou tedy nuceny využívat kadavery co nejrychleji a tímto se stává dostupnost mršin časově velmi omezenou. Velikost mršiny, kterou jsou schopni hrobaříci zpracovat, závisí částečně na druhu hrobaříka. Krajnými hodnotami jsou 4 g pro *N. defodiens* Mannerheim, 1846 a 260 g pro *N. pustulatus* (Scott 1998).

Krátce po smrti začínají tkáně podléhat degradaci. Prvními uvolňovanými sloučeninami jsou produkty aerobního rozkladu povrchových tkání (Woodard 2006). Tyto látky jsou citlivě vnímány hrobaříky jako aktaktanty. Jedná se především o malé organické molekuly, obsahující síru (Kalinová et al. 2009).

Mikroorganismy, zřejmě jako součást kompetičního boje, produkují metabolity, které mohou být pro živočichy nechutné či toxické. Činnost mikroorganismů je velmi důležitá a hrobaříci preferují kadavery čerstvé. Pokud je kadaver v pokročilém stadiu rozkladu, jsou k němu sice hrobaříci atrahováni, ale jen zřídka ho využijí pro rozmnožování (Rozen et al. 2008).

Hrobaříci se při vyhledávání kadaveru orientují čichem a jsou schopni nalézt kadaver

již hodinu po smrti a při vhodných podmínkách jsou schopni kadaver lokalizovat ze vzdálenosti až 3 km (Ratcliffe 1996).

Kompetici dvoukřídlého hmyzu omezují hrobařici přímou likvidací jejich vajec či larev a pohřbíváním kadaveru. Na těle také často nosí roztoče *Poecilochirus* Canestrini, 1882 (Acari: Mesostigmata: Parasitidae), kteří vajíčka dvoukřídlých také konzumují. Při vysokých hustotách však mohou napadat i vajíčka hrobaříků (Baker, Schwarz 1997).

3.5 Rozmnožování

Kadaver vhodný k rozmnožování vyhledávají obě pohlaví. Setká-li se na jednom kadaveru více jedinců, tito mezi sebou většinou bojují, dokud nezůstane na kadaveru přítomen pouze jediný vítězný jedinec či pár (Ratcliffe 1996).

V případě, že je kadaver nalezen samcem, zaujme tento samec na vyvýšeném místě v blízkosti kadaveru specifický postoj, kdy hlava je držena těsně u podkladu a zadeček je vztyčen vzhůru a protažen. V této pozici samec vypouští feromon z žláz, umístěných na posledním zadečkovém článku (Ratcliffe 1996).

Samci nejsou vázáni při vypouštění feromonu na přítomnost, resp. „vlastnictví“ kadaveru. Samci mohou vypouštět feromon i v případě, že prohráli souboj o kadaver, jako tzv. satelitní samci, nebo pokud vhodný kadaver vůbec nenalezli. Atraktivita samce nesouvisí s přítomností či nepřítomností kadaveru, samice jsou zřejmě schopny rozlišit tento stav až při fyzickém kontaktu (Eggert 1992). Samice se se samci páří v obou případech. Pokud signalizující samec nemá k dispozici kadaver, získává samice alespoň sperma k oplodnění vajec v případě, že nalezne vhodný kadaver sama. Feromonem jsou přitahováni i jiní samci. Důvodem může být zabránění kadaveru signalizujícího samce či využití jeho signalizace k zesílení vlastního feromonového signálu (Eggert, Müller 1989). Větší druhy hrobaříků jsou také přitahovány feromonem menších druhů. Větší druhy obvykle v kompetičních soubojích vyhrávají a tudíž se může jednat o adaptivní vlastnost (Haberer et al. 2008).

Rodičovská péče

Po nalezení kadaveru, prozkoumání jeho vhodnosti pro rozmnožování a případném vyloučení možných kompetitorů začíná příprava kadaveru pro použití k rozmnožování. Úprava kadaveru spočívá v jeho přemístování, pokud je podklad nevhodný, dále v odstranění tělního pokryvu (srst či peří) a pohřbení do substrátu (Milne, Milne 1976) Přemístování

kadaveru probíhá synchronizovaně, oba jedinci při něm leží pod kadaverem zády dolů a nohama kadaver odtlačí. Rychlost pohybu kadaveru je přibližně metr za hodinu a brouci jsou schopni kadaver přemístit o několik metrů (Milne, Milne 1976; Ratcliffe 1996). Způsob, jakým se partneři domlouvají na směr pohybu a konečném umístění kadaveru není zatím znám.

Zahrabání kadaveru se účastní obě pohlaví, obvykle se jedná o jeden pár. Oba partneři rozrývají půdu pod kadaverem hlavou a vyhrnují ji zpod něj. Tímto způsobem se kadaver zanoří pod úroveň substrátu. Pohřbívání trvá několik hodin a v závislosti na velikosti kadaveru, druhu hrobaříků a jejich velikosti může být různě hluboko. Obvykle je kadaver pohřben několik centimetrů pod povrchem (Ratcliffe 1996; Scott 1998), velké druhy jako *N. germanicus* však mohou zahrabávat kadaver i 60 cm hluboko (Šustek 1981). Překážející kořeny rostlin brouci odsouvají stranou nebo překusují. Při pohřbívání kadaveru je odstraněn jeho tělní povrch (srst, peří) a z kadaveru je zformována poměrně kompaktní potravní koule (Ratcliffe 1996; Scott 1998; Šustek 1981). Povrch potravní koule dospělci pokrývají orálními a análními sekrety, které potlačují růst mikroorganismů a mohou mít také význam pro pohyb larev po potravní kouli (Eggert et al. 1998). Účinnou složkou sekretů jsou proteiny, jejich obsah v sekretech i antimikrobiální aktivita se mění v závislosti na teplotě a kvalitě potravy, přičemž různé druhy hrobaříků mohou mít různá optima (Jacques et al. 2009).

V průběhu pohřbívání kadaveru se partneři opakovaně páří. Když je potravní koule dostatečně hluboko, partneři okolo ní vytvoří komůrku (kryptu), obvykle s vybíhající mateřskou chodbičkou. Samice pak klade vejce do substrátu. Děje se tak 12 – 48 hodin po nalezení kadaveru (Scott 1998). Vajec bývá 10 – 50, v závislosti na velikosti kadaveru (Sikes 2008; Suzuki 2000). Velikost snůšky také závisí na přítomnosti samce, je-li přítomen, snůška je obvykle větší. Také pravděpodobnost založení náhradní snůšky je s přítomností samce zvyšuje (Suzuki 2000). Tato náhradní snůška bývá také výrazně menší u samostatných samic (Sakaluk 1998). Špicarová (Špicarová 1973) popisuje také dodatečné snůšky na velkých kadaverech, z nichž se však vyvíjejí nanosomatičtí jedinci.

Larvy se začínají líhnout zhruba po 56 hodinách. Larvální vývoj zahrnuje 3 instary a trvá přibližně týden. Kuklení probíhá v okolním substrátu (Scott 1998).

