

**Univerzita Hradec Králové  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra Biologie**

Včely a rostliny – evoluce sběru pylu, nektaru a dalších  
rostlinných produktů

Bakalářská práce

Autor: Barbora Věchtová  
Studijní program: B 1501 Biologie  
Studijní obor: Systematická biologie a ekologie  
Vedoucí práce: doc. Mgr. Petr Bogusch, Ph.D.

## **Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně a že jsem v seznamu použité literatury uvedla všechny prameny, ze kterých jsem vycházela.

V Hradci Králové dne 1.7.2016

Barbora Věchtová

## **Poděkování**

Mé poděkování patří všem, kteří jakýmkoliv způsobem umožnili vznik této práce. Největší poděkování patří samozřejmě doc. Mgr. Petru Boguschovi, Ph.D. za obrovskou odbornou pomoc při vytváření této práce, za doporučení a zapůjčení potřebných zdrojů a publikací a především za jeho obrovskou trpělivost. Dále děkuji také své rodině, a především svému příteli, za podporu a trpělivost.

## **Anotace**

**VĚCHTOVÁ, Barbora. Včely a rostliny – evoluce sběru pylu, nektaru a dalších rostlinných produktů. Hradec Králové, 2016. Bakalářská práce na Přírodovědecké fakultě Univerzity Hradec Králové. Vedoucí bakalářské práce Petr Bogusch. 45 s.**

Cílem práce je formou rešerše shrnout co nejvíce poznatků o metodách sběru rostlinných produktů (pylu, nektaru a dalších) a o jejich následném využití včelami, a z toho plynoucích adaptací včel i rostlin. Včely jsou skupinou hmyzu zahrnující různě velké, samotářské, společenské a kleptoparazitické druhy. Mezi rostlinné produkty, které sbírají, patří především pyl, nektar, ale i další rozmanité látky. Na tento sběr se u včel vyvinuly různé modifikace, jak behaviorální, tak morfologické. Mezi morfologické adaptace patří především velikost a ochlupení těla a také vznik různých pylosběrných struktur. Mezi behaviorální adaptace patří vznik včelích generalistů a specialistů a s tím související monolektie, oligolektie a polylektie. I u rostlin se vyvinuly různé adaptace přizpůsobující rostlinu především ke sběru pylu včelami. Včely jsou významné právě kvůli jejich opylovací činnosti, bez níž by biodiverzita rostlin byla znatelně chudší, což by v konečném důsledku vedlo k nedostatku potravy pro ostatní obyvatele této planety.

**Klíčová slova: včela, opylovatel, rostlina, pyl, nektar, sběr, adaptace**

## **Annotation**

**VĚCHTOVÁ, Barbora: Bees and plants - evolution of collecting of pollen, nectar and other plant products. Hradec Králové, 2016. Bachelor thesis at Faculty of Science University of Hradec Králové. Thesis Supervisor Petr Bogusch. 45 p.**

The aim of the bachelor thesis is to review the knowledges as possible about methods of collecting plant products (pollen, nectar and more) and their using by bees as well as the adaptations of bees and plants for plant products transfer. Bees are a group of insects including species of various size, solitary, social and cleptoparasitic life strategies. Plant products collected by bees include pollen, nectar and more diverse substances. Various modifications are evolved on bees, both behavioral and morphological. Morphological adaptations primarily include the body size and pubescence and also the evolution of various structures for pollen collecting. Behavioral adaptations primarily include evolution of bee generalists, specialists and thus monolecty, oligolecty and polylecty. Plants have evolved adaptations making them adapted primarily for pollen collecting by bees (pollination). Bees are important because of their pollination activity, without which the biodiversity of plants was noticeably poorer, thereby in the final consequence there was a lack of food for the other inhabitants of the planet.

**Keywords: bee, pollinator, plant, pollen, nectar, collecting, adaptation**

## Obsah:

Úvod.....	7
1 Stavba těla včely.....	8
2 Početnost, diverzita a klasifikace včel.....	9
2.1 Oblasti výskytu včel.....	9
2.2 Vliv charakteru biotopů na strukturu společenstev včel.....	10
3 Apis mellifera (včela medonosná).....	11
4 Bombini (čmeláci).....	12
5 Samotářské (solitérní) druhy včel.....	13
6 Společenské (sociální) druhy včel.....	14
7 Kleptoparazitické druhy.....	14
8 Potrava včel.....	15
8.1 Základní složky potravy včel.....	15
8.2 Potravní vztahy mezi samotářkami, čmeláky a včelou medonosnou.....	17
9 Preference včel při sběru pylu, nektaru, oleje a při opylení rostlin (generalisté a specialisté, polylektické, oligolektické a monolektické druhy).....	18
9.1 Vztahy mezi rostlinami a jejich opylovateli.....	18
9.2 Adaptační entomofilních rostlin k jejich opylení včelami .....	19
9.3 Adaptační včel na opylení rostlin a efektivita jejich opylení.....	21
9.4 Včelí generalisté a specialisté.....	21
9.5 Monolektie, oligolektie a polylektie.....	23
9.6 Monolektie.....	23
9.7 Oligolektie.....	24
9.8 Polylektie.....	25
9.9 Vznik monolektie, oligolektie a polylektie, určování těchto charakteristik a jejich četnost a vazba k předkům.....	26
10 Způsoby sběru nektaru, pylu a opylení rostlin.....	27
10.1 Obecná charakteristika sběru a přenosu pylu.....	27
10.2 Různé typy sběracích aparátů (nohosběrné včely, břichosběrné včely, včely s pravým sběracím košíčkem atd.).....	28
10.3 Nohosběrné včely.....	28
10.4 Včely s pravým sběracím košíčkem.....	29
10.5 Včely se sběracím aparátem na bedrech.....	30
10.6 Břichosběrné včely.....	30
10.7 Včely se sběracím aparátem na hlavě.....	31
10.8 Speciální techniky opylování květů.....	31
10.9 Sběr nektaru.....	32
11 Ostatní látky sbírané včelami a k čemu slouží.....	33
12 Hnízdění včel a jeho souvislost s využíváním sbíraného materiálu .....	34
12.1 Hnízdění.....	34
12.2 Speciální nebo zvláštní typy hnízdění.....	34
12.3 Prvky včelího hnízda.....	35
12.4 Typy včelích hnízd.....	36
13 Péče o plod a jeho zásobování potravou složenou ze včelami sbíraných látek.....	36
13.1 Zásoby v podobě bochníků .....	36
13.2 Tekuté zásoby.....	37
13.3 Hromadné vytváření a progresivní krmení.....	37
Závěr.....	38
Seznam literatury.....	39

# Úvod

Tato bakalářská práce se zabývá především tím, jaké rostlinné produkty včely z rostlin sbírají, a jejich adaptacemi na sběr těchto produktů (především pylu, nektaru a dalších). Dále se zabývá tím, jak s těmito produkty včely dále nakládají a k čemu všemu je používají.

Metodika vypracování této práce zahrnuje posbírání a shrnutí co nejvíce poznatků týkajících se tématu této práce, formou rešerše.

Včely jsou různorodá skupina hmyzu, která zahrnuje malé až velké (4-40 mm), samotářské, společenské a kleptoparazitické druhy, sbírající a živící se především květním pylem, nektarem a rostlinnými oleji (Macek et al. 2010).

Včely jsou všudypřítomné. Jejich aktivita je denní nebo soumráčná, v noci jsou aktivní světle zbarvené druhy. Ve dne aktivní druhy nocují v úkrytech. Přezimují většinou ve stadiu předkukly, jen druhy vylétující časně na jaře přezimují jako dospělci. Mnoho druhů je nechutných pro predátory. Infrařád Aculeata (žahadloví) se brání žihadlem, jinak jejich obrana spočívá ve výstražném zbarvení. Mají velice významnou roli opylovatelů (jsou vedle větru nejvýznamnějšími opylovacími činiteli). Z ekonomického hlediska opylováním získáváme především med, vosk, propolis a mateří kašičku. Opylovací činnost včel má 90% podíl z celkového užitku ze včelaření (Přidal 2005). Včely jsou také prospěšné a nezbytné pro reprodukci mnohé vegetace a zemědělských plodin. Nežádoucí druhy jsou regulovány a likvidovány. Mnoho druhů je kriticky ohroženo, což má za následek zhoršující se stav biodiverzity rostlin (Přidal 2005; Michener 2007; Macek et al. 2010).

Právě kvůli jejich opylovací činnosti jsou pro nás včely nesmírně důležitou skupinou hmyzu, a proto také vznikla tato práce, jelikož všechny poznatky, které o nich zjišťujeme, jsou velice důležité a je třeba je dále zpracovávat a rozšiřovat.

# 1 Stavba těla včely

Tělo včely je štíhlé, válcovité, kryté kutikulou a pokryté specializovanými pěřitými chlupy sloužícími hlavně ke sběru pylu (např. u čmeláků mají i termoregulační funkci). U hnízdících druhů je vyvinut pylosběrný aparát. Zbarvení včel je rozmanité, světlé, tmavé, často s barevnými pestrými vzory (např. černožluté žíhání), které mohou sloužit i jako ochrana před predátory (výstražné zbarvení). Hlava je ortognátní (tzn. kolmá k ose těla), rozdělená na další části (obličej, čelo, temeno, lišta/hrana, záhlaví, týlní otvor, 3 jednoduchá očka, spánky, líce, čelní štítek, tentoriální jamky, tykadlové jamky na tykadlových hrbolech, tykadla a ústní ústrojí lízavě-kousacího typu). Ústní ústrojí se skládá také z několika částí. Mezi ně patří silná kusadla, sloužící ke zpracování potravy a k zajišťování péče o potomstvo. Dále sosák, tvořený čelistmi a dolním pyskem, jehož délka určuje sběrací kapacitu. Čím je sosák delší, tím více nektaru ulpí v jeho hustém obrvení. Dlouhý sosák je v klidu přiložený na spodní straně hlavy a při sání se vysouvá dopředu. Vysouvání a zasouvání sosáku zajišťuje rozšířený záhyb membrány mezi bazálními články čelistí a dolního pysku. Velké kapky nektaru mohou včely nasávat přímo do sacího kanálku bez asistence jazýčku (Macek et al. 2010). U včel natažený sosák může výrazně přechýlat ústní ústrojí a může být i delší než tělo (u tropických druhů). U nás má nejdelší sosák druh *Bombus hortorum* (Linnaeus, 1761) (všichni autoři a roky objevů druhů a rodů včel dohledávány na webových stránkách Discover Life, Global Biodiversity Information Facility a Fauna Europaea, případně v publikaci Macek et al. 2010), jehož sosák má délku až dvou třetin délky jeho těla. Jazýček, jehož obě poloviny jsou srostlé, je na konci hustě obrvený. Slouží k nabírání nektaru. Nektar je nasáván sacím kanálkem, tvořeným pyskovými makadly a vnějšími sanicemi, do ústní dutiny (Kratochvíl 1957; Pokorný & Šifner 2004; Macek et al. 2010).

Na hrudi zástupců podřádu Apocrita (štíhlopasí) nalezneme bedra, na nichž je po stranách pár dýchacích průduchů. Bedra vznikla přeměnou prvního článku zadečku. Za bedry se nachází celý hrudní útvar (mesosoma) a zadeček (metasoma), na kterém je stopkovitě zúžený druhý zadečkový článek oddělující zbytek zadečku. Žilnatina na křídlech včel je různorodá. Žilky jsou podélné i příčné. Žilnatina zadního křídla je v porovnání s žilnatinou předního křídla zjednodušená. Končetiny včel se skládají z 6 částí – kyčle, příkyčlí, stehna, holeně, 3-5 článkového chodidla a prstů. Zadeček se u včel skládá z 11 článků, poslední 2 články jsou srostlé. Každý zadečkový článek je kryt hřbetní destičkou (tergitem) zeshora, a břišní destičkou (sternitem) zespoda (Kratochvíl 1957; Pokorný & Šifner 2004; Macek et al. 2010).

Včely mají na 8. a 9. zadečkovém článku připojené kladélko ortopteroidního typu. U infrařádu Aculeata (žahadloví) nalezneme žihadlo, které vzniklo přeměnou původního kladélka. Slouží jak k obraně před predátorem, tak i k usmrcování či jen ochromení kořisti. U báze žihadla se nachází jedový váček. U druhu *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 je žihadlo opatřeno zpětnými háčky, proto jeho použití včelu usmrtí. Ostatní včely mohou žihadlo používat opakovaně. Dalšími částmi těla včely jsou přídatné žláznaté orgány nacházející se na bázi kladélka nebo žihadla. Jsou složeny ze dvou typů žláz – jedových (kyselých) a Dufourových (zásaditých), produkujících různé typy sekretů (Kratochvíl 1957; Macek et al. 2010).



## 2 Početnost, diverzita a klasifikace včel

Včely se vyvinuly z masožravých kutilkovitých vos (Přidal 2005). Liší se od nich, kromě krmení larev rostlinnou potravou (pylem nebo nektarem), dostupností a detaily různých struktur, např. chlupy pro sběr a transport pylu, zploštělým prvním segmentem holeně zadní nohy, speciálním kartáčkem pro očesávání pylových zrn z rostlin a pro přenos pylových zrn a dalšími. Monofyletická skupina Apiformes (včely) s parafyletickou skupinou Spheciformes (kutilký) dohromady tvoří nadčeleď Apoidea (včely) (P. Bogusch, ústní dělení). K evoluci z masožravých vos k vegetariánským včelám docházelo během křídy současně s anebo po vzniku a rozvoji entomofilních rostlin (Michener 1979) a s rozvojem angiospermu, pylu a nektaru u rostlin, tedy s hlavními složkami potravy larev včel. Existují však i paleontologické nálezy naznačující, že včely tu mohly být spolu s entomofilními rostlinami mnohem dříve (Přidal 2005). Nejčasnější nález fosílie včely je datován v eocénu. To však nemusí znamenat, že všechny fosílie včel nalezené v oligocénu a eocénu patří do současných (recentních) čeledí. Přesný čas, kdy se objevily první recentní včely v geologické chronologii, zůstává záhadou (Pesenko et al. 2000; Přidal 2005).

Do infrařádu Aculeata (žahadloví) vedle nadčeledi Apoidea (včely) patří ještě nadčeledi Chrysoidea (zlatěnky) a Vespoidea (vosy) (Macek et al. 2010).

Pojem včela zahrnuje kromě druhu *Apis mellifera* také skupiny samotářských včel, čmeláky a jejich parazity – pačmeláky. Patří sem také některé parasociální a primitivně eusociální druhy včel a kleptoparazitické včely. V současnosti je tu více než 21 tisíc momentálně rozpoznávaných druhů včel (Alexander & Michener 1995). Na území České republiky a Slovenska bylo dosud zjištěno téměř 660 druhů včel (Přidal 2004). Je pravděpodobné, že počet nepopsaných druhů není vyšší než 20 % ze známých druhů, a tento počet vzrůstá hlavně u včel obývajících tropické oblasti (Pesenko et al. 2000; Přidal 2005).

Včely jsou rozděleny do sedmi čeledí – Stenotritidae, Colletidae (hedvábnicovití), Andrenidae (pískorypkovití), Halictidae (ploskočelkovití), Melittidae (pilorožkovití), Megachilidae (čalounicovití) a Apidae (včelovití), z nichž je v ČR zastoupeno šest čeledí (čeleď Stenotritidae žije jen v tropech) (Macek et al. 2010).