O larvy pečuje obvykle pouze samice, samec často opouští samici těsně po pohřbení kadaveru. Pokud je kadaver velmi malý, samice samce aktivně vyhání a může ho dokonce i usmrtit (Bartlett, Ashworth 1988). Před vylíhnutím larev rodiče vytvoří na vrchu potravní

koule kuželovitou prohlubeň, kterou plní natrávenými kousky kadaveru a orálním sekretem. Larvy prvního instaru se živí touto natrávenou potravou a jsou také přímo krmeny trofolaxí, tedy krmením „z úst do úst“. Larvy o trofolaxe žadoní tisknutím svého ústního ústrojí na ústní ústrojí dospělců. Larvy vylíhlé později žadoní intenzivněji než starší sourozenci, při nedostatku potravy se intenzita žadonění navyšuje stejně u všech larev nezávisle na relativní stáří v rámci snůšky (Smiseth, Moore 2007). Trofolaxe jsou v časném larválním vývoji (po prvních 12 hodin) naprosto zásadní pro přežívání larev, nejde však o předávání symbiontů jako je tomu u jiného hmyzu, např. termitů (Eggert et al. 1998). Péče v pozdějších fázích (druhý a třetí instar), kdy jsou larvy schopny se živit na potravní kouli samostatně, ovlivňuje spíše hmotnostní přírůstky larev. Ve větších snůškách jsou larvy samostatnější v příjmu potravy, efektivita žadonění jednotlivých larev se snižuje, přestože intenzita péče rodičů se s rostoucí snůškou také náležitě navyšuje (Eggert et al. 1998; Smiseth, Moore 2007; Rauter, Moore 2004).

Obě pohlaví jsou schopna v plném rozsahu péče o larvy, v přítomnosti samice však samci věnují péči o larvy výrazně méně času než v případě, že se o larvy starají sami (Rauter, Moore 2004). Přítomnost samce výrazně neovlivňuje pravděpodobnost přežívání larev nebo jejich hmotnostní přírůstky, samci jsou přítomni spíše z důvodu obrany hnízda před kompetitory (Eggert et al. 1998). Přítomnost samce výrazně zvyšuje pravděpodobnost ubránění hnízda nejen samotným zapojením samce v souboji, ale také stimulací samice k intenzivnější obraně (Trumbo 2007). Dalším důvodem pro spolupráci samce se samicí při pohřbívání a úpravě kadaveru je zajištění vysoké úrovně paternity – samci, kteří se této péče účastní, mají průměrně 92% paternitu (Müller, Eggert 1989).

Společné rozmnožování, kompetice a hnízdní parasitismus

Jelikož jsou kadavery velmi cenné a žádané potravní zdroje, probíhá o ně silná kompetice i mezi hrobařky. V některých případech však tomu tak být nemusí a hrobařici schopni za jistých podmínek i kooperovat, zvláště na velkých kadaverech. Větší kadavery jsou vydatnějším potravním zdrojem, avšak jejich pohřbení, úprava a obrana je obtížnější. Hrobařici se proto na větších kadaverech mohou družovat do kvazisociálních společenství, čítajících několik jedniců (Scott 1998). Sdružování do společenství je popisováno v různé míře u *N. vespilloides*, *N. tomentosus*, *N. defodiens*, *N. investigator* a *N. orbicollis* (Eggert, Sakaluk 2000; Trumbo 1992; Hocking et al. 2006). Zvláštním případem je opět *N. pustulatus*,

který se skupinově rozmnožuje velmi ochotně (Trumbo 1992).

Eggert a Müller (Eggert, Müller 1992) zkoumali intenzitu soubojů mezi 2 samicemi *N. vespilloides* na různě velkých kadaverech. K usurpacím hnízd dochází často, je-li nově přichozí samice větší. Nejtvrdší boje probíhaly na středně velkých kadaverech (15 gramů), menší kadavery byly menší samicí opouštěny často bez většího odporu. Hodnota malého kadaveru zřejmě nepřevyšuje cenu zranění, utrpěných při potyčce. Na velkých kadaverech (nad 25 g) pak dochází často ke společnému hnízdění, menší samice je tolerována. Tuto toleranci Eggert a Müller vysvětlují snazší obranou hnízda s larvami a možností opuštění hnízda větší samicí dříve, než by to bylo možné při samostatném pečování o něj. Trumbo (Trumbo 1995) uvádí, že druhy s obecně vyšší pravděpodobností neúspěchu při samostatném hnízdění více tíhnou ke společnému rozmnožování.

Samice kladou často víc vajec, než je optimum pro uživení larev na daném kadaveru a z tohoto důvodu se uchylují k filiálnímu kanibalismu. Samice však nejsou schopny rozlišit vlastní a cizí larvy. Pokud se líhnutí cizích larev dostatečně překrývá s líhnutím vlastního potomstva, jsou tyto cizí larvy brány jako vlastní. Toho mohou využít samice, které prohrály souboj o kadaver a zanechat na místě nakladená vejce. Neschopnost rozlišit vlastní larvy od cizích je zřejmě také jednou z podmínek, které umožňují společné rozmnožování více samic na jednom kadaveru (Müller, Eggert 1990; Sikes 2008). Toho zřejmě využívá hnízdní parazit hrobaříků *Ptomoscopus morio* Kraatz, 1877 (Coleoptera: Silphidae). Jeho larvy jsou v hnízdě přijímány podobně jako larvy hostitele, shoduje-li se jejich stadium se stadiem hostitele (Suzuki, Nagano 2006).

Při společném rozmnožování dochází k rozšíření časového intervalu oviposice jednotlivých samic. Díky tomu se časově lépe překrývají intervaly líhnutí larev, což omezuje infanticidu. Díky tomu je maternita přibližně stejná pro všechny zúčastněné samice (Eggert, Müller 1992, 2000).

Ve výsledku mají samice při společném rozmnožování méně potomstva, než samice samostatně se rozmnožující (Eggert, Sakaluk 1995), což však je pravděpodobně vyváženo nižší pravděpodobností selhání celé snůšky.

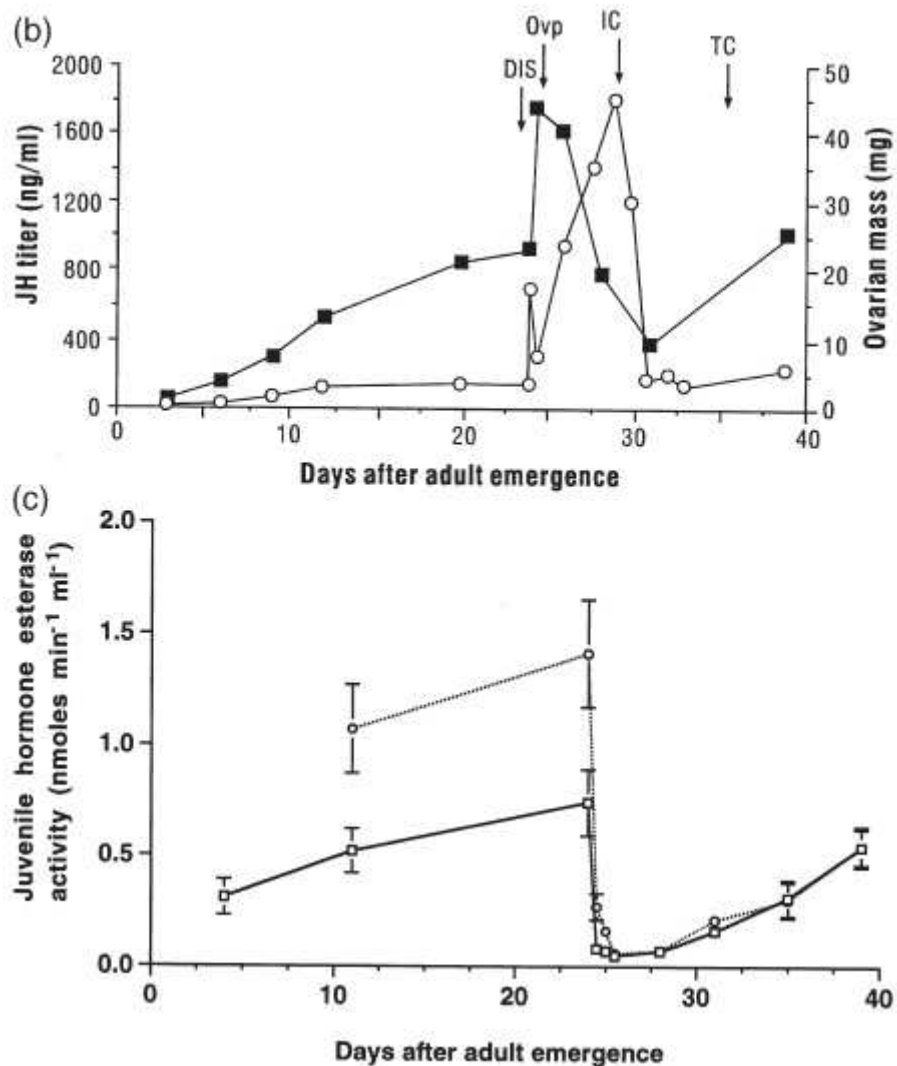
4. Role juvenilního hormonu v regulaci ontogenetických procesů ve vývoji hrobaříků

Hrobaříci jsou v současnosti poměrně dobře prozkoumání a vyznačují se komplexními vzorci chování. Jsou také poměrně snadno chovatelní v laboratorních podmínkách a jejich velikost umožňuje odběr dostatečně velkých vzorků tkání (zejm. hemolymfy). Z těchto důvodů jsou dobrým modelem pro výzkum juvenilního hormonu. Modelovými druhy jsou především *N. orbicollis*, *N. pustulatus*, *N. tomentosus* a *N. vespilloides* (Trumbo, Robinson 2004; Crook et al. 2008). Tyto druhy jsou si biologicky značně podobné, s výjimkou *N. pustulatus*, který využívá k rozmnožování hadí vejce a v hnízdech hadů tvoří početné skupiny. Sledovaným juvenilním hormonem je JHIII.

4.1 Role juvenilního hormonu u samic

Průběh hladiny juvenilního hormonu a pohlavní dospívání

Hladina juvenilního hormonu souvisí s průběhem rozmnožování, péče o larvy a také s kondicí samic. Průběh hladiny JH v průběhu poměrně dobře koreluje s rodičovskou péčí a fyziologickými změnami (růst ovaríí) při rozmnožování (Scott et al. 2001). Hladina JH samic *N. orbicollis* po dosažení stadia imaga průběžně stoupá po prvních 20 dní, kdy se ustaluje na konstantní hladině. Vývoj během těchto 20 dní postupuje vývoj ovaríí stejným tempem. Jak je vidět na Obr.1, titer JH stoupá z nedetekovatelných hodnot na výši cca 800 ng.ml⁻¹ ve 20. dni. Současně se mírně zvyšuje aktivita JH esterázy, což umožňuje jemnou regulaci titru JH. (Scott et al. 2001) .



Obr. 1 – b) průběh hladiny JH a vývoje ovarií samice ve stadiu imaga (prázdná kolečka – titr JH; plné čtverečky – hmota ovarií), c) aktivita JH esterázy samic (kolečka) a samců (čtverečky). (Scott et al. 2001)

Gonadotropní efekt juvenilního hormonu

U mnoha skupin hmyzu je činnost pohlavních orgánů, produkce vitellogeninu či žláz, produkujících vaječné obaly, přímo závislá na účinku JH. Toto platí zejména u taxonů, které nemají vyvinutou rodičovskou péči (Trumbo 2002).

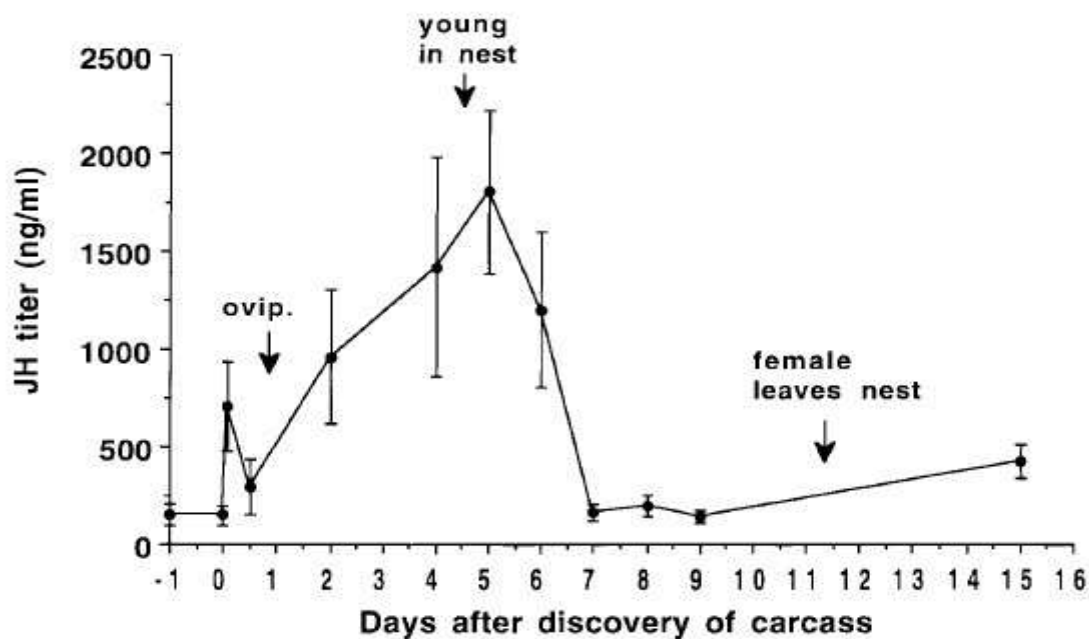
Například u škvorů či švábů je činnost ovarií přímo závislá na činnosti *corpora allata*, potažmo JH. Odstranění *corpora allata* u švába *Blatella germanica* Linnaeus, 1767 způsobuje poruchy syntézy vitellogeninu, proteinů oothéky a činnost přídatných žláz (Trumbo 2002).

V případě hrobařků není činnost gonád řízena juvenilním hormonem. Činnost ovarií se časově i průběhem shoduje se vzestupem hladiny JH. Zahájení konečné fáze maturace

ovarií, vstřebávání vitellogeninu do oocytů a oviposice je stimulováno nalezením vhodného potravního zdroje (kadaveru), nikoliv samotným JH (Scott et al. 2001). Koncentrace vitellogeninu v hemolymfě samic se zdá být pozitivně korelována s hladinou JH, nicméně tato korelace není statisticky signifikantní. Při podávání fluvastatinu (inhibitor produkce JH) nedochází k významné změně množství vitellogeninu v hemolymfě. Pokud je činnost a maturace ovaríí pod vlivem JH, děje se tak v součinnosti s dalšími hormony a faktory (Panaitof, Scott 2006).