### 2.1 Oblasti výskytu včel

Včely se znatelně doplňují s prvky pozemní bioty. Objevují se všude, kde jsou aktuálně dostupné entomofilní rostliny, tj. až v oblastech věčného ledu v prepolárních oblastech a v liniích sněhu ve vysočinách. Nejvíce odolnou skupinou včel jsou zástupci rodu *Bombus* Latreille, 1802, kteří byli objeveni i ve výškách 5000 m v Himalájích. Taxonomická diverzita včelí fauny je nejvyšší v Neotropickém regionu (315 rodů a podrodů, 413 tribů a taxonů vyšší kategorie). V Nearktickém (260 a 40) a Palearktickém regionu (243 a 36) je fauna relativně chudá. Nejmenší počet tribů (18) je evidován v Australském regionu. Diverzita tropické včelí fauny je ve srovnání s faunou mírného podnebí zastíněna tím, že mnoho taxonů pouze těžce proniká do severních částí a do mírných zoogeografických regionů. To můžeme pozorovat na počtu čeledí včel evidovaných v každém zoogeografickém regionu. Např. afrotropická podčeleď Fideliinae je reprezentována v Palearktickém regionu pouze jedním osamoceným druhem obývajícím Maroko, paleotropický tribus Allodapini je

reprezentován dvěma druhy vyskytujícími se na Blízkém východě a v Malé Asii. Opačný případ je relativně vzácný, zástupci čeledi Andrenidae, podčeledi Rophitinae a tribu Bombini se vyskytují převážně v holarktické oblasti. Srovnání regionální a lokální fauny na úrovni druhů ukazuje, že na této úrovni jsou včely převládajícími obyvateli suchých a polosuchých oblastí v mírných a subtropických zónách. Nejbohatší včelí fauna je popsána v Americe v Kalifornii (1985 druhů), ve středozevní pánvi (více než 1700 druhů) a ve Střední Asii (okolo 1500 druhů). Tyto počty druhů jsou srovnatelné s celkovým počtem druhů v Austrálii (1618 druhů) (Michener 1965; Cardale 1993), a pro příklad, je jich 2–2,5krát více než v celé dobře prozkoumané střední Evropě (716 druhů) (Warncke 1986). Holarktických druhů je tu pouze 30 – *Hylaeus leptcephalus* (Morawitz, 1871) (rozšířen z Evropy do oblasti Fargo v Severní Dakotě od roku 1912), *Andrena clarkella* (Kirby, 1802), *A. wilkella* (Kirby, 1802) (pravděpodobně rozšířeny z Evropy do Ameriky), *Halictus rubicundus* (Christ, 1791), *H. confusus* Smith, 1853, *Lasioglossum leucozonium* (Schrank, 1781), *L. zonulum* (Smith, 1848), *L. rufitarse* (Zetterstedt, 1838), *Anthidium manicatum* (Linnaeus, 1758) (relativně nedávno rozšířeny z Evropy do Severní Ameriky a nyní se vyskytují na velice malém území ve státě New York, rozšířeny také do Argentiny, Brazílie a Uruguaye), *Hoplitis anthocopoides* (Schenck, 1853) (relativně nedávno se rozšířila z Evropy do Ameriky, a nyní je zaznamenána jen na některých lokalitách ve státě New York), *H. robusta* (Nylander, 1848), *Chelostoma campanularum* (Kirby, 1802), *C. rapunculi* (Lepelletier, 1841) (oba druhy rozšířeny relativně nedávno z Evropy do Ameriky a byly pozorovány pouze na několika lokalitách ve státě New York), *Osmia bucephala* Cresson, 1864, *O. caerulescens* (Linnaeus, 1758), *O. cornifrons* (Radoszkowski, 1887) (nejspíše rozšířeny z Japonska do Utahu v roce 1965 za účelem opylení ovocných stromů), *O. inermis* (Zetterstedt, 1838), *O. nigriventris* (Zetterstedt, 1838), *Lithurgus chrysurus* Fonscolombe, 1834 (nedávno rozšířeny do New Jersey, nejspíše ze středozevní pánve), *Megachile apicalis* Spinola, 1808 (nejpravděpodobněji rozšířena z Evropy), *M. centuncularis* (Linnaeus, 1758), *M. concinna* Smith, 1879 (nejspíše rozšířena na začátku 19. století do Západní Indie, odkud po roce 1945 pronikla do Severní Ameriky, kde se rozšířila), *M. rotundata* (Fabricius, 1787) (rozšířena z Evropy do Severní Ameriky mezi lety 1940–1950 a následně v roce 1970 zavlečena do Argentiny a Chile jako opylovatel tollice vojtěšky – *Medicago sativa*), *Chalicodoma lanata* (Fabricius, 1775) (relativně nedávno rozšířena z Evropy do Západní Indie, odkud pronikla na jih Floridy), *Clisodon furcatus* Panzer, 1798, *Ceratina dallatorreana* Friese, 1896 (rozšířena z jižní Evropy do Kalifornie), *Bombus lucorum* (Linnaeus, 1761), *B. balteatus* Dahlbom, 1832, *B. hyperboreus* Schönherr, 1809, *B. polaris* Curtis, 1835 a *Apis mellifera*. Vidíme tedy, že mnoho druhů včel, obývajících v současnosti jak Palearktické, tak Nearktické regiony, se náhodně rozšířilo z Evropy do Severní Ameriky s různými stavbami a materiály během posledních 100 let. Seznam holarktických druhů se bude pravděpodobně brzy navyšovat kvůli některým severoamerickým zástupcům rodu *Coelioxys*, Latreille, 1809, rozšířených z Kanady do Evropy v roce 1980 společně s dodávkou plodových komůrek druhu *Megachile rotundata* (Pesenko et al. 2000).

## 2.2 Vliv charakteru biotopů na strukturu společenstev včel

Jednotlivé typy biotopů mají charakteristickou skladbu opylovatelů, nejvýznamnější

jsou biotopy přirozeného a přírodního charakteru. Patří sem xerothermní stanoviště, jednak proto, že naprostá většina druhů včel je teplomilná, a také proto, že na těchto stanovištích roste mnoho druhů entomofilních rostlin. V lesích se vyskytují druhy včel, které jsou na ně vyloženě vázané, především hylofilní druhy čmeláků, ze včel např. druhy *Andrena lapponica* Zetterstedt, 1838 či *Osmia uncinata* Gerstäcker, 1869 a *O. parietina* Curtis, 1828. Včely se soustředí také na biotopy antropogenního charakteru – okraje cest a silnic, topolové aleje či větrolamy, dřevěné stavby apod. Tyto biotopy jsou významné nejen jako zdroj kvalitní potravy, ale také jako místo vhodné k hnízdění. Dalšími pro včely důležitými stanovišti jsou louky, pastviny a monokultury (Banaszak 1995; Přidal 2005).

### 3 *Apis mellifera* (včela medonosná)

Samostatnou kapitolu si zaslouží druh *Apis mellifera*. Je chována prakticky na celém světě. Poskytuje člověku med, vosk, mateří kašičku, propolis, jed a pyl (Přidal 2005; Macek et al. 2010).

*Apis mellifera* je polylektický druh (sbírá pyl z mnoha druhů rostlin). Nejdůležitější je její opylovací činnost. Z jedné třetiny se podílí na zajišťování lidské obživy. Je přínosem i pro životní prostředí, jehož úroveň utváří, udržuje, rozvíjí a citlivě reaguje na jeho změny způsobené antropogenními faktory. Kdyby z krajiny *Apis mellifera* vymizela, převládly by v ní větrosnubné rostliny, hlavně trávy. Pestrá květena by postupně zanikla a příroda by zjednotvářela. Z toho vyplývá, že *Apis mellifera* zvyšuje diverzitu rostlinných společenstev (Pesenko et al. 2000; Přidal 2005; Michener 2007).

*Apis mellifera* žije eusociálním způsobem života v trvalém společenství, ve včelstvu (Přidal 2005). Svá hnízda si včely staví na chráněných místech, např. v dutinách stromů či skal (je třeba zdůraznit, že úl není přirozeným hnízdem včel, ale člověkem vytvořený umělý útvar určený pro jejich hnízdění). Včelstvo se skládá z 5 složek, jimiž jsou včelí dílo (plást), plod (vývojová stadia včely), matka, trubci a dělnice. Existence včelstva je podmíněna přítomností včelího díla, tzv. plástů. Ty jsou v hnízdě včel umístěny vedle sebe. Jsou tvořeny z včelího vosku (produktu voskových žláz dělnic, nacházejících se na vnitřní straně 3.-6. břišního zadečkového článku na tzv. voskových zrcátkách). Vosk včela používá v čisté podobě bez příměsi pylu. Plásty jsou tvořeny šestibokými hranolovými buňkami s přesnými rozměry. Rozlišujeme 3 druhy buněk, dělničí (z nichž je tvořena převážná část plástů, je do nich ukládán pyl a med), trubčí (příležitostně je do nich také ukládán pyl a med) a mateří (mají kruhový půdorys) (Přidal 2005). Matka bývá ve včelstvu jen jedna, zbytek jsou dělnice a trubci. Včelstvo jako pospolitý celek má různé projevy. Jedním z nich je rojení, které je nedílnou součástí reprodukčního procesu. Dle Přidala (2005) je roj tvořen částí dělnic dobře nasátých medem a trubců spolu s oplozenou matkou, kteří opouští mateřské hnízdo na vrcholu tzv. rojové nálady za účelem vzniku nejméně dvou nových včelstev. Mezi další projevy včelstva patří vytváření příznivých klimatických podmínek uvnitř hnízda (*Apis mellifera* je poikilothermní, ale včelstvo se chová jako živočich homiothermní), zimování, kdy včely vytváří tzv. zimní chumáč, a získávání a zpracování potravy, kdy dělnice shromažďují potravu i když nemají hlad, do tzv. medného váčku (sociálního žaludku) a přinášejí ji do hnízda. V hnízdě za přispění dalších včel může vznikat med, který je plnohodnotnou potravou včel a plodu. Potrava, kterou včely ihned

nespotřebují, je ukládána jako rezerva do plástů v hnízdě. (Přidal 2003, 2005; Přidal & Čermák 2005).

Snůška (plod) včely je uložena uprostřed hnízda ve spodní části. Nad plodem jsou uloženy zásoby medu. Mezi plodem a medem je v těsné blízkosti plodu uložen věnec buněk se zásobami pylu. Jako potrava pro larvy slouží krmná šťáva vylučovaná hltanovými a kusadlovými žlázami tzv. kojiček (Přidal 2003, 2005; Přidal & Čermák 2005).

*Apis mellifera* může být i bioindikátorem kvality životního prostředí. Je citlivá vůči škodlivým látkám (Přidal 2005). Této její vlastnosti se dnes využívá i cíleně. *Apis mellifera* odebírá nektar a pyl z rostlin (které čerpají minerální látky z vodního roztoku v půdě), takže funguje jako prospektorka, tzn. že vyhledává pro důlní společnosti některé prvky (např. Pb, Mn, Zn, Cu, aj.). Včelí produkty z půd bohatých na tyto prvky jsou bohaté na tyto látky. Včelstva lze také záměrně umisťovat do oblastí se zvýšeným znečištěním s cílem stanovit obsah cizorodých látek ve včelích produktech, zejména v medu, propolisu, rouskovaném pylu a nejčastěji v plástovém pylu. Včelí vosk má na rozdíl od ostatních produktů i další význam, kdy je v chovu včel z části recyklován v podobě mezistěn (základů budoucích plástů). Díky tomu se mohou některé látky ve vosku kumulovat, z čehož můžeme posuzovat historii znečištění životního prostředí za několik předchozích let. Med je mimořádně čistým produktem – velmi málo trpí znečištěním prostředí, jelikož *Apis mellifera* je schopna vytvořit čistý med i navzdory znečištění suroviny (medovice či nektaru), a funguje tak jako „biologický filtr“. *Apis mellifera* však velmi trpí poškozováním ovzduší, což dokazují obrovské úhyny včelstev v minulosti, které jsou tím nejsmutnějším způsobem indikace poškození životního prostředí. K otravám včel může dojít i nesprávným použitím pesticidů. (Čermáková 1991; Witkiewicz et al. 2000; Přidal 2005).

Přidal (2005) uvádí i další možnosti využití druhu *Apis mellifera*. Patří mezi ně např. ochrana rostlin, kdy díky obrovskému množství navštívených květů rostlin dělnicí se tato dělnice při smíchání inokula užitečných mikroorganismů s vhodným práškovým nosičem může stát živým aplikátorem těchto užitečných mikroorganismů do květů. Dále lze využít také její velmi citlivý čich. Pokud nakombinujeme určitý pach se sladkou odměnou, včely pach považují za pach potravy, kterou podle něj hledají. Vycvičené včely jsou poté schopné objevit konkrétní pach i přesto, že není přítomna sladká odměna. Podařilo se tak včely vycvičit např. na pach výbušnin. Včely dokázaly dané místo lokalizovat až v 99 % případů.

## 4 Bombini (čmeláci)

Zástupci tribu Bombini se od ostatních včel liší především hustým, nápadným, často pestře zbarveným ochlupením těla, které funguje jako tepelná izolace (díky tomu se mohou čmeláci vyskytovat i vysoko v horách). Žijí primitivně eusociálním způsobem života (Přidal 2005; Macek et al. 2010).

Samice čmeláků na jaře po přezimování opouštějí úkryt, hledají potravu (nektar a pyl) a jakmile se nasatí, hledají vhodné místo pro založení kolonie. Mohou hnízdit v zemi nebo na místech bez pevného krytu. Samice zakládá voskový pohárek, do kterého ukládá přenesený nektar a pyl. Poté zakládá plodovou buňku (z voskoviny, směsi vosku z voskových žláz, pylu a organických příměsí), ke které jsou přilepeny voskové buňky s potravou. Do plodové buňky samice naklade několik vajíček, poté

plodovou buňku zahřívá a vylíhnuté larvy krmí potravou až do jejich zakuklení. Jako první se líhnou dělnice. Ty pomáhají s rozšiřováním hnízda a s krmením larev. Samci se líhnou obvykle ve druhé polovině vývoje kolonie, nocují venku, přes den patrolují a občas se krmí nektarem. Mladé matky se krmí pylem a nektarem. Kolonie čmeláků má několik fází – po vrcholu vývoje kolonie přichází bod zvratu, poté fáze soutěže a fáze regrese. V době růstu kolonie napadají hnízda pačmeláci, kteří jsou sociálními parazity čmeláků. Ti se řadí do rodu *Bombus* (dříve *Psithyrus*) (Přidal 2005, Macek et al. 2010).

## 5 Samotářské (solitérní) druhy včel

Do této skupiny patří nejen obligátně solitérní včely, ale i včely s parasociálním způsobem života. Solitérní včely obývající mírné podnebí jsou rozděleny do dvou hlavních fenologických tříd. První třída jsou univoltinní druhy (včetně dalších skupin – časně jarní druhy, jarně-letní druhy, letní druhy, pozdně-letní druhy a druhy létající během dlouhé periody), a druhá jsou bivoltinní a polyvoltinní druhy (Pesenko et al. 2000; Přidal 2005).

Samotářské včely se po přezimování krmí pylem a nektarem, páří se a poté vyhledávají a budují hnízdo. Po jeho vybudování nosí do buňky potravu, na níž položí vajíčko a buňku uzavřou. O potomstvo se dále nestarají. Samice samotářských druhů jsou obvykle aktivní maximálně dva měsíce. Několik společenských druhů včel létá po celou sezónu s krátkými přestávkami mezi líhnutím jejich snůšek. V tropických podmínkách létá mnoho druhů po celý rok (Pesenko et al. 2000; Přidal 2005).

Hnízdí buď v dutinách, nebo v zemi, struktura hnízd je velmi variabilní. Patří sem druhy hnízdící ve dřevě (např. zástupci podčeledi Anthophorinae), helikofilní druhy (ti staví hnízda v ulitách uhynulých měkkýšů), a také skupina, která buňky odděluje hnízdním materiálem, nebo celé dutiny určitým způsobem vystýlá (např. včely z rodů *Hylaeus* Fabricius, 1793 a *Colletes* Latreille, 1802 produkují pomocí svých pyskových hrudních žláz či Dufourových žláz na zadečku speciální sekret, který na vzduchu tuhne, a tímto hydrofobním sekretem poté pokrývají celý povrch dutiny) (Přidal 2005).

Jediný částečný spoj mezi samotářskými a eusociálními druhy včel je prezentován subsociálními koloniemi. Na rozdíl od většiny samotářských včel, mezi kterými může každá samice založit několik hnízd, samice subsociálního druhu vždy zakládá pouze jedno hnízdo, kde je méně komůrek, než je typické pro samici samotářského druhu se stejnou hnízdní architekturou. Nejvýraznější prvek hnízd subsociálních druhů spočívá v tom, že komůrky jsou uspořádány uvnitř hnízda takovým způsobem, aby poskytly matce přístup do každé z nich (Wheeler 1923; Pesenko et al. 2000).

Kromě skutečné sociality byla u včel nalezena řada dalších forem sociálních vztahů. Nejjednodušším z nich je nahromadění jedinců a hnízd na jednom místě. Mnoho druhů včel utváří na stoncích a kmenech noční shluky obsahující několik jedinců a příležitostně i několik tuctů až stovek včel, které tráví noc v těsném kontaktu tisknouce se k sobě kusadly nebo nohama. Samice mnoha včel zase často staví svá hnízda v těsné blízkosti dalších, ve výsledku vznikají hnízdní agregace. Jednou ze zjevných příčin vzniku agregací je nedostatek míst použitelných pro založení hnízda. Za takových podmínek jsou samice druhů, normálně se vyhýbajících blízkému sousedství hnízd, nuceny se usadit v blízkosti jiných včel. Mezi další důvody formování agregací patří sklon včel se usazovat blízko svých mateřských hnízd (tzv. filopatrie) a

také obrana včel proti parazitům a predátorům (P. Bogusch, ústní sdělení). Všechny výše zmíněné formy sociality (noční shluky, hnízdní agregace, komunitní hnízda) nemají žádný přímý vztah ke vzniku skutečné sociality (eusociality) (Pesenko et al. 2000; Přidal 2005).

## 6 Společenské (sociální) druhy včel

Zmínku si zaslouží také společenské (sociální) druhy včel. Nadčeleď Apoidea je jednou z pěti skupin hmyzu (ostatní 4 skupiny reprezentovány zástupci řádu Isoptera, nadčeledi Formicoidea, mnoha kladékatých vos podčeledi Vespinae a žahadlovou vosou *Microstigmus comes* Krombein, 1967), mezi kterými existuje skutečný společenský život. V každé z těchto skupin se společenský život vyskytl nezávisle. Eusocialita mezi včelami se vyskytla opakovaně (Pesenko et al. 2000).

Za pravý společenský způsob života neboli eusocialitu mnoho současných autorů považuje takové případy obývání stejného hnízda dospělými jedinci, kde jsou 1) zastoupeny dvě generace, 2) existuje spolupráce v provádění různých činností, a 3) rozmnožovací funkce jsou rozděleny mezi jedince, tj. existují zde kasty (Pesenko et al. 2000; Přidal 2005).

Michener (1969, 1974) a Wilson (1971) rozdělili eusociální druhy na primitivně eusociální a vysoce eusociální. Primitivně eusociální chování je pozorované u zástupců tribů Halictini a Bombini a u části zástupců tribů Augochlorini a Allodapini. Tyto kolonie zakládají pouze matky bez pomoci dělnic. Vyvinuté eusociální chování je pozorované u všech zástupců tribů Meliponini, Apini a u rodu *Apis* Linnaeus, 1758. Zde je krmná šťáva pro larvy tvořena specializovanými hltanovými žlázami dělnic. Matky ve fázi larvy jsou krmeny výhradně touto šťávou - mateří kašičkou. Samice nedokáží samostatně založit hnízdo. Matkám obvykle chybí orgány pro sběr pylu a nedokáží žít mimo včelstvo (Pesenko et al. 2000).