Role juvenilního hormonu při rozmnožování a péči o snůšku

Při objevení kadaveru se u samic zvyšuje rychle titr JH, již během 10 minut stoupá až na 1,7násobek klidové hodnoty (Trumbo et al. 1995). Po 12 hodinách dosahuje 8násobku hodnoty před objevením kadaveru. Tento vzestup hladiny JH je iniciován behaviorálně, pouhým kontaktem s předloženým kadaverem a jeho prozkoumáváním a je uskutečněn prudkým poklesem aktivity JH esterázy (Scott et al. 2001). Příjem potravy, přítomnost samce či páření nejsou stimulem pro zvýšení hladiny JH. Stejně tak je zahájen rychlý růst ovaríí, během 18 hodin po objevení kadaveru se jejich hmotnost zvýší 3krát. V době oviposice se hladina JH snižuje téměř na úroveň před objevením kadaveru. Nejvyšší hladiny JH (až 70krát zvýšená hladina oproti stavu před objevením kadaveru) mají samice v době příchodu vylíhlých larev na potravní kouli, kdy vyžadují nejintenzivnější krmení trofolaxí. S růstem larev klesá hodnota titru JH, když jsou larvy ve 3. instaru, blíží se hladiny JH opět stavu před rozmnožováním. Ve chvíli, kdy samice opouští larvy, dochází opět k pozvolnému zvyšování hladiny JH v hemolymfě (Trumbo et al. 1995; Trumbo 1997; Scott, Panaitof 2004).



Obr. 2 – Průběh hladiny JH u samice během rozmnožování. Den 0 – objevení kadaveru, šipky označují (zleva) okamžik oviposice, vylíhnutí larev a opuštění hnízda samicí (Trumbo 1997).

Kvalita potravy do značné míry ovlivňuje rozmnožovací schopnost samice a hladiny JH. Samice, které dostávaly méně kvalitní potravu měly nižší titer JH, nižší tělesnou hmotnost a menší ovaria. Při nižších hladinách JH způsobených méně kvalitní potravou se snížila reprodukční schopnost samic – samice produkují až o 33% méně vajíček, která mají o 18% menší hmotnost. Dodávání exogenního JH zvyšuje počet nakladených vajíček, ale zároveň se snižuje odolnost samic vůči hladovění. Tento efekt je výraznější u samostatných samic, než u samic spárovaných se samcem. Samice se zvýšenou hladinou JH se také častěji pokouší o reprodukci v nepřítomnosti samce. Samostatné rozmnožování samic je ovšem druhově specifické, samice *N. orbicollis* se bez přítomnosti samce pokouší o rozmnožování pravidelně, *N. investigator* jen vzácně. Samice *N. tomentosus* mění chování s věkem, starší samice se o samostatné rozmnožování pokouší častěji, než mladé samice (Trumbo, Robinson 2004).

Zvýšená hladina JH či methoprenu (syntetický analog JH) zesiluje intenzitu soubojů, neovlivňuje však dominanci při vnitrodruhové kompetici o kadaver ani nezvyšuje podíl larev při společném rozmnožování více samic (Scott 2006; Trumbo 2007).

Vliv JH na imunitní reakce samic

JH a jeho analogy často snižují imunokompetenci hmyzu, zejména schopnost

enkapsulace patogenů a cizích těles a jejich melanizaci fenoloxidázovou reakcí (Shaurub 2012; Steiger, Gershman, et al. 2011). Imunitní reakce jsou energeticky náročné a často jsou vyvažovány sníženou reprodukční schopností (princip trade-off). Například samci potměnků *Tenebrio molitor* Linnaeus 1758 jsou při vyšších hladinách JH atraktivnější pro samice, ale mají sníženou schopnost enkapsulace a melanizace cizího těla (Rantala et al. 2003; Kivleniece et al. 2010). Po páření se snižují aktivity fenoloxidázy u obou pohlaví *T. molitor*, zřejmě kvůli využití dostupných zdrojů pro rozmnožování (Rolff, Siva-Jothy 2002).

Hrobařici kromě individuálních imunitních reakcí investují ještě do tzv. imunity sociální (Cotter, Kilner 2010a), v tomto případě se jedná o produkci orálních a především análních sekretů s antimikrobiální funkcí, kterými pokrývají potravní kouli. Tyto sekrety vykazují aktivity fenoloxidázy a také mají lytickou aktivitu (lysozym) (Jacques et al. 2009).

Zesílení imunitních reakcí a aktivity antimikrobiálních sekretů se nápadně překrývá se zvýšením titru JH na počátku rozmnožování, při přípravě kadaveru a péči o potomstvo. (Steiger, Gershman, et al. 2011; Trumbo et al. 1995) V případě individuálních imunitních reakcí může jít o potřebu boje proti mikroorganismům (bakterie, houby), kterých je na kadaveru zvýšené množství. Dále také může docházet, zejména na počátku péče o snůšku, k bojům s kompetitory. Zranění utržená v soubojích v prostředí velmi bohatém na mikroorganismy je nutno rychle zacelit, což zajišťuje především fenoloxidázová reakce (Steiger, Gershman, et al. 2011).

Lytická aktivita sekretů *N. orbicollis* se od okamžiku nalezení kadaveru postupně zvyšuje, zatímco fenoloxidázová aktivita sekretů klesá (Steiger, Gershman, et al. 2011). Stejně tak fenoloxidázová aktivita hemolymfy negativně koreluje s lytickou aktivitou. Je možné, že JH ovlivňuje aktivity enzymů, činných v obraně jedince i potravního zdroje, konkrétně posilováním lytické aktivity na úkor fenoloxidázové (Steiger, Gershman, et al. 2011).

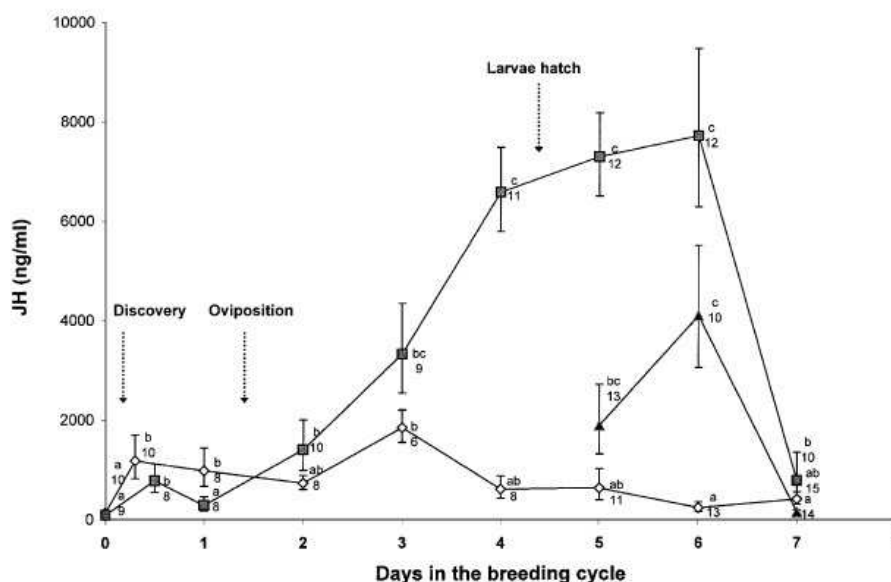
Péči o potomstvo se zabývají obě pohlaví, nicméně při společné péči obou pohlaví produkuje sekrety s vyšší antimikrobiální aktivitou samice (Cotter, Kilner 2010b). Ovdovělé samice (samec byl odebrán) mají antimikrobiální aktivitu sekretů mírně sníženou. Toto snížení je možno vysvětlit nutností investovat energii do činností, které jsou jinak zajišťovány samcem (Cotter, Kilner 2010b).