Společenské druhy své larvy krmí průběžně až do zakuklení (tzv. progresivní krmení). Hnízda společenských druhů jsou zakládána jednou nebo více samicemi. Dochází zde k dělbě činnosti (při výchově potomstva v kolonii) mezi jednou nebo více oplozenými samicemi (královnami) kladoucími vajíčka a zpravidla neplodnými dělnicemi vykonávajícími ostatní činnosti v hnízdě i mimo něj. Matka a dělnice se většinou liší jak po fyziologické, tak po etologické stránce. Komunikace kolonie je řízena chemickými látkami (feromony) produkovány královnou a dělnicemi. U těchto sociálních druhů se vyskytují hnízdní parazité (kleptoparazité) (Přidal 2005; Macek et al. 2010).

## 7 Kleptoparazitické druhy

Kleptoparazitismus je zvláštní formou strategie některých druhů a rodů včel, u nichž samicím chybí pylosběrný aparát a nejsou schopny samy založit hnízdo. Kleptoparazitická včela pokládá vajíčko do komůrky druhu, který si hnízdo staví. Výraznou odlišností od opravdu parazitického hmyzu (od parazitoidů) je, že potomstvo kleptoparazitů se při svém vývoji živí zásobami potravy určenými pro larvu hostitele. Kleptoparazitické druhy jsou přítomny ve třech čeledích včel (Halictidae, Megachilidae a Apidae). Ve světové fauně existují stovky parazitických rodů včel. (Pesenko et al. 2000; Přidal 2005).

Podle moderní koncepce fylogeneze včel se u zástupců nadčeledi Apoidea kleptoparazitismus vyskytl více než 34krát. Ve všech případech byl přechod na kleptoparazitismus doprovázen nezbytnými morfologickými změnami včel. U samic prošel redukcí pylosběrný aparát. Mizí i struktury související se stavbou hnízda. U samic mnoha druhů, které pronikají skrz stěny do hostitelských komůrek za účelem naklazení vajíčka, je konec metasomatu prodloužený a zašpičatělý. Larvy kleptoparazitů, které po vylíhnutí zničí vajíčko nebo larvu hostitelské včely, mají v prvním instaru souhlasné morfologické struktury, ale jsou více pohyblivé a mají silnější zašpičatělá kusadla. K přechodu ke kleptoparazitismu dochází u včel i v současnosti. Široké rozšíření a vysoká taxonomická rozmanitost kleptoparazitických včel má za následek, že mnoho hnízda stavících včel trpí utlačováním (Pesenko et al. 2000).

Kleptoparazitické včely jsou rozděleny do 3 skupin dle způsobu parazitismu - tzv. nomadoid, sphecodoid a sociální kleptoparazit (Radchenko & Pesenko 1994a). Prvním způsobem parazitismu je, že samice položí vajíčko do komůrky bez vyvolání konfliktu se samicí hostitele a způsobení škody na jejím potomstvu. Parazitická larva poté zničí vajíčko nebo mladou larvu hostitele prokousáním její pokožky pomocí kusadel. Dalším způsobem parazitismu je, že samice zničí hostitelskou snůšku před vlastním naklazením vajíčka. Samice takových parazitů často zápasí s hostitelskou samicí, odpudí ji z hnízda nebo ji zabijí. Násilné vniknutí do hnízda je typické pro mnoho zástupců rodu *Sphcodes* Latreille, 1805, je také zaznamenáno u zástupců rodu *Euaspis* Gerstaecker, 1858, parazitů zástupců rodu *Megachile* Latreille, 1802 (Iwata 1933) a u zástupců rodu *Hoplostelis* Dominique, 1898, parazitů zástupců rodu *Euglossa* Latreille, 1802 (Benett 1965; Pesenko et al. 2000). Posledním způsobem parazitismu je tzv. sociální kleptoparazitismus, kdy samice pronikne do hnízda společenské včely, nahradí královnu zabitím nebo jejím vyhozením z hnízda, a přinutí dělnice starat se o parazitické larvy. Sociální parazitismus byl pozorován u zástupců tribu Allodapini, podčeledi Bombinae, a také byl nalezen u zástupců tribu Halictini (Wcislo 1997; Pesenko et al. 2000).

## 8 Potrava včel

### 8.1 Základní složky potravy včel

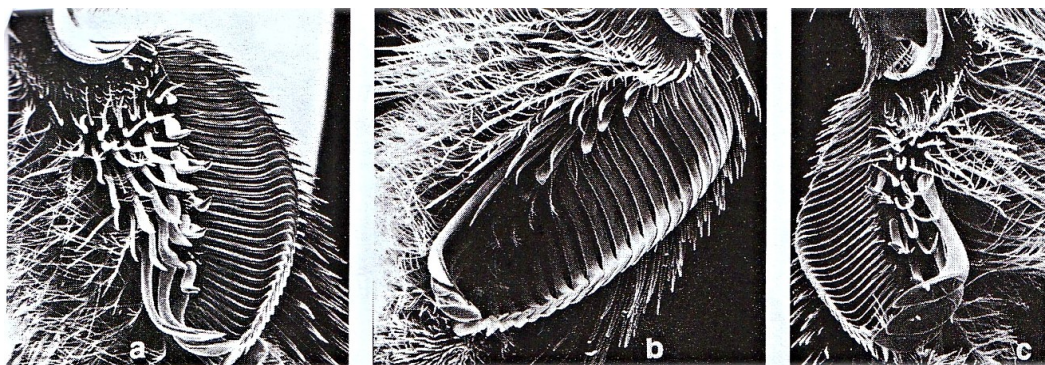
Pro mnoho včel je základním zdrojem proteinů pyl (Pesenko et al. 2000), který je sbírán a odnášen do hnízda jako potrava pro larvy a je konzumován i dospělými jedinci, především samicemi produkujícími vajíčka (Michener 2007). Po rozpitvání více než stovky samic společenských včel podčeledi Halictinae (často zástupců rodu *Lasioglossum* Curtis, 1833, podrodu *Dialictus*) bylo zjištěno, že velké množství pylu bylo častěji přítomno u mladých dospělců, jejichž vaječníky se mohou zvětšovat, a u samic kladoucích vajíčka s velkými vaječníky, ale pyl prakticky chyběl u starých včel s malými vaječníky (Cruz-Landim & Serrao 1994). Z toho vyplývá, že proteiny obsažené v pylu jsou důležité pro rozvoj vaječnicků a tvorbu vajíček (P. Bogusch, ústní sdělení).

Cukry v nektaru jsou zase hlavním zdrojem karbohydrátů ve včelí stravě. Nektar je konzumován dospělými včelami jako zdroj energie a je míšen s pylem, poté slouží jako prostředí k vývoji larválních stádií. Nektar také obsahuje některé aminokyseliny a může tedy přispět k metabolismu dusíku u včel. (Michener 2007).



Podíly součástí potravy se široce liší, což se promítá do konzistence potravy od suchého pylu přes pastovitou hmotu až po tekutinu. Mnoho včel přidává do potravy pro larvy sekrety Dufourových a kusadlových žláz (Pesenko et al. 2000).

Kromě pylu a nektaru mohou včely sbírat a konzumovat i olej, který vylučují některé rostliny rozmanitých čeledí (tykvovité - Cucurbitaceae, kosatcovité - Iridaceae, krameriovité - Krameriaceae, malpigiovité - Malpighiaceae, vstavačovité - Orchidaceae, prvosenkovité - Primulaceae, krtičníkovité - Scrophulariaceae a lilkovité - Solanaceae), a který určité druhy včelích specialistů sbírají a nosí do hnízda zevně na těle, například na chlupových kartáčcích. Mixují ho s pylem, někdy i s nektarem a využívají ho k výživě larev s tím, že oleje nahradí cukry z nektaru jako zdroj energie larev. Např. druh *Centris vittata* Lepeletier, 1841 krmí larvy jak nektarem, tak olejem (Pereira & Garófalo 1987). Zástupci rodu *Macropis* Panzer, 1809 (čeleď Melittidae) sbírají olej z květů rostlin rodu vrbina - *Lysimachia* (čeleď prvosenkovité - Primulaceae) a používají ho jako součást ohrazení (především kvůli voděodolnosti) vyhrazující plodové komůrky (Cane et al. 1983). Dospělé včely nasávají olej vzácně (jsou závislé na nektaru jako na zdroji energie) jen v případě, že olejnaté rostliny neprodukují nektar. Včely sbírající olej musí pro zdroj potřebných cukrů na jiné rostliny. Tyto včely mají výraznou sadu polštářků, kartáčků nebo hřebenů tvořenou přitisknutými štětinami, kterými absorbují nebo nabírají olej (občas smíšený s pylem) k transportu do hnízda (Vogel 1966-1990; Neff & Simpson 1981; Cocucci, Sérsic & Roig-Alsina 2000). Včely s takovými strukturami jsou nalézány v tribech Centridini (viz. obrázek 1), Ctenoplectrini, Tapinotaspidini a Tetrapediini v čeledi Apidae a v podčeledi Melittinae v čeledi Melittidae. Sběr oleje včelami a produkce oleje rostlinami vznikala nezávisle (Vogel 1988). Holarktické včely a včely starého kontinentu sbírající olej jsou zaměřeny na specifické rody rostlin, například zástupci rodu *Ctenoplectra* Kirby, 1826 na rody mormodika - *Mormodica* a loubenka - *Thladiantha* (čeleď tykvovité - Cucurbitaceae) a zástupci rodu *Rediviva* Friese, 1911 převážně na rod ostruhatka - *Diascia* (čeleď krtičníkovité - Scrophulariaceae). Zástupci rodů včel sbírajících olej v mladších tropických oblastech nemusí být vždy zaměřeny na konkrétní rody ani čeledi rostlin produkující olej (Michener 2007).



Obrázek 1: Ventrální zobrazení bazálních článků nohou samic a) druh *Centris* sp. Fabricius, b) druh *Centris tricolor* Friese, 1899 c) druh *Centris trigonoides* Lepeletier, 1841.

Zdroj: Neff & Simpson 1981.

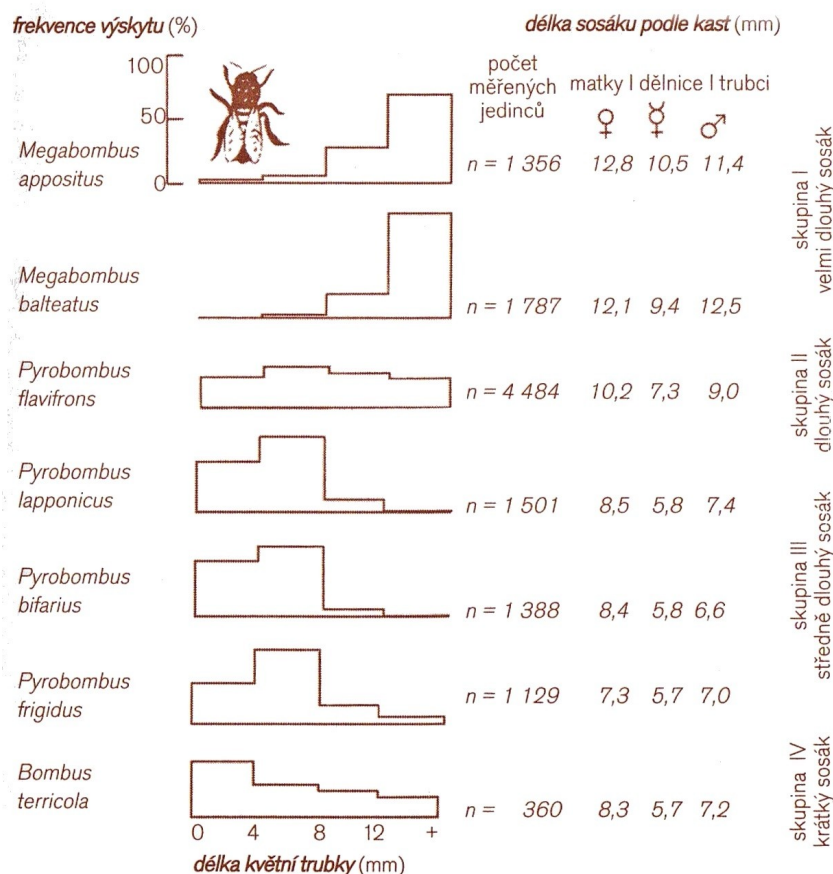


## 8.2 Potravní vztahy mezi samotářkami, čmeláky a včelou medonosnou

Dle Přidala (2005) nejsou potravní vztahy mezi jednotlivými skupinami opylovatelů zcela dořešeny. Dle dřívějších předpokladů se zdálo, že vysoká koncentrace druhu *Apis mellifera* ubírá možnosti čmelákům a samotářským včelám, byl tedy považován za významného a silného konkurenta ostatních včel. Dnes víme, že tato konkurence není zdaleka tak jednoznačná. Důsledkem konkurence je často adaptace znevýhodněného druhu. Potravní vztahy mezi včelami můžeme zkoumat různými pokusy.

Jedním z pokusů je např. analýza pylových rousek (palynologická disciplína), dle níž je možné zjistit, ze kterých rostlin byly pylové rousky vytvořeny a tudíž zkoumat potravní zdroje včel (Fotler 1997, Přidal 2005)

Dalším důsledkem potravních vztahů a konkurence mezi včelami je různá délka sosáků u čmeláků. Podle ní řadíme čmeláky do 4 kategorií - druhy s velmi dlouhým sosákem, druhy s dlouhým sosákem, druhy se středně dlouhým sosákem a druhy s krátkým sosákem. S ohledem na délku sosáku se liší i volba skupiny navštěvovaných rostlin s různou délkou květní trubky. Při pokusu (Begon et al. 1996) bylo sledováno celkem 7 nearktických (příp. holarktických) druhů čmeláků na několika druzích rostlin s odlišnou délkou květní trubky. Obecně nejdelší sosák měli čmeláci rodu *Megabombus* Dalla Torre, 1880, naopak nejkratší měli čmeláci rodu *Bombus*. Bylo také možné vysledovat, že květy s nejdelšími trubkami byly nejčastěji navštěvovány právě čmeláky rodu *Megabombus*, zatímco rostliny s krátkou trubkou využívaly nejvíce zástupci rodu *Bombus* (viz. obrázek 2). Z tohoto pokusu vyplývá, že délka sosáků se u jednotlivých druhů čmeláků modifikovala dle potravních zdrojů a z nich plynoucí konkurence. Díky této modifikaci si čmeláci konkurují mnohem méně (Přidal 2005).



Obrázek 2: Frekvence výskytu vybraných zástupců tribu Bombini na květech s různou délkou květní trubky.  
Zdroj: Begon et al. 1996.

## 9 Preference včel při sběru pylu, nektaru, oleje a při opylení rostlin (generalisté a specialisté, polylektické, oligolektické a monolektické druhy)

### 9.1 Vztahy mezi rostlinami a jejich opylovateli

Včely vstoupily do symbiotického vztahu s rostlinami v okamžiku, kdy se samy objevily. Vzájemný výběr mezi včelami a rostlinami je spíše nízký a sporadický. Během jejich společné evoluce došlo k obrovskému rozrůznění tohoto symbiotického systému jak v počtu druhů zahrnutých do systému a jejich morfologické diverzity, tak ve specifičnosti konkrétních opylovačsko-květních vztahů, včetně chování včel na květech a typech opylování. Pro ilustraci morfologické rozličnosti včel se dá zmínit jejich velikost těla, která se pohybuje v rozmezí od 2 do 40 mm. Včely se také liší ve škále navštěvovaných rostlin. Jako neobvyklé vztahy včel s květy byly objeveny „pseudo-kopulace“ samců některých druhů včel s květy orchidejí a sběr květových aromatických substancí sloužících pro přilákání včel (Pesenko et al. 2000; Macek et al. 2010). Dle vztahů opylovatelů k rostlinám a dle jejich přizpůsobení k opylení rostlin rozlišujeme 5 skupin opylovatelů. První skupinou jsou eutrovní opylovatelé. Do této

skupiny patří obecně včely (nadčeled' Apoidea), které opylují většinu entomofilních rostlin, jelikož jsou vždy dokonale přizpůsobeny k opylování a k pravidelné návštěvě květů rostlin. Druhou skupinou jsou hemitropní opylovatelé, kteří už mají pro opylení rostlin menší význam, jelikož jsou pro opylování rostlin přizpůsobeny jen částečně. Patří sem druhy s krátkým sosákem a s redukováným tělesným ochlupením (např. rod *Hylaeus* a parazitické rody včel). Třetí skupinou jsou allotropní opylovatelé, kteří nemají pro opylování rostlin žádný význam, jelikož jim vždy chybí pylosběrný aparát a pyl jim ulpívá na těle zcela nahodile, patří sem např. zástupci řádu Coleoptera (brouci). Čtvrtou skupinou jsou pseudotropní opylovatelé, kteří jsou k opylování květů rostlin dokonale přizpůsobeni, ale nechovají se vždy tak, aby květ účinně opylili. Patří sem např. někteří zástupci tribu Bombini. A poslední pátou skupinou jsou dystropní opylovatelé, kteří mohou opylení květů dokonce bránit, např. poškozováním nektárií, sem patří např. zástupci čeledi Formicioidea (mravenci) (Přidal 2005).