JH je častým důvodem snížení imunokompetence hmyzu, v případě hrobaříků se však může jednat o specifickou adaptaci. Hrobařici jsou totiž nuceni využít potravní zdroj rychle, při značném konkurenčním tlaku a v prostředí s vysokou koncentrací mikroorganismů. Tyto

okolnosti mohly vést k současnému stavu, kdy JH zrychluje metabolismus a dokonce může stimulovat produkci potřebných enzymů (Cotter, Kilner 2010b; Steiger, Gershman, et al. 2011).

4.2 Role juvenilního hormonu u samců

Průběh hladiny JH u samců při rozmnožování je zpočátku velmi podobný situaci u samic (Panaitof et al. 2004; Scott et al. 2001). Je-li přítomna samice, titr JH samců se drží na přibližně stejné hladině, na kterou stoupne po pohřbení kadaveru spolu se samicí. Pokud však je samice nepřítomna, začíná stoupat samčí titr JH podobně, jako je tomu u samic. Tento vzestup může být až na úroveň 17násobku titru u spárovaných samců, přímo souvisí s péčí o larvy a je stimulován jejich žadoněním a celkovou hmotností larev. Titr JH spárovaných samic je průměrně 32krát vyšší než spárovaných samců, je však pouze dvojnásobný oproti nespárovaným samcům (Panaitof et al. 2004).



Obr. 3 – Průběh hladiny JH u spárovaných samic (šedé čtverce), spárovaných samců (bílé kolečka) a samců – vdovců (černé trojúhelníky) v prvních dnech péče o potomstvo (Panaitof et al. 2004)

Hladina JH samců zřejmě do jisté míry sleduje úroveň hormonu jejich partnerek, alespoň na začátku péče o snůšku (Panaitof et al. 2004; Scott et al. 2001). Tato synchronizace může být zprostředkována monoterpenickou sloučeninou (E)-methygeranát (dále MG), kterou samice produkují během péče o snůšku. Produkce tohoto terpenoidu souvisí s produkcí JH, obě molekuly mají podobnou strukturu a sdílí stejné biosyntetické dráhy a prekursory.

Přítomnost MG indukuje tolerantní chování samců. Samice vylučující tuto sloučeninu jsou na potravní kouli tolerovány a snadněji přijímány jako partnerky. Tato skutečnost byla potvrzena i při testech se syntetickým MG. Vylučování MG samicí je také indukováno přítomností samce, samice v nepřítomnosti samce vylučují jen stopová množství MG (200x méně, než v jeho přítomnosti) (Steiger, Haberer, et al. 2011). MG není zřejmě jedinou molekulou, která umožňuje rozpoznání partnerů a navození tolerantního chování, svou úlohu zde zřejmě hrají i kutikulární uhlovodíky, jejichž složení se během rozmnožování také mění (Scott et al. 2008; Haberer et al. 2010; Steiger, Haberer, et al. 2011).

Vliv JH na imunitní reakce samců

Imunitní reakce samců jsou všeobecně slabší, než reakce samic. Po objevení kadaveru dochází i u samců k prudkému zesílení imunitních reakcí. Samci, kteří pečují o potomstvo společně se samicí, však záhy snižují lytickou aktivitu sekretů na úroveň samců nepečujících o potomstvo. Ovšem v případě ovdovění (ztráta samice) se u samců zvyšuje antimikrobiální aktivita sekretů, kterými pokrývají potravní kouli, a to téměř na úroveň, která je běžná u samic (Cotter, Kilner 2010b). Tyto změny nápadně odpovídají změnám titru JH a celkovým změnám chování (Panaitof et al. 2004; Steiger, Gershman, et al. 2011; Cotter, Kilner 2010b)

4.3 Role juvenilního hormonu u larev

Koncentrace JH v hemolymfě larev hrobaříků během jejich vývoje zřejmě probíhá podle stejného schématu jako u jiného holometabolního hmyzu (viz kap. 2.4) - tedy v prvním a druhém larválním instaru je udržována na vysoké úrovni, v posledním instaru klesá a k výlevu opět dochází před jeho ukončením. Hladina JH a její změna v průběhu vývoje nebyla u larev hrobaříků zatím měřena a popsána konkrétně.

Vlivem JH na larvy hrobaříků se zabýval tým Crook et al. (Crook et al. 2008). Ve své studii vychází z poznatku jiných autorů (Goodship, Buchanan 2006; Kitaysky et al. 2001), že kortikosteron a testosteron zvyšují hmotnostní přírůstky mláďat ptáků a intenzitu jejich žadonění o potravu. Na základě tohoto poznatku zkoumal vliv JH na hmotnostní přírůstky larev a intenzitu jejich žadonění o potravu. Larvám byl podán methopren (syntetický analog JH) během 2. instaru, 24 hodin po vylíhnutí. Zvýšená hladina JH výrazně zvyšuje intenzitu žadonění larev o potravu, významně však snižuje jejich hmotnostní přírůstky. Snižování přírůstků je lineárně závislé na výši hladiny JH a nezávisí na způsobu příjmu potravy. Larvy,

které se živily pouze samostatně bez přispění rodičů, byly zvýšenou hladinou JH
poznamenány stejně jako ty, které získávaly potravu trofolaxí (Crook et al. 2008).

5. Závěr

Juvenilní hormon představuje důležitou složku endokrinního systému hmyzu a jeho účinky jsou mezi různými taxony velmi variabilní. U hrobaříků jsou účinky JH poměrně vzdálené od ancestrálních funkcí, souvisí především s péčí o potomstvo a sociálními interakcemi. Intenzita péče o larvy se liší mezi pohlavími a souvisí se zvýšeným titrem JH v hemolymfě, přímo jí však řízena není. Zvýšený titr JH také obvykle potlačuje imunitní reakce hmyzu, imunitní reakce hrobaříků se však vysokým titrem JH nesnižují. Jedná se pravděpodobně o adaptaci, hrobaříci se v období rozmnožování nacházejí v prostředí s vysokým výskytem mikroorganismů (kadaver), kde také dochází k častým soubojům a poraněním. Chování, titr JH a imunitní reakce samců pečujících o potomstvo bez přítomnosti samice se řídí podle vzorců, nápadně se podobajících samicím, nedosahují však jejich úrovně.

Již známé informace o vlivu JH na ontogenetické procesy hrobaříků mohou být podkladem pro další výzkum vlivu JH na chování, rodičovskou péči, imunitní reakce a rychlost a efektivitu metabolismu jak dospělců, tak larev. Zejména v případě larev jsou poznatky velmi chudé.