## 9.2 Adaptační entomofilních rostlin k jejich opylení včelami

Hlavní adaptací květů entomofilních rostlin k opylení je jejich velikost a barevnost. Včely se totiž orientují především zrakem. Vidí podobně jako člověk (trichromaticky), ale na rozdíl od člověka (který má receptory - čípký na modrou, zelenou a červenou barvu) mají receptory na modré, zelené a ultrafialové zbarvení. Proto je mezi rostlinami častý výskyt žlutých a modrých květů. Červené květy se vyskytují také, ale méně. Včely červené květy vnímají díky odrazům paprsků v UV spektru jako intenzivně bílé. Např. včelí mák je díky tomu vlastně dvoubarevný (pro člověka červený a pro včelu ultrafialový). Výjimkou z tohoto schématu je brazilský druh včely *Callonychium petuniae* Cure a Witman, 1990 (čeled' Andrenidae, podčeled' Panurginae, tribus Callipsini), který má i čtvrtý modifikovaný receptor - červený. Díky tomu je tento druh specializovaný na opylování rostlin rodu petúnií - *Petunia* nachové barvy. (Přidal 2005; Macek et al. 2010).

Mezi další adaptace květů entomofilních rostlin patří vůně (zapříčiněná vylučováním éterických olejů), a také kvalita a kvantita květy poskytovaného pylu. Proto entomofilní rostliny poskytují výživnější pyl, než rostliny hmyzosnubné (Přidal 2005).

Nejatraktivnějšími však květy entomofilních rostlin činí především kvalita a kvantita nektaru vylučovaného zvláštními orgány rostlin (nektárii), nacházejícími se buď v květech rostlin (florální nektária) nebo mimo květy (nektária extraflorální). Pro opylení mají větší význam florální nektária, která jsou v květech buď volně přístupná (rybíz - *Ribes*, javor - *Acer*), poloskrytá (ovocné stromy) nebo skrytá (tolice vojtěška - *Medicago sativa*). Rostliny se skrytými nektárii jsou někdy velmi úzce specializovány na některé opylovače (např. vojtěška - *Medicago* na některé solitérní včely) (Přidal 2005).

Obrovská majorita více než 500 druhů pěstovaných rostlin je právě entomofilních, tzn. že jejich výnosy (nebo jejich růst) závisí pouze na opylovací aktivitě hmyzu, na prvním místě zástupců nadčeledi Apoidea. Entomofilní rostliny okupují více než polovinu oblastí s pěstovanými rostlinami a jejich výnosy jsou okolo třetiny agrikulturních produktů. Nejvíce těchto rostlin je úspěšně opylováno včelou druhu *Apis mellifera*. Důležitou, ale často zapomenutou roli v opylení agrikulturních rostlin hrají také „divoké“ včely, samotářské a společenské druhy včel nadčeledi Apoidea

(hlavně čmeláci a mnoho zástupců čeledi Halictidae) (Pesenko et al. 2000).

Aktivita samotářských včel je často nezbytná pro kultivaci takových rostlin, které kvůli zvláštnosti, struktuře nebo funkci svých květů nemohou být efektivně opylovány druhem *Apis mellifera*. Takovými rostlinami jsou především jetel luční – *Trifolium pratense* a tollice vojtěška – *Medicago sativa* (z čeledi bobovité - Fabaceae), které jsou zpracovávány na seno a zelenou masu používanou pro krmení hospodářských zvířat. Jetel luční je často pěstovaný v lesnatých oblastech severní polokoule a v příslušných pásmech horských oblastí. Souvislost mezi výnosy jetele lučního a čmeláky je známá po dlouhou dobu. Délka (hloubka) květní koruny jetele lučního se pohybuje v rozmezí od 7,5 do 12,4 mm (v průměru 10 mm), ale nektar je vylučován pouze na bázi květu, takže obvykle nedosáhne výše než 1,35–1,47 mm. Proto pouze včely se sosákem delším než 8,5 mm mohou nektar konzumovat. *Apis mellifera* má sosák dlouhý od 5,9 do 6,25 mm a může získat nektar pouze z mělkých květů jetele lučního pouze při své maximální velikosti a za částečného zastrčení hlavy do koruny květu. Nejeftektivnějšími opylovateli jetele lučního jsou čmeláci, kteří zajišťují početné zvýšení výnosů semen. Mezi „jetelové“ druhy patří *Bombus hortorum*, *B. subterraneus* (Linnaeus, 1758), *B. pascuorum* (Scopoli, 1763), *B. distinguendus* Morawitz, 1869, *B. lapidarius* (Linnaeus, 1758), *B. derhamellus* Kirby, 1802, *B. sylvarum* (Linnaeus, 1761) a *B. equestris* (Fabricius, 1783). Tollice vojtěška – *Medicago sativa* je široce pěstovaná plodina lesostepních, stepních a aridních (zde pouze v závislosti na zavlažování) oblastí ve více než 80 zemích světa. Zvláštností tollice vojtěšky je, že po otevření sloupku (tyčinkové trubky skládající se z 9 spojených tyčinek - desátá tyčinka je separována) je tenký pestík umístěn v jeho vnitřku uvnitř člunku v napnutém stavu. Sloupek je držen dvěma vnitřními výčnělky člunku a dlouhými prstovými okvětními plátky prohlubujícími se do dutiny člunku. Sloupek je přístupný pouze pro opylovatele, kteří ponoří sosák do škvíry v koruně, hlavu protáhnou skrz a odsunou okvětní plátky stranou zadníma nohama. Sloupek, už odháknutý od stopek okvětních plátek, se silou tlaku turgoru vymrští, a směrem k praporci udeří do těla hmyzu. Slizový povlak na blizně je poničen a blizna je připravena k přijetí pylu. Explosivní mechanismus otevírání květů tollice vojtěšky je nazýván „podražením“. Opylení tollice vojtěšky je úspěšně realizováno pouze velkými nebo středně velkými divokými včelami mnoha druhů. Hlavními opylovateli tollice vojtěšky v Evropě jsou *Andrena flavipes* Panzer, 1799, *A. labialis* (Kirby, 1802), *A. ovatula* (Kirby, 1802), *Melitturga clavicornis* (Latreille, 1806), mnoho zástupců rodů *Halictus* Latreille, 1804, *Lasioglossum* a *Evylaeus*, dále druhy *Rhophites canus*, *Nomiapis diversipes* Latreille, 1806, *Melitta leporina* (Panzer, 1799), *Anthidium florentinum* (Fabricius, 1775), *Megachile argentata* (Fabricius, 1793), *M. centuncularis*, *M. rotundata*, *M. willughbiella* (Kirby, 1802), *Osmia caerulescens*, *Eucera clypeata* (Erychson, 1835), *E. longicornis* (Linnaeus, 1758), *E. pollinosa* Smith, 1854, *Tetralonia tricineta* (Erichson, 1835), i někteří zástupci rodu *Anthophora* Latreille, 1803 a rodu *Bombus*. Pro představu, ekonomický efekt opylení semenných plantáží tollice vojtěšky a jetele lučního divokými včelami pouze v Polsku je 23 milionů dolarů za rok (Banaszak & Cierzniak 1995). Druh *Apis mellifera* je za normálních podmínek neefektivním opylovatelem tollice vojtěšky. Tato včela je totiž chabě vybavena na sbírání a nošení potravy z jejích květů. Sbírá tedy nektar spíše ze strany květu skrz prasklinu mezi okvětními plátky a praporem, typicky bez otevření a opylení květu (Pesenko et al. 2000; Přidal 2005).

### 9.3 Adaptace včel na opylení rostlin a efektivita jejich opylení

Jak plyne z předchozích kapitol, včely jsou anthofilním hmyzem. Jejich vztahy s květy jsou obligátní a různé, ačkoli základy závislosti mezi včelami a květy jsou tvořeny trofickými vztahy. Unikátní výhodou anthofílie, která kromě včel náleží pouze málo skupinám hmyzu (např. medovosám podčeledi Masarinae) je, že včely téměř nejsou limitovány kompeticí a stavem životního prostředí. Mají možnost expanze po celém světě na každé místo, kde jsou pro ně dostupné zdroje potravy (angiospermní rostliny) (Pesenko et al. 2000).

Včely jsou k opylení rostlin přizpůsobeny různými aspekty. Mezi ně patří velikost těla (usnadňuje vniknutí do květů, které opylují), ochlupení celého těla (často velmi husté a peříčkovitě členěné, umožňující jim sbírat pyl na co největší plochu těla) a specializované pylosběrné orgány (Přidal 2005; Macek et al. 2010).

Opylovateli bývají primárně samice včel, které sbírají pyl pro vlastní obživu a za účelem krmení larev. Včelí samci většiny druhů (stejně jako samice parazitických druhů) sbírají z květů pouze nektar, přičemž seberou z květů jen pyl, který se na ně neúmyslně zachytí. Proto hrají v opylení menší roli než samice, které pyl sbírají aktivně a jsou v eusociální skupině daleko početnější než samci. Je třeba také zmínit parazitické včely, které jsou často málo ochlupené, a proto hrají méně výraznou roli v opylení než samice ochlupených druhů, které pravděpodobně seberou větší množství pylu (Michener 2007).

Efektivita včel jako opylovatelů závisí na mnoha faktorech. Mezi ně patří např., že včely, které navštěvují více květů stejné rostliny pravděpodobně nejsou jejich opylovateli, pokud zčesávají pyl z většiny těla a přívěsků pro transport na sběrací aparát (štetce nebo plochy sloužící k transportu pylu), zatímco včely, které nechávají pyl tam, kde se jim na těle zachytí a seberou ho tak více, jimi být můžou. Včely, které při transportu zvlhčují pyl nektarem nebo olejem jsou méně pravděpodobnými opylovateli než včely, které pyl sbírají suchý a cestou ho tedy ztrácí. Místo, kde je pyl na těle včely uložen, může být rozhodující pro další přístup pylu k bliznám na květech. Tyto faktory závisí nejen na květových strukturách, ale také na pohybových vzorech včel, které se mohou lišit mezi jednotlivými včelami, protože jsou zčásti naučené a jsou odlišné u různých druhů (zčásti jsou druhově specifické) (Michener 2007).

Co se týče spotřeby pylu, tu má velice vysokou především druh *Apis mellifera* (20-30 kg/rok), která kryje požadavky jak dospělců, tak larválních stádií. Maximální opylení všech rostlin zajišťuje tzv. florokonstantnost (věrnost jedince k jednomu rostlinnému druhu) u *Apis mellifera* a floromigrace (střídání rostlinných druhů) u zbývajících skupin včel. Florokonstantní chování je pro efektivitu opylení mnohem výhodnější než floromigrační (Přidal 2005).

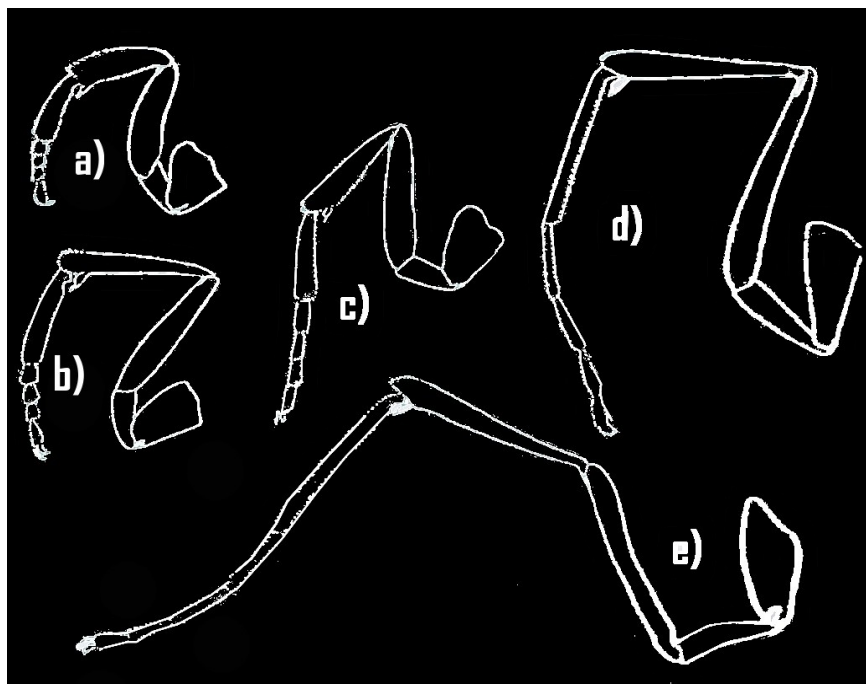
### 9.4 Včelí generalisté a specialisté

Mnoho včel je generalisty ve způsobu sběru a využití pylu a nektaru. Některé mohou mít různé preference a mohou být i neschopné se k pylu a nektaru u některých druhů rostlin dostat. Téměř všechny eusociální druhy včel, a mnoho samotářských druhů včel je rostlinnými generalisty, zatímco některé samotářské včely jsou rostlinnými specialisty. Společenské včely jsou obvykle aktivní dlouhou sezónu, a jelikož jen málo rostlin kvete dlouho, je pro ně specializace na rostliny nepraktická. Například druh

*Bombus consobrinus* Dahlbom, 1832 v severní Evropě je specialistou na oměj - *Aconitum*, a je eusociálním druhem až po počáteční subsociální fázi, stejně jako všechny druhy neparazitických čmeláků (Mjelde 1983). Dalším specialistou je včela rodu *Rediviva* z čeledi Melittidae, a to na hostitelskou rostlinu rodu ostruhatka - *Diascia* z čeledi krtičníkovité – Scrophulariaceae v jižní Africe. Tato včela má přední stranu chodidel vybavenou dlouhými, hustými chlupy, sloužícími ke stírání oleje z vnitřku květních výběžků. Tyto výběžky se liší v délce u různých populací a druhů ostruhatky, a přední nohy samice rodu *Rediviva* se liší v délce podle délky těchto výběžků - některé druhy mají přední nohy dokonce delší než zbytek těla (viz. obrázek 3) (Vogel & Michener 1985; Steiner & Whitehead 1990, 1991; Michener 2007). Eusociální druhy často vykazují odlišné preference. V daném čase a na daném místě určitý druh včely navštíví určitý druh rostliny, a může se lišit od těch, které navštěvují jiné druhy. Tyto preference jsou obzvláště zřejmé v amerických tropech, kde se mnoho zástupců tribu Meliponini obvykle vyskytuje v blízkém okolí a některé z nich jsou odděleny na konkrétních rostlinách. Na rozdíl od společenských včel má mnoho dospělců samotářských včel krátkou sezónu letecké aktivity, takže mohou být specialisty, přestože jejich oblíbená rostlina kvete jen pár týdnů v roce (Michener 2007).

Jen proto, že včela navštěvuje určitý druh rostliny, neznamená to nezbytně, že tato včela je opylovatel této rostliny. Malé včely na velkých rostlinách mohou sbírat pyl, nektar nebo obojí, aniž by se dostaly blízko k bliznám. V tomto případě nedojde k opylení a včela je jednoduše jen zlodějem. Např. druh *Perdita kiowi* Griswold, 1988, bělavá včela severoamerických náhorních planin, je specializovaným sběračem pylu z dlouhých tyčinek velkých, krémově zbarvených květů rostliny *Mentzelia decapetala*, která otvírá květy pozdě odpoledne. Včela se sice pohybuje blízko pestíku, ale opylení pravděpodobně obstarávají pouze můry (Michener 2007).

Takovéto krádeže snižují množství pylu dostupného pro obživu či distribuci opylovatelským hmyzem, a některé včely mohou současně při okrádání květy poškozovat. Různí zástupci velkých včel, speciálně zástupci rodů *Bombus* a *Xylocopa* Latreille, 1802 rozřezávají po stranách trubkovité květy a konzumují nektar bez kontaktu s prašníky. Nepochází tedy jen k poškození koruny, ale extrémně se snižuje také množství nektaru a není ho dost pro pravé opylovače. Někteří zástupci tribu Meliponini se mohou při sběru pylu či nektaru prokousávat do uzavřených květů nebo prašníků a způsobovat tak na květu velké poškození nebo jeho úplnou destrukci (Přidal 2005; Michener 2007).



Obrázek 3: Různá délka předních nohou samic rodu *Rediviva* přizpůsobených pro sběr oleje, a) druh *Rediviva rufocincta* (Cockerell, 1934), b) druh *Rediviva colorata* Michener, 1981, c) druh *Rediviva peringueyi* (Friese, 1911), d) druh *Rediviva longimanus* (Michener, 1981), e) druh *Rediviva emdeorum* Vogel & Michener, 1985. Zdroj: Vogel & Michener 1985 (upraveno, oskenovaný originál byl špatně viditelný).

## 9.5 Monolektie, oligolektie a polylektie

Předpokládáme, že rostliny se vyvíjí k podpoře květové specializace včel. Je pravděpodobnější, že včelí specialista sebere pyl po opylení jedné rostliny z další rostliny stejného druhu, než že včelí generalista jako další navštíví zcela odlišný druh rostliny. Nemusí to být tak důležité, jak si myslíme, avšak pro toto včelí chování máme označení květová stálost (Přidal 2005; Michener 2007).

Při jednom letu, nebo během dlouhé časové periody mají jednotlivé včely sklon navštěvovat rostliny stejného druhu. Zatímco květová specializace u včel je souhrnem výsledků jejich vlastních nervových nebo morfologických omezení, květová stálost je určena každou jednotlivou včelou, a může se měnit s novými příležitostmi, nebo se lišit mezi jednotlivci stejného druhu na stejném místě a ve stejném čase. Včelí generalisté pravděpodobně vykazují stálosti, protože se mohou krmit efektivněji (mají větší zisk za jednotku času) u jednoho známého květového typu než u rozmanitých typů. Tyto aspekty včelího chování mohou být důležité pro opylovací biologii, například pro určení oligolektie a polylektie. Pojmy oligolektie a polylektie byly zavedeny Robertsonem v roce 1925 (Michener 2007).