6. Literatura

- BAKER A. S., SCHWARZ H. H., 1997. Morphological differences between sympatric populations of the *Poecilochirus carabi* complex (Acari: Mesostigmata: Parasitidae) associated with burying beetles (Silphidae: Nicrophorus). *Systematic Parasitology* [online]. roč. 37, č. 3, s. 179–185, ISSN 0165-5752, 1573-5192. Dostupné z: doi:10.1023/A:1005822702267
- BARTLETT J., ASHWORTH C. M., 1988. Brood size and fitness in *Nicrophorus vespilloides* (Coleoptera: Silphidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. roč. 22, č. 6, s. 429–434, ISSN 0340-5443, 1432-0762. Dostupné z: doi:10.1007/BF00294981
- BEDICK J. C., HOBACK W. W., ALBRECHT M. C., 2006. High water-loss rates and rapid dehydration in the burying beetle, *Nicrophorus marginatus*. *Physiological Entomology* [online]. roč. 31, č. 1, s. 23–29, ISSN 1365-3032. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-3032.2005.00477.x
- BLOUIN-DEMERS G., WEATHERHEAD P. J., 2000. A novel association between a beetle and a snake: parasitism of *Elaphe obsoleta* by *Nicrophorus pustulatus*. *Écoscience*. roč. 7, č. 4, s. 395–397. ,
- CAMPBELL P. M., OAKESHOTT J. G., HEALY M. J., 1998. Purification and kinetic characterisation of juvenile hormone esterase from *Drosophila melanogaster*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* [online]. roč. 28, č. 7, s. 501–515, ISSN 0965-1748. Dostupné z: doi:10.1016/S0965-1748(98)00037-X
- COTTER S. C., KILNER R. M., 2010a. Personal immunity versus social immunity. *Behavioral Ecology* [online]. roč. 21, č. 4, s. 663–668, ISSN 1045-2249, 1465-7279. Dostupné z: doi:10.1093/beheco/arq070
- COTTER S. C., KILNER R. M., 2010b. Sexual division of antibacterial resource defence in breeding burying beetles, *Nicrophorus vespilloides*. *Journal of Animal Ecology* [online]. roč. 79, č. 1, s. 35–43, ISSN 1365-2656. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2656.2009.01593.x
- CREIGHTON J., BASTARACHE C. R., LOMOLINO M. V., BELK M. C., 2009. Effect of forest removal on the abundance of the endangered American burying beetle, *Nicrophorus americanus* (Coleoptera: Silphidae). *Journal of Insect Conservation* [online]. roč. 13, č. 1, s. 37–43, ISSN 1366-638X, 1572-9753. Dostupné z: doi:10.1007/s10841-007-9115-4
- CROOK T. C., FLATT T., SMISETH P. T., 2008. Hormonal modulation of larval begging and growth in the burying beetle *Nicrophorus vespilloides*. *Animal Behaviour* [online]. roč. 75, č. 1, s. 71–77, ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2007.04.009
- EGGERT A.-K., 1992. Alternative male mate-finding tactics in burying beetles. *Behavioral Ecology* [online]. roč. 3, č. 3, s. 243–254, ISSN 1045-2249, 1465-7279. Dostupné z: doi:10.1093/beheco/3.3.243

- EGGERT A.-K., MÜLLER J. K., 1989. Pheromone-mediated attraction in burying beetles. *Ecological Entomology* [online]. roč. 14, č. 2, s. 235–237, ISSN 1365-2311. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2311.1989.tb00774.x
- EGGERT A.-K., MÜLLER J. K., 1992. Joint breeding in female burying beetles. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. roč. 31, č. 4, s. 237–242, ISSN 0340-5443. Dostupné z: doi:10.1007/BF00171678
- EGGERT A.-K., MÜLLER J. K., 2000. Timing of oviposition and reproductive skew in cobreeding female burying beetles (*Nicrophorus vespilloides*). *Behavioral Ecology* [online]. roč. 11, č. 4, s. 357–366, ISSN 1045-2249, 1465-7279. Dostupné z: doi:10.1093/beheco/11.4.357
- EGGERT A.-K., SAKALUK S. K., 1995. Female-coerced monogamy in burying beetles. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. roč. 37, č. 3, s. 147–153, ISSN 0340-5443. Dostupné z: doi:10.1007/BF00176711
- EGGERT A.-K., SAKALUK S. K., 2000. Benefits of communal breeding in burying beetles: a field experiment. *Ecological Entomology* [online]. roč. 25, č. 3, s. 262–266, ISSN 1365-2311. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-2311.2000.00262.x
- EGGERT A.-K., REINKING M., MÜLLER J. K., 1998. Parental care improves offspring survival and growth in burying beetles. *Animal behaviour*. roč. 55, č. 1, s. 97–107., ISSN 0003-3472.
- GILBERT L. I., GRANGER N. A., ROE R. M., 2000. The juvenile hormones: historical facts and speculations on future research directions. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* [online]. roč. 30, č. 8–9, s. 617–644, ISSN 0965-1748. Dostupné z: doi:10.1016/S0965-1748(00)00034-5
- GOODSHIP N. M., BUCHANAN K. L., 2006. Nestling testosterone is associated with begging behaviour and fledging success in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. roč. 273, č. 1582, s. 71–76, ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2005.3289
- HABERER W., SCHMITT T., PESCHKE K., SCHREIER P., MÜLLER J. K., 2008. Ethyl 4-Methyl Heptanoate: A Male-Produced Pheromone of *Nicrophorus vespilloides*. *Journal of Chemical Ecology* [online]. roč. 34, č. 1, s. 94–98, ISSN 0098-0331. Dostupné z: doi:10.1007/s10886-007-9406-y
- HABERER W., STEIGER S., MÜLLER J. K., 2010. (E)-Methylgeranate, a chemical signal of juvenile hormone titre and its role in the partner recognition system of burying beetles. *Animal Behaviour* [online]. roč. 79, č. 1, s. 17–24, ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2009.09.019
- HARTFELDER K., 2000. Insect juvenile hormone: from „status quo" to high society. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* [online]. roč. 33, č. 2, s. 157–177, ISSN 0100-879X. Dostupné z: doi:10.1590/S0100-879X2000000200003
- HOCKING M. D., RING R. A., REIMCHEN T. E., 2006. Burying beetle *Nicrophorus*