## 9.6 Monolektie

Monolektické druhy se v různém stupni specializovaly na sběr pylu jen z určitých, často vzácných druhů rostlin (Pesenko et al. 2000). Patří sem např. druhy *Colletes nasutus* Smith, 1853 a *Andrena nasuta* Giraud, 1863, specialisté na pilát lékařský –

*Anchusa officinalis* (Macek et al. 2010) Pro upřesnění, termín monolektický se používá pro druhy extrémně oligolektické, které sbírají pyl jen z rostlin jednoho rodu, přesto však nejde v pravém slova smyslu o včely monolektické. V takových případech se často používá termín přísně oligolektické včely (Pekkarién 1998).

## 9.7 Oligolektie

Zdroji pylu pro oligolektické druhy jsou květy běžných rostlin (v případě široce oligolektických druhů) nebo květy výlučně jedné čeledi rostlin (úzce oligolektické druhy) (Pesenko et al. 2000). Patří sem např. někteří zástupci čeledí Andrenidae a Megachilidae, většina zástupců čeledi Melittidae, dále zástupci podčeledí Colletinae, Panurginae a Rophitinae, tribu Eucerini a rodů *Panurginus* Nylander, 1848, *Camptopoeum* Spinola, 1843, *Melitturga* Latreille, 1809, *Dufourea* Lepeletier, 1841, *Systropha* Illiger, 1806, *Dasypoda* Latreille, 1802, *Melitta* Kirby, 1802 a *Biastes* Panzer, 1798 (Macek et al. 2010).

Mnohé oligolektické taxony včel (např. rody či podrody) se skládají z příbuzných druhů specializovaných na stejné nebo příbuzné rostliny. Např. všichni zástupci rodu *Systropha* (podčeď Rophitinae), které známe, využívají víceméně výhradně jen pyl ze svlačce - *Convolvulus*, všichni zástupci rodu *Macropis* (podčeď Melittinae) využívají pyl z vrbiny - *Lysimachia*, a mnoho zástupců podrodu Proteriades, rodu *Hoplitis* Klug, 1807 (tribus Osmiini) využívá víceméně výlučně pyl ze skrytokvětu - *Cryptantha*, ačkoliv navštěvují i jiné rostliny pro sběr nektaru a ve výsledku z nich seberou i nějaký pyl (Michener 2007).

Ač se zdá, že mnoho oligolektických včel je závislých na konkrétních rostlinách a nevyskytuje se mimo rozsah těchto rostlin, tak rostliny obvykle nejsou závislé na opylení od těchto oligolektických včel. Zdá se, že rostliny se často vyskytují a reprodukují mimo rozsah těchto oligolektických včel. Včely tedy mají adaptace na rostlinné struktury a chemismus, zatímco rostliny často nemají adaptace k jednomu oligolektickému včelímu druhu nebo rodu. Ve skutečnosti však snadno dostupný pyl některé rostliny charakterizuje (např. vrba - *Salix*), a ty poté hostí velký počet oligolektických druhů včel. Adaptace včel často vypadají pouze jako behaviorální, známe však i mnoho případů pravděpodobně morfologických adaptací včel ke konkrétnímu druhu rostliny. Častým příkladem je řídké a hrubé větvení sběracího aparátu (štěteček) druhu *Tetralonia malvae* Rossi, 1790 (tribus Eucerini) a mnoha zástupců rodu *Diadasia* Patton, 1879 (tribus Emphorini), kteří sbírají drsný pyl z rostlin čeledi slézovitých - Malvaceae a kaktusovitých - Cactaceae, dále zahnuté chlupy u úst nebo na předních nohách samic včel, které odstraňují pyl z prašníků umístěných hluboko v malé koruně, a další příklady vyskytující se u různých nepříbuzných včel. Severoamerickým příkladem je druh *Andrena osmioides* Cockerell, 1916 (podčeď Andreninae), a u výše zmíněného podrodu Proteriades rod *Hoplitis* (tribus Osmiini) na skrytokvětu - *Cryptantha* a rod *Calliopsis* Cockerell, 1896 (podčeď Panurginae) na sporýši - *Verbena*. Evropský příkladem jsou druhy *Colletes nasutus* (podčeď Colletinae), *Andrena nasuta* (podčeď Andreninae) a *Cubitalia parvicornis* Mocsary, 1878 (tribus Eucerini). Dále všechny oligolektické druhy na rostlinách čeledi brutnákovité - Boraginaceae (Müller 1995). Některé úzce polylektické včely, které často sbírají pyl z rostlin čeledi brutnákovité - Boraginaceae, mají stejně zahnuté chlupy a štěteček, skládající se z jednoduchého řídkého strniště, který je také



charakteristický pro včely specializované na pyl z rostlin čeledi pupalkovité - Onagraceae, jejichž pylová zrna jsou spojena dohromady viscinovými vlákny. Příkladem jsou zástupci rodů *Svastra* Holmberg, 1884 (tribus Eucerini) (viz. obrázek 4) a *Lasioglossum* (tribus Halictini) (Thorp 1979; Michener 2007).

Podíl oligolektických druhů je největší v suchých polopouštních, křovištních a suchých stepních biomech (Moldenke 1976). V pouštních oblastech žije až 60 % oligolektických druhů včel. V těchto oblastech je období květu rostlin omezeno na krátká vlhká období během jara a úzká potravní specializace se vysvětluje potravní konkurencí mezi včelami (Michener 1954).



Obrázek 4: Zadní končetina druhu *Svastra obliqua* (Say, 1837) dlouhojazyčné (L-T) včely se sběracím štětečkem.

Zdroj: Michener 2007, nakreslil D. J. Brothers.

## 9.8 Polylektie

Samice polylektických druhů sbírají pyl z široké škály rostlin (široce polylektické), nebo z několika druhů rostlin, patřících do odlišných botanických čeledí (úzce polylektické) (Pesenko et al. 2000). Patří sem např. někteří zástupci podčeledí Hylaeinae a Xylocopinae, čeledí Andrenidae a Megachilidae a rodů *Pseudapis* Kirby, 1900, *Nomioides* Schenck, 1866, *Halictus* a *Lasioglossum* (Macek et al. 2010).

## 9.9 Vznik monolektie, oligolektie a polylektie, určování těchto charakteristik a jejich četnost a vazba k předkům

Müller (1996a) navrhl, že u oligolektických druhů musí minimálně 95 % pylových zrn ze sběračku náležet k zástupcům rostlin jedné čeledi, podčeledi nebo tribu. U polylektických druhů se silnou preferencí k jedné rostlinné čeledi musí být nalezeno od 70 do 94 % pylových zrníček druhů rostlin z této čeledi. U polylektických druhů musí být nalezeno 69 % a méně pylových zrníček druhů rostlin jedné čeledi. Tento systém je však nejspíš neefektivní, jelikož tyto podmínky se vztahují jen na sběr pylu, přitom sběrači nektaru a oleje jsou převážně také pylovými specialisty a tudíž oligolektiky (Michener 2007).

Často se stává, že v jedné různě velké oblasti je druh včely omezený na sběr pylu z určitých druhů rostlin, které nemají blízké příbuzné v okolí. Kdyby příbuzné rostlinné druhy v oblasti byly přítomné, včely by mohly využít jejich pyl také. Proto v tomto případě nepoužíváme pojem monolektický. Použití tohoto pojmu je vhodné jen, když je zřejmé, že blízký příbuzný rostlinného hostitele není přítomen, nebo v oblasti nekvete. Hurd a Linsley (1975) ve své studii sledovali okolo 22 druhů včel, které v jihozápadní Americe sbíraly pyl pouze z rostliny *Larrea divaricata*. V Severní Americe, kde nejsou blízce příbuzné rostliny tohoto druhu tyto druhy včel nazýváme oligolektickými, čímž předpokládáme, že kdyby druhy rostliny rodu *Larrea* byly přítomny, byly by také využity. Pojem „monolektický“ je tedy vhodný jen pro druhy včel, které sbírají pyl pouze z jednoho druhu rostliny i v přítomnosti blízce příbuzné rostliny. Např. druh *Anthemurgus passiflorae* Robertson, 1902, specialista na rostlinu rodu mučenka - *Passiflora* (konkrétně druhu *Passiflora lutea*) ve východní Americe může být včelou, pro kterou není návštěva příbuzných druhů rostliny rodu mučenka tak známá, jelikož velikost a barva příbuzných druhů této rostliny v oblasti je zcela odlišná od rostliny *Passiflora lutea* (Michener 2007).

Nevyřešenou otázkou je, zda je oligolektie a polylektie u včel zděděnou vlastností po předcích. Bez pochyb může evoluce posunout včely oběma směry, ale zdá se, že oligolektie je specializovanou vlastností, a proto odvozenou. Pravděpodobný důkaz pro tento předpoklad pochází od neobvyklých oligolektických druhů z obecně polylektických skupin, např. druh *Lasioglossum lustrans* (Cockerell, 1897) oligolektický na rostlinu rodu *Pyrrhopappus* (čeleď hvězdicovité – Asteraceae) (Michener 2007).

Nemáme žádný důkaz, jak se včely ihned stávají oligolektiky. Nicméně tu jsou velmi staré taxony včel, tj. bazální větve čeledi včel, obsahující pouze nebo převážně oligolektické druhy. Příkladem jsou zástupci čeledi Melittidae, podčeledi Fideliinae a Rophitinae a tribu Lithurgini. Jejich fylogenetická pozice naznačuje, že více odvozených taxonů zahrnuje mnoho polylektických druhů nejspíše vzniklých z taxonů zahrnujících oligolektické druhy. Tato myšlenka je podporována tím, že specialisté potřebují adaptace pouze k limitovanému prostředí, např. k látkám v jejich stravě (pylu), nebo ke květním strukturám jejich rostlinných hostitelů, kterým se musí přizpůsobit. Generalisté naopak musí být schopni spolupracovat s rozmanitostí prostředí, např. s odlišnými chemikáliemi ve stravě (pylu), nebo s rozmanitostí květních struktur u různých rostlin. Větší část evoluce proto může vést od jednoduchých podmínek specialistů ke složitým podmínkám generalistů. Jasnou výhodou může být přístup generalistů k rozšířenějším zdrojům potravy. Na

fylogenetické úrovni druhů toto funguje u rodů *Andrena*, *Colletes*, *Leioproctus* Smith, 1853 a *Megachile*, které zahrnují jak polylektické, tak oligolektické druhy (Michener 2007). Müller (1996a) ve své studii pro západní palearktické zástupce tribu Anthidiini objevil důkaz pro přechod z oligolektie k polylektii a pro přechod oligolektiků z jednoho rostlinného hostitele k jinému, ale neobjevil důkaz pro přechod z polylektie na oligolektii.

Četnost oligolektie mezi včelami se liší i v různých oblastech (Michener 2007). Michener (1954) vyzoroval, že forma oligolektie je zastoupena ve fauně včel ve vlhkých tropech méně než v mírném podnebí, maximální procento oligolektických druhů se vyskytuje v xerothermním teplém mírném podnebí, minimálně se oligolektici vyskytují na západní polokouli. Je těžké získat dobrá data, částečně kvůli problému s definicí termínů, ale věříme, že toto oblastní schéma v procentuálnosti oligolektických druhů je reálné, a stane se víceméně celosvětovým. Toto schéma může být zdůrazněno na západní polokouli množstvím široce oligolektických zástupců podčeledi Panurginae v xerothermních oblastech v Severní i Jižní Americe (Michener 2007). Pesenko (v Banaszakovi 1995) uvedl, že v bývalém SSSR skoro polovina neparazitických druhů včel stepí a pouští byla oligolektická. Stejně schéma je subjektivně rozeznatelné v Africe, navzdory nedostatku zástupců podčeledi Panurginae (Michener 2007).

Nejvíce oligolektických druhů se vyskytuje v aridních oblastech (na stepích a v pouštích), kde se vyskytuje skoro polovina druhů včel. I přesto, že početnost oligolektických druhů je nižší než početnost polylektických druhů, v aridních oblastech oligolektické druhy značně převažují (Pesenko et al. 2000).

Zajímavé je, že některé druhy rostlin mají mnoho oligolektických návštěvníků, zatímco jiné nemají žádné. Například v Severní Americe je mnoho oligolektiků navštěvujících rostlinu rodu slunečnice - *Helianthus* (Hurd, LaBerge & Linsley 1980), z nichž někteří příležitostně sbírají pyl z jiných velkých zástupců čeledi hvězdicovitých - Asteraceae, ale většina je téměř výhradně závislá na pylu z rostliny rodu slunečnice. Pro tento jev nemáme vysvětlení, kombinované botanické a entomologické studie by za to možná stály (Michener 2007).

## 10 Způsoby sběru nektaru, pylu a opylení rostlin

### 10.1 Obecná charakteristika sběru a přenosu pylu

Z vyhodnocení adaptací včel pro sběr a přenos pylu (Thorp 1979) vyplývá, že tyto adaptace jsou morfologické i behaviorální. Detailům struktury ochlupení souvisejících s hromaděním pylu, s jeho manipulací a transportem byla věnována už značná pozornost (Braue 1913; Roberts & Vallespir 1978; Thorp 1979; Pasteels & Vos 1983; Müller 1996b). Můžeme pozorovat i modifikované pohyby používané samicemi pro lepší sběr pylu. Pyl může být odstraňován z prašníků předními nohama, oprašován na tělo včely jejími pohyby mezi květními částmi, sbírán předními nohama a kusadly, pokud včely pyl jedí, nebo může být sbírán pomocí ohnutých prostředních nohou, jejichž protilehlé středostehenní a středoholenní kartáčky pyl odstraňují, a ten je poté přemísťován na zadní nohy, kde může být buď uložen do sběráčku na noze nebo, např. u zástupců čeledi Megachilidae uložen do metasomálního sběráčku (Jander 1976; Thorp 1979; Michener 2007).

Pyl se při opylování ze začátku nejčastěji přichytává na tělo nebo nohy včely díky jeho trnité či lepkavé struktuře nebo také díky elektrostatickému napětí. Některé druhy včel míchají pyl s nektarem, aby byl soudružnější a při přenosu do hnízda lépe držel. Jiné druhy přenášejí pyl suchý, který je tak lehčí a méně zatěžuje sběrací aparát (např. zátupci čeledi Stenotritidae a Melittidae, podčeledi Panurginae a korbikulární zástupci podčeledi Apinae). Včely sbírající olej navlhčují pyl také jím. Pyl poté lepí na olejosebné kartáčkové chlupy. Pyl sebraný včelami je zčásti použit pro jejich vlastní výživu a část je nošena do hnízd a tam vyvrhuta. Všechny pyl využívané zástupci podčeledí Hylaeinae a Euryglossinae k zaopatření plodových komůrek je přinášeno do hnízda interně, jelikož těmto včelám chybí tělní modifikace (sběračky) pro nošení pylu externě (Michener 2007).

## 10.2 Různé typy sběracích aparátů (nohosběrné včely, břichosběrné včely, včely s pravým sběracím košíčkem atd.)

Podle umístění sběraček se včely dělí na nohosběrné (pedilegní) včely (mající sběračky na zadních nohou, výjimečně na předních nohou), včely se sběračky na bedrech, břichosběrné včely (sběračky na spodní straně zadečku), včely se sběracím zařízením na hlavě a ústním ústrojí a dále na včely s jiným typem sběracího zařízení. Jak dále uvidíme, typy a umístění pylosběrných aparátů se může u jednoho druhu včely často prolínat (Macek et al. 2010).

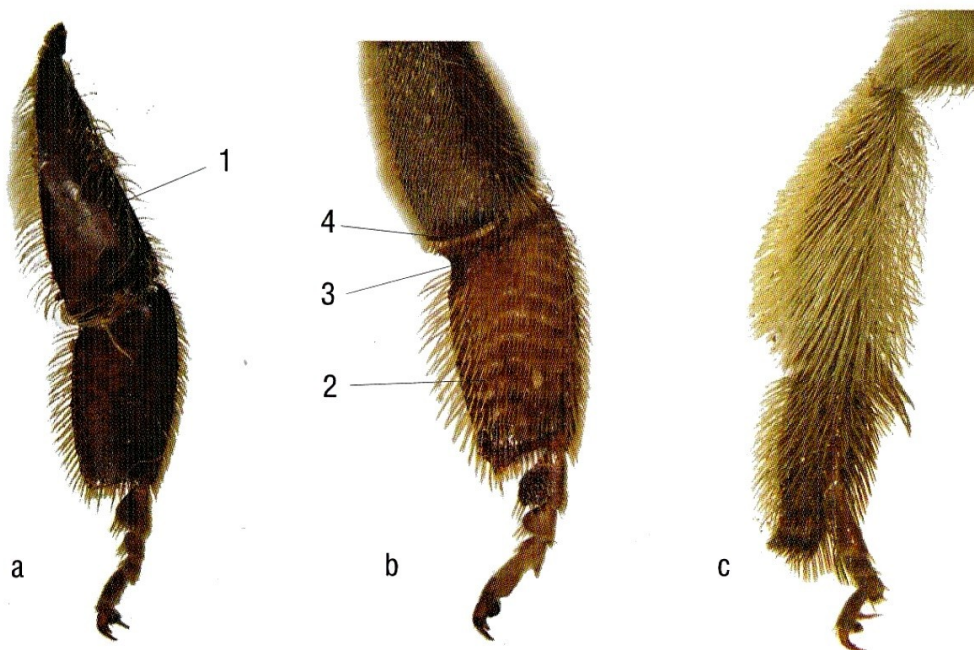
## 10.3 Nohosběrné včely

Nohosběrné včely mají sběrací aparáty na různých částech zadních nohou (výjimečně na předních nohách) v různých podobách. Zástupci podčeledi Colletinae mají sběrací aparát na zadních holeních, na spodní straně stehna, na 1. sternitu a částečně i po stranách beder. Druh *Colletes nasutus* pyl vyškrabává z trubkovitých květů pomocí háčkovitě ohnutých brv na chodidlech prodloužených předních nohou. Zástupci čeledi Andrenidae mají pylové sběrací kartáčky na zadních nohách (příkyčlí, stehna, holeně), a na kyčlích mají zkadeřený chumáč dlouhých brv (tzv. floculus). Druh *Andrena florea* Fabricius, 1793 má sběračky na vrchní straně holení. Druh *Andrena humilis* Imhoff, 1832 používá speciální techniku sběru pylu z velkých květních úborů (např. ze smetánky lékařské – *Taraxacum officinale*). Provádí chaotický cukavý pohyb, při kterém pyl ulpívá na ochlupení celého jejího těla, odkud ho tato včela později vyčesává nohama do vlastních sběraček. Zástupci podčeledi Panurginae mají redukovaný sběraček na příkyčlí, mají však také husté sběračky na zadních holeních a nápadně dlouhé sběrací kartáče na zadních holeních a chodidlech. Pyl nezvlhčují, ale transportují jej v suchém stavu. Samice při sběru pylu zaujímá ohnutou polohu na boku a prolézá jazýčkovitými květy úboru, přičemž nabírá pyl cukavými pohyby. Samice rodů *Panurginus* a *Melitturga* Latreille, 1809 mají sběračky na zadních holeních slabě vyvinuté. Při transportu zvlhčují pyl nektarem a stmelují do hrudek si jej prstencovitě nalepují kolem zadních holení. Zástupci rodu *Camptopoeum* Spinola, 1843 přenášejí pyl zvlhčený nektarem na holenních sběračkách. U zástupců čeledi Halictidae je pylosběrný aparát vyvinut u každého rodu odlišně, obvykle na nártách, holeních a na spodní straně stehna zadních nohou. Zástupci rodu *Rophites* vyčesávají pyl zachycený na čele předníma nohama, a pomocí středního páru nohou jej ukládají

do sběračků na zadních holeních a stehnech, nebo pyl sbírají rovnou do sběračků na zadních nohách. Zástupci rodu *Dufourea* Lepeletier, 1841 mají pylosběrný aparát na zadních holeních a na spodní straně stehen. Zástupci rodu *Systropha* mají slabě vyvinuté sběračky na zadních holeních a na spodní části stehen, ale mají také husté obrvení na zadečku. Ač tedy patří mezi pedilegní včely, tak pyl často ulpívá hojně i v ochlupení zadečku. Zdá se tedy, že jde o kombinaci obou způsobů sběru pylu. Zástupci rodu *Pseudapis* přenášejí pyl na oboustranných sběračcích na zadních holeních, stehnech a z části i na nárttech. Zástupci rodu *Nomioides* Schenck, 1866 mají pylové sběračky na zadních nárttech, holeních a stehnech. Zástupci podčeledi Halictinae mají pylový sběraček na zadních končetinách. Samice rodu *Halictus* mají pylosběrný aparát na zadních nohách a na prvních dvou sternitech. Samice z čeledi Melittidae mají mohutně vyvinuté holenní sběrací kartáče. Samice rodu *Dasypoda* Latreille, 1802 mají mohutně vyvinuté vlnaté sběrací kartáče na zadních holeních a chodidlech. Jsou velice rychlí sběrači pylu. Na svých pylových kartáčích mohou nashromáždit v krátké době až 45 mg pylu, který v hnízdě mísí s nektarem. Samice rodu *Macropis* stírají pomocí hustého sběrače na chodidlech obou párů předních nohou olejnatý sekret vylučovaný žláznatými chloupky (elaiofory) na bázi srostlých pylových tyčinek květů. Později za letu olej nebo v hustém ochlupení těla zachycený pyl pomocí zadních holení sčesávají do sběracího košíčku mezi širokým nárttem a holení. Zástupci rodu *Xylocopa* mají pylosběrný aparát na zadních holeních a chodidlech. Zástupci podčeledi Apinae mají na zadních holeních sběračky určené k transportu pylu, rostlinné pryskyřice (propolisu) nebo zeminy (Amiet 1996; Schmid-Egger & Scheuchl 1997; Amiet et al. 1999, 2001a; Pesenko et al. 2000; Přidal 2005; Macek et al. 2010).

#### 10.4 Včely s pravým sběracím košíčkem

U některých zástupců podčeledi Apinae se vyvinul zvláštní pylosběrný aparát - sběrací košíček (korbikula). Vyskytl se dvakrát (u jihoamerického rodu *Canephorula* Jörgensen, 1909 a u předka tzv. „košíčkových/korbikulátních“ zástupců rodů *Bombus* a *Apis* a tribů Euglossini a Meliponini). Sběrací košíček je odvozený od běžných sběracích aparátů na nohách včel (viz. obrázek 5). Korbikulátní včely mají zvláštní stavbu zadních holení, které jsou rozšířené a nachází se na nich vyhlazená a vklenutá plocha lemovaná dlouhými, tuhými a ohnutými brvami. Brvy zajišťují soudružnost celého nákladu v košíčku a rozkládají hmotnost pylu do větší plochy. U těchto včel došlo také ke změně stavby prvního chodidlového článku zadních chodidel, na kterém vznikly speciální struktury sloužící k vyčesávání pylu a jeho transportu do košíčku. Vnitřní strana zadního nártu je vybavena pylovým kartáčem (tvořeným řadami brv), sloužícím k vyčesávání pylu zachyceném na ochlupení těla včely. Horní okraj nártu je vybaven ouškem (auriculum) a na spodní straně holení se nachází hřeben (rastellum), který k oušku přiléhá. Ouško a hřeben společně tvoří zařízení sloužící k posouvání a natlačování pylu do košíčku. Sběr pylu korbikulátními včelami probíhá ve třech fázích. V první fázi včela nabírá pyl z květu na ochlupení těla, v druhé fázi vyčesává pyl pylovými kartáči z ochlupení a natlačuje ho pylovým hřebínkem do košíčku. Poté pyl dopravuje do hnízda (Amiet 1996; Macek et al. 2010).



Obrázek 5: Pylosběrný aparát druhů a) a b) *Apis mellifera*, c) *Anthophora plumipes* (Pallas, 1772), 1 košíček, 2 pylový kartáč, 3 ouško, 4 hřeben.

Zdroj: Macek et al. 2010.

## 10.5 Včely se sběracím aparátem na bedrech

Známe také včely, které mají sběrací aparát umístěný na bedrech. Takovými včelami jsou např. zástupci podčeledi Andreninae. Dobře vyvinutý bederní sběraček mají druhy *Andrena barbilabris* (Kirby, 1802) a *Andrena dorsata* (Kirby, 1802) (Schmid-Egger & Scheuchl 1997; Macek et al. 2010).

## 10.6 Břichosběrné včely

Včely se sběracím aparátem umístěným na zadečku se nazývají břichosběrné včely. Zástupci čeledi Halictidae mají sběrací aparát často na spodní straně zadečku. Zástupci rodu *Systropha*, zmíněni už výše, mají husté, prstencovité a nápadně dlouhé sběračky po celém obvodu zadečku. Samice sběr pylu provádějí v prudkém tempu, kdy padají na květy, několikrát se s nastaveným zadečkem otočí kolem tyčinek a poté z květu plně naložené pylem vylétají. Zástupci čeledi Megachilidae mají pylosběrný aparát také na spodní straně zadečku. Umístění pylosběrného aparátu na zadečku těchto včel vyžaduje poněkud odlišnou techniku sběru pylu, než používají včely nohosběrné. Břichosběrné včely při dosednutí na květ „plavou“ mezi pylovými tyčinkami a vrtivými pohyby zadečku vyčesávají pyl z prašníků na husté zadečkové kartáče. Břichosběrná včela sebere mnohem méně pylových zrněk (než např. nohosběrná včela), proto musí navštívit v průměru desetkrát více květů, což z ní dělá daleko výkonnějšího opylovatele. Díky tomu mají také daleko menší šanci hnízdní parazité v nehlídaných hnízdech. (Scheuchl 1996; Banaszak & Romasenko 1998; Amiet et al. 2001a,b; Přidal 2005; Macek et al. 2010).



## 10.7 Včely se sběracím aparátem na hlavě

Známe také včely se sběracím aparátem umístěným na hlavě a na ústním ústrojí, které tak často sbírají pyl současně s nektarem. Patří sem zástupci podčeledi Hylaeinae, které nemají vyvinutý pravý pylosběrný aparát. Pyl zachycený na předních nohách vyčesávají speciálním hřebínkem na vnější sanici čelistí a polykají ho do volete, kde ho mísí s nektarem. Druh *Hylaeus cornutus* Curtis, 1831 pyl přenáší na čele mezi růžkovitými výběžky. Druh *Andrena nasuta* má háčkovitě ohnuté brvy na sosáku, kterými sbírá pyl z úzkých květních trubek. Druh *Colletes nasutus* má hlavu a sosák prodloužené za účelem sběru pylu a nektaru z dlouhých květních trubek. Zástupci podčeledi Rophitinae mají také prodloužené ústní orgány ke sběru pylu a nektaru. Samice rodu *Rophites*, zmíněny už výše, mají na plochem čele šest řad tuhých trnovitých brv (25-30), které jim slouží ke sběru pylu z malých a úzkých květů (viz. obrázek 6). Při návštěvě takového květu přikládají čelo ke svrchním prašníkům a pyl uvolňují a nabírají jediným prudkým pohybem hlavy (Macek et al. 2010). Zástupci rodů *Xylocopa* a *Ceratina* Latreille, 1802 mají zakrnělý pylosběrný aparát a pyl společně s nektarem přenášejí podobně jako zástupci rodu *Hylaeus* ve voleti. (Přidal 2005). Zástupci rodu *Xylocopa*, zmíněni už výše, mají k přenášení pylu ve voleti vyvinut na prvním článku čelistí hřebínek k vyčesávání pylu ulpělého na hustém ochlupení předních holení. Druh *Cubitalia parvicornis* (Mocsary, 1878) používá k uvolňování pylu z prašníků háčkovité brvy na velmi dlouhém sosáku. Samicím podrodu *Psithyrus* Lepeletier, 1833 chybí sběrací košíček, ale mají ke sběru pylu vyvinuta silná kusadla (Amiet 1996; Schmid-Egger & Scheuchl 1997; Amiet et al. 2001a; Přidal 2005; Macek et al. 2010).



Obrázek 6: Detail hlavy zástupce rodu *Rophites* s brvami na čele.  
foto: Pauly A., zdroj: webová stránka Atlas Hymenoptera

## 10.8 Speciální techniky opylování květů

Je třeba také zmínit speciální techniky opylování květů. Mezi ně patří sonikace (neboli vytřásání pylu z prašníků), což je rezonanční technika, která slouží k uvolňování pylu vázaného v trubkovitých prašnicích, které pyl chrání před poškozením deštěm.

Rostliny s tímto typem prašníků většinou neprodukují nektar a jsou závislé na přilákání opylovatelů – včel pouze na pyl. Včela se pevně zachytí na květu a v rychlé frekvenci rozkmitá letové svaly na hrudi. Vibrace z těchto svalů se přenášejí na květ a prašníky a uvolňují tak pyl, který otvorem v prašníku doslova vystřelí a na včelu se zachytí. Vibrace zapříčiněné svaly křídel způsobují slyšitelný zvuk, tzv „opylovací bzukot“ (Buchmann, osobní sdělení v Jones & Little 1983). Touto technikou je opylováno 8 % druhů všech kvetoucích rostlin (např. lilkovité - Solanaceae). Tato schopnost však není u všech včel vyvinuta vždy stejně, uplatňují ji jen někteří zástupci samotářských včel a čmeláci. Müller (1996b) opylovací bzukot během sběru pylu z rostlin čeledi hluchavkovité - Lamiaceae zástupci rodu *Rophites* se štětinami na čele a na štítku na hlavě nahrával. Rostliny z čeledi hluchavkovité ani nemají trubkovité prašníky, ale vibrace pravděpodobně mohou pyl z prašníků přesto uvolnit (Michener 2007; Macek et al 2010).

Tyto vibrace jsou také velmi rozšířené mezi včelami a vosami, u nichž jsou jedinci používány k protlačení se malým prostorem nebo k uvolnění valounku v konstrukci hnízda. Toto chování je nejspíš zděděno po předcích, kteří tyto vibrace používali také. U malých včel toto chování pozorovat nemůžeme, jelikož nemají hmotu ani energii k uvolnění pylu nebo valounku touto cestou. Druh *Apis mellifera* sklon k sonikaci prašníků nejspíše ztratil, a proto staví hnízda z tvárného písku v otevřených nebo velkých dutinách. Hnízda nestaví z tvrdé hlíny ani z valounků (Michener 2007; Macek et al. 2010).

## 10.9 Sběr nektaru

K získávání nektaru mají včely speciálně upravené ústní ústrojí (sosák), jehož součástí je více či méně prodloužená koncová část spodního pysku (jazýček), jehož délka odráží vazbu včel na různě hluboko uložené zdroje nektaru. Dělí včely na včely krátkoústé/krátkojazyčné (S-T bees = short-tongued bees), mezi které patří zástupci čeledí Andrenidae, Colletidae, Halictidae a z australské čeledi Stenotritidae, a včely dlouhoústé/dlouhójazyčné (L-T bees = long-tongued bees), mezi které patří zástupci čeledí Megachilidae a Apidae. Včely s krátkým jazykem/sosákem sají nektar z mělkých květů (např. z rostlin čeledi miříkovitých – Apiaceae) a včely s dlouhým jazykem/sosákem sají nektar z hlubších květů. Při nasávání nektaru se ústa otevírají na přední straně sosáku blízko jeho báze. Způsob, jakým se nektar dostává nahoru k ústům na sosáku, není zcela vysvětlen a může se lišit u různých druhů včel. Sosák se kromě jazýčku dále skládá z obalu, tvořeného z čelistní přílby. U dlouhójazyčných včel je doplněný o pysková makadla, která obklopují jazýček. Nektar je nasáván díky kapilaritě, rtům a především jazýčku. Tento tok nektar přesunuje směrem k bázi sosáku (Snodgrass 1956; Harder 1983; Michener 2007). Jazýček je hodně ochlupený, což může zapříčinit významné rozdíly v objemu nektaru zadržného v těchto chlupech v závislosti na tom, jak jsou chlupy střídavě vztyčovány a pokládány při prodlužování a smršťování jazýčku. Tyto chlupy, ačkoli jsou jednoduché, se mohou zploštit a zkopinatět nebo se různými způsoby větvit. Nasátý nektar se po polknutí hromadí v objemném voleti vyplňujícím většinu dutiny zadečku. Odtud je v hnízdě vyvržen do speciálních zásobníků (medovníků) nebo ve směsi s pylem do plodových komůrek (Macek et al. 2010). Dlouhójazyčné včely mají sosák ale stále kratší než např. čmeláci, takže aby získaly hluboko uložený nektar, uchylují se často k osvědčenému



triku. Do korunní trubky prokoušou otvor, odkud jazykem dosáhnou až na dno k nektaru. Rostlina tak často zůstane neopylena, protože se včela nedostane do styku s prašníky. Takový způsob sběru nektaru je označován za loupeživý/pirátský (tzv. kleptolektie). Kleptolektie se vyskytuje i u vos a u čmeláků (tribus Bombini) s kratším a tužším sosákem (Michener 2007; Macek et al 2010).

Druh *Anthophora plumipes* nektar saje v krátkých zastávkách v krátkém stojatém letu se sosákem vnořeným do květní koruny jako kolibřík (Macek et al. 2010). Mnoho druhů včel má i další morfologické adaptace, např. brvy tvořící jakousi sací trubičku. Díky ní jsou specializováni ke sběru nektaru z určitých druhů rostlin (Houston 1983; Laroca, Michener & Hofmeister 1989).

## 11 Ostatní látky sbírané včelami a k čemu slouží

Mnoho včel sbírá pilně i několik dalších látek. Patří mezi ně především voda používaná k regulaci teploty v koloniích (např. druh *Apis mellifera*) a pro zjemnění tvrdé hlíny při jejím vyhrabávání (např. zástupci rodu *Ptilothrix* Smith, 1853 a tribu Emphorini). Někteří zástupci podčeledi Halictinae a tribu Meliponini sbírají pot, pravděpodobně kvůli vodě a soli v něm obsažených, a mohou být při tomto sběru lidem nepříjemně dotěrné. Tyto stejné skupiny včel občas sbírají sůl i z dalších zdrojů, např. sůl obsaženou v „loužičce“ moči (Michener 2007).

Samci tribu Euglossini sbírají aromatické substance z květů orchidejí, z určitých druhů rostlin čeledi áronovitých - Araceae a z několika dalších čeledí rostlin. Občas může větší množství těchto a podobných látek pocházet i z trouchnivějících klád, hub a z dalších objektů v tropickém lese (Whitten, Long & Stern 1993). Funkce těchto sloučenin v biologii zástupců tribu Euglossini není jasná, ale fungují jako návnada a odměna a proto včely k rostlinám přitahují. Samci tribu Euglossini jsou také jedinými opylovateli mnoha neotropických druhů rostlin čeledi vstavačovitých - Orchidaceae (Dressler 1968), což však nesouvisí se sběrem pylu včelami. Pyl orchidejí je totiž ve skutečnosti pro včely zbytečný, protože je produkován v podobě váčkovitých polínií (brylek). Komplex struktur květu orchideje přichytává tyto brylky na tělo včely na místo, které je později, když včely hledají další aromatické sloučeniny, v kontaktu s povrchem blizen dalších květů orchidejí (Michener 2007).