- investigator reproduction on Pacific salmon carcasses. *Ecological Entomology* [online]. roč. 31, č. 1, s. 5–12, ISSN 1365-2311. Dostupné z: doi:10.1111/j.0307-6946.2006.00747.x
- HOMOLA E., CHANG E. S., 1997. Methyl Farnesoate: Crustacean Juvenile Hormone in Search of Functions. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* [online]. roč. 117, č. 3, s. 347–356, ISSN 1096-4959. Dostupné z: doi:10.1016/S0305-0491(96)00337-9
- JACQUES B. J., AKAHANE S., ABE M., MIDDLETON W., HOBACK W. W., SHAFFER J. J., 2009. Temperature and food availability differentially affect the production of antimicrobial compounds in oral secretions produced by two species of burying beetle. *Journal of chemical ecology* [online]. roč. 35, č. 8, s. 871–877., ISSN 1573-1561. Dostupné z: doi:10.1007/s10886-009-9680-y
- JURZENSKI J., 2012. Factors Affecting the Distribution and Survival of Endangered American Burying Beetles, *Nicrophorus americanus* Olivier. *Dissertations and Student Research in Entomology* [online]. Dostupné z: <http://digitalcommons.unl.edu/entomologydiss/20>
- KALINOVÁ B., PODSKALSKÁ H., RŮŽIČKA J., HOSKOVEC M., 2009. Irresistible bouquet of death—how are burying beetles (Coleoptera: Silphidae: Nicrophorus) attracted by carcasses. *Naturwissenschaften* [online]. roč. 96, č. 8, s. 889–899, ISSN 0028-1042. Dostupné z: doi:10.1007/s00114-009-0545-6
- KATAOKA H., TOSCHI A., LI J. P., CARNEY R. L., SCHOOLEY D. A., KRAMER C. J., 1989. Identification of an Allatotropin from Adult *Manduca sexta*. *Science* [online]. roč. 243, č. 4897, s. 1481–1483, ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.243.4897.1481
- KITAYSKY A. S., WINGFIELD J. C., PIATT J. F., 2001. Corticosterone facilitates begging and affects resource allocation in the black-legged kittiwake. *Behavioral Ecology* [online]. roč. 12, č. 5, s. 619–625, ISSN 1045-2249, 1465-7279. Dostupné z: doi:10.1093/beheco/12.5.619
- KIVLENIECE I., KRAMS I., DAUKŠTE J., KRAMA T., RANTALA M. J., 2010. Sexual attractiveness of immune-challenged male mealworm beetles suggests terminal investment in reproduction. *Animal Behaviour* [online]. roč. 80, č. 6, s. 1015–1021, ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2010.09.004
- LAFONT R., 2000. The Endocrinology of Invertebrates. *Ecotoxicology* [online]. roč. 9, č. 1-2, s. 41–57, ISSN 0963-9292, 1573-3017. Dostupné z: doi:10.1023/A:1008912127592
- LANE C., ROTHSCHILD M., 1965. A case of Müllerian mimicry of sound. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A, General Entomology* [online]. roč. 40, č. 10-12, s. 156–158, ISSN 1365-3032. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-3032.1965.tb00305.x
- LASSITER M. T., APPERSON C. S., ROE R. M., 1995. Juvenile hormone metabolism during the fourth stadium and pupal stage of the southern house mosquito, *Culex*

- quinquefasciatus Say. *Journal of Insect Physiology* [online]. roč. 41, č. 10, s. 869–876, ISSN 0022-1910. Dostupné z: doi:10.1016/0022-1910(95)00037-U
- MILNE L. J., MILNE M., 1976. The social behavior of burying beetles. *Scientific American* [online]. roč. 235, č. 2, s. 84–89., ISSN 0036-8733(Print). Dostupné z: doi:10.1038/scientificamerican0876-84
- MÜLLER J. K., EGGERT A.-K., 1989. Paternity assurance by “helpful” males: adaptations to sperm competition in burying beetles. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. roč. 24, č. 4, s. 245–249, ISSN 0340-5443, 1432-0762. Dostupné z: doi:10.1007/BF00295204
- MÜLLER J. K., EGGERT A.-K., 1990. Time-dependent shifts between infanticidal and parental behavior in female burying beetles a mechanism of indirect mother-offspring recognition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. roč. 27, č. 1, s. 11–16, ISSN 0340-5443. Dostupné z: doi:10.1007/BF00183307
- PANAITOF S. C., SCOTT M. P., 2006. Effect of juvenile hormone on vitellogenin gene expression in the fat body of burying beetles, *Nicrophorus orbicollis*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* [online]. roč. 63, č. 2, s. 82–91, ISSN 1520-6327. Dostupné z: doi:10.1002/arch.20144
- PANAITOF S. C., SCOTT M. P., BORST D. W., 2004. Plasticity in juvenile hormone in male burying beetles during breeding: physiological consequences of the loss of a mate. *Journal of Insect Physiology* [online]. roč. 50, č. 8, s. 715–724, ISSN 0022-1910. Dostupné z: doi:10.1016/j.jinsphys.2004.05.008
- PRATT G. E., FARNSWORTH D. E., SIEGEL N. R., FOK K. F., FEYEREISEN R., 1989. Identification of an allatostatin from adult *Diploptera punctata*. *Biochemical and Biophysical Research Communications* [online]. roč. 163, č. 3, s. 1243–1247, ISSN 0006-291X. Dostupné z: doi:10.1016/0006-291X(89)91111-X
- RANTALA M. J., VAINIKKA A., KORTET R., 2003. The role of juvenile hormone in immune function and pheromone production trade-offs: a test of the immunocompetence handicap principle. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. roč. 270, č. 1530, s. 2257–2261, ISSN 0962-8452, 1471-2954. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2003.2472
- RATCLIFFE B. C., 1996. The carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*. s. 1 - 100
- RAUTER C. M., MOORE A. J., 2004. Time constraints and trade-offs among parental care behaviours: effects of brood size, sex and loss of mate. *Animal Behaviour* [online]. roč. 68, č. 4, s. 695–702, ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2003.09.018
- ROLFF J., SIVA-JOTHY M. T., 2002. Copulation corrupts immunity: A mechanism for a cost of mating in insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. roč. 99, č. 15, s. 9916–9918, ISSN 0027-8424, 1091-6490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.152271999

- ROZEN D. E., ENGELMOER D. J. P., SMISETH P. T., 2008. Antimicrobial strategies in burying beetles breeding on carrion. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. roč. 105, č. 46, s. 17890–17895, ISSN 0027-8424, 1091-6490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.0805403105
- RŮŽIČKA J., 2004. Fauna Europaea: Silphidae, Agyrtidae and Leiodidae: Coloninae. In: Alonso-Zarazaga M. A., Audisio P., (eds): *Fauna Europaea: Coleoptera, Beetles*. Fauna Europaea version 1.1, online on www.faunaeur.org
- RŮŽIČKA J., 2005. Icones Insectorum Europae Centralis. Coleoptera: Agyrtidae, Silphidae. *Folia Heyrovskyana, Serie B*, 3: s. 1-9.
- SAKALUK S. K., EGGERT A.-K., MÜLLER J. K., 1998. The ‘Widow Effect’ and its Consequences for Reproduction in Burying Beetles, *Nicrophorus vespilloides* (Coleoptera: Silphidae). *Ethology* [online]. roč. 104, č. 7 [vid. 17. květen 2013]. ISSN 1439-0310. Dostupné z: doi:10.1111/j.1439-0310.1998.tb00090.x
- SCOTT M. P., 1998. The Ecology and Behavior of Burying Beetles. *Annual Review of Entomology* [online]. roč. 43, č. 1, s. 595–618, Dostupné z: doi:10.1146/annurev.ento.43.1.595
- SCOTT M. P., 2006. The role of juvenile hormone in competition and cooperation by burying beetles. *Journal of Insect Physiology* [online]. roč. 52, č. 10, s. 1005–1011, ISSN 0022-1910. Dostupné z: doi:10.1016/j.jinsphys.2006.04.006
- SCOTT M. P., MADJID K., ORIANI C. M., 2008. Breeding alters cuticular hydrocarbons and mediates partner recognition by burying beetles. *Animal Behaviour* [online]. roč. 76, č. 2, s. 507–513, ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2008.01.030
- SCOTT M. P., PANAITOF S. A., 2004. Social stimuli affect juvenile hormone during breeding in biparental burying beetles (Silphidae: *Nicrophorus*). *Hormones and Behavior* [online]. roč. 45, č. 3, s. 159–167, ISSN 0018-506X. Dostupné z: doi:10.1016/j.yhbeh.2003.09.012
- SCOTT M. P., TRUMBO S. T., NEESE P. A., BAILEY W. D., ROE R. M., 2001. Changes in biosynthesis and degradation of juvenile hormone during breeding by burying beetles: a reproductive or social role? *Journal of Insect Physiology* [online]. roč. 47, č. 3, s. 295–302, ISSN 0022-1910. Dostupné z: doi:10.1016/S0022-1910(00)00116-5
- SHAURUB E-S.H., 2012. Immunomodulation in insects post-treatment with abiotic agents: A review. *European Journal of Entomology*. roč. 109, č. 3, s. 303–316., ISSN 12105759.
- SIKES D. S. 2005: Silphidae Latreille 1807, s. 288-296. In: BEUTEL R. G., LESCHEN R. A. B. (eds.): *Handbook of Zoology, Volume IV Arthropoda: Insecta, Part 38 Coleoptera, Beetles. Volume 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim)*. De Gruyter, Berlin, s. 632.
- SIKES D. S. 2008: Carrion Beetles (Coleoptera: Silphidae), s. 749-758. In: CAPINERA J. L. (ed.): *Encyclopedia of Entomology*, Second Edition. Springer, London, s. 4346.