Stejně, jak některé včely sbírají olej jako potravu pro larvy na místech, kde by měl být nektar, tak někteří zástupci rodu *Trigona* (Jurine, 1807) (tribus Meliponini) sbírají další zdroj, maso, k zaplnění části svých potřeb proteinů. Některé druhy často navštěvují mršiny zvířat, kde sbírají kousky tkání, nejspíše za účelem stavby hnízda, ale pravděpodobněji za účelem krmení larev (Pesenko et al. 2000; Michener 2007). Tři neotropické druhy včel jsou obligátně nekrofagózní. Nesbírají pyl, ale sbírají tkáň ze zvířecích mršin (Roubik 1982; Baumgartner & Roubik 1989). Tyto včely, které skeletonizují mršiny malých zvířat, nesbírají ani nektar z květů, ale používají jako zdroj cukrů ovoce a extraflorální nektary (Noll et al. 1997).

Dělnice druhu *Apis mellifera* sbírají i jiné podivné materiály jako uhelný prach, cihlový prach a mouku, které mohou rouskovat jako pyl (P. Bogusch, ústní sdělení), pravděpodobně jsou to ale substance bez funkce v úlu a včely je nejspíše hned zase vyhazují (Michener 2007).

## 12 Hnízdění včel a jeho souvislost s využíváním sbíraného materiálu

### 12.1 Hnízdění

Včely hnízdí na nejrozmanitějším podkladu. Podle stavby a typu hnízda se včely dělí na v zemi, měkké dřeni stromů nebo opadávající omítce hrabající druhy, druhy využívající již stávající přirozené dutiny v zemi nebo ve dřevě, opuštěné chodby a hnízda různého hmyzu, prázdné ulity plžů a skalní štěrby, druhy vykusující dutiny ve dřeni větvíček nebo stonků, samotářské druhy včel stavějící si volná hnízda z mokré hlíny, jílů nebo rostlinných vláken a druhy využívající opuštěná hnízda jiných zástupců řádu Hymenoptera (blanokřídlí). Odlišný typ z hlediska chování představují kleptoparazité a hnízdní parazité (kukaččí včely), kteří ztratili hnízdní instinkty a jejich larvy se vyvíjejí na úkor hostitelských včel (Pesenko et al. 2000). Hrabání v zemi je charakteristické pro mnoho současných druhů včel a to samé bylo typické i pro jejich předchůdce (Radchenko & Pesenko 1994a,b).

Rostlinný materiál, ve kterém včely budují svá hnízda lze rozdělit do tři skupin – ztrouchnivělé dřevo, jehož struktura je jen málo odlišná od půdy, ztrouchnivělé dřevo, které má dosud zachovanou vláknitou strukturu a je drobně porostlé travnatými nebo keřovitými rostlinami a hutné dřevo (např. kmeny vysušených stromů). První skupina materiálu je běžně využívána mnoha zástupci tribu Augochlorini a některými zástupci tribu Halictini, např. druhem *Evyllaes coeruleus* (Robertson, 1893), a někdy druhem *Halictus rubicundus*. V jemných stoncích rostlin prohryzává svá hnízda mnoho zástupců podčeledí Hylaeinae a Xylocopinae, čeledi Megachilidae, rodu *Clisodon* Patton, 1879 (podčeleď Anthophorinae) a někteří zástupci tribu Exomalopsini. Při hloubení v hutném dřevě mohou mít tyto včely na těle přítomna kusadla a různé trnité výčnělky, které jim poskytují silnou fixaci těla v průběhu hloubení hnízda (Pesenko et al. 2000).

Skupina, která staví hnízda v hotových dutinách představuje širokou taxonomickou škálu. Zahrnuje všechny prozkoumané zástupce podčeledi Xeromelissinae, velkou část zástupců podčeledi Megachilinae, mnoho zástupců podčeledí Hylaeinae a Xylocopinae, zástupce tribu Ctenoplectrini a Tetrapediini, oddělené zástupce tribu Exomalopsini, zástupce čeledi Apidae a některé zástupce rodu *Colletes* (podčeleď Colletinae) (Pesenko et al. 2000; Michener 2007).

Stavba hnízda na odkrytých površích je známá pouze u zástupců čeledí Megachilidae a Apidae. Taková hnízda jsou umístěna na kamenech, stéblech a občas také na listech rostlin. Také někteří zástupci rodu *Bombus* a podčeledi Euglossinae umísťují hnízda na povrch země. Pro stavbu používají pevné materiály odolné vůči podmínkám počasí (Pesenko et al. 2000).

### 12.2 Speciální nebo zvláštní typy hnízdění

Zástupci čeledi Megachilidae patřící mezi samotářské včely jsou velcí specialisté na stavbu hnízd. Zástupci rodu *Megachile* tvoří tzv. čalouny, kdy silnými kusadly ukusují kousky listů a vystýlají jimi hnízdní dutiny. Zástupci rodu *Anthidium* Fabricius, 1804 zase ukusují drobné trichomy z povrchu stonků a listů, smotávají je do klubička a na

spodní straně zadečku je odnášejí do hnízda, kde jimi vystylají plodovou komůrku. (Přidal 2005; Michener 2007; Macek et al. 2010).

Zástupci rodů příbuzných zástupcům tribu Anthidiini budují svá hnízda ze směsi pryskyřice a jiných organických částí. Celé komůrky obvykle budují ve tvaru kapek, kterých na sebe nahloučí více. Pryskyřici a olej z květů používají k vnitřní stavbě hnízda i včely rodu *Macropis*. U nás kombinaci pryskyřice a úkrojků listů využívá jen jediná včela – druh *Trachusa byssina* (Panzer, 1798). Velká skupina včel tribu Osmiini je zase typická tím, že samice využívají k budování hnízda směs hlíny, vody a sekretů svých žláz (Přidal 2005).

Jednoduchá, ale architektonicky odvozená včelí hnízda jsou hnízda zástupců tribu Allodapini. Taková hnízda jsou vlastně dutinou v dutém stonku. Tato hnízda jsou stavěna samicí v dutém trubkovitém stonku. Nejdříve je takový trubkovitý stonek včelou očištěn, jeho spodek je zaoblen nahoru udusanými částicemi a oválné částice dřevě nebo dřeva jsou stmeleny dohromady, nejspíše látkami ze slin. Hnízdo je konstruováno takovým způsobem, že vstup je úzký, umožňující tak více efektivní ohlédání. Když hrozí nebezpečí, vstup je ucpán mírně zploštělým zadečkem samice. Nevyvinutá stádia jsou vychovávána pohromadě a krmena průběžně. Taková hnízda, ačkoli jednoduchá, nejsou typem včelího hnízda zděděného po předcích. Bez pochyby jsou ale odvozena od hnízd zástupců rodu *Ceratina*, jejichž hnízda jsou ve stoncích rozdělena přepážkami z částí dřevě na komůrky zásobené masou potravy (Michener 2007).

Nejsložitější včelí hnízda staví zástupci tribu Meliponini. Jsou v nich chumly nebo hřebeny voskových plodových komůrek obklopené jednoduchou nebo znásobenou vrstvou pryskyřice nebo voskovou vrstvou (tzv. involucrum). Tyto vrstvy a množství zásob potravy jsou obvykle obklopeny další vrstvou (tzv. batumen), skládající se z jedné nebo více vrstev vosku, smíchaných buď s pryskyřicí nebo s blátem. Občas jsou utvářena obrovská nekrytá hnízda, častěji však hnízda skrytá v dutině stromu nebo v zemi. Pro objasnění terminologie, směs vosku a pryskyřice se nazývá maz (cerumen) znásobené vrstvy mazu (cerumenu) okolo plodové dutiny se nazývají involucrum a pláty nebo vrstvy uzavírající celé hnízdo se nazývají batumen (Michener 1961; Kerr et al. 1967; Camargo 1970; Wille & Michener 1973).

### 12.3 Prvky včelího hnízda

Hnízdo samotné se skládá z následujících základních prvků – vchod, hlavní nora, boční nora, slepá nora, komora, plodové komůrky a přístupové chodby plodových komůrek umístěných zpravidla na konci hlavní nebo vedlejší chodby (Pesenko et al. 2000). Na konci chodby může být jedna nebo i více, zpravidla v řadě uspořádaných plodových komůrek, oddělených přepážkami. Některá hnízda zástupců čeledi Megachilidae jsou postavena tak, že se skládají jen z jedné nebo několika komůrek vyrobených z pryskyřice, pryskyřice s kamínky, listové dřevě nebo bahna na povrchu kamenů, zdí, stonků nebo skal. Hnízda mnoha zástupců rodů *Dianthidium* Cockerell, 1900 a *Megachile*, se skládají z chumlu nechráněných komůrek. Hnízda zástupců rodu *Dianthidium* jsou vyrobena z kamínků v hmotě z pryskyřice, zatímco hnízda zástupců rodu *Megachile* jsou vyrobena z bláta nebo písku napuštěného sekretem (pravděpodobně z retních žláz). Tento sekret dělá hnízda hydrofobními a schopnými odolávat dešti (Kronenberg & Hefetz 1984; Pesenko et al. 2000).

Kompletní vybavení hnízda všemi prvky zmíněnými výše se vyskytuje pouze u některých zástupců podčeledi Halictinae. Naopak někteří zástupci podčeledi Megachilinae, např. druh *Dianthidium clypeare* (Morawitz, 1873) a *Anthidiellum strigatum* (Panzer, 1805) staví pouze komůrky umístěné na otevřeném prostoru (Pesenko et al. 2000). Pro takové typy komůrek je hnízdo synonymem (Stephen et al. 1969). Výjimkou jsou eusociální včely tribu Allodapini a východoevropská populace druhu *Osmia brevicornis* (Fabricius, 1798), v jejichž hnízdech nejsou plodové komůrky vůbec (Radchenko 1978).

Každé hnízdo má obvykle pouze jeden vchod, ačkoli ojediněle mají hnízda stavěna některými druhy, např. druhem *Evylaeus galpinsiae* Cockerell, 1903 (Bohart & Youseff 1976) dva vchody, které vedou do jedné hlavní nory. Včely často šikovně maskují vchod do hnízda, zakrývají ho listy, kameny a keříčky nebo hustými trsy trávy, v prasklinách v zemi atd. Někteří zástupci hnízdících včel, např. druh *Dieunomia triangulifera* (Vachal, 1897) (Stephen et al. 1969), udržují vchod do hnízda konstantně uzavřený, zatímco většina ostatních včel ho uzavírá pouze v případě deště nebo v noci. Pro úplnou stavbu hnízda včely utěsňují vchod do hnízda špuntem. Špunt slouží jako fyzikální bariéra proti nepříteli a zároveň zajišťuje maskování hnízda po celou dobu vývoje snůšky (Pesenko et al. 2000).

## 12.4 Typy včelích hnízd

Hnízda včel mohou být rozdělena na následující hlavní typy – jednoduše větvené hnízdo, dvojitě větvené hnízdo, lineární hnízdo, lineárně větvené hnízdo, hnízdo s přisedlou komůrkou (umístěnou v hlavní noře), síňové hnízdo s hlavní norou, hnízdo složené z volných komůrek bez hlavní nory a hnízdo bez komůrek (Pesenko et al. 2000).

## 13 Péče o plod a jeho zásobování potravou složenou ze včelami sbíraných látek

Jsou různé způsoby, rozlišené podle tvaru a struktury potravy, jak včely svůj plod zásobují.

### 13.1 Zásoby v podobě bochníků

Některé včely tvarují zásoby potravy do tzv. bochníků. Zástupci čeledi Andrenidae plodové komůrky zásobují pylem tvarovaným do bochníku, na který kladou jediné vajíčko. Zástupci rodu *Dasygaster* Latreille, 1802 tvarují bochník z pylu a nektaru na trojnožkovém podstavci (ten pomáhá předcházet plísňovým infekcím). Zástupci čeledi Megachilidae při budování plodových komůrek využívají nektar jako pojivo při zhotovování přepážek mezi komůrkami. Plod zásobují směsí pylu a nektaru pevné konzistence a vajíčka kladou na povrch hotového pylového bochníku. Zástupci rodu *Xylocopa* plod zásobují směsí pylu a nektaru. Pylový bochník tvarují často velmi specificky. Druh *Osmia brevicornis* vytváří pylový koláč, který vyplňuje celou hnízdní dutinu a na něm se vyvíjejí larvy (Schmid-Egger & Scheuchl 1997; Banaszak & Romasenko 1998; Amiet et al. 2001b; Macek et al. 2010).

## 13.2 Tekuté zásoby

Dalším způsobem zásobování larev je jejich krmení tekutou stravou. Zástupci podčeledi Hylaeinae tekutou směs vyvrhují do připravených plodových komůrek a vajíčko poté kladou na povrch této směsi. Zástupci podčeledi Colletinae zásobují plod tekutou směsí nektaru jen s malým podílem pylu. Jejich larvy plavou jedním bokem ponořené do této živné směsi. Zástupci podčeledi Halictinae komůrky zásobují tekutou směsí pylu a nektaru jednorázově a po naklazení vajíčka plodové komůrky uzavírají. Zástupci rodu *Melitta* do hnízda dopravují hotovou směs pylu zvlhčeného nektarem. Zástupci rodu *Macropis* zásobují larvy směsí oleje s přísádkem menšího podílu nektaru z jiných květů. Olejovitý sekret rovněž využívají k impregnaci plodových komůrek proti vlhkosti. Zástupci podčeledi Xylocopinae staví plodové komůrky se zásobníkem z tekuté směsi pylu a nektaru. Larvy zástupců tribu Anthophorini se živí tekutou směsí pylu, nektaru a sekretů slinných žláz a Dufouroyvy žlázy (tato směs má charakteristickou vůni po kvasinkách) (Dathe 1980; Scheuchl 1995, 1996; Amiet et al. 1999, 2001a; Macek et al. 2010).

## 13.3 Hromadné vytváření a progresivní krmení

Používanými termíny, týkajícími se zásobování plodových komůrek jsou hromadné vytváření a progresivní krmení (Pesenko et al. 2000). Mnoho včel zásobuje každou komůrku dostatkem potravy postačujícím pro všechny rostoucí larvy. Poté, co je vajíčko položeno do komůrky, je komůrka uzavřena a obvykle poté není matkou znovu otevírána. Tyto včely jsou tzv. „hromadní vytvářeči“. Některé včely ale krmí rostoucí larvy v intervalech, to jsou tzv. „progresivní krmiči“ (Michener 2007).

Mezi „progresivní krmiče“ patří druh *Apis mellifera*, většina zástupců tribu Allodapini a rodu *Bombus* (u kterých se rozsah a přirozenost progresivního krmení liší sezónně, kastami a druhově) (Pesenko et al. 2000).

Zásoba potravy pro larvální spotřebu v plodových komůrkách u „hromadných vytvářečů“ má různé formy. U zástupců rodů *Hylaeus* a *Colletes* (oba čeled' Colletidae) je to tekutina, skládající se primárně z nektaru s malou příměsí pylu. U mnoha dalších, např. u zástupců rodů *Anthophora*, *Megachile* a *Trigona*, je více viskózní, jelikož obsahuje více pylu, ale přesto komůrku vyplňuje. U ostatních včel, např. u zástupců rodu *Leioproctus* Smith, 1853 (čeled' Colletidae), čeledí Halictidae, Andrenidae, Melittidae a tribu Xylocopini, je masa potravy upevněna a opatrně formována, často do kulovité nebo ploché vrstvy (Michener 2007).

## Závěr

Cílem práce bylo shrnout formou rešerše co nejvíce poznatků a informací o metodách sběru rostlinných produktů (především pylu, nektaru a dalších) a jejich následném využití včelami.

Z literatury bylo zjištěno, že včely se již od jejich prvního výskytu začaly rozmanitými aspekty adaptovat na různé rostlinné hostitele, z kterých rostlinné produkty sbírají. Mezi tyto aspekty patří jak adaptace morfologické, tak adaptace behaviorální.

Co se týče morfologických adaptací, týkají se v podstatě celého těla včely. Dochází k nim především za účelem co nejefektivnějšího sběru produktů z různě utvářených květů rostlin. Včely jsou ke sběru rostlinných produktů přizpůsobeny různou velikostí těla, ochlupením a také přítomností a umístěním sběracího aparátu. Různé druhy včel sbírají produkty z rostlin rozmanitými způsoby. Podle nich se dělí na včely nohosběrné (sbírající produkty na nohy), břichosběrné (sbírající produkty na zadeček), včely s pravým sběracím košíčkem, včely s pylosběrným aparátem na hlavě a dále na včely s odlišnými rozmanitými způsoby sběru pylu (např. se sonikací).

K behaviorálním adaptacím dochází často za účelem snížení konkurence mezi včelami, ale také kvůli různým morfologickým uzpůsobením rostlin, době a délce květu rostlin atd. Mezi behaviorální adaptace u včel patří především vznik včelích generalistů (sbírajících pyl z rozmanitých druhů rostlin) a včelích specialistů (sbírajících pyl jen z určitých druhů rostlin). S tím souvisí i vznik monolektie, oligolektie a polylektie.

Z poznatků také vyplývá, že vztahy mezi včelami a rostlinami jsou vzájemné. Ke sběru různých produktů (respektive hlavně k opylení) včelami se mohou přizpůsobovat i rostliny. Mezi jejich hlavní adaptace k opylení včelami patří produkce různých, pro včely přitažlivých látek (nektar, olej atd.). Další adaptací rostlin sloužící k přilákání včel je i barevnost, vůně (vznikající vylučováním éterických olejů) či velikost květů. Včely jsou totiž nejdůležitějšími opylovateli rostlin, tudíž je pro rostliny a jejich reprodukci důležité včely přilákat.

Včely samozřejmě sbírané rostlinné produkty dále využívají. Mezi způsoby využití patří konzumace produktů, především pylu a nektaru, které jsou nejdůležitějšími složkami potravy včel. Dále jejich transport do hnízda, kde je včely využívají především jako potravu pro larvy, ale také je mohou do hnízda zabudovávat či z nich hnízda nebo části hnízd přímo stavět.

Závěrem tedy můžeme říci, že adaptace včel ke sběru rostlinných produktů a následné způsoby využití těchto produktů jsou opravdu rozmanité a určitě si zasluhují i další zkoumání. Včely jsou s rostlinami pevně spjaty a nebýt jich, tak by biodiverzita rostlin na této planetě byla výrazně chudší, což by v konečném důsledku znamenalo nedostatek potravy pro ostatní obyvatele této planety.

## Seznam literary

1. ALEXANDER B. A. & MICHENER C. D. 1995: Phylogenetic studies of the families of short-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). *University Kansas Science Bulletin (Lawrence)* **55**: 377-424.
2. AMIET F. 1996: *Hymenoptera Apidae. 1. Allgemeiner Teil, Gattungsschlüssel, die Gattungen Apis, Bombus und Psithyrus. Fauna Helvetica 3*. Centre Suisse de Cartographie de la Faune & Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Luzern, 98 pp.
3. AMIET F., HERRMANN M., MÜLLER A., NEUMEYER R. 1999: *Hymenoptera Apidae. 2. Teil: Gattungen Halictus, Lasioglossum. Fauna Helvetica 8*. Centre Suisse de Cartographie de la Faune & Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Luzern, 219 pp.
4. AMIET F., HERRMANN M., MÜLLER A., NEUMEYER R. 2001a: *Hymenoptera Apidae. 3. Teil: Gattungen Colletes, Dufourea, Hylaeus, Nomia, Nomioides, Rhophitoides, Rophites, Sphecodes, Systropha. Fauna Helvetica 4*. Centre Suisse de Cartographie de la Faune & Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Luzern, 158 pp.
5. AMIET F., HERRMANN M., MÜLLER A., NEUMEYER R. 2001b: *Hymenoptera Apidae. 4. Teil: Anthidium, Chelostoma, Coelioxys, Dioxys, Heriades, Lithurgus, Megachile, Osmia, Stelis. Fauna Helvetica 9*. Centre Suisse de Cartographie de la Faune & Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Luzern, 273 pp.
6. BANASZAK J. 1995: *Changes in Fauna of Wild Bees in Europe*. Wydawnictwo Uczelniane w Bydgoszczy, Bydgoszcz, 220 pp.
7. BANASZAK J. & CIERZNIAK T. 1995: Economical effect of the pollination of alfalfa and red clover by honey bees and wild bees (Apoidea) in Poland. *Kosmos (Warszawa)* **44**: 47-61.
8. BANASZAK J. & ROMASENKO I. 1998: *Megachiloid Bees of Europe (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae)*. Pedagogical University of Bydgoszcz, Bydgoszcz, 239 pp.
9. BAUMGARTNER D. L. & ROUBIK D. W. 1989: Ecology of necrophilous and filth-gathering stingless bees (Apidae: Meliponinae) of Peru. *Journal of the Kansas Entomological Society* **62**: 11-22.
10. BEGON M., HARPER J. L., TOWNSEND C. R. 1996: *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Science, Cambridge, 1068 pp.
11. BENNET C. F. 1965: Beekeeping with stingless bees in western Panama. *Bee World* **46**: 23-24.

12. BOHART G. E. & YOUSEFF N. N. 1976: The biology and behavior of *Evylaeus galpinsiae* COCKERELL (Hymenoptera: Halictidae). *Wasmann Journal Biology* (San Francisco) **34**: 185-234.
13. BRAUE A. 1913: Die Pollensammelapparate der biensammelnden Bienen. *Jenaischen Zeitschrift der Naturwissenschaft* **50**: 1-96.
14. CAMARGO J. M. F. 1970: Ninhos e biologia de algumas espécies de meliponídeos (Hymenoptera: Apidae) da região de Pôrto Velho, Território de Rondônia, Brasil. *Revista de Biologia Tropical* **16**: 207-239.
15. CANE J. H., EICKWORT G. C., WESLEY F. R., SPIELHOLZ J. 1983: Foraging, grooming and mate-seeking behaviors of *Macropis nuda* (Hymenoptera, Melittidae) and use of *Lysimachia ciliata* (Primulaceae) oils in larval provisions and cell linings. *American Midland Naturalist* **110**: 257-264.
16. CARDALE J. C. 1993: *Hymenoptera: Apoidea. Zoological catalogue of Australia. Vol. 10.* Australian Government Published Service, Canberra, ix + 406 pp.
17. COCUCCI A. A., SÉRSIC A., ROIG-ALSINA A. 2000: Oil-collecting structures in the Tapinotaspidini: their diversity, function, and probable origin. *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft* **90**: 51-74.
18. CRUZ-LANDIM C. DA, SERRAO J. E. DO 1994: The evolutive significance of pollen use as protein resource by Trigonini bees. *Journal of Advanced Zoology* **15**: 1-5.
19. ČERMÁKOVÁ T. 1991: *Vplyv životného prostredia na včely a včelie produkty*, pp. 194-200. In: Kolektiv autorů: *Ekos '91. ÚVTIZ ve spolupráci s DT v Praze*, 410 pp.
20. DATHE H. H. 1980: Die Arten der Gattung *Hylaeus* F. in Europa (Hymenoptera, Apoidea, Colletidae). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* **56**: 207-294.
21. DRESSLER R. L. 1968: Pollination by euglossine bees. *Evolution* **22**: 202-210.
22. FOTLER G. 1997: Untersuchungen zur Nahrungskonkurrenz. *Deutsches Biene Journal* **1**: 26-28.
23. HARDER L. D. 1983: Functional differences of the proboscides of short- and long-tongued bees. *Canadian Journal of Zoology* **61**: 1580-1586.
24. HOBERN D. et al.: Global Biodiversity Information Facility [online]. [cit. 2016-06-25]. Dostupné z: <http://www.gbif.org>
25. HOUSTON T. F. 1983: An extraordinary new bee and adaptation of palpi for nectar-feeding in some Australian Colletidae and Pergidae. *Journal of the Australian Entomological Society* **22**: 263-270.



26. HURD P. D. JR., LABERGE W. E., LINSLEY E. G. 1980: Principal sunflower bees of North America with emphasis on the southwestern United States. *Smithsonian Contributions to Zoology* **310**: i-iv, 1-158.
27. HURD P. D. JR. & LINSLEY E. G. 1975: The principal *Larrea* bees of the southwestern United States. *Smithsonian Contributions to Zoology* **193**: 1-74.
28. IWATA K. 1933: Studies on the nesting habits and parasites of *Megachile sculptularis* SMITH (Hymenoptera, Megachilidae). *Mushi* (Fukuoka) **6**: 6-24.
29. JANDER R. 1976: Grooming and pollen manipulation in bees (Apoidea): The nature and evolution of movements involving the foreleg. *Physiological Entomology* **1**: 179-194.
30. JONES C. E. & LITTLE R. J. eds. 1983: *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York, xviii + 558 pp.
31. JONG Y. DE et al.: Fauna Europaea [online]. [cit. 2016-06-25]. Dostupné z: <http://www.faunaeur.org>
32. KERR W. E., PISANI J. F., DAILY D. 1967: Aplicação de principios modernos a sistematica do genero *Meliponina* Illiger, com a divisão em dois subgeneros. *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo* **20**: 135-145.
33. KRATOCHVÍL J. 1957: *Klíč zvířeny ČSR. Díl II*. Nakladatelství ČSAV, Praha, 746 pp.
34. KRONENBERG S. & HEFETZ A. 1984: Role of labial glands in nesting behavior of *Chalicodoma sicula*. *Physiological Entomology* **9**: 175-179.
35. LAROCA S., MICHENER C. D., HOFMEISTER R. M. 1989: Long mouthparts among "short-tongued" bees and the fine structure of the labium in *Niltonia*. *Journal of the Kansas Entomological Society* **62**: 400-410.
36. MACEK J., STRAKA J., BOGUSCH P., DVOŘÁK L., BEZDĚČKA P., TYRNER P. 2010: *Blanokřídlí České republiky I. - žahadloví*. Academia, Praha, 524 pp.
37. MICHENER C. D. 1954: Bees of Panama. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **104**: 1-176.
38. MICHENER C. D. 1961: Observations on the nests and behavior of *Trigona* in Australia and New Guinea. *American Museum Novitates* **2026**: 1-46.
39. MICHENER C. D. 1965: A classification of the bees of the Australian and South Pacific regions. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **130**: 1-362, tabule 1-15.
40. MICHENER C. D. 1969: Comparative social behavior of bees. *Annual Review of Entomology* **14**: 299-342.

41. MICHENER C. D. 1974: *The social behavior of the bees*. Harvard University Press, Cambridge, xii + 404 pp.
42. MICHENER C. D. 1979: Biogeography of the bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **66**: 277-347.
43. MICHENER C. D. 2007: *The Bees of the World (second edition)*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 992 pp.
44. MJELDE A. 1983: The foraging strategy of *Bombus consobrinus*. *Acta Entomologica Fennica* **42**: 51-56.
45. MOLDENKE A.R. 1976: Evolutionary history diversity of the bee faunas of Chile and Pacific North America. *Wasmann Journal of Biology* **34**: 147-178.
46. MÜLLER A. 1995: Morphological specializations in central European bees for the uptake of pollen from flowers with anthers hidden in narrow corolla tubes. *Entomologia Generalis* **20**: 43-57.
47. MÜLLER A. 1996a: Host plant specialization in western palearctic anthidiine bees. *Ecological Monographs* **66**: 235-257.
48. MÜLLER A. 1996b: Convergent evolution of morphological specializations in central European bee and honey wasp species as an adaptation to the uptake of pollen from nototribic flowers. *Biological Journal of the Linnean Society* **57**: 235-252.
49. NEFF J. L. & SIMPSON B. B. 1981: Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): Morphology, function, and use in systematics. *Journal of the Kansas Entomological Society* **54**: 95-123.
50. NOLL F. B., ZUCCHI R., JORGE J. A., MATEUS S. 1997: Food collection and maturation in the necrophagous stingless bee, *Trigona hypogea*. *Journal of the Kansas Entomological Society* **69**(1996, suppl.): 287-293.
51. PASTEELS J. M., PASTEELS J. J., VOS L. DE 1983: Étude au microscope électronique à balayage des scopas collectrices de pollen chez les Panurginae. *Archives de Biologie* **94**: 53-73.
52. PAULY A.: ATLAS HYMENOPTERA: *Rophites quinquespinosus* [online]. [cit. 2016-06-25]. Dostupné z: [http://www.atlashymenoptera.net/pagetaxon.asp?tx\\_id=6584](http://www.atlashymenoptera.net/pagetaxon.asp?tx_id=6584)
53. PEKKARIEN A. 1998: Oligolectic bee species in Northern Europe (Hymenoptera, Apoidea). *Entomologica Fennica* **8**: 205-214.
54. PEREIRA M. & GARÓFALO C. A. 1996: Aproveitamento de células por *Centris (Hemissiella) vittata* Lepeletier pp. 329. In: GARÓFALO C. A. et al. (eds.): *Anais do II Encontro sobre Abelhas*. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Ribeirão Preto, Brazil, 351 pp.

55. PESENKO YU. A., BANASZAK J., RADCHENKO V. G., CIERZNIAK T. 2000: *Bees of the family Halictidae (excluding Sphecodes) of Poland: taxonomy, ecology, bionomics*. Wydawnictwo Uczelniane Wyższej Szkoły Pedagogicznej w Bydgoszczy, Bydgoszcz, 348 pp.
56. PICKERING J. et al.: Discover Life [online]. [cit. 2016-06-25]. Dostupné z: <http://www.discoverlife.org>
57. POKORNÝ V. & ŠIFNER F. 2004: *Atlas hmyzu*. Nakladatelství Paseka, Praha, 221 pp.
58. PŘIDAL A. 2003: *Včelí produkty*. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně, Brno, 95 pp.
59. PŘIDAL A. 2004: Checklist of the bees in the Czech Republic and Slovakia with comments on their distribution and taxonomy (Insecta: Hymenoptera: Apoidea). *Acta universitatis agriculturae et silviculturae Mendelianae Brunensis* **52** (1): 29-65.
60. PŘIDAL A. 2005: *Ekologie opylovatelů*. Nakladatelství LYNX, Brno, 112 pp.
61. PŘIDAL A. & ČERMÁK K. 2005: *Včelařství*. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně, Brno, 92 pp.
62. RADCHENKO V. G. 1978: A new type of nest without cells in *Metallinella atrocaerulea* (Hymenoptera, Apoidea). *Entomologicheskoe Obozreniye* **57**: 515-519
63. RADCHENKO V. G. & PESENKO Y. A. 1994a: *Biology of bees*. St. Petersburg: Russian Academy of Sciences, 350 pp.
64. RADCHENKO V. G. & PESENKO Y. A. 1994b: Protobee and its nests: A new hypothesis concerning the early evolution of Apoidea. *Entomologicheskoe Obozrenie* **73**: 913-933.
65. ROBERTS R. B. & VALLESPER S. R. 1978: Specialization of hairs bearing pollen and oil on the legs of bees. *Annals of the Entomological Society of America* **71**: 619-627.
66. ROUBIK D. W. 1982: Obligate necrophagy in a social bee. *Science* **217**: 1059-1060.
67. SCHEUCHL E. 1995: *Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreich. Band I: Megachilidae-Melittidae*. Erwin Scheuchl, Velden, 158 pp.
68. SCHEUCHL E. 1996: *Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreich. Band II: Anthophoridae*. Erwin Scheuchl, Velden, 116 pp.

69. SCHMID-EGGER CH. & SCHEUCHL E. 1997: *Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreich. Band III: Andrenidae*. Erwin Scheuchl, Velden, 180 pp.
70. SNODGRASS R. E. 1956: *Anatomy of the Honey Bee*. Cornell University Press, Ithaca, New York, xiv + 334 pp.
71. STEINER K. E. & WHITEHEAD V. B. 1990: Pollinator adaptation to oil-secreting flowers – *Rediviva* and *Diascia*. *Evolution* **44**: 1701-1707.
72. STEINER K. E. & WHITEHEAD V. B. 1991: Oil flowers and oil bees: Further evidence for pollinator adaptation. *Evolution* **45**: 1493-1501.
73. STEPHEN W. P., BOHART G. E., TORCHIO P. F. 1969: *The biology and external morphology of bees with a synopsis of the genera of synopsis of the genera of northwestern America*. Agricultural Experiment Station Oregon State University, Corvallis, 140 pp.
74. THORP R. W. 1979: Structural, behaoral, and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **66**: 788-812.
75. VOGEL S. 1966: Parfümsammelnde Bienen als Bestäuber von Orchidaceen und *Gloxinia*. *Östereichischen Botanischen Zeitschrift* **113**: 302-361.
76. VOGEL S. 1974: Ölblumen und ölsammelnde Bienen. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* (Mainz), no. **7**: 1-267.
77. VOGEL S. 1976: *Lysimachia*: Ölblumen der Holarktis. *Naturwissenschaften* **63**: 44.
78. VOGEL S. 1981: Abdominal oil-mopping – a new type of foraging by bees. *Naturwissenschaften* **67**: 627.
79. VOGEL S. 1984: The *Diascia* flower and its bee – an oil-based symbiosis in southern Africa. *Acta Botanica Neerlandica* **33**: 509-518.
80. VOGEL S. 1986: Ölblumen und ölsammelnde Bienen, zweit Folge. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* **54**: 1-168.
81. VOGEL S. 1988: Die ölblumensymbiosen-parallelismus und andere Aspekte ihrer Etwicklung in Raum und Zeit. *Zeitschrift für Zoologische systematik und Evolutionsforschung* **26**: 341-362.
82. VOGEL S. 1990: Ölblumen und ölsammelnde Bienen – Dritte Folge, *Mormodica*, *Thladiantha* und die Ctenoplectridae. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* **73**: 1-186.

83. VOGEL S. & MICHENER C. D. 1985: Long bee legs and oil-producing floral spurs, and a new *Rediviva*. *Journal of the Kansas Entomological Society* **58**: 259-264.
84. WARNCKE K. 1986: Die Wildbienen Mitteleuropas ihre gütigen Namen und ihre Verbreitung (Insecta: Hymenoptera). *Entomofauna* Suppl. **3**: 1-128.
85. WCISLO W. T. 1997: Invasion of nests of *Lasioglossum imitatum* by a social parasite, *Paralictus asteris* (Hymenoptera: Halictidae). *Ethology* **103**: 1-11.
86. WHEELER W. M. 1923: *Social life among the insects*. Brace, New York, vii + 375 pp.
87. WHITTEN W. M., LONG A. M., STERN D. L. 1993: Nonfloral sources of chemicals that attract male euglossine bees. *Journal of Chemical Ecology* **19**: 3017- 3027.
88. WILLE A. & MICHENER C. D. 1973: The nest architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica. *Revista de Biologia Tropical* **21**: 1-278.
89. WILSON E. O. 1971: *The insect societies*. Belknap Press, Cambridge (Massachusetts), v + 548 pp.
90. WITKIEWICZ W., ROMANIUK K., WIKTIEWICZ A. 2000: *Honey-one of the purest environmental products*. The Ist European Scientific Apicultural Conference, Pulawy, Poland, 91 pp.