- SMISETH P. T., MOORE A. J., 2007. Signalling of hunger by senior and junior larvae in asynchronous broods of a burying beetle. *Animal Behaviour* [online]. roč. 74, č. 4, s. 699–705, ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2006.09.022
- STAY B., 2000. A review of the role of neurosecretion in the control of juvenile hormone synthesis: a tribute to Berta Scharrer. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* [online]. roč. 30, č. 8–9, s. 653–662, ISSN 0965-1748. Dostupné z: doi:10.1016/S0965-1748(00)00036-9
- STEIGER S., GERSHMAN S. N., PETTINGER A. M., EGGERT A.-K., SAKALUK S. K., 2011. Sex differences in immunity and rapid upregulation of immune defence during parental care in the burying beetle, *Nicrophorus orbicollis*. *Functional Ecology*. roč. 25, č. 6, s. 1368–1378., ISSN 02698463.
- STEIGER S., HABERER W., MÜLLER J. K., 2011. Social environment determines degree of chemical signalling. *Biology Letters* [online]. roč. 7, č. 6, s. 822–824, ISSN 1744-9561, 1744-957X. Dostupné z: doi:10.1098/rsbl.2011.0457
- SUZUKI S., 2000. Changing dominant–subordinate relationships during carcass preparation between burying beetle species (*Nicrophorus*: Silphidae: Coleoptera). *Journal of Ethology* [online]. roč. 18, č. 1, s. 25–28, ISSN 0289-0771, 1439-5444. Dostupné z: doi:10.1007/s101640070020
- SUZUKI S., NAGANO M., 2006. Host defense in *Nicrophorus quadripunctatus* against brood parasitism by *Ptomascopus morio* (Coleoptera: Silphidae: Nicrophorinae). *Population Ecology* [online]. roč. 48, č. 2, s. 167–171, ISSN 1438-3896, 1438-390X. Dostupné z: doi:10.1007/s10144-005-0245-9
- ŠPICAROVÁ N., 1973. Morfoplastické působení potravního faktoru na potomstvo několika druhů rodu *Nicrophorus* F. (Col. Silphidae) (Morphoplastic influence of the food factor on the progeny of several species of the genus *Nicrophorus* F. (Col. Silphidae)). *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium*. roč. 43, s. 297–335.
- ŠUSTEK Z. 1981: Mrchožroutovití Československa (Coleoptera, Silphidae). Klíče k určování hmyzu 2. *Zprávy Československé Společnosti Entomologické při ČSAV*: s. 1–46.
- TRUMAN J. W., RIDDIFORD L. M., 1999. The origins of insect metamorphosis. *Nature* [online]. roč. 401, č. 6752, s. 447–452., ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:10.1038/46737
- TRUMAN J. W., RIDDIFORD L. M., 2002. Endocrine Insights into the Evolution of Metamorphosis in Insects. *Annual Review of Entomology* [online]. roč. 47, č. 1, s. 467–500, Dostupné z: doi:10.1146/annurev.ento.47.091201.145230
- TRUMBO S. T., 1992. Monogamy to communal breeding: exploitation of a broad resource base by burying beetles (*Nicrophorus*). *Ecological Entomology* [online]. roč. 17, č. 3, s. 289–298, ISSN 1365-2311. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2311.1992.tb01060.x
- TRUMBO S. T., 1995. Nesting failure in burying beetles and the origin of communal

- associations. *Evolutionary Ecology* [online]. roč. 9, č. 2, s. 125–130, ISSN 0269-7653. Dostupné z: doi:10.1007/BF01237751
- TRUMBO S. T., 1997. Juvenile hormone-mediated reproduction in burying beetles: From behavior to physiology. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* [online]. roč. 35, č. 4, s. 479–490, ISSN 1520-6327. Dostupné z: doi:10.1002/(SICI)1520-6327(1997)35:4<479::AID-ARCH9>3.0.CO;2-M
- TRUMBO S. T., 2002. 37 - Hormonal Regulation of Parental Care in Insects. In: PFAFF D. W., ARNOLD A. P., FAHRBACH S. E., ETGEN A. M., RUBIN R. T. A2 - DONALD W. PFAFF a ROBERT T. RUBIN, (ed): *Hormones, Brain and Behavior* [online]. San Diego: Academic Press, s. 115–139. [vid. 20. leden 2013]. ISBN 978-0-12-532104-4. Dostupné z: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780125321044500391>
- TRUMBO S. T., 2007. Defending young biparentally: female risk-taking with and without a male in the burying beetle, *Nicrophorus pustulatus*; *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. roč. 61, č. 11, s. 1717–1723, ISSN 0340-5443. Dostupné z: doi:10.1007/s00265-007-0403-5
- TRUMBO S. T., BORST D. W., ROBINSON G. E., 1995. Rapid elevation of juvenile hormone titer during behavioral assessment of the breeding resource by the burying beetle, *Nicrophorus orbicollis*. *Journal of Insect Physiology* [online]. roč. 41, č. 6, s. 535–543, ISSN 0022-1910. Dostupné z: doi:10.1016/0022-1910(94)00127-3
- TRUMBO S. T., ROBINSON G. E., 2004. Nutrition, hormones and life history in burying beetles. *Journal of insect physiology* [online]. roč. 50, č. 5, s. 383–391., ISSN 0022-1910. Dostupné z: doi:10.1016/j.jinsphys.2004.01.008
- WESTERLUND S., 2004. *Measuring juvenile hormone and ecdysteroid titres in insect haemolymph simultaneously by LC-MS: the basis for determining the effectiveness of plant-derived alkaloids as insect growth regulators*. [online]. Bayreuth, Germany. PhD Thesis. Universität Bayreuth. s. 1 – 102., Dostupné z: <http://opus.ub.uni-bayreuth.de/opus4-ubbayreuth/files/93/Diss1.pdf>
- WOODARD C., 2006. *Odor masking of a vertebrate carcass by a burying beetle (Nicrophorus marginatus)*. Lubbock, TX. Master thesis. Texas Tech University. s. 1 – 71.